



С 11 16197

## ОТ РЕДАКЦИИ

Всесоюзное Ботаническое общество еще в 1946 г. поставило вопрос о желательности издания специальных неперIODических сборников «Проблемы ботаники», в которых можно было бы подвергать обсуждению актуальные вопросы современной ботаники и освещать значительные успехи советской науки в области изучения растительного мира. Особое внимание в этом отношении должны привлекать теоретические вопросы в духе мичуринской биологии и применение в практике социалистического строительства результатов ботанических исследований.

В первый выпуск «Проблем ботаники» совершенно естественно не могли быть включены статьи по всем вопросам, обсуждение которых представляет в настоящее время большое значение в плане формулированных выше задач. Как всякий первый опыт, он, повидимому, не лишен существенных недостатков, за указание которых Всесоюзное Ботаническое общество будет очень благодарно. Последующие выпуски наших сборников расширят круг этих вопросов и одновременно углубят самую постановку их.

Вниманию читателей настоящей книги предлагается несколько статей по вопросам теории вида и методам систематики растений. Обсуждение этих вопросов очень своевременно, так как, соприкасаясь с вопросами селекции и создания новых форм у растений, эта область теоретической ботаники в особенности нуждается в разработке своих исходных положений, в решительном освобождении от идеологических тенденций буржуазной науки.

Статья «Проблема создания новых сортов плодовых растений» знакомит с некоторыми результатами работ в этом направлении, начатых непосредственно самим И. В. Мичуриным. В статьях, посвященных генетической разнокачественности тканей у растений и формирующей роли среды в выработке требований на отдельных стадиях развития, и в ряде других статей настоящего сборника идеи Т. Д. Лысенко находят выражение и дальнейшее свое развитие.

Статьи по физиологии растений, помещенные в настоящем выпуске, касаются водного режима растений, приспособления их к засолению, их корневого питания и других сторон физиологии растений, и в большинстве своем непосредственно связаны с проблемой получения высоко-

ких и устойчивых урожаев и развитием идей нашей отечественной школы ботаников-физиологов, основанной К. А. Тимирязевым.

В области геоботаники в первую очередь наше внимание в сборнике привлекают вопросы, являющиеся продолжением идей советского геоботанического направления, опирающегося на идеи В. В. Докучаева и В. Р. Вильямса. С этим направлением связаны осуществление травопольной системы земледелия, продвижение лесных насаждений в степную область, вопросы типологии земель и геоботанического районирования, столь необходимые для многих практических целей, и некоторые другие.

Авторы настоящего сборника — члены Всесоюзного Ботанического общества — с большой готовностью приняли участие в его составлении. Дальнейшей задачей является привлечение внимания широкого круга научных работников и практических деятелей к важнейшим проблемам советской ботаники, что будет способствовать расширению возможностей использования и направленного преобразования растительных богатств нашей Великой Родины.

## ЭВОЛЮЦИЯ РАСТЕНИЙ ПО ДАННЫМ ПАЛЕОБОТАНИКИ

А. Н. Криштофович

Герои были до Атрида,  
Но древность скрыла их от нас.  
М. В. Ломоносов. Из Горация.

### Введение

Остатки растений из толщ земной коры свидетельствуют, что растения, появляясь сначала в виде примитивных форм, достигли в течение мелового и третичного периодов современного уровня развития. До сих пор мы знаем только представителей слоевых растений — водорослей и бактерий, и только к концу этого периода к ним присоединяются низшие сосудистые споровые растения — псилофиты. С половины девона на смену им выступают папоротникообразные и частью даже голосеменные растения. В каменноугольном периоде особое развитие получают папоротникообразные в виде хвощевых, плауновых и некоторых папоротников, особый расцвет испытывает класс птеридоспермов, а к концу периода появляются и другие голосеменные. С начала мелового периода наступает развитие покрытосеменных. Однако нет оснований считать эпоху, из которой к нам дошли известные растительные формы, действительно за ту, когда эти формы возникли. Вероятнее, время появления определенных растений в ископаемом состоянии соответствует уже стадии их относительного расцвета, так как очевидно, что прародители новых типов, еще малочисленные на заре своего существования, имели мало шансов быть сохраненными в геологических отложениях.

Если бы мы имели на одной небольшой сравнительно территории последовательный порядок осадков всех систем с остатками растений в них, мы бесспорно более легко могли бы восстановить картину эволюции растений. Однако и при этом фазы развития растений в других странах, а затем приток этих форм на нашу основную территорию, затемнили бы картину прямой эволюции, создавая впечатление, что эти новые формы развились здесь же на основе местных растительных групп, а не являются пришлыми, как это есть в действительности. Например на Украине и в Западной Европе мы видим чрезвычайно быструю смену в конце олигоцена — начале миоцена вечнозеленой «полтавской флоры» — листопадной «тургайской», состоящей почти нацело из других родов и даже семейств. Установлено, что она не эволюционировала на месте, а пришла извне, с востока и севера, вытесняя древнюю флору и растительность страны.

Фактически мы встречаем остатки растений на разных геологических уровнях, после значительных «немых» интервалов и в различных странах.

В редких случаях встречаются в определенной стране близкие последовательные фазы развития растительности. Если ископаемые флоры проявляются после значительных геологических интервалов, вслед за сменой климатических условий или после долгого морского режима, очевидно, что этот новый комплекс приходит в страну извне, когда она освободилась от моря или вышла из засушливого состояния или из-под ледникового покрова. В данном случае массовая миграция флор и растительных формаций несомненна.

Поэтому даже изучение ряда последовательных флор на одной ограниченной территории не может дать картины собственной эволюции растений как таковых. Для решения вопроса о развитии растений необходимо изучение совокупности всей ископаемой флоры земного шара. Однако и здесь возникают большие трудности для выводов в зависимости от подхода к вопросу о синхронности флор. Первоначальное увлечение перспективами стратиграфии, родившейся на ограниченной территории Англии и Франции, повело к представлению, что одни и те же геологические горизонты на всей земле имеют одну и ту же палеонтологическую характеристику. Но если эта точка зрения до известной степени справедлива для фауны морских бассейнов, то она вовсе не приложима к наземной растительности, наиболее чутко отзывающейся на минимальные изменения климата и обстановки. В конце концов это однообразие организмов на всей территории земли в определенные периоды можно допустить в виде господства тех или иных крупных систематических групп (трилобитов, брахиопод, аммонитов, птеридоспермов, саговниковых, покрытосеменных) для больших отрезков времени (периоды), но для более коротких стадий и более мелких систематических единиц (семейств и родов, видов) это положение совершенно не приемлемо. Нынешняя флора и фауна Австралии отражает скорее третичный период. Современные флоры умеренных широт и тропиков не имеют между собой ничего общего, кроме того, что они состоят преимущественно из покрытосеменных растений. Не менее резко отличались между собой флоры позднего палеозоя тропических и высоких широт. Этот момент создает определенную трудность, как бы подрывая самый принцип стратиграфии, но он же является ключом для решения многих вопросов эволюции. Уже в половине XIX в. А. Грэй, Т. Гэксли, Г. Спенсер, Г. Сапорта, С. Гарднер энергично возражали против униформизма и космополитности фаун и флор прошлого, а в своей «лебединой песне» покойный американский палеоботаник Э. Барри (Berry, 1945) очень ярко выразил такие же взгляды, теперь гораздо более обоснованные. Однако ортодоксальная старая стратиграфия изживается с трудом.

Трудность ощущается и в отношении явления исходных примитивных типов или переходных форм, тех «missing link», о которых говорил Дарвин. Не говоря уже о том, что вновь возникающие и еще малочисленные по числу индивидуумов формы естественно имеют мало шансов дойти до нас в ископаемом состоянии, как и все формы, развивающиеся вдали от водных бассейнов (например ксерофиты), они сами по себе обречены на «беспаспортность», как «Иваны, не помнящие родства». Действительно, до тех пор, пока растительная форма не установилась «окончательно», не приобрела устойчивых свойств, которые характеризуют ее, когда она уже завоевала определенное положение, т. е. в состоянии если не расцвета, то на пути к нему, она для нас остается мало понятной, даже появляясь в ископаемом состоянии. Не говоря уже о древних, совершенно загадочных растениях, можно указать примеры среди флор более новых и среди растений, к нам более близких. Находя листья бука или каштана,

мы имеем типы, нам вполне понятные и допускающие сближение даже с существующими видами. Когда же форма находится в состоянии становления, она нам еще непонятна, как непонятен «каштанодуб» — *Dryophyllum* палеогена, меловые *Protophyllum* и *Credneria*, а еще более португальские *Choffatia*, *Protorhipis*, потомакские *Rogersia*, *Ficophyllum*, *Aralia*, намек в родовых названиях которых на близость к современным родам совершенно условен и, вероятнее, вовсе не отражает их родства, указывая на самое общее и поверхностное сходство. Сетчатая нервация и форма их листьев говорят как будто за принадлежность их к покрытосеменным, как и отсутствие этих типов в более древних слоях, но ряд папоротников, хвойниковый *Gnetum* имеют те же свойства. Такие растения, как палеозойские *Noeggerathia*, *Nematophyton* и даже обычный юрский *Podozamites* нам пока непонятны в отношении близости их к тем или иным классам. Поэтому, к сожалению, самые ранние стадии развития классов осуждены на непризнание до тех пор, пока они не дадут более убедительных доказательств своей родословной. Однако и эти трудности преодолимы.

Развитие методов изучения, несомненно, позволит выяснить ряд дополнительных признаков. Породы, в которых сохраняются такие растения, могут быть исследованы на содержание спор, семян, плодов, может быть изучено анатомическое их строение и т. п. Однако множество таких материалов, известных более полувека, до сих пор остаются скорее курьезами, чем объектами научного исследования. Исключительно интересная меловая флора Португалии не изучалась с 1894 г., растения возможной колыбели покрытосеменных, слоев Потомака, ревизовались Э. Барри без применения каких-либо новых методов (около 1910 г.), и поэтому выводы его не пошли далее выводов Фонтэна конца 80-х годов. Многие территории остаются неизученными или изучались поверхностно.

Учитывая это, в отношении поисков предков наших растений мы не должны быть так пессимистичны, как К. Гебель, который уподоблял ископаемые растительные остатки жалким обрывкам растерянной библиотеки. Такими могут казаться ископаемые остатки лишь педантичному морфологу, имеющему для изучения все части всех растений мира, но это совершенно неубедительно для пытливых исследователей, которые «ignominimus» Дюбуа Реймона считают символом упадка. Если количество и качество растительных остатков не всегда удовлетворительно, если мы обычно имеем лишь «dissecta membra», а не целые организмы, и часто может быть приставляем голову одного животного к туловищу другого и к ногам третьего, то это явление временное, как временным было определение *Andrias scheuchzeri*, как «*Homo diluvii testis*». Едва ли стоит говорить о печальных недоразумениях, вроде смешения ископаемой древесины с костями, зубов с плодами, или о случае, когда кость *Desmostylus* была определена зоологами как остаток губки. Это лишь редкие и печальные недоразумения вследствие поверхностности изучения и поспешности выводов. Таких примеров (вроде пресловутых палеозойских диатомовых) много, но не они определяют перспективы науки. С твердым убеждением можно сказать, что только палеонтология может дать нам реальную картину эволюции живого мира. Все прочие методы являются очень полезными, давая материал для разъяснения некоторых моментов (например скорость эволюции, скорость миграции, проявление аналогий и гомологий в организации), но лишь палеонтология одна способна воспроизвести действительную картину если не возникновения самых корней, то во всяком случае последовательности развития растительного мира, от бактерий и водорослей до сложноцветных.

## Фактические данные

После этих общих предпосылок попытаемся показать, что нам реально дала палеонтология для понимания эволюции отдельных групп растений.

Вопрос о судьбах бактерий и водорослей является наиболее трудным. Эти формы как бесскелетные редко сохраняются в древнейших осадках земной коры, но, даже и найденные, они при своей обычно малой дифференцированности не дают материала для суждения об их систематическом положении, частью вследствие утраты, например водорослями, пигментов, так характерных в качестве диагностического признака.

Замечательно, что уже в древнейшем периоде палеозоя, кембрийском, мы встречаем представителей почти всех типов животных, кроме позвоночных. Археоциаты, брахиоподы, трилобиты достигают большого развития, и хотя позвоночные еще отсутствуют, но уже существуют черви, а находка первичных бесчелюстных рыб в нижне-силурийских отложениях указывает, что, возможно, они начали свое существование уже в кембрии. Ясно, что растительная жизнь, как и примитивная животная, началась уже задолго до этого, и признаки простейших растений встречаются уже в отложениях археозойской эры (нити *Archaeothrix*). В эозойских и протерозойских отложениях бесспорны остатки железобактерий и водорослей типа синезеленых, если даже не учитывать вероятности, что графит и известняки этих периодов могут иметь также растительное происхождение. В осадках периода Анимики в Америке и у нас в Сибири водоросли, возможно — синезеленые, образуют гигантские рифовые скопления (*Camasia*, *Collenia*, *Newlandia*). Нельзя отрицать возможности, что в это время уже существовали и более высоко организованные растения, так как из протерозойских отложений Чехии Р. Крейзель описал древесину *Archaeoxylon* со структурой трахеид не ниже уровня псилофитов, хотя, к сожалению, эта находка носит некоторые элементы сомнительности, так как материал получен из буровой скважины. В самое последнее время С. Н. Наумова обнаружила в ленинградском кембрии (и силуре) многочисленные остатки, которые, если не все, то частью, нельзя не признать за споры, организованные выше, чем споры водорослей, возможно — споры псилофитов. Из средне-кембрийских осадков Америки Ч. Волкотт описал многочисленные и разнообразные водоросли, отнеся их к синезеленым, зеленым и багрянкам, и хотя в точности этих определений можно сомневаться, нет сомнения в разнообразии существовавших уже тогда их типов. Американский палеонтолог Дарра еще в 1937 г. описал из кембрия Швеции споры, развивавшиеся в тетрадах. Поэтому вполне вероятно, что в кембрии псилофиты или близкая к ним группа наземных растений (может быть прибрежно-водных) уже существовали. Вместе с этим типом растений появляется новое свойство — возникает настоящая проводящая ткань, из трахеид.

В силуре водоросли явно получают большее разнообразие и более высокую организацию. Появляются сифонные муточчатые *Chlorophyceae* (*Palaeoporella*, *Cyclocrinus*, *Primicorallina*), почти несомненно багрянки (*Delesserites*). Появляются гигантские древовидные *Nematophyton*, лопастные разветвления оси которых долго принимались за особые растения — *Psygtophyllum* (не нужно смешивать с папоротниковидным растением сибирской перми). Вопрос о том, считать ли это растение бурой водорослью или выделять ее в особый класс, еще не решен, но вполне вероятно, что приспособляемость нематофитов была выше, чем у современных бурых водорослей, так как они росли в пресных внутренних водоемах, и, возможно, их лопастные разветвления могли выступать

над уровнем воды как листья *Nelumbo*, хотя они едва ли при своей массивности и отсутствии сосудистой системы (кроме ситовидных трубок) могли быть наземными растениями.

Роль первых (какие нам пока известны) наземных растений играли псилофиты, обнаруженные уже в силуре Австралии (*Yarravia*, *Barragwanathia*), которые с начала девона широко распространились по земному шару в значительном разнообразии, хотя, видимо, название псилофитов понимается слишком широко, охватывая ряд форм несколько другого типа.

Уже силурийские псилофиты обнаруживают довольно высокий уровень организации, но еще более разнообразны роды, которые мы намечаем в массе в девоне. Это вполне сложившиеся *Embryophyta asiphonogama* с оформленным стеблем, проводящей тканью, устьицами и часто конечными спорангиями, носящими поразительное сходство со спорогоном мхов, что и дало повод для сближения их со мхами, хотя другие формы имеют спорангии, сидячие на стеблях. Часть их еще безлистны (*Rhynia*, *Hornea*), другие же несут покров из щетинок, которые могут рассматриваться как прототип листьев, хотя они еще очень мелки, и проводящий пучок в них не вступает, так что они скорее производят впечатление эмергенц. От них отличаются листья более крупных форм, как *Duisbergia*. Однако нам до сих пор совершенно не известно их половое поколение, гаметофит, которое пролило бы свет на истинную природу этих растений. Возможно, что их гаметофит имел совсем другой облик, и потому нами пока он не узнается. Если бы мы могли считать, что вегетативная часть хотя бы некоторых псилофитов представляет половое поколение, то тогда сближение со мхами было бы правильно, и было бы возможно считать современные мхи потомками прототипов псилофитов, тем более, что генеалогия мхов совершенно не известна. Если стебель псилофитов представляет только споровое поколение, то вероятнее сближение их с типом плауновых, хотя и тогда между ними остается громадная дистанция ввиду совершенно иного устройства спорангиев у последних по сравнению с типичными псилофитами, не имеющими спорофиллов. Поэтому пока правильнее воздержаться от каких бы то ни было гипотез. Однако несомненно, что этот тип, уже очень своеобразный и разнообразный в девоне, показывает в своей организации тенденцию к развитию из него основных групп папоротникообразных (*pteridophyta*). Такие формы, как *Climaciophyton*, ведут к *Calamophyton* и *Huenia*, давшим начало каламитам и клинолистникам и вообще хвощам с возникающим признаком членистости стебля. Тип *Asteroxylon*, а особенно *Barragwanathia* с пазушным расположением спорангиев, мог перейти в плауновые. Важно еще одно обстоятельство. Открытие организации псилофитов разрушило фетиш идеалистического представления о спорофилле как универсальном образовании для всего мира высших споровых и семенных растений, так как спорангии большинства псилофитов являются лишь окончаниями побегов (теломов) и даже ветвятся. Весьма вероятно, что тип листа в форме ваи папоротникообразных выработался путем постепенного уплощения и превращения разветвленного стебля в ваию, таким образом, не гомологичную листу плаунов и хвощей. Замечательно, что даже в одной из дальнейших фаз развития папоротников, в триасе, ваия, например *Camptopteris*, представляет не пластинку, а пышную кисть, в которой перья спирально расположены вокруг вторичного рахиса. Видимо, первичные папоротники (прапапоротники), остатки которых нам известны из среднего девона, как *Cladoxylon*, быстро вступили в стадию голосеменных растений, так как задолго до появления настоящих *Filicales* в среднем девоне же появляется *Aneurophyton germanicum*, типичный

птеридосперм, потомки которого пышно развились в каменноугольном периоде, выработав типичные листья чисто папоротникового облика.

Несомненно, что вся дальнейшая история развития растений тесно связана с развитием этих невзрачных псилофитов, хотя детали ее нам еще недостаточно ясны, и промежуточные формы, «missing link», не известны.

Флора конца девонского периода дает несомненные примеры развивающегося класса плауновых в виде *Archaeosigillaria* и *Protolepidodendron*, а представителей настоящих членистостебельных (*Arthrophyta*) мы видим в *Sphenophyllum subtenerimum* и *Asterocalamites*, а также в своеобразной и быстротечной *Pseudobornia* арктического девона (Медвежий остров). Еще очень загадочна история развития настоящих папоротников — *Filicales*. Остатки типичных листьев в виде вайй встречаются только в самом конце девона в виде *Archaeopteris*, *Sphenopteridium*, *Rhacophytum*, ранние же растения, которые могут быть папоротниками (прапапоротниками) или птеридоспермами, развивались в виде пучка прутьев или метлы без ясного обособления листовых перьев и сегментов. В то же время резко проявляется тип стволов с рассеянными стелами, окруженными лубом, которые так характерны для папоротников и птеридоспермов, с развитием у последних активного камбия вторичной древесины. Пока среди девонских папоротниковидных растений невозможно уверенно выделить настоящие *Filicales*, и, вероятно, судя по аналогии с анатомией каменноугольных птеридоспермов, основная часть растений этого типа скорее были птеридоспермами. Ясно только, что в девоне еще не существовало ни одного современного семейства папоротников, большинство которых ведет начало только с мезозойской эры, и несомненно, что в своем развитии папоротниковидные семенные (*Pteridospermae*) явились предшественниками, хотя и не предками, того изобилия папоротников, которое наблюдается с мезозоя до наших дней. Очень немногие формы могут быть настоящими папоротниками, например американский *Asteropteris*. Органы размножения, известные у некоторых форм, например у *Archaeopteris*, могут быть как спорагиями папоротников, так и микроспорагиями птеридоспермов. Семена у этих типов пока совершенно не известны, и потому вопрос остается нерешенным. Однако интересно, что уже с девона, притом довольно рано, существовали и другие голосеменные, как *Callixylon*, с древесной типа араукарий или кордаитов, и мощные деревья *Palaeopytis*, известные из среднего девона Кромарти и еще более древних отложений Корнуэлса. Остатки листья кордаитов, к которым могли принадлежать и древние формы, появляются только с отложений карбона.

Постепенно теряя свое значение, псилофиты уже вовсе не проявляются в карбоне, и поэтому известный нам достоверно период их существования ограничивается цифрой 50 миллионов лет, хотя она может быть значительно повышена за счет возможности их существования по крайней мере с кембрия, до 250 миллионов лет. Эта цифра, как и последующие аналогичные ей, дают нам представление о длительности стадий возвышения, расцвета и упадка крупных растительных групп.

Каменноугольный период в течение по крайней мере 100—120 миллионов лет характеризуется флорой, сложившейся к его началу и закончившей свое существование в середине пермского периода. Оставляя в стороне развитие слоевых растений, мы видим, что широкое развитие получают плауновые в виде лепидодендронов и сигиллярий, хвощевые в виде каламитов и клинолистников, причем как у тех, так и у других проявляется тенденция к возникновению семян — явление, к которому природа уже с девона независимо толкала разные группы растений. У каламитов и плауновых эта попытка закончилась неудачей: потомки



или, вернее, ранние спутники в виде немногих родов, обычно (кроме *Selaginella*) бедных видами, влачат теперь подчиненное существование как бы в состоянии деградации, по мнению некоторых, характеризуя явление неотении (например *Phylloglossum*, *Welwitschia*), при которой, по выражению Б. М. Козо-Полянского, выпадают целые участки развития. В то же время пышно развивается группа папоротниковидных («*Pteridoideae*») растений, у них вырабатывается, хотя и однотипная, но разнообразная и богато расчлененная листва в виде вай, часто с многократным ветвлением, сначала дихотомическим и симподиальным, позже — моноподиальным или перистым, иногда поразительно сходная у далеких одна от другой форм — карбонового *Alethopteris* и нашего *Pteridium aquilinum*. В то время как истинные папоротники по своей анатомии все больше сближаются с современными (*Marattiaceae*, *Osmundaceae*), птеридоспермы получают способность ко вторичному утолщению, будучи сходны в этом отношении с саговниками. Ту же способность ко вторичному росту имели независимо карбоновые плауновые и каламиты, впоследствии как группа, утратившие это свойство. Вопрос о соотношении в каменноугольном периоде папоротников и птеридоспермов еще не решен окончательно, но все же несомненно, что подавляющее большинство «*Pteridoideae*» относится к голосеменным — птеридоспермам. Если бы мы даже отказались от принципа систематизации на «семенные» и «споровые», что, вероятно, вообще придется сделать, и *Filicales* оказались бы в одной группе с *Pteridospermae*, то все же наши семейства папоротников не играли роли исходных групп. Папоротники карбона относятся преимущественно к *Prindofilices* — прапапоротникам, сем. *Botryopteridaceae* и *Zygopteridaceae*, — анатомическое строение и устройство спорангиев которых не укладываются в рамки классификации по современным семействам. Однако представители последних уже становятся известными. Так, анатомические данные и устройство некоторых спорангиев (например *Todeopsis*) говорят уже о существовании осмундовых. Известны хорошо *Hymenophyllaceae*, с речентакулами и спорангиями. Развитие мараттиевых несомненно, хотя не известно еще ни одного раннего рода, дожившего до нас. Некоторые виды рода *Pecopteris*, со спорангиями типа *Asterotheca*, *Pti-chocarpus*, *Danaeites*, несомненно, можно рассматривать как представителей этого семейства на основании их спорангиев, или синангиев. К ним же нужно отнести и окаменелые стволы *Psaronius*, а может быть *Megaphyton* и *Caulopteris*. Но никаких следов *Matoniaceae* и *Polypodiaceae* не известно; другие, как *Cyatheaceae*, *Gleicheniaceae* и *Schizaeaceae*, сомнительны и вообще не играют большой роли. Нет даже *Dipteridaceae* (за исключением непроверенного известия из Китая), столь характерных и многочисленных в мезозое.

В карбоне уже существовали печеночники, хотя их остатки редки, находка листовых мхов крайне проблематична, и во всяком случае *Bryophyta* в болотах карбона не играли заметной роли. Не раз поднимался вопрос о нахождении в карбоне растений с анатомическими признаками покрытосеменных, но эти заявления (Госкинс, Ноэ) не оправдались, только недоразумению обязано сообщение американского геолога Киза о нахождении там остатков высших цветковых растений (Keyes, 1935).

К голосеменным каменноугольного периода принадлежат также кордаиты, известные уже с кульма. О строении их соцветий и цветков было много споров, но последний анализ Скаута и работа Р. Флорина (1938—1944), проведенная на громадном материале, значительно проясняют мрак, облакавший этот замечательный вымерший класс растений. Кордаиты несут крупные мужские и женские сережки, на которых в пазухах

особых прицветников находятся почковидные образования, которые ранее рассматривались одними авторами как цветки, другими — как соцветия. Теперь установлено, что и мужские и женские «почки» действительно являются цветками и состоят из оси, которая несет спирально расположенные на ней микроспорофиллы и мегаспорофиллы, чередующиеся со стерильными чешуйками — рудиментами неплодущих листьев. Как пыльники, так и семяпочки располагаются на концах этих ножек. Распределение спорофиллов и бесплодных чешуек у разных видов различно: у *Cordaites Zeilleri* в мужском цветке спорофиллы расположены в средней, а бесплодные чешуйки в верхней и нижней частях оси, у *C. Penjoni* те и другие смешаны на оси, тогда как у *C. Saporitanus* микроспорофиллы занимают верхнюю часть цветка целиком.

Интересным древним признаком кордаитов является ветвление проводящих пучков спорофиллов, которые дают у них три веточки, причем у микроспорофиллов ветвление может даже быть повторным. Это приводит к представлению о «спорофилле» *Cordaites* как о теломе, подобном телому *Rhynia*. Анатомия древесины кордаитов сближает их из хвойных — только с *Araucariaceae*, но характерные для первых крупные листья с обильными жилками не позволяют проводить сближение с хвойными очень далеко, допуская лишь отдаленных общих предков, близких к птеридоспермам, тогда как девонская группа *Pityaceae* может рассматриваться как близкая, но имеющая листья вильчатые и гораздо меньшего размера, хотя по строению древесины эти группы очень близки.

С каменноугольного периода ведут свое начало и некоторые хвойные, которым в последнее время большую работу посвятил тот же Р. Флорин (1938—1944), тщательно разобравший запутанный цикл родов, относившийся ранее к формальному роду *Walchia*, который уже в каменноугольном периоде был по новым данным представлен родами *Lebachia* и *Ernestiodendron*, об организации которых будет сказано ниже, при рассмотрении пермской флоры, в которой они играли еще большую роль.

Флора каменноугольного периода не была однообразной на всем земном шаре (Криштофович, Сахни). В то время как тропическую полосу занимала растительность, которую долго рассматривали (и еще продолжают это делать и теперь) как флору карбона вообще, в умеренных поясах Северного и Южного полушария развивались, может быть, сходные морфологически, а также по бедности их лепидофитами, но далекие систематически одна от другой, гондванская и тунгусская флоры, бедные каламитами и особенно типичными для тропической флоры птеридоспермами (*Alethopteris*, *Neuropteris*, *Mariopteris*, *Sphenopteris*). Эти флоры независимо развились из более общего прототипа — шимне-каменноугольной флоры, без прохождения стадии вестфальской флоры европейского и американского типа. С конца карбона наступил период упадка и обеднения палеозойской флоры, особенно резко на материке Европы и Северной Америки, в связи с отступлением морей и развитием на обширных территориях засушливого климата, в областях, занятых вестфальской флорой, где древняя растительность в пермском периоде была заменена новыми типами, ранее слагавшимися в области развития тунгусской и гондванской флоры (Криштофович, 1937), в которых до конца перми не ощущалось таких резких изменений и продолжал существовать влажный климат, как в карбоне. Об этом свидетельствуют процессы энергичного углеобразования в Сибири, Китае и Индостане.

Резкая смена растительного покрова в Европе в пермском периоде, особенно резкая во второй его половине, по существу не является результатом процесса массовой эволюции местных растительных форм прош-

лого, но зависит главным образом от грандиозных процессов миграции с одновременным вымиранием древних форм (каламиты, лепидофиты и птеридоспермы), и большого усиления значения и эволюции хвойных, которые в каменноугольном периоде играли еще очень малую роль.

В пермском, а местами уже и в каменноугольном периоде проявляются первые признаки существования цикадофитов, например *Pterophyllum*. Ряд других форм, еще с карбона, обнаруживает наружное сходство с гингковыми, хотя не доказанное более убедительно. Таковы *Rhipidopsis Saportaea*. К ним, однако, не нужно относить девонские и каменноугольные «*Psymphyllum*», которые отчасти являются лопастями слоевища бурых водорослей (?) *Nematophyton*, а такие, как *P. Brownianum*, — листьями или кладодиями псилофитов. Как несомненный предшественник *Ginkgo* можно рассматривать только род *Baiera*, появляющийся с пермского периода. Тогда же получают широкое распространение, особенно в Европе, как формация хвойного леса, и, несомненно, испытывают довольно быструю эволюцию хвойные, частью переходящие и далее в мезозой, наглядно показывая конечные фазы развития их цветка, наиболее примитивно выраженного у формального рода *Walchia*, т. е. у вновь выделенных из нее родов *Lebachia*, *Ernestiodendron* и *Carpenteria*. У последнего, например, все листья вильчатые. Такую же вильчатость обнаруживают и ствольные листья и листья главных ветвей *Lebachia*, что выражается также и в элементах их цветка (спорофиллы и бесплодные чешуйки).

Строение шишки *Lebachia* и *Ernestiodendron*, как оно установлено последними работами Р. Флорина, замечательно интересно в эволюционном отношении. У *Lebachia* из пазухи кроющей чешуи шишки выходит настоящий маленький побег, на котором спорофиллы и бесплодные листья располагаются спирально. Тогда как у *Lebachia* развит только один мегаспорофилл, сидящий на стороне побега, обращенной к оси шишки, у *Ernestiodendron* на оси побега находится много мегаспорофиллов и мало стерильных листьев, или последних даже нет вовсе. Большого подобия цветка, у которого бы его ось в виде побега была выражена резче, искать трудно. Семяпочка у *Lebachia* всегда прямая и расположена на конце спорофилла; у *Ernestiodendron* же у некоторых видов мегаспорофилл резко изогнут, так что семяпочка обращена верхушкой к оси шишки, что является первым проявлением организации, обычной у более поздних хвойных.

Мужская шишка обоих родов представляет простой цветок со спирально расположенными микроспорофиллами, на конце уплощенными и загнутыми кверху в виде чешуи, к основанию которой прикреплены два пыльцевых мешка.

Пыльцевые зерна *Lebachia* очень похожи на таковые кордаптов, будучи вполне окружены воздушным мешком. У *Ernestiodendron* воздушный мешок в виде русской буквы С меньше и не покрывает всего тела зерна.

Кроме этих родов, в пермском периоде существовали и другие роды хвойных: *Voltzia*, *Lecrosia*, *Ullmannia* и др., которые испытали дальнейшую эволюцию уже в мезозое, когда центр тяжести переместился в другие семейства.

Еще более ярко морфологические признаки и соотношения вновь развившихся групп выступают в мезозое, который будет рассмотрен в объеме триас — нижний мел, когда закончилась стадия развития растений, предшествовавшая образованию покрытосеменных.

После «пермской революции» и массовых миграций, за которыми следовала широкая дифференциация пришедшего растительного покрова

на новых местах, растительный мир земного шара как бы надолго застыл (пермскую флору Европы нельзя рассматривать как настоящую полихронную), и до раннего мела не проявлялось существенно новых типов растений. Все сводилось к развитию ареалов и к росту родового и видового разнообразия в связи с окончательным вымиранием древних форм, причем выделились редкие островки (убежища), где вследствие сохранения прежних условий существовала смешанная флора (Суракай в Башкирии, Корея).

В течение мезозоя, длившегося около 60 миллионов лет (поздний триас—ранний мел), однообразная флора распространилась на известной нам суше лишь с небольшими вариациями флористического порядка (выпадение цикадофитов в Сибири при богатстве их в Индии и Европе, с пустынной зоной в Северной Америке). Флоры от Фолклендских островов до Иоркшира и Украины изумительно сходны, и если это сходство отчасти можно объяснить господством крупных систематических типов (папоротники, цикадофиты, хвойные), тонкую организацию и различие потребностей отдельных родов и видов которых мы уловить еще не можем, тем не менее это однообразие не уступает, а превышает однообразие палеозойской флоры, как известно, резко разбитой на три типа.

Остановимся на достоверных данных об организации растений мезозойской флоры. Она слагалась, кроме водорослей, которые обнаружили резкое развитие в отношении известковых сифонниковых, из настоящих папоротников и постепенно мельчающих и исчезающих плауновых и хвощей, из гинкговых, цикадофитов и хвойных. Роль птеридоспермов в мезозое крайне незначительна, и, по существу, природа растений, к ним относимых (например *Ctenis*), не доказана из-за отсутствия находок их семян.

С позднего триаса устанавливаются и пышно развиваются уже все семейства папоротников: *Hymenophyllaceae*, *Osmundaceae*, *Cyatheaceae*, *Polypodiaceae*, *Matoniaceae*, *Dipteridaceae*, *Schizaeaceae* и *Gleicheniaceae*, остатки которых несут свойственные им спорангии. Характерно, что в мезозое преобладают формы, которые в современной флоре представлены преимущественно в тропиках и субтропиках и прилегающих частях умеренной зоны. Особенно развиты сем. *Osmundaceae* (роды *Cladophlebis*, *Todites*, *Osmundites*), *Cyatheaceae*, *Schizaeaceae*. Сем. *Dipteridaceae* в разнообразных формах, напоминающих *Dipteris* тропиков Старого Света, богато представлено в конце триаса, но к мелу утрачивает свое значение. Наоборот, *Gleicheniaceae*, известные с кейпера (возможно намеченные еще в карбоне — *Oligocarpia*), получают широкое развитие только в меловом периоде, продолжая и теперь развиваться в тропиках и местами в умеренной зоне. Но сем. *Polypodiaceae*, пышно развивающееся с конца мела и теперь развитое наиболее богато, в том числе в умеренной зоне до крайнего севера, обнаруживает еще слабое развитие. Более достоверны остатки *Davallia* из юры Кракова, *Acrostichopteris*, но *Onychiopsis* еще проблематичны в отношении своего систематического положения. Зато *Matoniaceae*, *Laccopteris*, *Matonidium* и *Marattiaceae* хорошо выражены.

В течение мезозоя хвощевые мельчают и лишаются постепенно своего разнообразия, утрачивая как развитую листву, так и способность ко вторичному утолщению стебля; остается лишь род *Equisetum* и пережитки палеозоя — *Neocalamites*, *Phyllotheca*, *Annulariopsis* и местами *Schizoneura* (например у нас в Средней Азии).

Утрачивают свою роль и плауновые, оставаясь в виде *Selaginella* и *Polypodites*, и лишь своеобразные, повидимому, ксерофиты *Pleuromeia*

и *Nathorstiana* представляют слепые и угасающие ветви древних лепидофитов, как, возможно, и *Isoëtes*, находящаяся в неотенической стадии, все неспособные уже к дальнейшей эволюции. Они также утратили способность вторичного утолщения. Достоверные остатки *Tmesipteris*, *Psilotum* и *Phylloglossum* не известны.

Из всего этого ясно, что в мезозое только папоротники из *Pteridophyta* проявили способность к энергичной эволюции, исходя из своих относительно немногочисленных палеозойских предков. Другие типы давали слабые слепые ветви или продолжали свое существование как роды, бедные видами (кроме *Selaginella*), хотя местами в массовом количестве.

Особого внимания заслуживает группа так называемых водяных папоротников, едва ли по существу близких между собой в систематическом отношении, хотя их связывает гетероспория, которая не доказывает их филогенетического единства. Остатков *Salvinia* ниже верхнего мела найдено не было. Сближение их со *Sphenophyllales* (Веленовский) достаточно проблематично, так как основано на одном признаке триархности стебля. Тип марсилиевых известен еще с триаса в виде *Sagenopteris*. Однако исследования Г. Томаса показали, что эти растения по строению органов размножения стояли гораздо выше наших *Marsileaceae*, образуя род завязей с семяпочками внутри и микроспорофиллы, носящие все признаки настоящих тычинок. Спороношение *Marsilea* носит признаки редукции, что особенно проявляется в редукции и ослизнении оси спорофиллы и может быть также сведено к явлению неотении, выражающейся в задержке его на стадии завитка. Можно думать, что прототип *Marsilea*, с одной стороны, эволюционировал в *Caytoniales*, принимаемые Томасом за предков покрытосеменных, потом вымерших, а с другой стороны, сохранился как семейство с родами *Marsilea* и *Pilularia* в виде незаметного члена современной флоры, но с широким распространением. Подобное переживание предковых («анцестральных») низко организованных и может быть частью неотенических форм известно и для других классов (*Lycopodium*, *Equisetum* и пр.). Во всяком случае ряд *Marsileaceae* — *Caytoniales* представляется в эволюционном значении весьма интересным, в каких же отношениях между собой они ни находились.

✓ Очень интересным материалом для демонстрации хода эволюции растений являются мезозойские голосеменные: *Cycadophyta*, *Ginkgoales* и *Coniferales*. В раннем триасе еще сохранились некоторые пережитки кордаитов, кроме остатков *Noeggerathiopsis*, известного из верхнего триаса Тонкина и триаса Суракая в Башкирии. Это роды *Yuccites*, *Pelourdea*, *Phyllotaenia*, возможно — *Erethmophyllum* (юра), *Kranneria* и *Eolirion* (мел), а может быть и *Torellia* (Арктика) и *Macrotorellia* (Кавказ, Япония и Германия). Но они известны только по остаткам листьев, и открытие их органов размножения, несомненно, прольет свет на эту проблематическую пока группу растений, имеющих лентовидные или ланцетные листья.

Среди мезозойских цикадофитов по их сохранившимся листьям нельзя различить *Cycadales* и *Bennettitales*, хотя отдельные роды и особенно их виды, известные по остаткам цветков вместе с листьями, иногда и позволяют произвести это разделение. Существенно то, что среди цикадофитов, кроме типичных *Cycadales* с мегаспорофиллами типа *Cycas*, как то: *Androstrobus*, *Beania*, *Cycadospadix* и *Microzamia*, которые доходят, по Крейзелю, до третичного периода в числе 21 вида, большинство форм имеет гораздо более высоко организованный цветок, хотя отдельные его части стоят на различном эволюционном уровне, представляя пре-

красный пример гетерохронности развития. В то время как у *Cycadeoidea ingens*, *C. dacotensis* микроспорофиллы представляют еще перистые образования, отражающие форму листа, мегаспорофиллы у родов *Cycadeoidea*, *Bennettites*, *Williamsonia* и *Williamsoniella* сводятся к прямым семяпочкам, то на ножке, то вовсе сидячим, располагающимся спирально на коническом или выпуклом цветоложе, как у цветка магнолии. Их представители доходят до мелового периода, и позднее всех остается *Nilssonia*, впрочем по своеобразности мегаспорофиллов, возможно, относящаяся к особому классу цикадофитов. Детальные исследования Виланда и особенно идеи Арбера и Паркина в первом десятилетии нашего века вызвали широкое стремление видеть в беннеттигах предков покрытосеменных ряда *Ranales*, с цветком которых (магнолия) цветки беннеттитов наиболее схожи. Они представлялись прародителями двудольных растений, с чем совпадали и идеи Галлира, тогда как раз противопоставившего свою систему системе Энглера, казавшейся непреступной твердыней.) Противопоставляя их голому и простому цветку казуарин — основного семейства системы Энглера, Арбер и Паркин воссоздали идеальный цветок «проантостробилус», искусственно скомбинировав в нем первичные черты как микроспорофиллов, так и мегаспорофиллов, по их мысли представлявших лопастной или перистый лист с расположенными по краю его семяпочками. Стоило только сомкнуть край этого плодolistика, чтобы получить настоящую завязь в виде боба или плода *Cercidiphyllum*. Эту идеальную структуру можно уудобить тому идеальному цветку, который Гёте создал для всех покрытосеменных, но на более ранней стадии развития. Однако все дальнейшие исследования за 30 лет не дали и намека на такие образования. Едва ли и сам Арбер предполагал реальное существование точно такого прототипа, учитывая гетерохронность развития частей. А кроме того, ни у одного беннеттита нет и намека на простой сетчатонервный лист, так характерный для всех покрытосеменных. Их листья всегда представляют типичную ваю или лентовидные образования с перистым жилкованием без анастомозов, которые являются только у сложного листа *Dictyozamites*. Поэтому нет оснований допускать, чтобы высшие формы беннеттитов сами по себе могли быть предками покрытосеменных. Кроме того, их анатомическое строение не обнаруживает никакого сближения с таковым высших цветковых растений. Вероятно, беннеттиты являлись результатом одной из довольно успешных попыток природы создать новый тип растений, который не пережил конца мелового периода, хотя и составлял видный член полихронной флоры в течение 150—200 миллионов лет, тип, длительность которого соответствует приблизительно длительности таких стойких групп, как, с одной стороны, сптеридоспермы, так и, с другой, — покрытосеменные.

Теперь мнения о происхождении покрытосеменных сильно разделились, и с равным основанием за них принимаются кейтонии, диаметрально противоположные формы в отношении устройства своего цветка, более близкого к типу *Achlamydeae*. Возможно, что происхождение покрытосеменных действительно было полифилетическим, что до известной степени примиряет Энглера с Галлиром, Гэтчинсоном и Арбером. Заслуживает внимания обстоятельство, что открытие индийским палеоботаником Сахни (Sahni, 1932) древесины типа *Homoxylon*, представленного теперь в сем. *Cercidiphyllaceae*, все же сближает эту группу в анатомическом отношении с цикадофитами. Может быть, что, наряду с дожившими до нашего времени цикадофитами (*Cycadales*) и *Bennettitales*, теперь вымершими, на заре мезозоя или в конце палеозоя существовал еще скромный, не дошедший до нас, пластичный быстротечный тип, который дал

начало «победителям в жизненной борьбе» — покрытосеменным. Но весьма характерно, что из мезозойских цикадофитов до нас дошла как раз более примордиальная группа *Cycadales*, а не более высоко организованная и, повидимому, слепая группа *Bennettitales*, что является еще одним примером нередкого переживания более простых форм.

В последнее время на основании анатомических признаков были высказаны заключения, что покрытосеменные непосредственно связаны с девонскими риниями [Бертран и Дээ (P. Bertrand et Ch. Dehay, 1942)], а на основании изучения пыльцы, — что голосеменные и покрытосеменные филогенетически совершенно не связаны (Chadefaud, 1941).

История гинкговых почти вся заключена в мезозое. После проблематических еще проявлений их в пермской системе Азии и в верхнем палеозое Европы гинкговые получают в мезозое такое же бурное развитие, как и цикадофиты, отличаясь особенно богатым развитием в Азиатской части СССР. Хорошо выделяются роды *Baiera*, *Ginkgo*, *Czekanowskia*, несколько сомнителен *Phoenicopsis*, имеющий пучок простых нерасчлененных листьев. К концу мезозоя значение гинкговых уменьшается, и с позднего мела мы по существу имеем лишь 1—2 вида, сливающихся в поздне-меловой и третичный *Ginkgo adiantoides*, мало чем отличающийся от *G. biloba*, живущего и теперь. Красной нитью в ходе эволюции этого класса проходит уменьшение лопатности листьев и количества семязачек и пыльников в цветке. Анатомия их стоит на уровне обыкновенных хвойных типа *Abietineae*, а листья никогда не развивают сети анастомозов. Несмотря на сходство семязачки *Ginkgo* с семязачкой *Taxus*, близкая филогенетическая связь гинкговых с хвойными мало вероятна. Слишком противоположен тип веерных листьев гинкговых хвое с одной жилкой, изредка развивающейся (*Dammara*, некоторые *Podocarpus*) в ланцетный лист со многими жилками, с чем можно было бы сблизить листья *Phoenicopsis*, если бы их принадлежность к гинкговым была установлена более надежно. Вероятно, развитие гинкговых и хвойных шло в мезозое параллельно от неизвестных еще предков.

Существует еще один тип голосеменных мезозоя, заслуживающий выделения в особый класс *Podozamitales*, имеющий простые ланцетные листья со многими жилками и ланцетные мегаспорофиллы, собранные в рыхлую шишку (*Cycadocarpidium*, хотя это название очень неудачно). Расположение спорофиллов и положение на них семязачек, как и узкие ланцетные листья, позволяет видеть в них тип, близкий к примитивным хвойным, с хвоей типа *Dammara*, *Podocarpus nagi*, *Araucaria Bidwillii*. Возможно, что ранние *Podozamitales*, дав начало первичным хвойным еще в палеозое, долго продолжали еще существовать в состоянии устойчивости типа до конца мела, тогда как боковая ветвь, хвойные, уже в конце палеозоя и позже испытала большую дифференциацию.

История хвойных началась еще в палеозое, откуда уже представлены различные типы их с хорошо выраженной шишкой, хвоей от вильчатой до игловидной и даже чешуйчатой (*Ulmannia*) и древесной, близкой по строению к араукариям и кордаитам, причем цветок их показывает заметную эволюцию от образования с еще различимыми спорофиллами и стерильными листьями (*Lebachia*, *Ernestiodendron*).

С конца пермской системы, особенно в Европе, и в триасе хвойные проявляются уже во всеоружии, частью теряя те примитивные признаки, которые были им свойственны ранее. В то время как *Walchia* и *Volzia* еще не могут быть уложены в рамки современных семейств хвойных, в мезозое существует уже ряд настоящих семейств, которые Флорин разбивает на *Taxales* и *Coniferales*.



Строение шишек триасовых «*Voltzia*», рода, теперь разбитого на несколько других, еще очень архаично. Например у *Pseudovoltzia* цветок похож на укороченный побег лишь немного менее, чем у *Lebachia*. Хотя Флорин и различает у него спорофиллы и стерильные листья, спирально расположенные вокруг тонкого побега, но он является сплюснутым в вертикальном направлении. Мегаспорофиллы в цветке здесь еще многочисленны, семяпочка сидит на тонкой ножке, а стерильные чешуи цветка — я назову его «антоидом», взамен неуклюжего «Samenschürpenkomplex» Флорина, — например у *Voltziopsis*, даже еще вильчатые — наследие древних «*Walchia*». Но уже у *Ullmannia*, жившей еще в пермском периоде, стерильные чешуйки женского антоида срослены латерально, что создает общее плоское образование, на котором только небольшие углубления указывают на его сложное происхождение. Род *Voltzia*, вероятно, начинает сем. *Taxodiaceae*, в составе которого далее, вероятно еще с юры, появляется род *Sequoia*, а с мелового периода — *Taxodium*. В самые последние годы совершенно новый свет был пролит на историю рода *Sequoia*. В 1941 г. Ш. Мики (см. Chaney, 1948) выделил новый род *Metasequoia* в третичных отложениях Дальнего Востока, отнеся к нему остатки, ранее определявшиеся *Sequoia disticha* Nath., *S. chinensis* Endo, *S. japonica* Endo и частью как *S. Langsdorffii* Brgt., а также (в Америке) *S. Heeri* Lesq. В 1945 г. было установлено, что этот род в форме *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng еще живет и ныне на границе провинций Сычуань и Хубэй, чем блестяще подтвердилась безошибочность некоторых заключений, делаемых на основании фрагментарного ископаемого материала. *Metasequoia* отличается от *Sequoia* противопоставленностью чешуй в шишке и листьев, а также своей листопадностью в виде опадения облиственных укороченных побегов, как у *Taxodium*. Это открытие требует полного пересмотра прежних определений видов *Sequoia* из третичных отложений Азии и блестяще подтверждает мысли Г. Натгорста и В. Л. Комарова, что Китай сулит еще много самых неожиданных открытий, сохраняя древние реликты, некогда широко распространенные по земному шару на ограниченных площадях. Интересный для понимания хода эволюции промежуточный тип хвойных представляет юрский *Cheirolepis*, у которого антоид представлен в виде перчатки с короткими пальцами, иногда в числе более пяти, расположенными не всегда в одной плоскости. Это пожалуй последнее в истории развития хвойных проявление в составе шишки еще заметного побега или антоида, который впоследствии превращается в простую чешую. Однако и здесь он уплощен, а его отдельные элементы сливаются или срослены снизу. Флорин, в отличие от Гирмера и Гергаммера, считает семена *Cheirolepis* не сидячими или даже погруженными, а прикрепленными к тонким ножкам. У рода *Flatides* из средней юры сращение идет еще далее: единственная здесь «шишечная чешуя» представляет большую кроющую чешую, которая на своей верхней поверхности, сверху, несет мелкие выросты — остатки ст. рильных листьев, а ниже — семена, т. е. все, что осталось от мегаспорофиллов. В лейасе известна уже настоящая араукария, у которой шишечная чешуя сильно расширена и состоит из одной кроющей чешуи (bractea), стерильной чешуи (лигула) и семяпочки.

История порядка *Taxales* начинается с нижне-юрского *Palaeotaxus*, который имеет листья, вполне сходные с листьями тиса, и пазушный плодущий побег со спирально расположенными стерильными чешуевидными листьями и конечной семяпочкой. Далее выделяется уже настоящий тис — *Taxus jurassica*. По Флорину, *Taxales* включает только 4 рода:



*Taxus*, *Torreya*, *Austrotaxus* и *Amentotaxus*, тогда как *Cephalotaxus* и *Podocarpus* он относит к настоящим *Coniferae*, так как они имеют шишки, в то время как настоящие *Taxales* не имеют ни шишек, ни настоящего мегаспорофилла.

Юрский род *Schizolepis* с рыхлыми шишками пока трудно укладывается в рамки современных семейств. Признаки сем. *Pinaceae* в виде типичных семян и пыльцевых зерен известны уже из верхнего триаса и юры, но типичные остатки шишек елей и сосен, близких к видам *Pinus Laricio* и *P. Strobus*, находятся только в нижнем меле, что указывает на очень раннее разделение секций у последних.

Характерно, что некоторые, повидимому, очень примитивные типы хвойных сохраняются очень долго, до конца мелового периода, как, например, *Drepanolepis* Приамурья.

В конце мезозоя хвойные достигли уже полной родовой дифференциации, проявляя всевозможное разнообразие в облиствении, от *Protophyllocladus* с кладодиями до многочисленных *Cupressaceae* с их зачаточными листьями.

Чрезвычайно жаль, что проявление в мезозое класса хвойниковых, *Gnetales*, ныне ограниченных тремя далекими один от другого родами, несмотря на неоднократное описание остатков его побегов и семян из мезозойских отложений, пока не доказано вследствие нехарактерности этих находок. Остатки листьев *Artocarpidium* из нижнего мела Новой Зеландии, условно принимаемые за остатки, близкие к роду *Gnetum*, представляют простые эллиптические и не характерные листья, ничем не отличающиеся от подобных же листьев многих покрытосеменных. Определение их как *Gnetales* совершенно неубедительно, хотя также странно внезапное появление в столь ранних отложениях среди растительности еще юрского типа так типично выраженных листьев покрытосеменных. Вопрос о проявлениях хвойниковых, которые Бэрри видит и в проблематических листьях потомакских отложений, нуждается еще в строгой ревизии.

В отложениях нижнего отдела меловой системы (вельд-неоком) мы находим еще растительность чисто мезозойского типа без каких-либо принципиальных изменений вплоть до проявления остатков покрытосеменных растений, что явилось повторным моментом в эволюции, ввиду быстрого овладения суши этой новой группой, со значительным участием лишь настоящих папоротников и хвойных, которые, слагаясь в современные роды и виды, уже не представляют особого интереса для решения основных проблем эволюции растений.

Вопрос о древнейших проявлениях покрытосеменных, в частности — двудольных, представляет особый интерес. В юрских отложениях никаких заведомых остатков их найдено не было, хотя загадку до сих пор представляет *Phyllites stonessfieldensis* из английской юры. Указания на юрскую пыльцу якобы *Nymphaeaceae* пока мало убедительны. Заведомый неоком или вельд меловой системы не дали никаких положительных данных о наличии в них покрытосеменных, но с аптского века эти проявления постепенно усиливаются. В Англии, в «Greensand», известно несколько древесин типа *Hotoxylon* (*Aptiana*, *Woburnia* и *Sabulia*), резко отличающихся своим строением от известных ранее и напоминающих древесину *Cercidiphyllum*. *Woburnia* носит признаки древесины современного тропического сем. *Dipterocarpaceae*, но она, по свидетельству М. Стопс, описавшей эту находку, дает не более доказательств своей связи с древними группами, чем современные двудольные. Пока загадочен *Artocarpidium Arberi* из Новой Зеландии. Аптский ярус дает гораздо

более убедительные доказательства существования покрытосеменных в это время. Прежде страной, где этот тип растений появился раньше всего, считалась Гренландия, но теперь в ее древнейших меловых отложениях, в свите Кома, установлено присутствие хорошо дифференцированных двудольных, как *Populus primaeva*, *Platanus*, которые уже нельзя рассматривать как примитивные формы. Сьюорд смотрит на эти отложения Гренландии, как на апт, с возможным уклоном вверх в альб и вниз в баррем (верхи неокома). Первое более вероятно, судя по уровню дифференциации растений, в противном случае пришлось бы допустить, что Гренландия гораздо ранее других стран стала ареной для широкого развития покрытосеменных, возникших еще ранее, или здесь или в соседних районах. Впрочем нужно отметить, что как в этих слоях, так и в более поздних (свита Атана, вероятный ценоман), где покрытосеменные уже преобладают, еще удержались многие древние типы мезозойской флоры. Более примитивные и, вероятно, более древние остатки двудольных найдены в Северной Америке, Португалии и Советском Союзе.

В Северной Америке, в штате Мэрилэнд, в свите Патуксент, относимой к неокому (баррем?), известны *Proteaephyllum*, *Rogersia* и *Ficophyllum*. В то время как первое не носит типичных признаков листьев покрытосеменных и может быть, например, представителем *Marsileaceae*, имея сеть однообразных тонких жилок на веерообразном листе, два последние не возбуждают основательных сомнений, хотя Э. Бэрри почему-то считает их скорее за *Gnetales*, к чему нет никакого повода, кроме недоверия к появлению столь древних двудольных. Их внезапное появление, при более широком развитии настоящих двудольных в вышележащих отложениях, скорее говорит против точки зрения Бэрри. В отношении своей родовой принадлежности эти листья, конечно, совершенно проблематичны, но это, возможно, еще более говорит о их большой примитивности. В свите Арундел известен только один остаток той же, но более узколистной *Rogersia*, возможно даже веточки *Cephalotaxopsis*. Зато в вышележащей свите Патапско, возраст которой считается альбским, содержится уже обильная флора настоящих покрытосеменных, с родами *Alismaphyllum*, *Cyperacites*, *Plantaginopsis* (который Бэрри относит условно к *Xyridaceae*), *Populus*, *Nelumbites*, *Menispermites*, *Sapindopsis*, *Celastrophyllum*, *Cissites*, *Araliaephyllum*, *Hederaephyllum*, *Proteaephyllum*, *Sassafras* и *Aristolochia*. В этой флоре нет еще платанов, так типичных для более верхних ярусов меловой системы, но, если даже все родовые определения по существу и проблематичны, во всяком случае потомакская флора указывает уже на большую дифференциацию листовых форм этих несомненных двудольных, с развитием листьев перистых, дланевидных, почковидных и эллиптических.

В Португалии, в барремской («ургонской») флоре Серкал найдено два вида растений (кроме многих папоротников, хвойных и цикадофитов), которые обнаруживают сходство с листьями покрытосеменных, имея сетчатую нервацию. Они отнесены к проблематическим родам *Choffatia* и *Protorhipis* и скорее всего представляют водяные растения. Весьма возможно, что они являются водяными папоротниками, но с 1894 г. эти остатки не изучались. Кроме того, здесь же найдены остатки замечательного растения *Delgadopsis* (быть может близкого к *Isoetes*). В более молодой свите Алмаржем (правильнее, Алмайрин), вероятно, аптского возраста, ничего замечательного не нашлось, но в еще более высоких слоях (альб) Буаркош было указано 22 вида покрытосеменных, а еще выше, в отложениях враконского яруса они уже господствуют. Совершенно ясно, что здесь покрытосеменные испытали значительное развитие как раз

в аптский век, в отложениях которого остатки, однако, не сохранились.

Таким образом, Португалия при сомнительности ее древнейших остатков (*Choffatia* и *Protorhipis*) не дает нам никакого материала о собственно примитивных покрытосеменных, свидетельствуя лишь о том, что, вероятно, в апте они получили свое первое развитие.

Между прочим можно отметить, что в альбских отложениях Мадагаскара тоже найдена древесина типа покрытосеменных.

На Дальнем Востоке первые проявления покрытосеменных обнаружены в двух взаимно удаленных районах: на Сучане, близ Владивостока, и далеко на севере, Среди растений чисто мезозойского облика (Криштофович, 1939) в ниже-меловых отложениях аптского возраста, венчающихся морской свитой альбского возраста, найдены были *Aralia lucifera* и *Cissites prodromus* — небольшие трехлопастные листья с лу-чисто-сетчатым жилкованием. Кроме того, в таких же отложениях Никанской свиты в Уссурийском крае в других местах найдены отпечаток однодольного *Pandanophyllum Ahnertii* в виде линейного листа с шиповатым краем и *Proteaephyllum reniforme*, тождественный с таким же остатком из свиты Патуксент, Если последний и не относится к двудольным, а представляет папоротник того же типа, что и в Америке, то первые три являются несомненными древнейшими двудольными и однодольными в Азии. Возраст слоев, в которых они залегают, может быть даже барремом.

На Севере найдены (Криштофович, 1937) такие же трехлопастные листья, отнесенные к новому виду — *Aralia kolymensis*. Подобные *Aralia* и *Cissites*, но других близких видов, были описаны ранее из свиты Патапско, из Буаркоша в Португалии и из более молодых меловых отложений, в том числе и на южном Урале. Этот тип является очень распространенным в эпоху развития более ранней фазы флоры покрытосеменных, хотя о систематическом положении этих растений среди семейств двудольных можно спорить, так как наименования их условны, хотя они, несомненно, принадлежат одному типу, Вполне вероятно, что на заре своего существования роды покрытосеменных еще не были сгруппированы в семейства, вполне аналогичные нынешним, почему такие древнейшие формы и не могут распознаваться, по крайней мере, без дополнительных данных об их плодах и семенах или о строении древесины. Интересно обратить внимание, что листья всех двудольных растений, которые мы рассматриваем как первичные, отличаются своими чрезвычайно малыми размерами, по отношению к листьям вышеследующих отложений, альбского и особенно ценоманского возраста, где они, наоборот, достигают гигантской величины, например листья *Platanus*, *Protophyllum* и др. Это явление наблюдается как в Америке, так и у нас на Сахалине и в Северо-восточной Сибири (Анадырь, Тас-тах). Так, типично мелкими являются наши дальневосточные *Aralia*, *Cissites*, американские *Rogersia*, и только *Ficophyllum* представляет лист средней величины. Несомненно, при такой повторяемости это явление не случайно, и на него обратил внимание В. А. Вахрамеев, изучая, повидимому, альбскую флору Приуралья.

В то время как эти древнейшие меловые покрытосеменные не дают по существу указаний на первое или первые семейства двудольных, возникшие в меле флоры несколько более позднего возраста обнаруживают присутствие уже ряда семейств, даже если учитывать только формы, в определении которых есть полная уверенность. Это будут *Magnoliaceae*, *Nymphaeaceae*, *Trochodendraceae*, *Menispermaceae*, *Platanaceae*, *Lauraceae*,

*Proteaceae* (?), *Moraceae*, *Myrtaceae*, *Aceraceae*, *Vitaceae*, *Caprifoliaceae* (многие *Viburnum*) и некоторые другие. Раннее проявление *Salicaceae* в виде *Populus arctica* встретило возражение, так как эти остатки оказались принадлежащими сем. *Trochodendraceae*, хотя пыльцевые исследования указывают и на присутствие пыльцы *Salix*. Многие остатки еще являются проблематичными в отношении их положения в системе (*Macclintockia*, *Credneria*, *Nordenskiöldia*), определение других в родовом отношении недостаточно доказательно. Остатки *Amentiflorae* в ценоманской флоре Европы не проявляются, и есть только единичные и часто сомнительные указания на их проявления в других флорах, например на Анадыре. Даже в очень молодой меловой флоре цагайской свиты на Амуре, в отношении многих форм уже имеющей третичные тенденции (*Taxodium*, *Sequoia*, *Ginkgo adiantoides*), остатков достоверных *Amentiflorae* нет или очень мало, и поэтому они едва ли могут принадлежать к семействам древнего происхождения, так как «*Betulites*» американского и нашего мела, по меньшей мере, проблематичны. Можно заключить, что с нижнего мела стал развиваться ряд порядков, в каждом из которых получали развитие более примитивные семейства, теперь частью занимающие подчиненное положение. Так, палеонтология вскрывает нам интересную историю сем. *Trochodendraceae*, несомненно, одного из более первичных, представители которого теперь являются реликтами с разорванными ареалами. Первые формы его, найденные в Гренландии и северных частях Америки и Восточной Азии и описанные сначала как *Populus arctica* и другие виды, оказались, когда нашли их семена и плоды, остатками *Trochodendraceae*, возможно — непосредственно родом «*Cercidiphyllum*». В отложениях верхнего мела, особенно, например, в цагайской свите, этот род составлял господствующий компонент растительной формации. Вероятно, древнейшие находки его относятся к свите Патапско в Америке («*Populus potomacensis*»). Теперь эти роды обитают в умеренной (Хоккайдо) и субтропической части Азии. Там же присутствует и род *Tetracentron*. Не вполне уверенное современное объединение родов *Trochodendron*, *Cercidiphyllum*, *Euptelea* и *Tetracentron*, их меняющееся положение в современных системах и своеобразии древесины, приближающейся к типу *Homoxylon*, определенно говорит о большой древности этих элементов. Таким образом, почти с самого начала развития покрытосеменных оно шло полифилетически, многими ветвями, с ярко выраженной гетерохронностью эволюции их органов.

Немного сведений дает палеонтология о происхождении однодольных, частью ввиду малой характерности листьев многих из них (злаки, осоки, ирисы, лилейные и др.). В свите Патапско мы встречаем *Alismaphyllum*, *Cyperacites*, в более высоких горизонтах есть *Sparganium* (?). Остатки пальм известны с верхнего мела (Северная Америка, Египет, Западная Европа). Остатки панданов известны из сенона Европы и никанской свиты Уссурийского края. Злаки также вполне достоверно отмечаются в отложениях верхнего мела (*Poacites Vucephali* Krysh. в Средней Азии).

При изучении истории развития семейств по палеонтологическим данным в меловом периоде интересно обратить особое внимание на водные растения, так как они, повидимому, в условиях этой однообразной в веках среды очень стойко удержали свои признаки, о чем говорят находки многих из них даже с ранних стадий мелового периода (*Alismataceae*, *Sparganiaceae*, *Nymphaeaceae*, возможно — род *Trapa*). Поэтому весьма возможна справедливость взглядов Гэтчинсона, который рассматривает *Butomaceae* и *Alismataceae* как наиболее древние семейства

однодольных, производя их от подсемейств *Helleboroideae* и *Ranunculoideae* сем. *Ranunculaceae*, рассматривая *Zingiberaceae* и *Gramineae* как климаксы разных линий, из чего приходится заключить, что уже в меловом периоде развились все семейства (Hutchinson, 1935).

В то время как верхне-меловая флора содержит еще значительное количество растительных остатков, трудно укладываемых в узкие рамки современных нам семейств и неопределимых даже при отличной их сохранности, и при этом не содержит совсем или содержит лишь признаки некоторых семейств, господствующих в современной флоре, растительность третичного периода уже в эоцене, и частью даже в палеоцене, мало-помалу приобретает вполне современный родовой и семейственный состав, особенно в пределах более понятной нам листопадной флоры, наиболее древней на востоке Азии и в Северной Америке (Аляска, Канада), где с миоцена намечаются даже современные виды, если их понимать широко. Быстро растет значение *Amentiflorae* и других семейств, преобладающих ныне. Определение ископаемых растений по листьям в последние годы проверяется и даже дополняется при помощи изучения остатков пыльцы и остатков плодов и семян. У нас этот метод получил особенно широкое развитие в работах И. М. Покровской и ее сотрудников (ВСЕГЕИ), после классических работ Кл. и Эл. Рид (Reid, 1915—1933), работ Кирхгеймера (Kirchheimer, 1936), в СССР П. А. Никитина (1935) и В. Шафера (Szafer, 1946) в Польше. Этот метод, особенно изучение плодов и семян, не уловимых в виде отпечатков, ярко осветил, между прочим, историю травянистых растений. Травы из однодольных уже определено появляются в меловых отложениях, чаще остатки их наблюдаются в третичных, особенно водных и прибрежноводных растений. При изучении листовых остатков мы встречаем лишь единичные остатки трав, что в значительной части зависит от трудности их сохранения вследствие малых шансов для листьев трав попасть в благоприятные условия (сгнивание на самом растении). Изучение семян значительно повышает процент находок травянистых растений.

Особенно ценные результаты дал в своей последней работе польский палеоботаник В. Шафер (1946). В плиоценовой флоре Кросценка в Польше он определил остатки *Polygonum*, *Stellaria*, *Thalictrum*, *Ranunculus*, *Ceratophyllum*, *Viola*, *Circaea*, *Proserpinaca*, *Hibiscus*, *Cicuta*, *Peucedanum*, *Oenanthe*, *Seseli*, *Chaerophyllum*, *Physalis*, *Solanum*, *Ajuga*, *Sambucus* *fulva*, *Valeriana*, *Trichosanthes*, *Carduus* и др. Количество видов травянистых растений достигает в Кросценке 30, при 80 видах деревьев и кустарников покрытосеменных и 17 видах хвойных. Путем остроумного подсчета Шафер определяет (по соотношению трав и древесных растений в современных формациях такого же состава) количество трав в 377 видов, из них 257 двудольных и 120 однодольных. Учитывая почти современный состав видов, можно думать, что подсчет его совершенно реален. Из этого мы видим, как даже в семенной флоре шансы трав быть сохраненными малы. При изучении листовых флор процент трав резко понижается, но, например, и во флоре Крынки (миоцен) мы находим *Ranunculus*, *Ceratophyllum*, *Phragmites*, *Typha* и ряд неопределимых злаков и осок. Однако нельзя совершенно отрицать и того, что в сплошных лесных формациях, а тем более тропического типа, процент травянистых форм ничтожен и сводится по большей части к водным, прибрежноводным и эпифитам. Но уже с палеогена мы встречаем *Cannaephyllum*, *Zingiberites*, *Spirematospermum*, видимо, обитавшие по сырым берегам и потому сохранившиеся в водоемах вместе с остатками *Nymphaea*, *Nelumbium*, *Trapa*, *Castalia*, частью известными еще с мелового периода.

Поэтому говорить о развитии трав как очень поздней стадии эволюции, хотя бы у двудольных, невозможно, несмотря на существование подобного мнения. Другое дело — развитие целых травяных формаций, возникших при соответственном изменении климата в виде степей. Широкое развитие новых видов и, может быть, родов в эту фазу является несомненным. Стеббинс (Stebbins, 1940) на основании фитогеографических данных утверждает, что многие сложноцветные (например *Mutisieae*), возникли еще в меловом периоде. В связи с резкой дифференциацией условий обитания в Северном полушарии в течение третичного периода виды травянистых растений получили громадное развитие, но в пределах семейств, сложившихся уже ранее.

В рамках данной статьи невозможно останавливаться на других вкладах палеоботаники в изучение филогении растений. Однако уже из вышесказанного можно вывести определенные закономерности эволюции растений, применение которых в процессе изучения поможет еще полнее восстановить ход развития растительного мира даже без дальнейших находок, в которых, однако, сомневаться не приходится.

### Общие выводы

Из известных нам фактических данных о растениях прошлого мы можем сделать следующие выводы.

1. Вследствие однообразия в течение всего прошлого времени и ограниченности характера основных факторов, воздействующих на растения (температура, влажность, свет, свойства почвы в связи с первыми, равно как борьба растений между собою и в отношении завоевания пространства), и, с другой стороны, вследствие единства плана организации химизма всех растений (белок — целлюлоза — клетка — расчлененный побег) получается не только однообразная реакция растительных организмов в приспособлении их к среде, но и проявление этих процессов независимо и полифилетически. Этим путем естественно создаются производящие и механические ткани, защитные приспособления воспроизводящих органов, например в виде явлений голоосеменности и покрытосеменности и, наконец, даже «покрытоплодности», притом в различных группах. Последнее явление, наблюдающееся в различных семействах: *Ficus* в сем. *Moraceae*, *Castanea* в сем. *Fagaceae*, *Pyrus* в сем. *Rosaceae* и даже у *Cynareae* (в сем. *Compositae*) в виде погружения плодов, функционирующих как семена в углубленное дно соцветия, мы можем рассматривать как «покрытоплодность», а эти формы, если бы их различное систематическое положение не было нам известно, а мы бы имели их только в ископаемом состоянии, мы могли бы объединить как «*Angiocarpae*». Точно также завязь у ряда семейств независимо от верхней переходит в нижнюю. Поэтому и самое возникновение семенных растений могло происходить независимо у различных групп при стремлении облечь голый мегаспорангий с зародышем защитными покровами. Этот процесс взаимодействия факторов и объекта является направленным, необходимым, но было бы грубейшей ошибкой понимать его телеологически, в смысле какой-то отвлеченной предопределенности. Таким же образом из совершенно различных частей организма у разных животных возникли крылья независимо у насекомых, птиц и млекопитающих.

Современные данные показывают, как было ошибочно изображать эволюцию растений в виде единой цепи, опираясь на редукцию полового поколения. Из данных палеонтологии вполне ясно, что мхи, ранее считавшиеся логическим звеном между водорослями и папоротниками, совер-

шенно выпадают из этой цепи как прямое связующее звено, хотя древность печеночников говорит о том, что они могли представлять одну из слепых специализированных ветвей развития.

2. Явления голосеменности, а возможно, и покрытосеменности возникли независимо у разных групп растений в результате взаимодействия одних и тех же факторов и структуры организма. Из папоротников возникли как голосеменные — птеридоспермы; голосеменность независимо развивалась у лепидофитов (*Lepidocarpon*) и у хвощевых, у которых присутствие семян было показано М. Елиашевичем. Не только нижняя завязь, но и покрытосеменность возникли независимо, последняя по крайней мере двумя известными путями: «via *Bennettiales*» и «via *Caytoniales*», дав, с одной стороны, основное ядро *Ranales*, а с другой, — *Achlamydeae*. Поэтому выделять как единую группу класс голосеменных, если понимать под ним всю совокупность вымерших и ныне живущих форм, является далее нерациональным. Это лишь стадия развития. Независимо возникла вторичная древесина, изменялись формы и характер жилкования листовой пластинки, проходившей стадии от лучистого простого жилкования до перистосетчатого у разных групп растений (папоротниковидные, покрытосеменные) просто, как стадии процессов усовершенствования листа в отношении его функции. Таковы и различные приспособления к переносу спор, семян и плодов (воздушные мешки пыльцы сосны, летучки семян *Bignonia*, *Welwitschia*, плодов *Acer*, *Ulmus*, *Ailanthus*, крючковатые шишки девонских спор *Kryshstofovichia*, семян *Polygala glochidiata*, *Villarsia nymphaeoides*, плодов *Geum*, *Eryngium* и пр.). Это повторение однообразных образований, возникающих совершенно независимо, дало повод Б. Гайате (Hayata, 1924) создать свою «динамическую систему», в которой он приписывал возникновение однообразных приспособлений прямой передаче наследственных признаков, производительно подменяя филогению растений в целом филогению отдельных признаков. С тем же процессом взаимодействия среды и организма связано явление гомологии.

3. Наряду с эволюцией существовавших в определенные периоды высокоорганизованных растений, скорее по линии их специализации и дифференциации, приводящих втупик, независимо эволюционировали и низкоорганизованные группы, дававшие всплески развития на самых различных ступенях геологической истории: мхи обнаружили энергичное развитие лишь с конца мелового периода, хотя существовали и ранее; дифференциация папоротников и широкое их развитие, начавшись в конце палеозоя, проявились особенно сильно в мезозое, сифонниковые водоросли обнаружили расцвет в триасе, диатомовые водоросли, возникнув к юрскому периоду (находки в лайасе), обнаружили расцвет в третичном периоде.

4. Наиболее прогрессивные группы («победители в жизненной борьбе» М. И. Голенкина), покрытосеменные растения, на многие миллионы лет завоевавшие поверхность земного шара (полихронные флоры), возникали не из высокоорганизованных форм, а из менее специализированных и пластичных групп, первые же, испытывая специализацию, становились «слепыми ветвями» и исчезали с лица земли, как птеридоспермы, гинкговые и беннеттиты. С этой точки зрения будущая флора земного шара не будет наследием развития сложноцветных, а скорее всего продуктом эволюции каких-либо более скромных представителей растительного мира, ждущих своего места под солнцем, когда новая климатическая пертурбация земного шара изменит условия установившихся с ледникового века географических зон и создаст новые территории, свободные для заселения.

5. Слабо специализованные группы, бывшие источником развития более прогрессивных, продолжали свое существование и далее, производя впечатление редукции, обязанное часто неотении. Так, подобно тому, как «нет великого Патрокла, жив презрительный Терсит», до сих пор продолжают свое существование *Cycadaceae* в виде *Cycas*, *Zamia* и др., в то время как беннеттиты мезозой вымерли без остатка. Продолжают свое существование *Marsileaceae*, хотя высшая стадия их развития, кейтонии, исчезла без следа к концу мелового периода.

6. Жизненность видов растений в широком понимании определяется периодами 10—20 миллионов лет (возраст многих видов новейшего образования, начинающих свое существование, гораздо короче, но все же измеряется сотнями тысяч и миллионами лет, что не исключает возникновения других и на наших глазах, как начало их жизненного пути). Жизненность родов и особенно семейств доходит до 100—200 миллионов лет, так род *Equisetum* живет с карбона, *Ginkgo* — с триаса, *Platanus*, *Laurus*, *Cinnamomum*, *Nelumbium* и др. — с конца мелового периода. Из 150 видов средне-плиоценовой флоры Кросценка лишь 33% являются «вымершими», будучи очень близкими к видам, живущим теперь вне пределов Европы. Остальные 67% представляют виды, живущие и поныне и, вероятно, в значительной части жившие в лесах Украины и юго-западной Польши еще со времени прихода туда тургайской флоры в миоцене, т. е. не менее 20 миллионов лет.

7. Резкие смены состава флор, наблюдаемые на некоторых территориях, например, в Европе в конце пермского периода, не являются результатом быстрого течения эволюции на месте какого-то особого брадигенезиса, а свидетельствуют о заселении этих территорий извне, после смены в них морского режима континентальным или влажного сухим.

8. Учитывая положение о длительности существования как семейств, родов и видов, так и флористических областей и экологических формаций, можно определенно утверждать, что высказываемые иногда взгляды об отсутствии эволюции, подтверждаемой палеонтологически, или «приостановке эволюции» в духе идей Шпенглера (например Гериберт Нильсен), не имеют под собой ровно никакой почвы. Эти авторы не учитывают слишком большой краткости четвертичного периода (1 000 000 лет) и современной эпохи (15 000—25 000 лет) по сравнению с длительностью существования полихронных флор и родов растений, и потому эти суждения столь же примитивны, как обывательские толки об «изменении климата» за 10—20 лет.

9. Нельзя отрицать, что мы знаем очень мало или, вернее, почти не знаем действительных переходных форм, но эти так называемые «пробелы геологической летописи» есть отчасти лишь следствие недостаточности наших знаний или, скорее, — недостаточности понимания объектов, так как они в том или ином смысле исчезают как «белые пятна» на географической карте, хотя, с другой стороны, нельзя отрицать, что шансы сохранения в ископаемом виде быстротечных и малочисленных понятия криптогенности. Кроме того, проявляясь перед нами еще неоформленными, не закончившими развития и не укладывающимися в систему известных нам теперь видов растений, они сами по себе трудно распознаваемы в отношении их систематического положения на этой ранней стадии, точно так же, как новорожденный младенец не похож на своих родителей, хотя может быть их вылитым портретом в зрелом возрасте.



Если не следует быть слишком оптимистичными и ожидать, что в ближайшее же десятилетие палеоботаника поднимет завесу Изиды над развитием растений нашей планеты, то нет ровно никаких оснований думать, что она все же не откроет нам этой завесы как путем изучения имеющихся, так и открытия новых данных при учете намеченных выше закономерностей развития, установленных палеонтологически, при дальнейшем развитии путей и методики исследования и, конечно, при поддержке и проверке выводов сравнительно-морфологическим и географическим путем, которые сами по себе беспочвенны и иногда могут повести к совершенно ложным выводам об эволюции, что показало увлечение такими фетишами морфологических голомогий, как чередование поколений, идея спорофилла, явление голосеменности и прочее, хотя установление их самих по себе чрезвычайно важно при правильном истолковании в свете палеонтологии.

## ЛИТЕРАТУРА

- Криштофович А. Н., 1929. Открытие древнейших двудольных покрытосеменных и эквивалентов потомакских слоев на Сучане в Уссурийском крае. Изв. Геол. ком., 18.
- Криштофович А. Н., 1937а. Ботанико-географическая зональность и этапы развития флоры верхнего палеозоя. Изв. АН СССР, сер. геол., 3.
- Криштофович А. Н., 1937б. Двадцать лет советской палеоботаники. Природа, 10.
- Криштофович А. Н. 1945. Палеоботаника. Сборник статей «Успехи биологических наук в СССР за 25 лет».
- Никитин П. С., 1935. Семенная мюлленовая флора у Томска. ДАН СССР, 3, 3. (Также ряд других работ того же автора).
- Berry E. W., 1945. The beginnings and history of land plants. The Johns Hopkins Univ. Stud. in Geology, 14.
- Chaney R. 1948. On *Metasequoia*. Proc. Nat. Acad. Sci., 34, 503.
- Florin R., 1927. Preliminary descriptions of some Palaeozoic genera of *Coniferae*. Ark. Bot., 21A, 13.
- Florin R., 1938. Koniferen des Oberkarbons und des unteren Perms. Palaeontographica, 83B.
- Florin R., 1939. The morphology of the female fructifications in Cordaitales and Conifers of Palaeozoic age. Bot. Notiser, p. 547.
- Florin R., 1940. On Palaeozoic Conifers from Portugal. Publ. Mus. e Labor. miner. e geol. Fac. Cienc. do Porto, 18.
- Florin R., 1940. On *Walcomia* n. gen. Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handl., Tredje serien, 18, 5.
- Hayata B., 1921. The natural classification of plants according to the dynamic system. Jcon. plant. formos. nec non et Contr. ad flor. formos. 10.
- Kirschheimer F., 1936. Beiträge zur Kenntnis der Tertiärfloora, Früchte und Samen aus dem deutschen Tertiär. Palaeontographica, 82. Aht. B.
- Keyes Ch., 1935. Oldest flowering flora of which we know and Des Moines Coal Measures. Pan. Amer. Geologist, 72, 5. (Реферат А. Н. Криштофовича, 1941. Цветки покрытосеменных растений из каменноугольной системы в Сев. Америке. Природа, 4. По сообщению В. Дарра, это открытие не подтвердилось).
- Reid C. and E. M., 1915. The Pliocene floras of the Dutch-Prussian border. Medel. Rijksofsp. Delstoffen, 6.
- Sahni B., 1932. *Homoxyylon rajmahalense* gen. n. et sp. n. A fossil angiospermous wood devoid of vessels from the Rajmahal Hills, Behar. Mem. Geol. Surv. India, New ser., 20, 2.
- Sahni B., 1933. The wood anatomy of a homoxyloous dicotyledon *Tetracentron sinense* Oliv. Ind. Sci. Congr., Sect. Bot., Patna.
- Stebbins G. L., 1940. Additional evidence for a Holarctic dispersal of flowering plants. Proc. 6 Pacif. Sci. Congr., 3.
- Szafer W., 1946. Flora pliocenska z Kroscenka N/Dunajcem — 1. Czc. ogólna, Rozpr. wydz. math. prz. Polsk. Akad. Umiejętn., 72, Dz. B. 1.

## ЗНАЧЕНИЕ РАЗЛИЧНЫХ МЕТОДОВ В СИСТЕМАТИКЕ РАСТЕНИЙ, ПРЕИМУЩЕСТВЕННО АНТНОРНУТА

(К оценке «новой» систематики)

Б. М. Козо-Полянский

Теория систематики растений в последнее время привлекает к себе все большее внимание науки. Отчасти это связано с назревшим обновлением системы растительного мира и соответственно с необходимостью проверки «психического инструментария», примененного для этой задачи; отчасти это зависит от влияния генетики, проникающей все больше в область систематики. При этом наблюдается ряд неясностей и смешение некоторых основных понятий. Из зарубежной науки эта путаница проникает и к нам.

Для того чтобы обновление системы было успешным и для того чтобы зарубежные «моды» не получили у нас распространения, советской ботанике необходимо уточнить свои позиции и в данной области.

### I. ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ В СИСТЕМАТИКЕ РАСТЕНИЙ

Работа систематика обнимает следующие элементы: 1) установление признаков отдельных систематических единиц; 2) установление сходств и различий между ними; 3) установление места в *данной* системе (определение, идентификация); 4) установление принципов оценки признаков сходств и различий для систематики; 5) конструирование системы: расчленение, последовательность (сериация), соподчинение (иерархия), связи; 6) выведение «законов» формы эволюционного процесса («законы» филогении); это обязательно и возможно только для эволюционной систематики; 7) дедуктивное приложение этих законов для оценки признаков при построении системы.

Вначале (1—4) мы имеем дело с собиранием материала (констатирующие моменты), далее — с его обработкой (интерпретирующие моменты). Первые этапы относятся к области диагностики (фитографии), вторые — к области таксономии или таксологии (в этимологическом смысле слова).<sup>1</sup> Диагностика составляет основу и отправной пункт всей систематики. Без нее невозможна таксономия. Но диагностика призвана представлять материал для таксономии, и постольку этот материал имеет цену для нее,

<sup>1</sup> Так как полная научная систематика немислима без оценки признаков, то термин «таксономия» обычно считается синонимом термина «систематика».

поскольку он собран при свете ее указаний. Таксономия опирается на диагностику. Диагностика ориентируется на таксономию (в идеале).

Таким образом, таксономии принадлежит ведущая роль. Диагностика без таксономии слепа. Сведение систематики к диагностике является обесцениванием, выхолащиванием первой.

Существует ряд направлений в систематике, различающихся по их соперничаям, которые представлены и в современной науке, а отчасти соперничают в ней. Эти направления следующие: 1) систематика *ad hoc* или искусственная («целевая» систематика), с двумя уклонами: а) утилитарный (экономический) и б) теоретический (синоптический); 2) «естественная» в историческом смысле слова («морфологическая» — неудачный эпитет) систематика, с двумя уклонами: а) тип Адансона (универсальный метод), б) тип Жюссье (метод субординации); 3) «динамическая» систематика (в смысле Бунзо Гайата); 4) типологическая («идеалистическая») систематика; 5) филогенетическая (генеалогическая) систематика (филогения, филогенетика), в дарвинистическом и других ее выражениях. Тип 3 логически близко примыкает к 2а, 4 — к 2б, 5 — к 2б. Историческая последовательность такова: 1а, 1б, 2а, 2б, 4, 5, 3. Мы находимся в периоде типа 5, со вспомогательной ролью 1а; 2б существует как трудно устранимый пережиток, 3 и 4 — как явления реакционного порядка; 4 был связан с немецкой фашистской лженаукой, 3 — с формальной генетикой.

В последнее время пропагандируется «новая», аналитическая или экспериментальная систематика. Как мы убедимся, она не имеет значения принципиального направления.

Основные направления систематики отличаются по следующим признакам.

I. Общее миропонимание (картина мира). Например: 1) признание объективной реальности мира или 2) отрицание ее: а) фиксизм<sup>1</sup> (с крайним выражением в виде креационизма) или б) трансформизм (истинный или ложный, с «потенциальным творением»).

II. Понимание задачи, а именно: а) добиться удобства, обозримости разнообразия единиц (объектов или идей); б) отразить «творческий» (мистический) «план» в природе; в) отразить комбинативные связи; г) отразить генеалогические отношения, «движение» и «связь» в эволюции единиц.

III. Охват диагностического материала: 1) использование произвольно выбранных признаков: а) имеющих экономическое значение или б) устойчивых или удобных для диагностики (например наглядных, распространенных и т. д.); 2) использование всех доступных признаков.

IV. Оценка признаков и ее критерии: 1) признание равноценности всех признаков, или 2) признание разной их важности по субъективным побуждениям (удобство, экономическое значение и т. д.), или 3) признание разной важности, пропорционально физиологическому их достоинству, или 4) признание разной важности, пропорционально историческому их достоинству, т. е. пригодности для установления эволюционных «движения» и «связи»; отсюда — особое отношение к палеонтологии, эмбриологии, анатомии, например консервативные структуры) и т. п., или 5) признание разной важности в зависимости от пригодности для целей сведения к «радиантам».

<sup>1</sup> Признание неизменности организмов.

V. Приемы распределения единиц: 1) безразличное распределение в любом направлении; 2) восхождение «от простого к сложному» и т. д., 3) сведение нетипичного к типичному (или к идеальному), — «периферий» к идеальным «центрам» («радиантам», пример — «идеальное растение»); 4) выведение потомков из предков.

VI. Трактовка понятия «родства»: 1) в логическом, фигуральном смысле, т. е. в смысле формального сходства; 2) в смысле способности к соединению («химическое» родство в широком смысле слова); 3) в генеалогическом смысле, в двух вариантах; предковое родство (*affinitas ancestralis*) и единокровность (*consanguinitas*).

VII. Трактовка понятия «совершенство», а именно: 1) игнорирование его; 2) совершенное — более «благородное», «высоко организованное» и т. п., (субъективно); 3) совершенное — более полно выражающее идею; 4) совершенное — позднейшее по происхождению, т. е. более новое исторически и стоящее выше в эволюционных рядах.

VIII. Оценки сходства. Например: 1) все сходства равноценны в смысле свидетельства о систематической близости; 2) сходства глубокие, зависящие от единства происхождения (гомологии), имеют большее значение, чем поверхностные, зависящие от единства позднейшего приспособления (аналогии); необходимо отличать мнимые сходства (конвергенции) от коренных сходств.

IX. Отношение к атипичному. Например: 1) игнорирование атипичных свойств и систематических единиц; 2) усердное использование их а) для сведения других, изолированных единиц к «типам» (радиантам) или б) для выведения других единиц от предков.

X. Представление о форме системы, т. е. о наглядном ее выражении: 1) горизонтальный ряд, с «чтением» в любом условном направлении; 2) географическая карта, сеть; 3) лестница; 4) серия лучистых фигур; 5) филема или родословное «дерево», в условном смысле слова, так как имеет место соединение «копьев» «ветвей» (при гибридизации и симбиогенезе) и нет «корня» такого, как у дерева; 6) более или менее значительное число вращающихся кубов.

XI. Число возможных систем, а именно: 1) одновременное сосуществование многих альтернативных систем, построенных на основе разных субъективных признаков систематизации, или в зависимости от субъективного их выбора, или от разных целей экономической систематизации; 2) одновременное сосуществование совокупно мыслимых систем (сложное и особенное построение динамической систематики, вкратце не представляемое); 3) последовательное во времени существование ряда систем, постепенно приближающихся к адекватному отражению картины взаимоотношений, данных в природе; 4) одновременное сосуществование ряда систем в зависимости от субъективного представления об идеях или типах.

Основные направления в систематике схематично можно охарактеризовать следующими формулами.

1. Искусственная. I. 1. а (на практике или также в теории). — II. а. — III. 1. — IV. 2. — V. 1. — VI. 1. — VII. 1. — VIII. 1. — IX. 1. — X. 1. — XI. 1.
- 2а. Естественная Адансона. I. 1. а. — II. б. — III. 2. IV. 1. — V. 2(?). — VI. 1. — VII. 2(?). — VIII. 1. — IX. 1. — X. 2. — XI. 3.
- 2б. Естественная Жюссье. I. 1. а. — II. б. — III. 2. —

- IV. 3. — V. 2. — VI. 1. — VII. 2. — VIII. 1. — IX. 1. — X. 2.  
 3. — XI. 3.  
 3. Динамическая. I. 1. а. — II. в. — III. 2. — IV. 1. —  
 V. 1. — VI. 2. — VII. 1. — VIII. 1. — IX. 1. — X. 6. — XI. 2.  
 4. Типологическая. I. 2. а. — II. б. — III. 2(?). — IV. 5. —  
 V. 3. — VI. 1. — VII. 3. — VIII. 1. — IX. 2. а. — X. 4. — XI. 4.  
 5. Филогенетическая. I. 1. б. — II. г. — III. 2. — IV. 4. —  
 V. 4. — VI. 3. — VII. 4. — VIII. 2. — IX. 2. б. — X. 5. — XI. 3.

Итак, филогенетическая систематика, филогения, характеризуется следующими признаками.

Она признает объективную реальность природы и трансформизма, эволюции или «органического процесса». Свою задачу она видит в том, чтобы отразить «генеалогические» отношения, «движение» и «связь» в эволюции организмов, т. е. их филогенез. Ее задача «объективна», хотя попутно достигаются и антропоцентрические удобства (обозримость многообразия). Она охватывает все доступные признаки, открывая все новые и новые их группы. Материалу придается разная степень важности, пропорционально — способности пролить свет на историю объектов. Поэтому, например, фактам палеонтологии, эмбриологии, сравнительной анатомии и т. д. уделяется особое внимание. Последовательность в системе от предков к потомкам (выведение, филиация). Понятие родства принимается, в эволюционном или генеалогическом его смысле. Степень совершенства определяется по месту в генеалогии, т. е. пониманию его — историческое. Только глубокие, гомологические сходства служат основанием для суждения о родственной близости. Атипичное, уклоняющееся от нормы, привлекает особое внимание как пособие для установления родственных связей, т. е. для целей выведения потомков из предков. Наилучшим выражением эволюционных систематических отношений признается филема или «родословное дерево». Система постоянно перестраивается в соответствии с углублением фактических знаний и уточнением наших понятий о систематизируемых объектах и о приемах их систематизации. В каждый данный момент времени наукой создается своя наиболее совершенная система, но в следующий момент она должна уступить место более совершенной. Понятно, что всегда остается нечто положительное — зерно истины — в наследство от предшествующей системы — последующей, если только первая стояла для своего времени в какой-нибудь степени в соответствии с действительностью и здесь имеем «относительность всякого знания и абсолютное содержание в каждом шаге познания вперед».<sup>1</sup>

Сразу видно, что для советской науки обязательна только филогенетическая систематика, так как только она исходит из признания объективного существования природы, ее познаваемости и ее историзма. Кроме того, приемлема искусственная систематика как нечто подсобное для специальных, скромных целей, например утилитарных. Идеологически враждебны советской науке: естественная систематика в обоих ее подтипах, как ставящая себе мистическую, ложную задачу — отразить план творца (креационизм), и типологическая, в основе которой лежит субъективный идеализм. Наконец, динамическая систематика, мыслимая как один из возможных приемов анализа признаков и систематизации, особенно мелких единиц, не может удовлетворить нас, так как она игнорирует историзм систематизируемых объектов и их генеалогическое родство

<sup>1</sup> В. И. Ленин, *Философские тетради*, 1947, стр. 154.

и, следовательно, не отражает объективной картины мира, важнейших, присущих ему связей объектов.

Принципы и вытекающие из них методы филогенетической систематики, которые относятся к обработке ее материала, уже рассмотрены мною в другой работе.<sup>1</sup> Ниже будут вкратце проанализированы «методы» или источники фактического материала, как правило, имеющего только диагностическое значение, при этом — исключительно в его отношении к дарвинистической филогении. Имеется в виду преимущественно группа *Anthophyta*, систематика которой особенно настоятельно требует обновления, а следовательно, и переоценки методов.

## II. ПРИНЦИПЫ ОЦЕНКИ ИСТОЧНИКОВ ФИЛОГЕНИИ РАСТЕНИЙ

При оценке фактического материала систематики с точки зрения ее филогенетических принципов, необходимо иметь в виду следующий «анализатор».

1. Является ли материал экспериментальным или наблюдательным? Эксперимент нельзя смешивать с опытом, эмпирией.

2. Влияет ли эксперимент на самый филогенез, т. е. на формирование или становление и развитие систематических единиц, или эксперимент ставится только над результатами филогенеза? Иначе говоря, является ли эксперимент действием над филогенезом (прямые данные) или лишь «по поводу филогенеза» (косвенные данные)?

3. Является ли материал конструктивным или нет? Конструктивным материалом мы назовем такой, который, сам по себе взятый, дает возможность суждения о том, какие единицы (или структуры) являются предками и какие потомками, т. е. способен показать движение (трансформацию), его направление и связь (преемственность, переходы).

4. Автономен ли материал или зависим? Иными словами, имеют ли анализируемые данные сами по себе конструктивный характер или они приобретают его только при условии некоторых допущений а priori, доказуемых вне самого материала, например в области общей биологии? Насколько устойчивы эти допущения (постулаты)?

5. Насколько значителен «конструктивный потенциал» анализируемого материала? Способен ли он быть основанием для системы в целом или только для ее частей или частных?

6. «Универсален» ли анализируемый материал или имеет частный характер? Важно знать следующее: а) имеет ли данный материал значение для систематики мелких единиц (ниже вида, вид, реже род: микросистематика), средних (семейство, порядок, мезосистематика) или высших (выше порядка: макросистематика); б) касается ли данный материал всех или только некоторых групп или разделов растительного мира; в) имеет ли материал силу только для ныне живущих или также для вымерших форм; г) простирается ли роль анализируемого материала и на живые, и на мертвые объекты; д) какова техническая доступность данного материала.

Более частными вопросами являются некоторые другие, из которых подчеркнем следующие: е) способен ли данный материал помочь отличить конвергентные сходства от сходств, порожденных филогенетическим родством: для этого он должен быть обилён рудиментами, ретенциями

<sup>1</sup> Законы филогенеза растений и дарвинизм. (Гр. лаб. эволюц. экологии АН СССР, 1, 1940). Нуждается в модернизации.

и т. п.; ж) способен ли помочь данный материал отличить простоту примитива от простоты совершенства, т. е. от редукиций, упрощений (важны те же категории структур и функций, что в б; з) (только для цветковых) дает ли испытуемый материал глубокие и обильные диагностические сведения о цветке — основе систематики *Anthophyta* (аналогичные специальные вопросы существуют для большинства групп).

В итоге можно ожидать разделения технических «методов» систематики на ведущие и вспомогательные. Идеален был бы «метод» экспериментальный, с экспериментом над самим филогенезом, т. е. прямой, с большим конструктивным потенциалом, автономный, универсальный, технически доступный, а также легко вскрывающий конвергенции и редукиции и, наконец, многое дающий по цветку для группы цветковых. Такого метода, такой единой категории данных не существует. Необходимо стремиться «объять необъятное», чтобы не упростить и не исказить действительности.

### III. ОЦЕНКА ИСТОЧНИКОВ ФИЛОГЕНИИ РАСТЕНИЙ

#### А. Палеонтология

Ископаемые ботанические документы (остатки, отпечатки, продукты жизнедеятельности растений), которые являются объектами палеонтологии растений (пока все еще не ставшей палеоботаникой), не дают возможности для экспериментов над филогенезом: они мертвы. Этот материал свидетельствует о филогенезе исключительно косвенным путем. Тем не менее он первостепенно важен для филогении в своей специфике. Палеонтология фактически располагает реальными и конкретными документами прошлой истории растительного мира, чего нельзя сказать ни об одной другой отрасли знания. Это — действительные фрагменты филемы. Выражаясь образно, филема, кроме верхушек верхних ветвей в виде ныне живущих представителей, погребена в толщах земной коры. Самый факт, что известный организм найден в ископаемом состоянии, особенно в древних отложениях, и еще, если это вымерший тип, придает ему особую историческую ценность. Именно среди ископаемых и вымерших растений следует, как правило, искать предков современных. Этот материал ясно говорит о движении, о превращении форм в последовательности геологических периодов и эр, дает объективные ряды последовательных во времени, связанных глубокими сходствами форм, ясно указывает в стратиграфической восходящей гамме направление движения-трансформации, т. е. — основания, начала и вершины — концы этих рядов. Иначе говоря, даются объективные картины органического прогресса. Такой материал далее вскрывает в движении и генетическую связь в виде переходных, сборных, синтетических форм, обильных среди вымерших представителей. Они и вымерли по причине своей «половинчатости» как временные, пробные модели, трудно мыслимые в современной природе. Этот материал, наконец, имеет еще одно исключительное качество: он датирован в геохронологическом аспекте. Ясны не только последовательности моментов трансформации во времени вообще (часто — и в пространстве), но и даты их осуществления, выраженные в конкретных единицах. Например не только известна последовательная смена эпох дробянок, водорослей, голоросстов-псилофитов, папоротникообразных, голосеменных, цветковых, видно, что эти группы не просто сменялись или превращались одна в другую (ясность не всегда одинакова), но также и то, когда происходили

эти события по урановым и другим «часам». Благодаря всем этим качествам палеонтологический «метод» или материал в систематике растений является в значительной степени конструктивным. Этим обусловлено существование особого частного приема в филогении: судить о генеалогической серии по геологической последовательности.

В основе применения данных палеонтологии для целей филогении лежат допущения: 1) что организмы, последующие во времени, суть потомки форм, предшествующих им, 2) что наличие переходов (представителей или структур), при соответствии с геологической последовательностью, говорит о существовании в этих случаях генеалогической связи и 3) что глубокие сходства, как правило, являются гомологическими, т. е. служат показателями генеалогического родства. Основательность этих допущений у дарвинистической биологии не вызывает сомнений. Поэтому палеонтологический материал может быть оценен как «автономный» инструмент филогении. Факт, что глубоко сходные, но не тождественные формы растений АБВГД и т. д. сменяют друг друга в последовательной восходящей стратиграфической серии, не может не быть истолкован как следствие их такой исторической преемственности.

В основном материал палеонтологии является наблюдательным, но эксперимент над продуктами филогенеза и здесь возможен: например химическая обработка и анализ остатков псилофитов, установившие наличие у них примитивного лигнина.

Палеонтологический «метод» охватывает только мертвые ископаемые остатки и при этом преимущественно вымерших форм. Имея значение особенно для макросистематики и для бесцветковых форм, он все более начинает применяться и для микросистематики, включая семенные и даже цветковые (*Ginkgo*, *Liriodendron* и другие в работах Шапаренко, Бэрри и других). Для групп, где диагностика опирается на цитологию (водоросли, грибы), особенно на кариографию и цитогенез (смену кариотических фаз и т. п.), палеонтология почти бессильна (сравни, однако, диагностику вымерших диатомей по оболочкам клеток и данные палинологии). Палеонтология дает определенную оценку простых структур: простое в более древних отложениях и упрощенное в более новых. Подход к потомкам путем восходящих «хронологических» рядов позволяет вскрывать конвергенции и расчленять порочные в филогенетическом отношении группы (например подход к *Hydropterides* через *Tingiales* и *Sphenophyllales*). Техника тонкого исследования ископаемых остатков (шлифовка, мацерация) специфична и не является общедоступной.

Таким образом, палеонтология растений или фитопаалеонтология не является и не может быть полной палеоботаникой. Например генетика вымерших растений и их физиология вообще, их экспериментальная морфология просто невозможны. Находки ископаемых растений, особенно древних и промежуточных, настолько случайны и единичны, что норма часто бывает проблематичной. Поэтому тератология в палеоботанике не может играть роли. В основном диагностический материал палеонтологии — материал макро-морфологический. Тем не менее утверждение, что «палеонтологический метод является тем же морфологическим (имеется в виду неонтологическая морфология. — Б. К.), отличаясь лишь тем, что при палеонтологическом методе изучается морфология и анатомия ископаемых растений» (Розанова, 1930), страдает поверхностностью. «Морфологическая точка зрения» или трактовка в палеонтологии и неонтологии прилагается к принципиально качественно различным объектам, а потому и эффект приложения крайне различен. Нельзя забывать, что недра



земли таят в себе предков современного растительного населения земли и чем глубже, тем более древних. Неонтология<sup>1</sup> изучает, в основном, «победителей», палеонтология — «побежденных».

Впервые палеонтология растений была успешно применена для их филогении Геккелем (1866), если не считать первых попыток Броньяра и Унтера. Обобщения огромной важности были сделаны Скоттом, Арбером, Циммерманном и другими. Относительно значения открытия семенных папоротникообразных (Скотт и Оливер, 1903) Тимирязев сказал: «Едва ли когда-нибудь эволюционное учение приобретало такое решительное, прямое и широкое подтверждение своего основного положения об единстве всего живущего». Эволюционная связь «споровых» и «семенных», предположенная Горяиновым и Гофмейстером, была окончательно доказана. Изучение псилофитов, которые оказались предстеблевыми растениями (*Procormophyta* Н. Арбера), благотворно погрязло всю систематику растений. Был, наконец, пролит свет на происхождение основных органов: корня, стебля и листа, окончательно доказано происхождение *Cormophyta* от сложных водорослей и освещен филогенез крупных разделов *Cormophyta* в целом, причем удалось «перекинуть мост» даже между мохообразными и папоротникообразными растениями. Любая работа по макрофилогении, особенно папоротникообразных и голосеменных, а также некоторых «скелетных» водорослей, дает множество блестящих подтверждений исключительной ценности палеонтологии для филогении. В последнее время делаются интересные попытки статистической, максимально объективной обработки палеонтологических данных (Циммерманн, с 1930) и выражения хода изменений в рядах известных форм в виде геохронологических кривых. Например наблюдается увеличение размера древесных форм в такой последовательности: нижний девон — 0 м, средний — 1.6 м, верхний — 5 м, нижний карбон — 8 м, верхний — 15 м и дальнейший рост в направлении к современности. Дихотомическое расчленение оси побега от 100—80% (от числа известных форм) в нижнем девоне доходит до 50% в верхнем карбоне с тем, чтобы приблизиться к 0% в современности. В роде *Sphenophyllum* наличие свободных теломов (resp. филлоидов, т. е. элементарных органов, типа «разветвлений» ринний) по 100% в верхнем девоне падает до 75% в нижнем карбоне, 30% — в верхнем, 20% — в красном лезье и т. д. Следствия отсюда вытекают с необходимостью. Тем не менее надежность палеостатистических умозаключений всецело зависит от качества обрабатываемого материала. Например тот же Циммерманн (1931) будто бы на основании современных палеоботанических данных признает большую древность и первичность группы безлепестных или однопокровных цветковых растений, в сравнении с раздельнолепестными и спайнолепестными, т. е. присоединяется к школе Энглера. Оказывается, что в основе лежат старинные, относящиеся к 1897 г. подсчеты Бесси. По ним выходило, что в меду имелось налицо 61—64% безлепестных, а в современной природе их всего 15%, — раздельнолепестных же соответственно 32—34 и 36%, спайнолепестных 4—5 и 48%.

Расчеты Бесси, однако, основаны на данных Фонтэна, относящихся к 1883 г. Они, во-первых, совершенно устарели. Позже были найдены остатки покрытосеменных триасового и юрского времени,<sup>2</sup> так что мелкие остатки потеряли решающее значение. Кроме того, возраст ископаемого материала, который вошел в работу Фонтэна и Бесси, теперь оце-

<sup>1</sup> Неонтология есть биология за вычетом палеонтологии, т. е. она есть биология живых организмов или живущих в настоящее время.

<sup>2</sup> Сомнительные данные. *Ред.*

нивается иначе. Во-вторых, эти данные всегда страдали крупным недостатком: возможно, что они давали ложную картину. Точность определения ископаемых растений по листьям весьма проблематична (вспомним сходство листьев кленов, платанов и ликвидамбаров, лещин, вязов и тэков и т. д.). Но еще важнее разная способность к фоссилизации, т. е. превращению в ископаемый остаток. Больше данных для сохранения имеют листья листопадных деревьев, которые образуют леса вблизи водоемов с илистым дном. Как раз среди таких растений много безлепестных. Что было еще кроме них в те времена, к которым относятся подсчеты Бесси, мы почти не знаем или знаем несравненно хуже. От современной дубравы легче уцелеет дуб в виде отпечатков листьев, чем сотни видов трав той же дубравы. Но «палеонтология одновременно представляет и величие и убожество» (Годри). Палеонтологический материал, по выражению Гёбеля, это библиотека, которая подвергалась пожару, потом наводнению, потом была изъедена мышами и развеяна ветром. Доверия заслуживают только положительные данные палеонтологии (Дарвин). Но и в них необходима осторожность. В 1923 г. Госкинсом было описано по стеблям «древнейшее покрытосеменное растение» *Angiospermophytum americanum* из каменноугольных отложений. Тогда древнейшие представители этой группы были известны из меловых отложений. Сьюорд показал, что Госкинс имел дело не со стеблями, а с черешками, и не цветкового вида, а семенного папоротника (*Medullosa*). Ископаемые остатки под именем *Sporokarpon* и *Traiquairia*, описанные в качестве органов (массулы) *Hydropterides*, по более новым данным, относятся к животному миру, к радиоляриям (Мак Лин, 1922). Даже более того: меловой динозавр (ящер) *Aachenosaurus multidens* оказался при более детальном исследовании фрагментом древесины двусеменодольных (Сьюорд, 1911). Говелак назвал одну свою статью (1890) «О растительной природе аахенского ящера».

## Б. Неонтология

### 1. Физиология

1. Генетика. Из неонтологических наук о растениях для филогении более всего можно ожидать от физиологии, именно физиологии изменчивости и наследственности (генетики), если бы она оправдывала свое название. Генетика призвана изучать процесс становления органических форм или формообразование, путем которого и осуществляется филогенез. Если палеонтология располагает данными о прошлой истории растений, то генетика должна исследовать ее фактический ход в настоящем, доступном эксперименту и прямой констатации.

Такая истинная генетика — «генетика генезиса», — т. е. учение о становлении организмов, нашла свое выражение только в советское время в лице молодой советской мичуринской генетики, которая одержала решающую победу в биологии, только в 1948 г.

Мичуринская генетика, занятая решением важнейших народнохозяйственных проблем, еще не занималась вопросами эволюционной систематики. Проблема «Мичуринская генетика и эволюционная систематика (филогения)» весьма актуальна для разрешения в теории и на практике, — в принципах и в конкретном применении.

На исторической сессии ВАСХНИЛ (1948) впервые в истории ботаники было освещено экологическое значение двойного оплодотворения у цветковых растений. «Благодаря двойному оплодотворению получается пища особого рода, совмещающая в себе видовое богатство

приспособления»,<sup>1</sup> — гибридная пища, содействующая изменчивости наследственности. Возникновение двойного оплодотворения есть ароморфоз в эволюции растений. Таким образом, дается оценка филогенетического положения типа цветковых как группы, принципиально отличной от других высших растений, в частности от голосеменных, и вместе с тем объясняется ее внезапный расцвет в меловом периоде, ее «победа в борьбе за существование».

Чрезвычайно важно для макрофилогении следующее указание великого преобразователя природы И. В. Мичурина. «При самом поверхностном взгляде на происхождение многочисленных видов и родов форм растительного царства становится вполне ясным, что одной из главных причин к этому послужило именно скрещивание между собою не только отдельных видов, но и разных родов растений и их семейств, накопившихся в течение многомиллионного периода лет существования растений на земном шаре». Отсюда следует, что некоторые «сборные» или синтетические типы, которые обычно расцениваются в качестве переходных, связующих звеньев, на самом деле являются результатом скрещивания тех типов, свойства которых они в себе совмещают. Необходима осторожность в трактовке переходных форм между растительными типами (систематическими единицами) разного ранга, в тех случаях, когда последние жили или живут одновременно и географически не изолированы. Например псилофиты не могли быть результатом скрещивания мохообразных и папоротникообразных, свойства которых они соединяют, уже потому, что в их время еще не существовало ни той, ни другой группы. Но среди современных цветковых можно встретить немало «переходных» родов и даже семейств, уже возбуждавших подозрение об их гибридном происхождении (М. Г. Попов).

И здесь эксперимент по искусственному скрещиванию, с применением активных мичуринских методов, может помочь правильно разрешить многие конкретные филогенетические проблемы.

Имея широчайшую программу и мощные методы переделки природы растений, мичуринская генетика призвана пролить новый свет на происхождение систематических единиц различного ранга. В частности, необходимо ожидать коренного пересмотра категорий микросистематики и путей вскрытия их филогенеза. Открываются возможности, еще не использованные микросистематиками, направленного экспериментирования над филогенезом, не только для получения новых форм для хозяйства, что широко осуществляется, но также для решения вопросов филогенеза различных представителей естественной флоры.

Недавно (1948) опыты ученика акад. Лысенко, Авакяна, прямо и экспериментально показали, что, например, *Triticum aestivum* (мягкая пшеница) могла произойти непосредственно от *Triticum durum* (твердая пшеница) под прямым воздействием определенных условий существования и в течение небольшого промежутка времени. Таких опытов можно ожидать и требовать от микросистематиков во множестве других случаев.

Что касается формальной генетики, то в течение пятидесяти лет своего существования она постоянно пыталась влиять на систематику. В особенности это стремление усилилось в последние годы перед Великой Отечественной войной, когда за рубежом создавалось модное течение «новой», «экспериментальной» систематики, нашедшее себе сторонников и в СССР (Розанова, 1940). «Новая» систематика (возглавляется Джулиа-

<sup>1</sup> Стенографический отчет Сессии Всесоюзной Академии сельскохозяйственных наук. М., 1948, стр. 496.

ном Гёксли в целом, а в ботанике Тёрилом) стремится филогению заменить генетикой и обещает построить систематику растений на основе генетического эксперимента. Однако, если перейти на почву самой формальной генетики — пользоваться ее понятиями и ее фактическими данными, то и в таком случае объективному исследователю легко убедиться, что такая попытка этой лженауки, этого «пустоцвета» на живом дереве человеческого познания, является покушением с негодными средствами.

Фактически в формальной генетике имеются многочисленные эксперименты, в которых из одних растительных форм искусственным путем получены другие, т. е. осуществлен на деле экспериментальный филогенез. В этих случаях выведение данного потомка (систематической единицы) из определенного предка не подлежит оспариванию, так как оно дано прямо в эксперименте. Это высшее достижение генетики для филогении. Например путем воздействия различных агентов (ядовитые вещества, температура, центрифугирование, лучи Рентгена и прочее) многим (Герасимов, Лутков, Бреславец, Стадлер, Штуббе, Блексли и многие другие) удалось получить новые «мутанты» у различных растений. Только это были мельчайшие формы (меньше вида) и обыкновенно не встречающиеся в естественной природе. Это, в сущности, ничего не дает для решения главной задачи филогении: выяснить родственные отношения естественных систематических единиц разного ранга. То же самое можно сказать о бесчисленных опытах по гибридизации.<sup>1</sup> Особенно важны пока немногочисленные эксперименты искусственного получения гибридов, рас или даже видов, копирующих растительные формы, уже существующие в естественной природе. Если же у мароккской льнянки, классического примера Корренса по «Kreuzungsnova», у которой известны дикие расы: белая, розовая и фиолетовая, — путем скрещивания белой и розовой мы получим фиолетовую, то это явится, хотя и экспериментальным, но лишь косвенным указанием, что дикая форма с фиолетовыми цветками является гибридом двух остальных. Или, как говорит сам Корренс, «проливается не к о т о р ы й (подчеркнуто нами, — В. К.) свет» на вопросы филогении разных рас, в нашем случае — рас *alba* и *rosea*. Их гибрид является «возвратом» к лиловой основной форме, к наиболее распространенной, дико растущей расе. Экспериментальное скрещивание *Salix viminalis* и *S. caprea* дало копию *S. cinerea* (Гериберт Нильсен), заслуженно названную *S. neo-cinerea*, *Galeopsis pubescens* и *G. speciosa*, — копию *G. Tetrahit* (Мюнциг), *Prunus spinosa* и *P. divaricata*, — копию *P. domestica* (Рыбин) и т. д. Нельзя утверждать, что полученные путем гибридизации «виды»-копии тождественны с естественными оригиналами. Следовательно, происхождение *neo-cinerea* от *viminalis* и *caprea* доказано прямо и экспериментально; но происхождение настоящей *cinerea* от этих предков является гипотезой, для обоснования которой имеются только косвенные, хотя и экспериментальные, данные.

Подобные этим примеры имеются и в отношении некоторых родов. Например оживленная дискуссия по поводу возможного происхождения рода *Zea* с привлечением экспериментов по скрещиванию других, близких родов для получения копий *Zea*, дала свои, но очень неопределенные результаты. Недавно экспериментально «доказали», что *Zea* есть гибрид теосинте и неизвестного предка (Коллинс, 1931), потом, что теосинте — гибрид маиса и *Tripsacum*, а два эти рода — потомки общего вымершего

<sup>1</sup> Все эти опыты, однако, имеют значение для доказательства факта эволюции и выяснения ее механизма.

предка (Мангельсдорф и Ривс, 1939). Позже возникла еще экспериментальная гипотеза, что род *Zea* может быть амфидиплоидным дериватом чего-то сходного с 5-хромосомным сорго, скрещенного с 5-хромосомным родичем койкса, который мигрировал в Новый Свет из Азии и здесь дал начало тебсинте путем гибридизации с *Tripsacum* (Андерсон, 1945).

Большой интерес для филогении представляют еще следующие примеры. При скрещивании двух видов львиного зева, *Antirrhinum glutinosum* и *A. majus*, Баурум во 2-м поколении среди других форм был получен особый тип *A. rhinanthoides*, постоянство которого было установлено Лотси. Новый вид по строению венчика, как показывает название, напоминает уже другой род, погребок, т. е. новообразование как бы переброшено через рамки рода.<sup>1</sup> В этом можно видеть экспериментально полученное, но косвенное указание: 1) на тесное родство родов львиный зев и погребок, 2) на возможность происхождения второго от первого и даже, может быть, 3) на механизм такого филогенеза, именно — скрещивание. Лотси (1916) при скрещивании двух вполне нормальных, обладающих лепестками форм горичвета (*Lychnis* или *Melandrium*) получил «совершенно новую» безлепестную форму. Вопрос об эволюционном взаимоотношении раздельнолепестного и безлепестного типов цветка, которые характерны для больших разделов (субдивизий) цветковых, *Polypetalae* и *Apetalae* (*Monochlamydeae*), является до сих пор очень спорным. Он не решен даже в объеме одного семейства гвоздичных, которому свойственны обе формы цветка. В опыте Лотси можно видеть указание на то, что безлепестные формы произошли от лепестных, и это совпадает с данными некоторых других источников филогении.

Таковы наиболее важные экспериментальные приемы и данные «классической» генетики, которые могут быть использованы для филогении растений. Это эксперимент над филогенезом, однако, обыкновенно не способный дать прямых указаний и оставляющий место для сомнений. Компетенция — обычно не выше вида, редко до рода включительно. Косвенные экспериментальные данные имеют силу и для макрофилогении (например происхождение *Apetalae*).

Генетика может предложить филогении еще косвенный прием для суждения и о кровном родстве по способности к «соединению». В основе его лежит выдвинутое еще Кельрейтером (1761—1790) допущение, что успешно скрещиваются только близкие формы. Но и Кельрейтер знал, что некоторые растения уклоняются от самоопыления. Первый пример несомненной самостерильности (*Verbascum phoeniceum*) был установлен именно этим автором. Растения одного клона, несомненно, являются близко родственными. Между тем, имеются целые списки видов, клоны которых характеризуются физиологической самостерильностью и «самонесовместимостью». Ряд генетиков констатировал и повышение плодovitости при скрещивании более отдаленных форм (например *Rubus* по Лидфорсу, *Capsella* по Алмквисту, *Lysimachia* по Дальгрёну). И. В. Мичурин подчеркивал (1934), что благоприятный результат межвидовых и межродовых скрещиваний ему удалось получить «исключительно при первом цветении гибридных семян, полученных от скрещивания географически далеких между собою растений», т. е. из его богатого опыта следует, что способность к скрещиванию меняется с возрастом и что хорошо скрещиваются менее родственные растения, как это видно из удаленности их родин. Если в положительных случаях гибридационный прием

<sup>1</sup> По словам Лотси (1926), новое растение даже более напоминает *Rhinanthus*, чем *Antirrhinum*.

не всегда говорит о родстве, то в отрицательных случаях заключать о нем было бы еще рискованнее. В целом прием не надежен и бессилен, как правило, выше рамок рода, а чаще и выше единиц меньше рода (секций).

В итоге при известной ценности данных старой генетики для филогении, как имеющих все-таки экспериментальный характер, они обладают огромными недостатками: незначительность исторического масштаба, ограниченность живым материалом, большею частью — косвенный характер показаний.

«Большие дороги развития целых семейств и даже родов и многих более крупных видов лежат за пределами эксперимента. Они являются результатом истории предков современных типов, повторение которой для нас непосильно. Мы вынуждены ограничиваться самыми последними ступенями, исследованием самых мелких различий». Эти слова деятеля формальной генетики Де-Фриза (1906) справедливы для нее и до нашего времени.

Филогенез растений продолжается на земле уже миллиарды лет (по данным уранового метода), возраст высших растений равен, вероятно, 300 миллионам лет и даже цветковые — самая молодая из крупных групп, если не считать ее древнее юры (что очень умеренно), — 190 миллионов лет. Исторический масштаб формальной генетики в сравнении с этим поистине ничтожен. Для нее недоступны все вымершие формы, формы, известные только в виде музейных образчиков, «уники», долговечные формы и поздно начинающие размножение, например семяношение. Но самое главное, — обычно доступны только мелкие систематические единицы. Для построения филемы растительного мира в ее основных чертах такая генетика совершенно не пригодна. Для нее доступны только мельчайшие частности филемы — ее мельчайшие, последние разветвления. К этому присоединяется техническая сложность приемов. Мы должны согласиться с виднейшим современным филогенетиком-поватором Шэффнером (Shaffner, 1934): «Генетика, в ее современном состоянии, имеет весьма ничтожное значение для более важных концепций систематики». Речь идет, конечно, о формальной генетике, которая для филогении поистине явилась синицей, обещавшей зажечь море.

2. Экспериментальная морфология. К старой генетике примыкала экспериментальная морфология. Первая преимущественно, если не исключительно («классическая» генетика), уделяла внимание «наследственным» изменениям (мутации, комбинации), вторая имела дело с модификациями, оставаясь в пределах «нормы реакции». Для мичуринской генетики, для которой существует «наследственность и ее изменчивость», старые категории не обязательны, и экспериментальная морфология сливается с генетикой, т. е. с физиологией. Классик экспериментальной морфологии Гёбель считал ее синонимом физиологии развития. По Гёбелю, экспериментальная морфология изучает «отношения между строением и приспособлением органов», по Глюку (ученик Гёбеля), «выводит различно образованные органы из свойственной им функции».

Следовательно, эта наука концентрирует внимание не на «форме» эволюционного процесса, а на его «механизме», и имеет дело с «приспособительными», молодыми признаками, а не «организационными», древними признаками. Между тем именно последняя категория признаков имеет наибольшее значение для филогении, так как на них и основаны более крупные систематические характеристики, по крайней мере, начиная с рода и выше.

*Veronica tetrasticha* образует при культуре во влажных условиях, вместо коротких побегов с чешуевидными листьями, побеги с удлинёнными междоузлиями и с совсем другими листьями. Сухопутное растение *Myriophyllum proserpinacoides*, перенесённое в воду, развивает особые «водяные» листья, которые заметно отличаются от «сухопутных» большею длиной и более тонким расчленением. У *Mentha aquatica*, вместо горизонтальных побегов с недоразвитыми листьями, которые развиваются в темноте, на свету вырастают вертикальные с ассимилирующими листьями. На поваленных деревьях ели торчащие ветви развиваются по плану лучистой симметрии. Если у *Araucaria excelsa* удалить верхушку побега, то она заменяется побегом, который происходит из спящей почки. Таковы некоторые типичные примеры материала, с которым оперирует Гёбель в его классической книге: «Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen» (1908). Экспериментальная морфология, говоря словами Р. Ветштейна (1933), «не даёт прямых систематических результатов, но проливает свет на условия морфологического сложения, что обеспечивает более глубокое понимание существа морфологических различий». Сразу видно, что значение экспериментальной морфологии (пока) для филогении было ничтожно. Её данные всегда только косвенны. Эксперимент над филогенезом не доступен. Данные лишены конструктивного характера: неясно, что является исходным и что производным, так как атавистический характер изменений не является обязательным. Оценка таких данных всегда субъективна. Тимирязев и другие высоко ценили экспериментальную морфологию за её роль в решении проблемы и с т о ч н и к а, механизма эволюции.

3. Физиология паразитизма. Так называемый «паразитологический метод» в филогении состоит в суждении по поведению паразитов на растениях-хозяевах, т. е. по их физиологической реакции, о свойствах хозяев, прежде всего, об особенностях их обмена веществ. Более надёжны паразитические грибы как такие эндопаразиты, чья жизнь целиком зависима от природы их хозяев. Для диагностики мелких систематических единиц значение этих грибов как «реактивов разной чувствительности» (выражение Н. И. Вавилова, 1918), пользуется известным признанием. Исходя из сходства реакций, проявляемого теми или другими видами по отношению к паразитическим грибам, исследователь в области экспериментальной генетики может пользоваться ими как индикаторами на родство, а следовательно, в некоторых случаях, и на возможность скрещивания и получения гибридов между такими растениями» (Вавилов). Но в последних случаях более просто и надёжно было бы произвести самое скрещивание. И вообще для диагностики мелких систематических категорий имеется множество источников, включая прямо-экспериментальные. Так что интерес паразитологии, даже для диагностики только, невелик.

Некоторое количество фактов, которое в общем растёт довольно медленно, показывает, что иногда несомненно или вероятно родственные разделы — роды и семейства — питают одних и тех же или сходных грибов-эндопаразитов. Дикариотический мицелий с телеитоспорами *Chrysomyxa* приурочен, как правило, к представителям *Ericaceae-Pirrolaceae*. Только *Ch. empetri* связана с *Empetraceae*, чьё место в системе недостаточно ясно. Некоторые другие и новые данные (например эмбриологические) тоже говорят о целесообразности подобного сближения (Самуэльсон, 1913), которое и по грубо морфологическим мотивам уже давно имело себе сторонников (Агар, Зольмс-Лаубах, Грей, Баттон). *Scleranthus* то относится к «*Alsinaceae*» из *Caryophyllales*, то к *Illecebraceae*

из *Polygonales*. Близость *Uromyces alsine* на *Alsine setacea* и *U. scleranthi* на *Scleranthus perennis* говорит в пользу первого решения этого спорного вопроса. Эцидиальная фаза *Gymnosporangium* найдена на *Rosaceae*, *Saxifragaceae*, *Myricaceae*. Траншель сопоставляет это с рядом *Rosaceae*, *Hamamelidaceae*, *Myricaceae*, который принимается Гётчнсоном в качестве филогенетического. Из работ Фишера, Пробста и, особенно, Траншеля (1936) можно бы позаимствовать еще примеры в этом же роде. Но перевес на стороне таких грибов, как *Phytophthora omnivora* (т. е. «всеядная») или *Erysiphe polygoni*, которые отличаются замечательным разнообразием хозяев. Да и в ранее приведенных, избранных примерах не всё гармонирует с нашими систематическими представлениями. *Chrysomyxa* в эцидиальной фазе, а *Gymnosporangium* в телеито-фазе паразитируют на хвойных, на близости которых к *Ericaceae* или к *Rosaceae* настаивать не приходится. А общепозвестные пары хозяев для *Puccinia graminis* (барбарисы и злаки), *Uromyces pisi* (молочай и горох) и т. д.? Как различны здесь хозяева одной и той же расы гриба! Могут сослаться на то, что на столь различных хозяевах обитают разные «ядерные» фазы грибов, их разные «поколенья». Но все таки — это лишь фазы жизни одного и того же гриба.

Значение паразитологического «метода» крайне ограничено, хотя это и экспериментальный метод. Указания его всегда и вполне косвенные. Эксперимент над филогенезом хозяев, подлежащим выяснению, не входит даже в программу. Достоинство — применимость к систематическим единицам разного ранга и к мертвым (гербарий) и вымершим формам. Но в последнем случае «метод» перестает быть экспериментальным. Этот метод помогает химическому в суждении о химизме объектов филогении.

## 2. Онтогенез

Онтогенетический материал замечателен тем, что в нем сама природа дает связанные ряды превращающихся одна в другую структур. В этом отношении онтогенетика сравнима с палеонтологией. Крупное отличие в том, что в рядах второй дисциплины природой объективно даются только 1) последовательность и 2) направление, а в рядах первой, кроме последовательности звеньев, а также «основания» и «вершины» ряда, дается еще и объективная связь, так как одна форма или структура на наших глазах превращается, т. е. так или иначе перестраивается в следующую. В освещении биогенетического закона эти онтогенетические ряды и являются копиями или повторением филогенетических. Следовательно, филогенез может быть освещен по онтогенезу. Следствием этого положения, если его принять, явится роль онтогенеза как автономного строителя филогении, способного установить на основании своего собственного фактического и идейного материала «движение» (не только его факт, но и направление) и «связь» растительных форм.

Биогенетический закон еще не общепризнан и не является абсолютным для растительного мира. Поэтому признание онтогенетических рядов всегда за копии филогенетических не обосновано. Есть отдельные случаи частичных повторений, а не «портретные галереи предков». Следует ли из этого, как думают некоторые (например Веленовский), «что во избежание ошибок и неточностей, данные по истории развития (в смысле онтогенеза) органов следует совсем игнорировать? . . .» Нет, так как остается формальная, фактическая сторона онтогенеза, которая пригодна для усиления диагностики, а следовательно, например, и для борьбы со



«спиллой и хариблой» филогении (выражение Меца) — с неправильной оценкой конвергенций и редукиций.

На основании чисто эмпирического, фактического сопоставления циклов развития «споровых» и «семенных» удалось установить (Гофмейстер, 1849—1861), что эти последние, по существу, являются тоже споровыми. Это установление имело огромное значение для филогении. Пало самое деление на тайно- и явно-брачные. Работы Гофмейстера, по выражению Визнера, «с принудительной убедительностью обосновали идею генетической связи форм растительного царства». Связь в этом месте растительного мира была показана «с такою прозрачною ясностью» (Сакс), что оставалось только комментировать ее в духе трансформизма. Онтогенез показывает, что, как бы ни были различны нуцеллусы, т. е. мега- (макро-) спорангии у цветковых (крассинуцеллатный или перпарийный тип большинства раздельнолепестных и однодольных, с одной стороны, тенуинуцеллатный или транспарийный тип большинства спайнолепестных, — с другой), все-таки, вся эта группа является эвспорангийной. Варминг еще в 1913 г. для «толстойдерного» (крассинуцеллатного) типа применял термин «эвспорангийный», а для «тонкоядерного» (тенуинуцеллатного) — «лещоспорангийный», так как строение взрослых семязпочек подавало повод именно к такому применению терминов по аналогии с папоротниками. Филогенетические следствия отсюда очевидны: недаром, например, Энглер (1926) ищет предков для цветковых среди таких «споровых», как *Marattiales* и *Ophioglossales* (эвспорангиаты). Открытие «двойного» оплодотворения и неравноценности в отношении происхождения в онтогенезе «белка» голосеменных и «белка» покрытосеменных имеет огромное значение для освещения их сходств и различий, а следовательно, и для целей группирования. Из области фактов меньшего, так сказать, повседневного масштаба, сошлемся на следующий. Пока онтогенетика не установила, что «белок» *Polygonaceae* относится к 3-й фазе и является ксениофитом, это семейство могло сближаться с *Centrospermae*, где «белок» есть перисперм (т. е. часть 2-х комплекса). Зерновка злаков представляла бы собою нечто, стоящее совершенно особняком среди моделей плода, если бы онтогенетика не обнаруживала, что в начале развития имеется самая обыкновенная паракарпическая завязь с одиночной семязпочкой при постепенной плацентации и что конечная структура есть следствие того, что разрастающееся семя прижимается к околоплоднику и слипается с ним. И только онтогенетика помогает решить, что именно в оболочке зерновки принадлежит семязпочке и что стенке завязи.

Итак, если онтогенетика не всегда способна быть источником «автономных» построений в филогении, то ее значение для диагностики, для расширения состава признаков при установлении сходств и различий, не следует недооценивать. «Формальное» применение более важно для низших растений, так как взрослый бионт здесь часто прост и дает мало для диагностики.

### 3. Морфология

В материале морфологии в узком смысле слова, т. е. нормальной морфологии взрослых или дефинитивных состояний современных систематических форм, в отличие от палеонтологии, генетики и онтогенетики нет объективно данных и ориентированных рядов с последовательностью звеньев и непосредственно наблюдаемой связью их (как в генетике и онтогенетике). Такие ряды морфологии приходится «строить», реконструировать на основании сходств и различий группируемых объектов. Здесь в отличие

от палеонтологии, генетики, онтогении не дано рядов АБВГД, а приходится отдельные звенья оценивать самому, как АБВГД, и размещать их соответствующим образом. При этом неизбежны субъективная оценка и ошибки с разной степенью преобладания. Обычно морфология строит свои «сравнительные» ряды, претендующие на ценность «морфогенетических» (т. е. эволюционно-морфологических), по отдельным признакам или группам признаков, например по цветку или только гинецею, по плоду или только околоплоднику и т. д. Такие морфологические ряды и являются основой для систематических рядов. Между тем, филогенетический ряд может считаться мотивированным только при том условии, что показания морфогенетических или сравнительно-морфологических рядов, построенных по разным признакам (например по цветку и по плоду), окажутся гармонизирующими между собою. Недоучет этого правила (Гирмера) замечается даже в таких новых системах, как система Гётчинсона. Здесь, например, семейства однодольных, такие как лилейные и тому подобные, хорошо выводятся из *Butomales* и *Alismatales* по некоторым признакам, но не могут быть выведены по семенам (у двух последних порядков нет эндосперма, у следующих за ними в системе он имеется; присутствие эндосперма самим Гётчинсоном оценивается с морфогенетической точки зрения как более первичный признак). У того же автора *Caryophyllales* стоят по плану цветка между *Saxifragales* (ниже) и *Campanulales* (выше), куда их нельзя поставить по семенам (есть перисперм — признак особой специализации).

«Внешние» особенности более подвержены воздействию условий существования и часто, как показывает экспериментальная морфология, широко пластичны. Кроме того, такие признаки относительно, например, в сравнении с анатомическими, малочисленны. Поэтому в сфере морфологии особенно велика опасность принять сходства аналогические или конвергентные за гомологические или сходства по родству. Необходима проверка гомологий, установленных только по морфологическим признакам, с помощью материала из других областей, усиливающих кадры сравнимых признаков (ср. ниже об анатомии). Есть основания наиболее надежным критерием гомологии в морфологии растений считать, вместе с Веленовским, Г. Винклером и др., топографический критерий, т. е. производить гомологизацию по пространственным взаимоотношениям. Но надо признать, что при недоступности для ботаники онтогенетического критерия гомологии — критерия по гистогенезу (у растений нет постоянных зародышевых листков, а в случаях, когда имеется нечто подобное им, нет постоянства в их продуктах), вопрос, являются ли те или иные структуры гомо-или аналогическими, нередко остается неразрешенным.

Известное замечание Гёбеля о том, что легче бывает построить эволюционный, например морфологический resp. сравнительно-морфологический ряд, чем сказать, каким концом он причленяется в филеме, полностью относится к морфологии. Это противоположно палеонтологии, генетике и онтогении (в случаях следования онтогенеза биогенетическому закону). Объяснение — в широком распространении дегенераций. Когда морфолог Гёбель (1933) говорит, что в ботанике «мы в состоянии устанавливать преимущественно ряды редукции», то он имеет перед собою морфологическую сторону дела. «Мы большею частью обманываемся, — продолжает он же, — когда думаем проследить путь от простого к более высокоорганизованному. Мир стар, и лишь редко видим мы в нем новые морфологические особенности, а часто — упрощения прежних». Если это и является преувеличением, то не лишено справедливости в отношении морфологии растений, особенно цветка.

Проблема «происхождения», вопрос о том, где начало и где конец данного морфогенетического ряда, доступен в известной степени для ресурсов самой морфологии. Особенно в более консервативной сфере — репродуктивной, нередко можно найти рудиментарные органы или их части, а в них получить указания на направление трансформации. Под рудиментами следует понимать «признаки взрослых организмов, находящиеся на конечных стадиях редукции, на которых они перестают соответствовать потребностям организма» (Зажурило, 1940). Существуют рудименты функции и структуры. Несравненно больше известны и используются в филогении вторые. Цветки и плоды насыщены рудиментами, этими «следами движения». На месте верхней, пятой тычинки у норицика (также *Pentastemon*, *Sesamum*) помещается придаток, явно заменяющий в этом, ныне четырехтычиночной цветке, пятую тычинку его предка. У шалфея рудименты двух тычинок «минус пары» (т. е. верхней) явно указывают на происхождение от 4-тычиночного предка.<sup>1</sup> Вторые (верхние) семепочки в каждом из гнезд завязи зонтичных обычно заглушающие, так что в каждом гнезде развивается по одному семени, говорят как о двусеменности (по крайней мере) полуплодиков предка этого семейства, так и о другом типе плода у этого предка. Вероятно, это была коробочка и т. п., так как этим типам плода свойственна многосемянность гнезд. У валерьяновых и буковых из трех гнезд завязи плодуще только одно, два остаются рудиментами; предок, конечно, имел 3-гнездный плод. Особенный интерес в филогенетическом отношении представляют рудименты пестика в мужских цветках многих безлепестных, которым полагается иметь только однополые цветки. Нижние, реже все или почти все цветки мужских сережек нашего дуба заключают рудименты пестика. По направлению к концу сережки эти рудименты мельчают и в самых верхних цветках сходят на нет. В отдельных случаях в нижних цветках гинецей развит полностью. Число тычинок в таких цветках обычно меньше нормы, иногда тычинки остаются недоразвитыми. С другой стороны, у *Quercus sessiliflora* в женских цветках Шульц (1892) находил рудименты тычинок. Подобные факты не нуждаются в пояснении, но все значение их может быть оценено нами только, когда придется ставить и решать один из крупнейших вопросов систематики цветковых — вопрос об эволюционном отношении раздельно- и безлепестных.

В цветках, кроме их «обязательных» или «типичных» органов, имеется еще множество различных безымянных и «загалочных» придатков, которые можно объединить (следуя Веленовскому) под термином «эффигураций», или, если они топографически связаны с цветоложем, «дисковых» образований. Обычная, описательная систематика мало обращала внимания на эти, «петипичные» и «несущественные» с функциональной стороны образования. Эти придатки в ряде случаев (Глюк, 1919; Галлир, 1921), представляют собою рудименты то целых тычинок, то их прилистников, то прилистников у лепестков, то, наконец, пластинок тех или иных «цветолестиков», главную роль в построении которых приняли на себя прилистники. У некоторых *Erythroxylaceae*, *Chlaenaceae*, *Sapindaceae*, *Meliasthaceae* и других «железы диска» гомологичны тычинкам. У некоторых *Gruinales* «железы диска» гомологичны прилистникам функционирующих тычинок. Подобные примеры можно было бы продолжить. Все подобные рудименты проливают свет на прошлое цветка и должны быть описаны и истолкованы в интересах филогении: открыто новое поле деятельности

<sup>1</sup> Другое повое (1940) объяснение (М. Г. Попов) для нас пока не приемлемо.

для морфологов цветка, т. е. того органа, который, казалось бы, более всего изучен морфологически.

Морфология фактически издавна (Горяинов) при всех ее недостатках остается главным источником филогении, по крайней мере, цветковых растений на данном этапе ее развития. Основания для этого: 1) общедоступность — техническая легкость, 2) универсальная применимость к всевозможным систематическим категориям (сравни генетику с узостью ее поля деятельности), к живым и мертвым объектам (то же), к любым ископаемым остаткам (например к отпечаткам: ср. анатомию и др.).

К недостаткам морфологии относят ее «пассивный», наблюдательный характер,<sup>1</sup> что, как мы увидим ниже, еще небольшой порок. Показания морфологии для филогении всегда косвенны. Ее конструктивные возможности ограничены спорадическим нахождением рудиментов. Направление движения — самое слабое место морфологии.

#### 4. Анатомия растений

Анатомия растений (микроморфология) в качестве источника для филогении цветковых имеет много общего с морфологией и часто рассматривается с нею вместе в одной рубрике (Ветшттейн). Анатомии в указанном отношении присущи и важные особенности.

Калестани сформулировал (1909) принцип компенсации. В тех группах, в которых морфологические различия ясно выражены, анатомические признаки обычно имеют меньше значения для классификации; напротив, в группах, где морфологические различия скудны и неопределенны, там анатомические различия имеют большое таксономическое значение. Анатомические признаки у многих объектов более многочисленны и более определены, чем морфологические. В этом легко убедиться, попробовав, например, охарактеризовать стебель с двух точек зрения. Анатомические свойства более стойки и более способны к «ретенциям» (удержанию древних свойств), чем морфологические. Это положение стоит в соответствии с «законом» консервативных органов. Мы вправе ожидать от анатомии для филогении большего, чем от морфологии.

Среди зонтичных представители разных родов и даже триб (систематика этого семейства опирается на карпологию) часто крайне сходны между собою по морфологии вегетативных органов. Такова, например, группа «сиондных», т. е. сходных с *Sium latifolium* (поручейником), форм: *Pimpinella lancifolia*, *Peucedanum latifolium* и др. Но в анатомии тех же вегетативных органов можно найти вполне достаточно различий: в стеблях, например, они заключаются в наличии или отсутствии полости, характере механической ткани, в расположении участков луба; в черешках, где различия особенно значительны (консервативный орган), они касаются наличия или отсутствия полости, расположения проводящих пучков, их размеров в пределах одного черешка, характера механических влагалищ пучков и т. д. В листовой пластинке заслуживают внимания форма и расположение участков колленхимы, сопровождающих пучки.

Замечательно, что эти анатомические различия внешне сходных органов как бы «пропорциональны» степеням систематической близости исследованных растений. Так, например, *Peucedanum latifolium*, отстоящий

<sup>1</sup> Так называемая «экспериментальная морфология» рассмотрена отдельно выше.

в систематическом отношении от *Sium latifolium* и *Pimpinella lancifolia* дальше, чем эти две формы друг от друга, наиболее изолирован и в анатомическом отношении (например у *P. latifolium* черешок плотный с добавочными пучками в сердцевине, а у других полый с одним циклом пучков и т. д.). *Iva (Cyclachaena) xanthiifolia* и *Chenopodium urbicum* или *Atriplex laciniatum*, при всем замечательном их морфологическом сходстве, сохраняют анатомические особенности своих семейств (присутствие или отсутствие смоляных ходов, аномального строения стебля и пр.).

Еще в середине XIX в. было установлено существование группы древесных цветковых с древесиной, построенной по типу низших голо-семенных и папоротникообразных, из одних трахеид (гомоксильные многоплодниковые, *Winteraceae*, *Trochodendraceae*, *Tetracentraceae*). Есть основания считать это пережитком (ретенцией) у цветковых строения их предков в чрезвычайно ярком выражении. Замечательно, что этот признак коррелятивно связан с архаическими особенностями цветка. Сахни (1935—1937) и Гупта (1936—1937) показали, что упомянутые растения в отношении древесины сходны с беннеттитами, с одной стороны, и с древнейшими ископаемыми древесиными, предположительно цветковых, — с другой. Есть попытки реставрации под влиянием этих открытий «беннеттитовой» гипотезы происхождения *Anthophyta*. Рао (1938) установил, что гомоксильные цветковые обладают синдетохейльным типом устьиц (зачаточная клетка, делясь на 2 и еще раз на 2, дает, кроме замыкающих клеток, еще пару добавочных); учение об эволюционных типах устьиц в последнее время блестяще развивается Флорином (с 1934 г.), которому принадлежит и приведенный термин, уже вошедший в широкое применение. Среди голосеменных этот тип устьиц присущ *Bennettitales*, *Tumboa* и *Gnetum*, что не может не привести к филогенетическим заключениям.<sup>1</sup> Строение древесины начинает привлекаться все более широко в приложении ко всему филуму *Anthophyta* и с использованием самых различных черт в эволюционном освещении. В самом деле, например, более первичный характер лестничных отверстий (перфорации) в сосудах в сравнении с простыми можно считать доказанным. Это уже дает кое-что для филемы. То же можно сказать о пара- и апотрахеальном типах древесной паренхимы (окружающей сосуды и не связанной с ними топографически) в сравнении с терминальным (когда паренхима сосредоточена по периферии годичных колец) и т. д. Берт Дэви (Davy, с 1935—1937) и Чок (Chalk, с 1935—1937) сооружают в наши дни эволюционную (?) систему цветковых, кладя в основу анатомию их вегетативных органов, особенно древесины. Если обязательность этой системы вызывает сомнения, то ее польза для корректирования обыкновенной «цветочной» таксономии не может быть недооценена. В этом смысле высказываются Уйлэнд, Рекорд, Гупта, блестяще работавшие в области сравнительной анатомии вегетативной сферы растений. Но и они признают, что анатомия древесины не может соперничать с данными по самому цветку в деле классификации цветковых. Все важнейшие разделы их системы (с рода и выше) были и остаются основанными на цветке и плоде. Строить эволюционную систему этих разделов на данных анатомии древесины нецелесообразно и вряд ли возможно. Для такой конструкции необходимо сначала попытаться выделить совершенно новые, ксилемологические роды, семейства,

<sup>1</sup> Гаплохейльный тип (из зачаточной клетки, инициалы, развивается только пара замыкающих клеток) свойствен остальным голосеменным, включая *Ephedra*, а также некоторым покрытосеменным.

порядки и тому подобное, которые, возможно, будут иметь совсем другие границы, чем построенные на прежних основаниях. Что же касается истинной филемы, то она должна исходить из правила Гирмера, т. е. из суждения по совокупности признаков, а не по одному цветку или по одной древесине.

Анатомия сильнее и в области цветка и плода, чем обыкновенно думают. Морфологически плоды губоцветных и бурачниковых очень сходны (*carcerulus*). Это побуждало некоторых сближать эти семейства как тесно родственные (по Мецу губоцветные предки бурачниковых, по Гейнтце — наоборот), хотя было подозрение в конвергентном происхождении сходства (Галлир, Веттштейн). Анатомия околоплодника у них, особенно положение и структура механического слоя, оказались совершенно различными (Федосеева, 1935). Это подтверждает предположение о конвергенции названных семейств в отношении морфологии плодов. Семена мотыльковых и крестоцветных, происходя из кампилотропных семепочек, бывают иногда морфологически очень сходны, в частности, если у крестоцветных взять формы с «плевроризным» типом зародыша, который имеется и у мотыльковых. Анатомия семенных оболочек коренным образом различна (например наличие у мотыльковых и отсутствие у крестоцветных мальпигиева слоя и слоя клепидровидных клеток, наличие у крестоцветных и отсутствие у мотыльковых слоя стакановидных клеток, т. е. разное расположение и строение механических слоев). Все подобные примеры говорят о том, что анатомия, вводя множество новых признаков, помогает морфологии отличить конвергенции от действительно глубоких сходств, причиной которых является родство.

В спайнолепестных венчиках трубчатого или колокольчатого типа внешние следы происхождения из 5 отдельных лепестков могут быть вполне или в значительной степени утрачены. Система проводящих пучков бывших лепестков сохраняет свое исконное строение и независимость (например бурачниковые, в частности *Onosma*). Пятая (верхняя) тычинка паперстянки, исчезнувшая в морфологическом выражении, сохраняется в виде проводящего пучка в венчике. В «плодолистиках» от плацентарных брюшных пучков отходят веточки, снабжающие семепочки. У *Trollius* верхние веточки кончатся слепо, семепочек здесь нет. Принимая во внимание общую тенденцию в семействе лютиковых к уменьшению числа семепочек, эти слепые веточки истолковываются как рудименты: они указывают, что и у этого рода семепочек раньше было больше (Смит, 1926). У *Illicium anisatum* (*Magnoliaceae*) имеется группа проводящих пучков в цветоложе, лишенная назначения и, очевидно, говорящая о том, что у предков, кроме имеющегося у современных форм круга карпид-«плодолистиков», имелся еще и второй. Морфологически он исчез, а васкулярная система хранит его следы (Саундерс, 1938). «Ложная» перегородка завязи и плода у крестоцветных натянута на «раму» из двух соединяющихся внизу и вверху плацент, структура в целом весьма загадочная. Число и топография проводящих пучков в каждой плаценте говорят о том, что она представляет не что иное, как типичный плодолистик, только утративший свою полость, в связи с чем семяпочки и семена вытеснены наружу, они укрыты двумя другими широкими плодолистиками (Имс и Вильсон, 1929).<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Это объяснение, опирающееся на свойства проводящей системы или «пучковой скелет», связано еще с учением о полиморфизме «плодолистиков». Названные авторы в гинееце крестоцветных различают 2 плотных плодущих, переходящих в столбики плодолистика и 2 створковидных, стерильных, опадающих при раскрывании плода и окапчивающихся под столбиком. Возможно и иное объяснение.

Аббе (1935—1938) обнаружил анатомические следы околоцветника в виде проводящих пучков в завязи ольхи и доказал для *Betulaceae* в типе наличие околоцветника и надпестичный характер цветка. *Cuscubalus baccifer* имеет плоды ягодообразные, хотя сухие и нераскрывающиеся. Между тем, в куполе околоплодника залегает участок склеренхимы. Здесь он, повидимому, лишен функции и относительно слабо выражен, представляя, вероятно, наследство гвоздичных с их плодом — коробочкой. В последнем случае склероидная ткань более развита и относится к механизму вскрытия коробочки (Зажурило, 1936). Остатки вскрывающихся, двигательных тканей бывших коробочек можно найти еще в нераскрывающихся плодах типа настоящих ягод (*Hypericum androsaemum*, спаржа), членистых бобов (вязель) и др. (Зажурило, 1936). Все это очевидные анатомические следы прошлого этих органов в их настоящем.

Эта возрастающая группа примеров доказывает важность анатомии; способность ее во многих случаях не только продемонстрировать историческое «движение» той или иной структуры, уловив следы превращения, но определить направление этого движения, т. е. помочь решить, где начало и вершина филогенетического или, по крайней мере, морфогенетического ряда.

В 1883 г. Радлькофер писал, что ближайшее столетие принадлежит анатомическому методу. Истекшее после выступления Радлькофера полустолетие, действительно, характеризовалось небывалой активностью анатомии вегетативных органов цветковых на службе их филогении с итогом в виде создания Золередером монументальной сводки по систематической анатомии двудольных (1899—1909) и ее использования для конструирования филогенетической системы Галлиром (главным образом 1912). Оставался, однако, огромный пробел в отношении цветка и плода. Мною было высказано предположение (1921), что этот пробел будет ликвидирован во 2-м полустолетии. Предсказание исполняется. В наши дни в анатомии цветка царит небывалое оживление и делаются попытки ее применения в решении отдельных вопросов эволюции цветковых. Можно думать, что мы накануне пересмотра всей филемы, всего родословного дерева цветковых при свете анатомии их репродуктивных органов, особенно «васкулярной», т. е. пучковой анатомии. Анатомический источник филогении цветковых едва начинает как следует ею пользоваться и от него можно ожидать еще множества ценных свидетельств их «движения» и «связи». Замечательно, что первые данные по васкулярной анатомии были даны Р. Брауном и на нее опирался на практике (орхидеи) сам Дарвин.

Анатомия клетки, цитология, для современной систематики проявила себя более всего в кариологическом своем разделе. Это объясняется стимуляцией развития именно этого раздела со стороны формальной генетики и засилем последней в систематике мелких систематических единиц. Некоторые склонны придавать особенно большое значение кариологическим особенностям, свойствам «кариотипа», понимаемого как «комплекс ядерных признаков организма или их группы, графически выражаемых в виде идио- или кариограммы». Эти признаки состоят в числе хромосом, их величине, форме, различиях между собою и в расположении перетяжек у отдельных из них. Наиболее широко испробованным в диагностике и в то же время наиболее грубым кариологическим приемом является характеристика по числу хромосом. Разработан даже такой метод работы в этом направлении, метод Гейтца (с применением «шнейдеровского» уксусно-кислого кармина, 1926), относительно которого сам его автор утверждает, что «точное установление чисел хромосом

требует не больше времени, чем средней трудности определение растения», а необходимы только «пара игол и горелка».

Многие исследования показали, что хромосомным числам нельзя придавать принципиального диагностического значения. Тюрессон (1931, 1932) отклоняет как старый закон постоянства числа хромосом для каждого вида, так и обратное заключение о том, что различие в их числе говорит, по меньшей мере, о видовом различии. Иногда различия в числе хромосом характеризуют очень близкие формы, меньшие виды (*Viola Kitaibeliana*, по Клауссону, 1927; *Vicia cracca*, по Свешниковой, 1928; *Ranunculus acer*, по Сорокиной, 1927 и др.). У *Crepis syriaca* Голлиншэд и Бэкбок (1930) нашли  $2n = 10, 11$  и  $12$ ; индивиды с 12 хромосомами дали потомство с 10, 11 и 12 и 13 хромосомами, причем параллельных морфологических отличий у исследуемых растений не замечалось. Аналогичное явление было констатировано у *Butomus umbellatus* (28 и 40 хромосом), по Логамару (1931), у *Allium schoenoprasum*, *Caltha palustris*, *Viola Battandieri* и других растений. Известны случаи жизнеспособности унивалентных особей (например *Nicotiana*). У форм линеона *Ranunculus acer*, принадлежащих к одному и тому же «классу», по Сорокиной (1927), числа хромосом обнаружены различные. С другой стороны, одно и то же число хромосом установлено у форм *R. acer* с различной морфологической дифференциацией. Более того, например, среди *Ranunculaceae* — *Helleboreae*, по Левитскому (1931), «большинство родов, весьма различных по своей морфологии, имеют тем не менее одно и то же основное число  $x$ ». Число  $x = 12$  свойственно таким различным растениям, как эфедра, раффлезия и лесной тюльпан.

На вопрос, в какую сторону идет эволюция: от большого числа к малому или наоборот, разные цитологи или кариосистематики отвечают противоречиво. Уменьшение числа хромосом в филогенетических рядах отмечается, например, Ярецким (1927), Шульц-Гебелем (1930); противоположное мнение высказывается Хейлброном (1922), Варбургом (1938); Тамашьян (1934) у зонтичных не нашла никакой закономерности.

Увеличение и уменьшение числа хромосом может осуществляться разными способами. Например к увеличению числа ведут: умножение всего набора в 2—6 и т. д. раз (полиплоидия многих авторов, суммация Делоне, 1926); например у культурного гиацинта, *Oenothera gigas* и у многих других, повторение отдельных хромосом лишнее число раз (репетиция Делоне; например у *Crepis tectorum*); расчленение хромосом на отдельные (фрагментация; например у кукурузы). К уменьшению числа хромосом ведут: выпадение одной или нескольких хромосом («эксепция»; может быть, например, *Ornithogalum*, *Crepis*); соединение нескольких элементарных хромосом (ассоциация; надежные примеры — зоологические); укорочение хромосом (аббревиация; может быть, примеры, относенные к эксепции), которое, по мнению Делоне (1926), может приводить порой к полному сведению на нет отдельных хромосом. Не только нет постоянного направления в числовой эволюции хромосомного аппарата, но и одни и те же числа не говорят о единстве истории.

Несколько большее, по крайней мере диагностическое значение, чем «голые числа» хромосом, имеют идиограммы, которые дают представление, кроме числовых отношений, еще о всех взаимных соотношениях размеров хромосом и их частей в ядерной пластинке (Левитский, 1931). По Левитскому, «полная характеристика одной идиограммы — для вида с не очень малым числом хромосом — заняла бы место, пожалуй, не меньшее, чем обычный диагноз вида по его внешним признакам». Кариосистематика, опирающаяся на идиограммы и стремящаяся стать кариофило-



генетикой, возникла на советской почве, в школе С. Г. Навашина. Его ученикам, Делоне и Левитскому, принадлежат кариограммы некоторых лилейных и лютиковых, очень четко характеризующие отдельные виды, роды и иногда категории большего объема, причем в некоторых случаях (например многие виды *Nigella*) один и тот же тип идиограммы обнимает действительно родственные формы. Но известно уже множество примеров, предостерегающих против переоценки идиограмм как источника систематики. Вот примеры (по Левитскому же) форм, резко различных по многим и существенным признакам, у которых идиограммы по существу тождественны: *Delphinium* и *Consolida* (напомним, что этот род, принимаемый многими новейшими авторами, отличается от предыдущего и многих других лютиковых, таким важным признаком, какова спайнолестчатость); *Nigella* и *Garidella*; *Aquilegia* и *Leptopyrum*. Сопоставим с этим примеры близких во всех отношениях видов, у которых кариотипы и идиограммы резко различны: *Aconitum Napellus* и другие виды (например *A. Lycocotnum*, *A. orientale*; Левитский); *Tradescantia virginiana* и *T. navicularis* (Дарлингтон, 1929); *Tulipa galatica* и *T. armena* (Ньютон, 1927); *Cucumis sativus* и *C. melo* (Кожухов, 1925); особенно замечательно различие в идиограммах у *Vicia Faba* и *V. narbonensis*, так как последний вид рассматривается как дикий ролоначальник первого. «Филетическое происхождение преобразования морфологии хромосом, — говорит Левитский, — могут то отставать от внешне морфологических изменений, что приводит к единообразию идиограммы на значительном протяжении системы, то обгонять их, и тогда сравнительно близкие формы могут резко отличаться кариотипически».

На обычный для нас и важный вопрос о направлении развития известных структур, в данном случае кариотипов-идеограмм: уловлено ли оно и в чем выражается, — кариосистематики говорят довольно определенно. Для растительного мира будто бы установлена «общая правильность» — редукция плеч хромосом в эволюционном процессе (Вавилов, 1934). В подтверждение Левитский прилагает к кариотипам принцип дифференциации как универсальный критерий эволюции. По его мнению, как следствие надо принять, что равномерное, симметричное развитие двух плеч хромосом следует признать более первичным состоянием, чем резко асимметрическое: плечи-«головки» представляют в ряде анализированных случаев, вероятно, результат укорочения длинного плеча. Но мы только что слышали от Делоне, что аббревиация может привести к результатам, практически не отличимым от эксцепции, т. е. в конце филетического ряда дифференциация может привести к упрощению. Далее, сам Левитский признает, что род *Nigella*, филетически стоящий выше, чем *Caltha* и *Trollius*, обнаруживает более низкие показатели редукции плеч. У *Tradescantia virginiana* все хромосомы с хорошо развитыми плечами, а у соседнего вида, *T. navicularis* — все головчатые.

Дело не в приложении принципа дифференциации, который здесь, как и в других явлениях эволюции, не обязателен. Способ выведения данной «правильности» выяснен в следующих словах Делоне (1926): «Вопрос о направлении процесса изменения длины хромосом может быть нами разрешаем в каждом отдельном случае лишь косвенно, а именно путем установления, на основании данных сравнительной морфологии, географического распределения и др., — относительной первобытности исследуемых видов». Общая «правильность», очевидно, формулируется по аналогии с весьма гипотетичными отправлениями примерами. Ясно: для эволюционного истолкования кариограмм

кариосистематика не располагает своими собственными и надежными критериями.

Идиограммы могут и должны привлекаться в диагностике и в филогении, как все другие доступные признаки. Это в известной степени поможет избежать «опасности конвергенций». Сомнительно, чтобы ценность кариодиагностики могла бы сравниться с ценностью анатомии в узком смысле слова (т. е. за вычетом цитологии). Структуры, которые пока описываются кариодиагностикой, слишком просты в сравнении со структурами, находящимися в ведении анатомической органологии. Кроме того, 1) палеоботанический и онтогенетический материалы по кариограммам отсутствуют и это затрудняет их историческую квалификацию; 2) мы не в состоянии указать и надежных рудиментов в ядерных картинах, рудиментов, которыми так богата анатомия и которые позволяют установить направление эволюции, а следовательно, и место той или иной структуры в морфологическом ряду. О цветке, этой основе систематики *Angiospermae*, кариологии непосредственно не говорит ничего.

«Естественной предпосылкой большей оценки признаков хромосомных является доказанная (для формальных генетиков только! — Б. К.) связь хромосом с наследственными признаками вообще». Но почему, — спросим мы вместе с Левитским (1931), — нужно отдавать предпочтение «носителю наследственных признаков» перед самими этими признаками? Даже представителю самой цитогенетики пришел в голову такой вопрос!

«Метод кариограмм» иногда выдается за экспериментальный метод (Розанова, 1940). Он состоит, однако, в описании фиксированных структур ядерных пластинок и вполне подобен морфологии и анатомии. Эксперимент над филогенезом для кариологии и подавно недоступен. Только связи с формальной генетикой, действительно, иногда экспериментирующей над филогенезом, у кариографии были более тесны, чем, например, у морфологии. Это стояло в связи с принимаемым а priori признанием за ядром роли монопольного «органа наследственности» — основным догматом «классической» генетики, который опровергнут мичуринской генетикой.

В противовес ограничению цитологической диагностики цветковых кариологией, намечаются некоторые другие многообещающие области признаков этой категории. На первом месте, казалось бы, необходимо поставить у цветковых изучение строения женского гаметофита и его продуктов. Самые основные отличительные признаки цветковых в виде зародышевого мешка из 2 ооангиев, т. е. из 4 «квартетов» клеток, двойного оплодотворения, вторичного эндосперма, относят к области изучения, пограничной для цитологии, анатомии и онтогении или эмбриологии. К сфере первой относится только строение отдельных клеток. О нем немного известно, и оно пока мало используется, хотя, например, уже сейчас заметны отличия в цитологии яйцеклетки у цветковых и дикаедей. Это не может не учитываться при их филогенетическом сближении и при попытках выведения «квартетов» зародышевого мешка из простейших, четырехклеточных архегониев.)

Действительно значительные достижения сделаны в изучении скульптуры клеточных оболочек пыльцы Уодхаусом, Кудряновой, Цатурян и др. Насколько далеко продвинулись эти авторы, видно уже из того, что они смогли составить ключ для определения семейств, триб и даже родов, по одной пыльце. Пригодность таких данных для диагностики доказана, и для последней открыта богатая область нового. Многие факты, кроме того, сами говорят за себя филогенетически. Мною этот вопрос освещен в другой работе (1945). Из новинок диагностики остановимся еще

на «мозаике» эндосперма и сподограммах. Для диагностики форм пшениц с успехом привлекается (В. и О. Александровы, 1936—1937) рисунок, образуемый в эндосперме (при рассмотрении срезов в растворах глюкозы или сахарозы) крахмальными зернами. Различают крупный, пластидный и мелкий, хондриосомный крахмалы. Количество зерен того и другого, форма в смысле характера гранистости, более плотное или рыхлое расположение, его топография — вот важнейшие признаки, лежащие в основе «амилограмм». «Дифференциация структуры эндосперма различных пшениц настолько своеобразна, что в ряде случаев можно различать и сорта между собою» (В. и О. Александровы). Молиш в 1920 г. положил основание новому диагностическому методу — методу сподограмм. Сподограммы слагаются формой отдельностей зола (зола из отложений кальция у *Urticaceae*, кремния у *Cyperaceae* и др.) и их расположением, например в листьях. Они довольно характерны для отдельных растений. Особенно успешным оказалось применение сподограмм для *Urticaceae*, где после испеления кусочков листа особым способом цистолиты становятся лучше различимыми и под микроскопом видны образуемые ими разнообразные узоры. Они позволили, например, Вигалке (1933) дать ключи для определения не только родов, но в ряде случаев (*Debregeasia*, *Forskahlea*, *Hemistylis*) и видов. Разделение семейств крапивных на группы по признакам сподограмм, в общем, оказалось в соответствии с построенным на основании других, морфологических, признаков. Отдельные отступления побуждают к пересмотру обычной систематики, т. е. в свою очередь плодотворны. Давно пора систематикам цветковых поучиться у водорослеведов более разностороннему использованию цитологии.

## 5. Тератология

Существенное отличие материала для филогении, предлагаемого тератологией, заключается в том, что он состоит в уродствах. От всех предшествующих дисциплин получались данные о «норме». Уродства для филогении ценны: 1) всегда потому, что они выявляют скрытые свойства и, следовательно, пополняют диагноз; 2) иногда еще потому, что в числе их могут оказаться атавизмы, т. е. указания на организацию предков. Последние документы особенно ценны, так как в отличие от первых, способных голосовать лишь за или против какого-нибудь систематического сближения, они могут пролить свет на «откуда» и «куда» идет та или иная структура. Уродливости цветков уже в начале XIX в. были широко использованы для доказательства листовой природы органов цветка. С тех пор и укоренилось для них название «цветолистики». Доктрина Гёте о «метаморфозе» растений отправлялась от уродств. В наше время исходный материал для очень стройной и плодотворной эвантовой гипотезы Галлира заключался в уродствах цветков у одного вида водосбора. И мы неизбежно возвращаемся к подобному материалу в вопросе о происхождении цветка. Алоспория у папоротников (*Athyrium filix femina* v. *clarissima* и др.), т. е. «уродливое» развитие заростков на листьях спорофита, в виде их придатков, привела к созданию гипотезы Постоны (1912) о происхождении смены поколений у папоротникообразных. Гаметофит и спорофит в упомянутой группе некогда представляли одно целое растение, и обособленно живущий в настоящее время гаметофит есть вторично обособившийся фрагмент когда-то единого целого растения, как бы половой отводок. Асцидии (т. е. чашевидные уродства листьев) у кротона и других обыкновенных растений, по мнению де-Фриза, проливают свет на происхождение «кувшинов» насекомоядного непентеса.

Ботаники уже XIX в. переходили от одной крайности к другой. Один во всех уродливостях подряд практически, хотя иногда и бессознательно, видели атавизмы (Гёте, О. де-Кандолль, Челябинский и др.), другие их в этой группе явлений вообще отрицали (Шлейден, Гёбель и др.). Теперь известны «нейтральные» отклонения от нормы, каковы, например, двойные цветки, получающиеся у многих растений со скученными соцветиями, как следствие срастания зачатков соседних цветков (например у *Loasa*, *Epipactis*, *Lopezia*, по исследованиям автора). К этой же группе срастаний относится и такой классический пример, как пелорий у *Linaria vulgaris*. Хотя в этом уродстве и выражена актиноморфия, признак более примитивный, чем зигоморфия нормальных цветков, тем не менее об атавизме не может идти речи. Такой структуры, с несколькими шпорцами у предка *Linaria* и других зигоморфных *Scrophulariaceae* не было. У него была актиноморфная структура, но совсем иная — типа *Verbascum*. Пелорий льнянки есть новообразование (синантия) и типик развития. Спайнолепестность там и сям проскальзывает у разделянолепестных, например у мака, льна и др. Это уже прогрессивное отклонение от нормы. Таким путем от разделянолепестных и произошли спайнолепестные, настоящие *Sympetalae-Metachlamydeae*.

Если аномальная структура более примитивна, архаична, чем нормальная, и если она повторяет организацию какой-нибудь реальной формы, которая стоит ниже в эволюционной системе, то имеется основание оценивать эту аномальную структуру как атавистическую, и, следовательно, делать заключения о морфогенезе нормальной структуры по свойствам аномальной и с родстве видов, родов и так далее, характеризующихся этими структурами. Выводы будут особенно устойчивы, если между нормой и уродством удастся установить серию переходов, т. е. непосредственно наблюдаемую связь. В других случаях, где реальной формы, которой соответствовало бы уродство, нет, возможно реконструировать ее. Это уже не допускает автоматического применения. Особенно известны и поразительны антолизы или позеленения цветков, при которых тычинки и, особенно часто, пестики заменяются листовидными органами. Нередки всевозможные переходы между лопастями или долями органа, заменяющего «плодолистик» (карпиду), и семяпочками. «Кто хоть раз видел этот ряд моделей превращения семяпочек, у того не остается, конечно, никаких сомнений относительно их значений» (Веленовский, 1910). Часто аномальные цветки зигоморфных форм возвращаются к актиноморфии (лютиковые), с нижней завязью — к подпестичности (зонтичные), и т. д. Противники исторического истолкования уродливостей не имеют своего объяснения всех таких моделей.

Единственным серьезным, и то на первый взгляд, возражением против использования в отдельных случаях аномальных структур для реконструирования путей эволюции является видимое противоречие атавизмов закону необратимости. В атавизмах часто мы имеем дело с пожизненным сохранением одной из онтогенетических фаз. Следовательно, возврат к прошлому только мнимый, так как из онтогенеза данная структура еще не вышла. В других тератологических эпизодах, очевидно, необходимо допустить, что атавистическая структура сохранилась в скрытом виде (Дарвин).

По Гёбелю (глава «новой» и «активной» или «каузальной» тератологии) уродства представляют, прежде всего, не филогенетическую, а онтогенетическую проблему. Что касается «новой» тератологии Гёбеля, то она показывает, что так называемое «нормальное» развитие ни в коем случае не исчерпывает всех возможностей развития; запас скрытых

нереализованных свойств открывает широкий путь для экспериментальной морфологии, их выявляющей. Ставятся и разрешаются два вопроса: что скрыто и какими причинами обуславливается его проявление. На этом пути устанавливается антителиологизм уродств и отсутствие направленности в изменчивости, это говорит против градации и доктрины об изначальной целесообразности реакции живой материи. По нашему мнению знать скрытые качества важно и для филогении. Онтогенетическое и филогенетическое неразрывно связаны. Противопоставление филогенетическому направлению «каузального» нельзя считать правильным. Оба направления должны дополнять друг друга. Путь эволюционного движения и его источник есть две стороны эволюции, равно нуждающиеся в научном освещении. Изучать второе, игнорируя первое, неправильно. Скорее можно требовать, чтобы «формальная», филогенетическая сторона была изучена первой, чтобы было доказано движение и вскрыто его направление, после чего разумно будет говорить и о механизме, если решение двойной задачи сразу представит непосильные трудности. У Гёбеля ясно увлечение экспериментальным методом в противовес историческому (по терминологии Тимирязева) или «наблюдательно-спекулятивному» (Талиев). Это увлечение односторонне и не может служить прогрессу знания. Наше утверждение основывается на историческом опыте науки, в частности — на опыте ее в дарвиновский период. Сам Тимирязев, ярчайший представитель экспериментального метода, считал необходимым возражать Клебсу, останавливающемуся исключительно на экспериментальной почве, отрицая всякое значение за исторической, дарвинистической точкой зрения (1905). Тимирязев резко возражал Голенкину (1907), который думал экспериментальным путем решить вопрос: являются ли известные признаки печеночников прогрессирующими или регрессирующими. Подобные исторические вопросы решаются иными средствами. Из того, что некоторые (Пейрич и др.) выяснили приемы искусственного «провоцирования» некоторых аномальных структур, мы не приблизились к оценке их истории с ее «формальной» стороны. Эта сторона имеет все права на внимание, если только не отрицать трансформизма.

## 6. Х и м и я

По выражению Коселя, «биохимия есть анатомия малых величин». От цитологии эргастических образований естественно перейти к фитохимической систематике. До сих пор границы между органеллами и продуктами клетки не ясны, и одни и те же образования, например хондриом, оцениваются по-разному.

Потребность знать и классифицировать полезные и вредные вещества растительного происхождения существовала издавна. Еще Рунге в 1828 г. и Рохледер в 1854 г. дали принципиальные исследования в этой области. Галлир и другие систематики широко использовали ее для проверки и, отчасти, для конструирования филогенетических рядов. Весьма замечательные данные по биохимии для систематики дали Н. Иванов, Л. Иванов, Благовещенский, Бородин и др. Классические примеры: наличие мирозина у *Cruciferae*, *Capparidaceae*, *Resedaceae*, семейств близких и в других отношениях; отсутствие того же вещества у *Paraveraceae* может быть истолковано как показатель против сближения их со сходными *Cruciferae*; наличие берберина у *Berberidaceae*, *Ranunculaceae*, *Menispermaceae*, *Anonaceae*, семейств, тоже достаточно связанных морфологически; наличие того же вещества у *Aprocynaceae* не является проти-

воречием, так как *Arosynpaseae*, может быть, принадлежат к числу потомков *Anopaseae*.

В то же время кониии имеется не только у *Conium* и других зонтичных (*Cicuta*), но также у *Punica* (*Punicaceae*), *Sambucus* (*Caprifoliaceae*), *Humulus* (*Urticaceae*). Кумарин известен у злаков, пальм, орхидей, розоцветных, мотыльковых, гвоздичных, сложноцветных; ванилин — у орхидей, злаков, мотыльковых, маревых; алкалоид, сходный с никотином табака, — у *Salsola* (*Chenopodiaceae*). Следовательно, возможно химическое уподобление неродственных единиц, и химическое сходство отнюдь не является порукой родства. Известны многие группы близких видов, имеющих разную химическую характеристику. Среди одуванчиков одни богаты «каучуком», другие его лишены, хотя в остальных отношениях крайне близки. *Ranunculus repens* не оказывает такого убийственного действия на грибы и бактерии, как другие наши виды (Боас, 1937). *Rhus toxicodendron* знаменит своей ядовитостью, даже отравляющим действием на расстоянии (дерматит, аллелопатия, аллергия) (Гансен, 1930; Гэллоу, 1937 и др.). Другие виды, сходные иногда до смешения (*Rh. copallina*, *Rh. aromatica*, *Rh. glabra* и др.), являются безвредными (Мюншер, 1946). Стало быть, химическое различие само по себе еще не говорит против эволюционного родства.

Существуют растительные вещества, которые еще не распознаются химией. Например о стимулирующем действии на человека лимонника (*Schizandra sinensis*) существует целая литература (Российский, Юмашевский, Сиверцев, Боссэ и др.). Но что это за химическое вещество — не известно. Фитонциды применяются в медицине, им посвящаются целые томы. Химическая же их природа почти не известна: может быть это совсем разные вещества: продуцирующие их растения сильно различны в других отношениях (Токин, 1948 и др.).

В обычном применении химия растений дает во многих случаях дополнительные признаки сходства и различия в помощь признакам морфологии и другим. В этом можно найти косвенные свидетельства для филогении. Реальность химических конвергенций, при отсутствии следов развития (рудиментов и пр.), ограничивает значение этих свидетельств. В таком виде химия растений не имеет конструктивного значения. В последнее время развивается мысль, особенно Благовещенским (с 1925 г.), что эволюция химических соединений в растительном мире идет в определенном направлении, а именно — к циклизации и энтропии, и предопределяет собою структурную, морфологическую, в широком смысле слова, эволюцию растений-носителей этих соединений. С этой идеей химический метод о филогении приобрел бы конструктивный характер. Однако здесь легко впасть в порочный круг: эволюционная «высота» соединения определяется по месту растения в какой-нибудь любимой их системе, а затем, уже для других объектов, место в системе отводится по свойству соединения. Мак Нэйр, например, оценивает эволюционный уровень ряда фитокопституентов, скажем, жиров, по месту продуцирующих растений в ортодоксальной системе Энглера. Следует сопоставление этих оценок с положением тех же растений в других системах. Понятно, что соответствие имеет место тогда, когда эти системы совпадают, и наоборот. Еще опубликованы примеры соответствия химического онтогенеза растений с химическим филогенезом (Благовещенский, 1935; Мак-Нэйр, 1945 и др.).

Если идея филогенеза фитокопституентов и применимости в этой области биогенетического закона подтвердится, то химия растений приобретет для филогении роль конструктивного орудия. Это будет тем более

ценный «метод» освещения филогенеза, что он приложим к любым систематическим единицам как живым, так и мертвым. Но показания его все равно сохраняют косвенный характер: эксперимент имеет место, но только над продуктами филогенеза, а не над ним самим.

В сфере химии растений отдельно требует оценки серодиагностический метод. Его иногда рассматривают в качестве физиологического метода. На самом деле он относится к области физиологии животных и химии растений. Лидер этого метода в филогении растений Мец выдает его за экспериментирование над филогенезом, за экспериментальную филогению. На самом деле этот метод экспериментален, но эксперимент ведется отнюдь не над филогенезом. «Экспериментальный филогенез» школы Меца фактически есть эксперимент над веществами, выделенными из убитых растений. Поэтому данный метод далеко стоит от генетического и не может иметь претензий на значение конструктивного и автономного метода. Это не более как подсобный метод химического анализа растений. Суть дела в выявлении реакций, которые вызываются белковыми соединениями, взятыми от разных растений в сыворотке животных.

После того как замечательные факты были установлены для животных (Крауз, 1897; Уленгут, 1901; Нуттал, 1904), были сделаны первые попытки испробовать данный прием выявления «кровного» родства у растений [начало девятисотых годов: Якоби (на *Ricinus*), Шютце, Коварский, Магнус и др.]. С 1911 г. серодиагностикой растительного мира занялся Мец, возглавивший целую серодиагностическую школу («кёнигсбергскую»). Она охватила весь растительный мир и построила (около 1925 г.) его филему в целом. Руководящими идеями были такие: 1) каждое морфологическое различие между растениями сводится к первичному изменению их белков, морфологические изменения имеют вторичный характер; 2) сходное или тождественное течение реакции о иммунизированной сыворотке, в положительном случае часто ничтожный, хлопковидный осадок при введении в нее экстракта белков (из семян или листьев) контролируемых растений, говорит о сходстве их крови или белков. Первым успехом Меца (1925) было установление, что *Compositae* и *Campulaceae* и *Umbelliferae*, *Araliaceae* и *Cornaceae* проявляют сходные серодиагностические реакции. Далее было показано, что любое сложное цветное давало положительную реакцию с иммунизированным серумом подсолнечника,<sup>1</sup> любое зонтичное — с серумом петрушки, любое губоцветное — с серумом лекарственного шалфея. Оказалось также, что белки подсолнечника дают положительную реакцию с белками *Campulaceae* и *Cucurbitaceae* (но не *Dipsacaceae*), белки петрушки — с белками *Araliaceae* и *Cornaceae*. В то же время удалось показать, что *Equisetum*, *Ephedra*, *Casuarina*, столь близкие по внешности, дают отрицательную реакцию между собою, в соответствии с их крупными различиями в гаметофитах и во многих более тонких признаках спорофитов. Стеблевые суккуленты, например *Cereus*, *Euphorbia*, *Stapelia*, ответили о своем родстве также отрицательно, сходство их оказалось поверхностным, как и следовало ожидать. Ряска показала отрицательную реакцию с печеночниками и водорослями и положительную с аройниковыми, из которых этот род легко может быть выведен как их позднейший «эволюат». Мец настаивает на том, что, в противоположность всем до него практиковавшимся приемам построения родословного дерева растений, он сам опи-

<sup>1</sup> Точнее с серумом, который был обработан белками подсолнечника, с подсолнечным серумом.

рается не на «толкования, мнения, сантименты», а на экспериментальную основу, что на место систематического чутья он ставит точное исследование, что, короче, его филогения — настоящая экспериментальная филогения.

Вскоре развернулась критика, особенно со стороны берлинской школы Энглера. «Берлин против Кёнигсберга, научная дуэль», — заглавие одной итоговой статьи (Вехтер, 1927). Ограничимся немногими примерами, иллюстрирующими мнимые достоинства этого экспериментального метода в филогении. Нелепости: 1) *Rosaceae-Prunoideae* и *Pomoideae* дают между собою отрицательную реакцию (Грин); *Phaseolus vulgaris* — более сильную реакцию с рисом, чем с горохом (Гасис); 2) *Convolvulus tricolor* дает положительную реакцию с *Anchusa angustifolia*, с *Salvia officinalis* и отрицательную с *Cynoglossum*, *Salvia sclarea*, положительную с *Eupatorium cannabinum*, *Artemisia Absinthium*, *Cnicus benedictus* и отрицательную с *Solidago Virga aurea*, *Tanacetum vulgare*, *Leontodon*, *Taraxacum* (Гун); 3) *Ericaceae* и *Polygonaceae* дают положительную реакцию (Редер), то же *Berberidaceae* и *Umbelliferae* (Гольке), *Ranunculaceae* и *Onagraceae*, *Lythraceae* и *Pinaceae*, *Cruciferae* и *Hamamelidaceae*, *Crassulaceae* и *Cornaceae* (Най).

Противоречия: по Копу *Umbelliferae* и *Cornaceae* дают отрицательную реакцию, а по Гольке — положительную; по Кирштейну гинкго и *Cycadaceae* дают отрицательную реакцию, а по Гутману положительную; по Гольке *Salicaceae* и *Amentaceae*, *Juglandaceae* и *Cannabinae*, *Betulaceae* и *Urticaceae* дают отрицательную, а по Малигсону положительную реакцию.

Мец и его ученики были заняты придумыванием объяснений для подобных неполадок. Но эти объяснения, как показано Гильгом, Шюргофом и другими, лишь подчеркивают субъективный характер серодиагностики. Некоторые (например Вехтер, 1927) полагают, что дальнейшие «кроличьи гекатомбы» должны решить вопрос, пригодна ли серодиагностика в ботанике для филогенетических целей. Большинство согласно с выводом Гильга и Шюргофа, что, в силу указанных фактов, «серодиагностика для установления родственных отношений в ботанике не пригодна» (1927). К этому прибавим еще следующие соображения. 1) Перенесение серодиагностики из области зоологии и антропологии в ботанику требует, вообще, осторожности. При этом сами технические приемы коренным образом меняются, что не может не отразиться на результатах. Кроме того, как думают Коварский (один из пионеров серодиагностики), Гельвиг и др., растительные белки далеко не так различны, как белки животных; во всяком случае, белки, извлекаемые из семян посредством растворов NaCl и NaOH, несомненно, очень сходны у многих совсем неродственных растений. 2) «Экспериментальная филогенетика» Меца и других серодиагностов не заключает в себе эксперимента над филогенезом, она экспериментирует лишь над его продуктами (белками). Следовательно, ее достоинство несколько не выше, например, анатомии, цитологии, аналитической фитохимии, которые в той же степени экспериментальны, поскольку они занимаются своей обработкой материалов, изготовлением препаратов и пр. 3) В лучшем случае серодиагностика способна дать указания о наличии или отсутствии связи в смысле химического сходства между анализируемыми объектами. Она ничего не в состоянии сказать о происхождении, истории этого сходства (родство или конвергенция?) и, что особенно важно, не может осветить н а п р а в л е н и я приводимых в связь рядов: что стоит ниже и что выше, где предки и потомки и т. д. Этого всего серодиагностика установить не в состоянии. Она пока призвана, самое большое, служить для проверки



филогенетических сближений, которые созданы на основе других диагностических данных и других приемов группирования, т. е. она лишена конструктивного значения.

Боас (1937) наблюдал различное действие водных экстрактов из листьев нескольких лютиковых на микроорганизмы, водящиеся в таких экстрактах. По поведению этих существ можно судить о присутствии или отсутствии анемонола, а может быть и других веществ. *R. repens* оказался химически менее «родственен» нашим обычным видам, чем эти последние между собою. Этот «новый», тоже экспериментальный, физиологический и химический метод не хуже серодиагностики, хотя менее импозантен, чем она.

## 7. География

В качестве последнего раздела источников филогении поставим географический. Это место отводится прежде всего потому, что все предыдущие отделы были тесно связаны между собою, имея дело со структурой и функцией. Вклинивание между ними «пространственного» момента было бы искусственным. Но географический материал и не играет большой роли в филогении, хотя всегда обязателен для нее, как комментарий.

Трансформация структуры и функции имеет свой «географизм». Поэтому каждая систематическая единица должна иметь ареалогический диагноз. Он черпается в размерах ареала, его форме, динамике и топографии, т. е. внутреннем строении, в своего рода «анатомии» ареала. В последней, по Дарвину, особенно важны очевидность или отсутствие, распределение и другие свойства эмпирических центров, — обилия и многообразия, — особенно последних, — а также типология местообитаний. Так как, за исключением наиболее мелких (мелкие виды), систематические единицы выделяются по морфолого-физиологическому признаку, а не по географическому, и так как ареалогия не имеет непосредственного отношения к диагнозу цветка и других, важнейших для систематики, опорных ее пунктов, то диагностическое значение географической части полного диагноза только второстепенно. Наиболее велика ценность географии растений в микросистематике (компоненты вида). Что касается конструктивного значения ареалогии для филогении, то оно еще более ограничено.

Ареалы форм (единиц), связанных между собою родственной связью, должны быть тоже связаны между собою в пространстве, в настоящем или хотя бы в прошедшие времена (палеонтология, археология, история). Ареалы родственных единиц часто бывают «гомологичны», т. е. сходны по их истории (теоретические центры — центры возникновения, пути миграции, факторы, а следовательно, и формы дивьюнкции). Обратное заключение нереально, так как и неродственные друг другу формы могут иметь общую локализацию центров возникновения, а также синтопные и синхронные миграции. Напротив, и родственно связанные единицы могут иметь различные истории миграции.

Относительно направления «движения» в филогенезе мы имеем следующие ареалогические приемы определения относительного и абсолютного возраста систематических единиц: 1) по размеру ареалов и 2) по их подобию ареалам геохронологически датированных организмов.

Принимая дарвиновскую теорию центров возникновения и миграций, мы должны принять, что, как правило, ареал пропорционален его воз-

расту (закон Уиллиса): чем систематическая единица или биоконституент филемы старше в геохронологическом отношении, тем более продолжительное время имелось в ее распоряжении для миграций; тем более разнообразны и тем длительнее активны были импульсы для миграций как внешние (например перемещение полюсов), так и внутренние (формообразование, в частности — мутирование), тем больше, наконец, было пространственных возможностей для миграций (например возникновение мостов суши для континентальных организмов и морей для морских). Однако доказанное существование небольших ареалов у древних представителей вследствие их вымирания (вторичный эндемизм) и широких ареалов, которые созданы и создаются «скачками» (благодаря заносу вдалеке человеком, птицами, морскими течениями), весьма ограничивает значение принципа Уиллиса.

Возраст ареала при отсутствии прямых палеонтологических данных может быть в известной мере определен путем биогеографических и палеогеографических параллелей. При этом, понятно, дата явится датой-минимум геологического возраста данной единицы. Можно подыскивать для ареала-пробанда сходные ареалы таких организмов, чья геологическая история хорошо изучена и датирована на основании палеонтологии. И сходство здесь ареалов допустимо истолковать как свидетельство в пользу одновременности ареагенеза и косвенно филогенеза. Сопоставление форм ареалов растений-пробандов с палеогеографическими картами также дает косвенные указания о возрасте этих объектов, исходя из оценки возраста этих миграций. В нашей литературе имеются блестящие примеры подобных конструкций у Вульфа и, особенно, у Шапаренко. Но этот прием применяется недостаточно широко, хотя имеется богатейшая палеогеографическая и палеозоологическая основа.

Таким образом, есть возможность ареалогического приближения к вопросам филогенеза, суждения о «связи» и о «движении». Строительством целой филемы или ее частей преимущественно на основе географической диагностики, очевидно, невозможно.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Мы исходим из теории миграций (и неотъемлемой от нее теории «центров») в обычном понимании Дарвина. Недавно возникшие противоречия в этом важном вопросе (Травин — Хохлов, 1947) требуют внесения ясности. Теоретический центр ареала или центр возникновения не обязательно является центром многообразия и обилия и может лежать в любой точке ареала или даже вне существующего ареала, т. е. это отнюдь не геометрический центр. Это просто более или менее ограниченная площадь, где систематическая единица возникла и откуда началось ее расселение. Такие центры можно установить на основе палеонтологии, археологии и истории. Их более вероятно обнаружить там, где имеются архаические или предковые представители анализируемой группы, и в убежищах жизни. Реальность и пути миграций также надежно подтверждаются палеонтологией, археологией и историей. Центр ареала, как правило, один. В отдельных случаях это может быть подтверждено геолого-археолого-историческими документами. В других это следует из общей теории Дарвина. Материнская единица, даже наименьшая — вид, на протяжении своего ареала чаще разнородна, например состоит из разных биотипов. Следовательно, исходный материал в разных местах материнского ареала нетождественен. Условия существования также не могут быть тождественны, т. е. предпосылки и направления изменчивости и отбора различны. В отдельных случаях возможно политоппное возникновение формы АВ путем скрещивания исходных форм А и В, если они распространены совместно. Но, во-первых, А и В в разных точках своих ареалов, и, во-вторых, условия и направления естественного отбора не тождественны, т. е. даже при возникновении этим путем тождественных представителей, между А·В; А·В; А·В; а не А·В, А<sup>1</sup>·В<sup>1</sup>, А<sup>2</sup>·В<sup>2</sup>, и т. д., — в одних случаях они будут отобраны, в других нет. Формообразование может совершаться и в процессе миграции и на месте. В первом случае причина дивергенции — это внедрение во все новые и новые условия [не обязательно новые зоны, так как сами зоны — «идея» (Келлер)— и состоят из множества макро- и микрорайонов]. Во втором случае причина дивергенции может заключаться

Необходимо еще оценить географо-морфологический метод Веттштейна. «Доказано, — писал Веттштейн (1898),<sup>1</sup> — что виды общего происхождения, возникновение которых относится к позднейшим временам, занимают области, соседние друг с другом, но исключают друг друга, так что нахождение их в разъединенных друг от друга областях или в той же самой области указывает на более отдаленное сродство» и т. д. Это утверждение является следствием неправильного понимания эволюции, которое ранее было присуще Веттштейну. Его воззрения как самостоятельная теория методологически не приемлемы и не имеют экспериментального обоснования.<sup>2</sup> Кроме того, картографический материал по горечавкам, послуживший для выведения вышеприведенного метода, при проверке (Самуэльсон, 1940) оказался недоброкачественным. «Строгое исключение» на картах оказалось вне соответствия со списком местонахождений. Известен, вообще, ряд примеров (Келлер и др.) соседнего проживания близко родственных форм.

#### IV. КРИТЕРИИ ДОСТОВЕРНОСТИ В ФИЛОГЕНИИ

«В практике должен доказать человек истинность, т. е. действительность, мощь, посюсторонность своего мышления». Практика — это человеческая чувственная деятельность.<sup>3</sup> Опыт, как известно, охватывает то, что мы воспринимаем как сумму впечатлений, получаемых различными путями восприятия от окружающего. Под опытом принято подразумевать опыт не отдельных только лиц или поколений, но опыт человечества в целом, накопленный во все времена, дошедший до нас по устному преданию или сохранившийся в письменности. Вся филогенетическая систематика основана на опыте в этом смысле. Некоторыми практиками понимается узко, в духе прагматизма, который «преблагополучно выводит из всего этого бога в целях практических».<sup>4</sup> С другой стороны, обобщения, сделанные естествоиспытателем, даже самые далекие от обыденных применений, будучи основаны на реальностях природы, неизбежно приведут исследователя к практическому применению.

Именно последнее является наилучшей проверкой правильности сделанных обобщений, верности принятой теории. Такого рода проверка так же важна для естествоиспытателя, как для математика проверка суммы.

«Опыт можно приобретать 2 способами. Во-первых, отмечая факты так, как они происходят, без всякой попытки повлиять на учащенность их появления или изменить обстоятельства, при которых они случаются. Это есть наблюдение. Во-вторых, приводя в действие причины и орудия, которыми мы располагаем, и изменяя преднамеренно их сочетания с целью заметить происходящие от них явления. Это значит производить опыт-эксперимент. Делая такое различие между опытом (в узком смысле, — В. К.) и наблюдением, мы ни в каком смысле не противопоставляем их друг другу. В сущности они одинаковы и различаются скорее по степени,

в геологических переменах, например горообразовании, опреснении и высыхании бассейна и т. д., но не только в этом. При относительно неизменных условиях дивергенция ощущается в виде продолжающегося возрастания адаптации к данной, «неизменной» среде.

<sup>1</sup> В русском издании книги Веттштейна (1903) это место переведено не точно.

<sup>2</sup> В последней своей книге (1935) Веттштейн близок к концепции советского дарвинизма, т. е. изменил свою позицию в эволюционной теории.

<sup>3</sup> К. Маркс, Избранные произведения, т. I, 1941, стр. 380.

<sup>4</sup> См.: В. И. Ленин, Соч., т. XIII, стр. 279.

чем по роду, так что термины „пассивное“ и „активное наблюдение“, может быть лучше выразили бы их „различие“». Опыт в узком смысле, или эксперимент, есть наблюдение явлений с прибавлением изменений условий. Известно, что когда мы изменяем естественное течение природы вмешательством наших мускульных сил и таким образом производим необыкновенные комбинации и условия явления, тогда мы экспериментируем. В этом смысле термины «практика», «опыт» и «эксперимент» применялись нами выше. В ботанике существует в этом месте путаница.

«Самое же решительное опровержение этих, как и всех прочих, философских вывертов заключается в практике, именно в эксперименте и в промышленности»,<sup>1</sup> т. е. повторяющийся, массовый, коллективный и экономически значимый («контроль рублем») эксперимент есть наиболее надежный вид опыта, критерий достоверности знания.

Эксперимент в филогении не связан с промышленностью и не является массовым. Вообще, он здесь мало, как мы видели, доступен по самому свойству проблемы и объектов. Экспериментальные основы филогенетической систематики по необходимости не обширны. Построить филогению на одной экспериментальной основе или преимущественно на ней пока нельзя. Эта недостаточная связь филогении с экспериментом не должна ее совсем обесценить.

Активная практика, именно эксперимент, промышленность, имеет решающее и единственное в своем роде значение в гносеологическом отношении, для доказательства реальности мира, его закономерности и его познаваемости. При решении частных конкретных задач материалистической науки, например филогении, твердо стоя на позиции реальности природы, ее закономерности и ее познаваемости, нужно пользоваться и экспериментом, и наблюдением, уже не боясь пассивности последнего. В этих частных случаях требовать экспериментального подтверждения в одних случаях нельзя, в других — обязательно. Нельзя потому, что эксперимент невозможен (например вымершие существа), не обязательно потому, что имеются другие надежные способы проверки истинности знания.

Не следует переоценивать значения эксперимента в филогении и в рамках возможностей его применения. 1) В систематике полноценен и аподиктически доказателен эксперимент только над с а м и м филогенезом, который дает прямые указания на кровное родство. Более доступный эксперимент «по поводу филогенеза», т. е. над его результатами или продуктами, дает лишь косвенные указания. Они имеют лишь мнимые преимущества перед данными наблюдения и часто даже уступают им в достоверности вследствие массовости последних. Активность, свойственная эксперименту, здесь подкупает, как всегда, но она направлена мимо цели: она не затрагивает того, что нужно, — самого филогенеза. 2) Сильная сторона эксперимента, заключающаяся в его активности, одновременно составляет его слабость. Она состоит в его искусственности. Эволюция путем естественного отбора миллионы лет шла и отчасти еще идет в естественной, природной, а не в экспериментальной обстановке. Правы авторы, считающие, что мы не в состоянии реконструировать эволюции даже в самом лучшем ботаническом саду. Поэтому экспериментатору рекомендуется почаще заглядывать «за пределы грядки или загона».

В философском труде И. В. Сталина<sup>2</sup> в том месте, в котором освещается значение практики как пробного камня познания мира, приводятся

<sup>1</sup> К. Маркс и Ф. Энгельс, Избранные произведения, т. I, стр. 330.

<sup>2</sup> И. В. Сталин, Вопросы ленинизма, 11-е изд., стр. 543.

в виде классических примеров практики, с одной стороны, успех эксперимента в изготовлении искусственной краски, подобной марене, с другой, — осуществление предсказания Леверрье относительно открытия Нептуна. К книге «Л. Фейербах» (1939, стр. 13) Энгельс говорит следующее: «Солнечная система Коперника в течение 300 лет оставалась гипотезой, в высшей степени вероятной, но все-таки гипотезой. Когда же Леверрье, на основании данных этой системы, не только доказал, что должна существовать еще одна, неизвестная до сих пор, планета, но и определил посредством вычисления место, занимаемое ею в небесном пространстве, и когда после этого Галле, действительно, нашел эту планету, система Коперника была доказана».

«Возможности пророчества — высший критерий научного метода», по Тимирязеву. Именно этот критерий (успех предвидения) является наиболее практически важным (доступным и ярким) критерием правильности мышления в филогении. Классический пример — открытие сперматозоидов у голосеменных, предсказанное филогенией растений (Горяинов, А. Бекетов). «Случай, — говорит Тимирязев, — который можно поставить в параллель с открытием Нептуна и менделеевским предсказанием новых элементов...». «Едва ли когда-нибудь эволюционное учение приобрело такое решительное, прямое и широкое подтверждение своего положения об единстве всего сущего, как в открытии семенных папоротников», которое тоже было предвидено. Есть немало других, более новых и не менее разительных примеров предвидения в филогении растений. Например группа псилофитов как связующее звено между водорослями, мохообразными и папоротникообразными была заранее охарактеризована и помещена в системе (Потонье и др.); связующее звено между псилофитами и артикулятами в виде *Proarticulata* было тоже предвидено (Скотт); гомоксилная древесина была найдена там, где ее ожидали найти (Золередер); когда была открыта *Ranalisma*, она оказалась носителем именно таких свойств, которых ожидала филогения от связующего звена дву- и однодольных и т. д. Все эти открытия разительно подтвердили реальность эволюционных связей, косвенно, гипотетически намеченных филогенией растений и подтвердили, что она идет верным путем и в области, не достижимой для эксперимента, с помощью наблюдения.

Для нас очень важно, что наш великий учитель И. В. Сталин, в числе важнейших положений науки, доказанных практикой, приводил учения Коперника о вращении земли вокруг солнца и Дарвина о происхождении человека от обезьяны. То и другое доказано не промышленностью и даже не экспериментом, а косвенно, — осуществлением предсказаний, которые были сделаны в итоге наблюдений.

Ограниченность пока экспериментальных основ у филогении растений побуждает некоторых авторов (например Вагнер, Лотси) утверждать, что в ней слишком много фантазии, чтобы она могла быть настоящей наукой. Однако фантазия в науке неизбежна, если, не ограничиваясь голым описанием отдельных явлений, подниматься до главного: понятий, законов, картины мира. «Понятие не есть нечто непосредственное». <sup>1</sup> «Ибо и в самом простом обобщении, в элементарнейшей общей идее («стол» вообще) есть известный кусочек фантазии. Наоборот: нелепо отрицать роль фантазии и в самой строгой науке». <sup>2</sup> «Напрасно

<sup>1</sup> В. И. Ленин, Философские тетради. 1947, стр. 262.

<sup>2</sup> В. И. Ленин, Философские тетради, 1934, стр. 336.

думают, — сказал Ленин в заключительном слове в докладе ЦК на XI съезде ВКП(б) 28 III 1922, — что она (фантазия, — *Б. К.*) нужна только поэту. Это глупый предрассудок! Даже в математике она нужна, даже открытие дифференциального и интегрального исчисления невозможно было бы без фантазии. Фантазия есть качество величайшей ценности».<sup>1</sup> Между тем, именно «бесконечная сумма общих понятий, законов etc. дает конкретное в его полноте».<sup>2</sup>

«Давайте полную свободу вашей фантазии, но строго проверяйте каждое знание опытным путем», — учил Дарвин.<sup>3</sup> «Ложные факты крайне вредны для успеха науки, потому что они иногда удерживаются очень долго; но ошибочные воззрения, подтверждаемые известным числом фактических доказательств, приносят мало вреда, потому что каждый находит полезное удовольствие доказывать их ложность; а когда последнее сделано, одна из дорог к заблуждению бывает закрыта, и иногда вместе с тем открывается путь к истине» (Дарвин). «Формой развития естествознания, поскольку оно мыслит (*sic!* — *Б. К.*), является гипотеза. Открывается новый факт, делающий непригодным прежний способ объяснений, относящихся к той же самой группе фактов. С этого момента возникает потребность в новых способах объяснения, опирающегося сперва только на ограниченное количество фактов и наблюдений. Дальнейший опытный материал приводит к очищению этих гипотез, устраняет одни из них, исправляет другие, пока наконец не будет установлен в чистом виде закон. Если бы мы захотели ждать, пока очистится материал для закона, то пришлось бы до того момента отложить теоретическое исследование, и уже по одному этому мы не получили бы никогда закона».<sup>4</sup> «Гипотеза, даже ложная, приносит свою долю пользы», — учит Тимирязев в своей диссертации. «Человеческие понятия субъективны в своей абстрактности, оторванности, но объективны в целом, в процессе, в итоге, в тенденции, в источнике», — говорит В. И. Ленин.<sup>5</sup>

«Филология изучает процессы, непосредственное наблюдение которых в преобладающей своей части невозможно. Морфологические изменения живых существ, непосредственно, эмпирически воспринимаемые нами и доступные для прямой констатации, составляют ничтожную долю бесчисленных изменений органических форм. — изменений, которые имели место на нашей планете в течение необозримых времен. Поэтому относительно значительно большей части этих исторических явлений можно составить себе научные представления лишь косвенным путем. «Кто владеет пониманием исторического исследования, кто признает изучение истории за науку, тот быстро убедится, при более глубоком знакомстве, в высокой научной ценности философской филологии» (Геккель, 1894).

С этими словами Геккеля, основателя и классика филологии как свободной науки в целом, сопоставим слова классика филологии растений Потонье, который, между прочим, предсказал свойства псилофитов и даже описал и дал название их элементарному органу — предшественнику корня, стебля и листа — раньше, чем он был фактически открыт. «Уста-

<sup>1</sup> В. И. Ленин, Соч., т. XXVII, стр. 266.

<sup>2</sup> В. И. Ленин, Философские тетради, 1947, стр. 261.

<sup>3</sup> Малоизвестная статья в англ. издании Н. Müller, Fertilisation of flower, 1883.

<sup>4</sup> Ф. Энгельс. Диалектика природы. 6-е изд., 1933, стр. 6. В издании 1948 г. (стр. 193) вместо «теоретическое естествознание» читаем: «мыслящее»!

<sup>5</sup> В. И. Ленин, Философские тетради, 1947, стр. 180.

новление генеалогической связи организмов навсегда останется гипотетическим, поскольку нет возможности экспериментально доказать предполагаемого происхождения; и при создании филем необходимо только задаваться вопросом, какая из них лучше объединяет доступные в настоящее время факты и поэтому в состоянии служить основой для дальнейшего прогресса знаний».

Если «воздержаться» от филогении, чтобы остаться «на чисто эмпирической почве», то останется один путь: чистое описание. Но последовательное, чистое описание связано с отрицанием закономерности природы и ее познаваемости, это — путь к махизму.

Закончав словами Энгельса из «Анти-Дюринга»: «Впрочем нам нечего совсем приходить в ужас от того, что современная нам стадия познания столь же мало окончательна, как и все предыдущие». «Но тот, кто прилагает масштаб подлинной, неизменной, окончательной истины в последней инстанции к познаниям, которые по природе вещей или должны будут в течение многих поколений оставаться относительными, лишь постепенно достигая завершения, или которые — подобно космогонии, геологии, истории человечества — навсегда останутся незаконченными и неполными ввиду недостаточности исторического материала, — тот доказывает этим лишь свое собственное невежество и непонимание, если даже истинной подкладкой их не служит, как в данном случае, притязание на собственную непогрешимость».<sup>1</sup>

## V. «НОВАЯ» СИСТЕМАТИКА

В последнее десятилетие за рубежом твердят о «новом курсе» в биологической систематике, в частности — в систематике растений. Этот «новый курс» нашел себе сочувствие и в СССР. И у нас говорят (Розанова), что на смену прежней, «описательной» ее форме идет или уже пришла «новая», «аналитическая», «дифференциальная», «экспериментальная». Аналитической эта систематика называется потому, что в основе ее лежит эксперимент, а «экспериментальный метод является, действительно, аналитическим» (выражение Голла и Клементса). Говорили даже (Розанова, 1930), что «систематика настоящего начинает складываться на основе генетических достижений».

Фактически «экспериментальная систематика» имеет объектом низшие таксономические единицы: вид, серию, секцию и в редких случаях род. Ее основная проблема — проблема вида. Изучение вида в пространстве с морфолого-географической и кариолого-географической его дифференциацией (отсюда название «дифференциальная» систематика); изучение полиморфизма вида в связи с вопросами формообразования; выяснение конструкции вида на основе морфолого-географических и экологических данных и на основе изучения изменчивости и наследственности вида. — вот каковы задачи. Ударение фактически ставится на формальной генетике в связи с цитологией, точнее — с кариографией; это характерная черта современной зарубежной генетики. Кроме того, придается значение еще серодиагностике и фитохимии.

Новое направление «воздерживается от филогении, представляя вид как сферу комбинаций». «Увлекаясь экспериментальными исследованиями, систематики-генетики не дают картины истории вида» (Розанова, 1935). Более всего удовлетворяет генетику, по признанию ведущего журнала «Genetica» (1931, статья Цемелиса), «динамическая» систематика Гайята

<sup>1</sup> Ф. Энгельс. Анти-Дюринг, 6-е изд., 1934, стр. 63.

т. е. — антиисторическая, креационистская систематика.<sup>1</sup> Бывший филогенетик Лотси, отказавшись от филогении как от недостаточно точной и эмпирической науки, обратился к разработке «точной» экспериментальной генетики (формальной!). На этой почве он пришел к созданию теории эволюции при постоянстве видов, т. е. к антидарвинистической, метафизической концепции, враждебной советской науке.

Одним из исключительных случаев, когда «аналитики» проявляют интерес к истории вида, является пример с анализом сборного вида лютика *Ranunculus auricomus* (Розанова, 1932). Анализ этот лишь приводит к гипотезе, что здесь полиморфизм является результатом когда-то произошедших гибридизационных процессов. Один из предков, возможно, близок к одной из морфологически крайних форм, именно к сибирским климатапам, второго предка следует искать вблизи другого края ряда, именно вблизи западноевропейских климатов типа *R. typicus* — *R. incisifolius*. На обработку этого одного вида приемами «аналитической» систематики потребовалось 10 лет. Но наиболее важный для эволюционной ботаники вопрос о происхождении вида оказался решенным весьма не конкретно.

Важное орудие новой систематики в виде серодиагностики, пригодное для оперирования в мезо- и макросистематике, является в современном виде, как мы знаем, крайне ненадежным, если даже не фиктивным. Ограниченное пока значение фитохимии несомненно и выше тоже было аргументировано. Наиболее сильным орудием «новой» систематики является генетика. Но, как мы тоже знаем, если она и экспериментирует над филогенезом, то преимущественно, создавая «копии» существующих реально форм или формы небывалые. Это дает очень мало для филогении. Кроме того, напомним, что экспериментальная систематика оперирует исключительно над современными, мелкими систематическими единицами, на живом материале. Вымершие растения, среди которых такое множество филогенетически важнейших представителей; современные растения (виды), доступные только в гербарном и другом музейном материале; систематические единицы выше рода, а чаще всего и выше вида, составляющие главные разветвления филемы (макросистематика); признаки, лежащие в основе главных систематических категорий (род, семейство, порядок, раздел, класс, тип), — все это для нее не доступно. Фактически все дело сводится преимущественно к внутривидовой экспериментальной диагностике, фитографии, т. е. к формально-описательной, антиисторической систематике с использованием генетических приемов.

Подобно «всеиндуктивистам» (термин Энгельса)<sup>2</sup> существуют «всеэксперименталисты», не дооценивающие живого созерцания и абстрактного мышления. «Всеэксперименталисты» ошибочно думают, что все доступно эксперименту и что эксперимент способен автоматически дать истину в последней инстанции. Таковы формальные генетики.

В зарубежной науке известны попытки подменить эволюционную теорию в целом формальной генетикой, а дарвинизм — бэтсовианством или менделиадой, по терминологии К. А. Тимирязева. В систематике такая попытка выражается в тенденции к вытеснению филогении «новой», «экспериментальной» систематикой, — продуктом формальной генетики.

<sup>1</sup> Дю-Риэ, Христ, Крау и другие буржуазные микросистематики и цитогенетики также приветствуют систематику Гайята как достижение новейшей науки.

<sup>2</sup> Ф. Энгельс. Диалектика природы, 1941, стр. 182.



## ЛИТЕРАТУРА

- Авдулов Н. П., 1931, 1933. Кариосистематическое исследование сем. злаков. Тр. прикл. бот., прилож., 44, 2.
- Александров В. Г. и Н. В. Первухина, 1946. Особенности строения плодов зонтичных. Сов. бот., 14, 1.
- Алявдина А. А., 1926. Таблица для определения плодов и семян *Cruciferae*. Бюлл. Воронежск. общ. ест., 1, 30, 4.
- Алявдина А. А., 1931. Значение анатомии плодов и семян для систематики крестоцветных. ЖРВО, 16, 1.
- Бекетов А. Н., 1897. Учебник ботаники. СПб.
- Билимович О. Ф., 1935. Значение анатомии околоплодника *Labiatae* для их систематики. Тр. Воронежск. Гос. унив., 7.
- Благовещенский А. В., 1925. К вопросу о направленности процесса эволюции. Бюлл. САГУ, 10.
- Благовещенский А. В., 1935. Биохимические основы эволюции организмов. Сорена, 5.
- Борисяк А. А., 1947. Основные проблемы эволюционной палеонтологии. М.—Л.
- Вавилов Н. И., 1935. Учение об иммунитете у растений. Теорет. основы селекции раст., 1.
- Васильченко И. Т., 1936. О значении морфологии прорастания семян для систематики растений. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. I, Флора и систематика высших растений, 3.
- Васильченко И. Т., 1946. Об эволюционном значении морфологических особенностей прорастания цветковых растений. Сб. БИН.
- Васильченко И. Т., 1947. Морфология прорастания губоцветных в связи с их систематикой. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. I, Флора и систематика высших растений, 6.
- Воронин Н. С., 1945. Об эволюции перицикла в корнях. Бот. журн. СССР, 13, 4.
- Вульф Е. В., 1933. Введение в историческую географию растений. М.
- Глотов В., 1939. Диморфизм кариотипа у *Chrysanthemum coronarium*. ДАН СССР, 24, 2.
- Голенкин М. И., 1929. Методы систематики покрытосеменных. Известия Ассоц. н.-иссл. инст. Моск. гос. унив., II, 2.
- Гравировская Е. В., 1925. Таблицы для определения плодов и семян *Compositae*. Бюлл. Воронежск. общ. ест., 1.
- Де-Бари А., 1877—1880. Сравнительная анатомия вегетативных органов растений, 1—2, СПб.
- Зажурило К. К., 1936. Следы эволюции плодов в их анатомическом строении. Тр. Воронежск. Гос. унив., 9, 1.
- Зажурило К. К., 1939. Природа диффузной плацентации (*Nymphaeaceae* и *Vitaceae*). Тр. Воронежск. Гос. унив., 10, 5.
- Зажурило К. К., 1939. Функциональные рудименты в плодах амурского бархата. Тр. Воронежск. Гос. унив., 11, 2.
- Зажурило К. К., 1940. Типы рудиментов у растений. Тр. Лабор. эволюц. экологии АН СССР, 1.
- Иванов С. А., 1926. Основной биохимический закон эволюции веществ в организмах. Тр. прикл. бот., 14, 3.
- Иванов Н. Н., 1935. Биохимические основы селекции растений. Теорет. осн. селекц. раст., 1.
- Каменский К. В., 1931. Морфолого-анатомические особенности семян *Liliaceae* и *Iridaceae*. Тр. прикл. бот., 25, 4.
- Келлер Б. А., 1920. Экология растений в ее отношении к генетике и селекции. Тр. съезда по селекции.
- Клебс Г. (пер. Тимирязева), 1939. Произвольные изменения растительных форм. Тимирязев, Собр. соч., 6.
- Козо-Полянский Б. М., 1914. Заметка о карпологии рода *Pyramidoptera*. Вестн. Тифл. Бот. Сада, 37.
- Козо-Полянский Б. М., 1915. О филогении родов *Umbelliferae* Кавказа. Тр. Тифл. Бот. Сада, 16.
- Козо-Полянский Б. М., 1915—1916. *Sciadophytorum systematis lineamenta*. Bull. Soc. Nat. Mosc., 29.
- Козо-Полянский Б. М., 1916. О некоторых новых основаниях для диагностики *Umbelliferae*. Вестн. русск. флоры, 2, 1.
- Козо-Полянский Б. М., 1922. Введение в филогенетическую систематику высших растений. Воронеж.

- Козо-Полянский Б. М., 1926. Ближайшие перспективы систематики *Angiospermae*. М.
- Козо-Полянский Б. М., 1927—1928. Происхождение высших растений. I. II. М.—Вологда.
- Козо-Полянский Б. М., 1931. Введение в дарвинизм. 2-е изд., Воронеж.
- Козо-Полянский Б. М., 1936. Уроductва у растений. БСЭ, 56.
- Козо-Полянский Б. М., 1937. Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. Воронеж.
- Козо-Полянский Б. М., 1937—1946. Тератология цветка и новые вопросы его теории. Сов. бот., 6. Бюлл. МОИП, 48, 5—6. Бот. журн., 30, 1. ДАН СССР, 54, 3.
- Козо-Полянский Б. М., 1937. А. Л. Жюссье и Линней. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., нов. сер., 46, 5.
- Козо-Полянский Б. М., 1938. Карпология *Echoasantha*. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., Отд. биол., 17, 1.
- Козо-Полянский Б. М., 1940. Законы филогенеза растений и дарвинизм. Тр. Лабор. эволюц. экологии АН СССР, 1.
- Козо-Полянский Б. М., 1945. Новые успехи поллинистики. Усп. совр. биол., 19, 2.
- Козо-Полянский Б. М., 1947. О новой системе растений. ДАН СССР, 56, 3.
- Козо-Полянский Б. М., 1947. Корреляции карпологических и вегетативных признаков у поручейников. ДАН СССР, 55, 6.
- Комаров В. Л., 1908. Введение к флорам Китая и Монголии. Тр. СПб. бот. сада, т. 29, вып. 1 и 2.
- Константин Ж. (пер. Тимирязева), 1908. Растение и среда. М.
- Криштофович А. Н., 1945. Палеоботаника. 3-е изд., М.—Л.
- Куприянова Л. А., 1940. О пыльце некоторых розоцветных. Сов. бот., 8, 3.
- Куприянова Л. А., 1945. О пыльце однодольных растений. Сов. бот., 13, 3.
- Куприянова Л. А., 1948. Морфология пыльцы однодольных растений. Тр. Бот. инст. АН СССР, 1, 7.
- Лысенко Т. Д. (редактор). Агробиология (журнал), особенно за 1946—1948 гг.
- Лысенко Т. Д., 1948. Агробиология. М.
- Лысенко Т. Д. и др., 1948. Сессия ВАСХНИЛ. Правда, 5—12 авг.
- Маевский П., 1886. Строение махровых цветков. Изв. Общ. любит. ест. и этн., 46, 2.
- Мейер К. И., 1916. Исследования над спорофитом печеночников. Уч. Зап. МГУ, 29.
- Мищурич И. В., 1939—1941. Соч., 1—4, М.
- Орехов А. П., 1938. Химия алкалоидов. М.—Л.
- Первухина Н. В., 1947. Материалы к изучению анатомии плодов зонтичных. Сов. бот., 16, 1.
- Полянский В. И., 1936. К вопросу о роли генетики в систематике растений. Сов. бот., 2.
- Розанова М. А., 1930. Современные методы систематики растений. Тр. прикл. бот., ген. и сел., прилож. 41.
- Розанова М. А., 1940. Экспериментальные основы систематики растений. М.—Л. (Большой список литературы).
- Синская Е. Н., 1939. Что такое центр видообразования в свете учения Дарвина? Природа, 11.
- Столетов В. Н., 1948. Новый этап развития материалистической биологии. Соц. землед., 18 авг.
- Тамамшян С. Г., 1945. О ценности некоторых диагностических признаков в семействе зонтичных. Сов. бот., 13, 4.
- Тамамшян С. Г., 1946. Род *Hohenackeria*. Сов. бот., 14, 4.
- Тамамшян С. Г., 1947. К карпологической характеристике *Astrodaucus*. Сов. бот., 15, 4.
- Тахтаджян А., 1941. О примитивном типе плацентации у *Angiospermae*. Изв. АН Арм. ССР, 1 (6).
- Тахтаджян А., 1941. Принцип коррелятивной реверсии и учение об уродствах у растений. Изв. АН Арм. ССР, 2 (7).
- Тахтаджян А., 1942. Структурные типы гинецея и плацентация семезачатков. Изв. АН Арм. ССР, 3—4 (17—18).
- Тахтаджян А. Л., 1943. Эволюция плацентации и филогения высших растений. Ереван.
- Тахтаджян А., 1943. Соотношения онтогенеза и филогенеза у высших растений. Тр. Ерев. Гос. унив., 12.
- Тахтаджян А. Л., 1946. Об эволюционной гетерохронии признаков. ДАН Арм. ССР, 5, 3.

- Тахтаджян А. Л., 1947. О принципах, методах и символах филогенетических построений в ботанике. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, отд. биолог., 52, 5.
- Тахтаджян А. Л. и Л. А. Яценко-Хмелевский, 1945. *Palinologia caucasica*. Изв. АН Арм. ССР, 5—6.
- Траншель В. Г., 1936. Ржавчинные грибы как показатели родства их хозяев. Сов. бот., 6.
- Успенский В. А., 1939. Химический метод разрешения одной из проблем палеоботаники. Природа, 7.
- Федоров А. А., 1947. Аномалии в строении соцветий *Alnus kamtschatica* и их возможное истолкование. Сов. ест., 15, 2.
- Федосеева А. И., 1936. К анатомо-карпологической характеристике *Borragi-paseae*. Тр. Воронежск. Гос. унив., 7.
- Федосеева А. И., 1936. Анатомия семенных оболочек гибридов *Brassica*. Тр. Воронежск. Гос. унив., 9, 1.
- Флоркэн М., 1947. Биохимическая эволюция. М.
- Хохлов С. С., 1947. Центры происхождения или географические фокусы видообразования? Бот. журн. СССР, 32, 1.
- Цатурян Т. Г., 1948. *Palynologia caucasica*. Пыльца кавказских представителей семейства зонтичных. Тр. Бот. инст. АН СССР, 5.
- Шапаренко К. К., 1936. Ближайшие предки *Ginkgo biloba*. Тр. Бот. инст. АН СССР, 1, 2.
- Шапаренко К. К., 1937. Тюльпанное дерево. Тр. Бот. инст. АН СССР, 1, 4.
- Яковлев М. С., 1946. Однодольность в свете данных эмбриологии. Сов. бот., 14, 6.
- Ярмоленко А. В., 1939. О микроскопическом строении ископаемых древесин из мезозоя. Сов. бот., 6—7.
- Яценко-Хмелевский Л. А., 1939. Строение древесины как систематический признак. Природа, 10.
- Яценко-Хмелевский Л. А., 1942. Введение в познание древесин Армении. Тр. Кировокап. лес. оп. ст., 3.
- Яценко-Хмелевский Л. А., 1946. История анатомии древесины. Тр. Бот. инст. АН Арм. ССР, 4.
- Наескел Е., 1894. Systematische Phylogenie, 1.

## О ПРИМЕНЕНИИ БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКОГО МЕТОДА В СИСТЕМАТИКЕ РАСТЕНИЙ

М. Г. Попов

В современной стадии развития биологии любая ее отрасль неизбежно должна быть филогенетической; время чисто описательных и сравнительных способов изучения в биологии уже прошло, и применение их в настоящее время должно рассматриваться как анахронизм. Необходимо отдавать себе отчет в том, что филогенетический метод одинаково неизбежен теперь как в систематике и географии организмов, так и в морфологии и в физиологии. Следует заметить, что особенно в физиологии это положение еще плохо сознается, в силу чего заметно тормозится прогресс этой отрасли биологии.

Эволюционная идея представляется нам в высшей степени достоверной, и мы можем поэтому принять ее как важнейшую руководящую рабочую гипотезу, и наши усилия должны быть направлены к тому, чтобы, исходя из общих принципов эволюционной теории, выяснить реальную эволюцию организмов, т. е. определить время, место, способ происхождения и развитие любой группы организмов (типа, класса, семейства, рода или вида), реально бывших или существующих на земле. От общих эволюционных формул нужно переходить к выяснению реального хода эволюции во времени и пространстве на фоне действительной обстановки, какая была и существует на поверхности нашей планеты. Такова неотложная задача биологии. Так ставим и мы проблему в отношении одного рода *Onosma*. Нас не могут смутить голоса скептиков или мистиков, вроде В. Тролля, объявляющих эволюционную доктрину плоским, неглубоким порождением поверхностного и рационалистического ума западных народов. Мы стремимся представить реальный ход эволюции в убедительной и ясной форме, согласно принципу достаточных оснований.

Мы не будем в этой статье касаться филогении высших категорий системы, нас будет интересовать только проблема происхождения реальных родов и их развития, а в качестве примера мы возьмем род *Onosma* (оносма), один из родов семейства бурачниковых.

### ОБЩИЕ ВОПРОСЫ ВНУТРИРОВОЙ СИСТЕМАТИКИ

Как мы должны подходить к выяснению генезиса родов

Идея данной статьи заключается в том, чтобы убедить систематиков и вообще биологов, что морфология видов рода — внутриродовая морфологическая дифференциация — не дает сама по себе оснований для суждения о филогенезе рода и его подразделений, в том числе и видов.

Все те небольшие морфологические особенности, какие характеризуют род и его виды, приобретают филогенетическое значение только тогда, когда они могут быть поставлены в связь с географией рода, понимая географию в самом широком смысле, включая палеогеографию, экологию и фитоценологию.

Мне могут сказать, что моя идея не нова, что она представляет идею географо-морфологического метода, хорошо известного и почти всеми применяемого, а такие корифеи ботаники, как В. Л. Комаров, всегда к нему призывали. Это будет правильное замечание. Но я хочу отметить — и цель всей статьи состоит именно в этом, — что я предлагаю использовать географо-морфологический метод в более определенном виде и с более определенными целями. Я утверждаю, что единственный путь разъяснить вопросы филогении родов и их видов состоит в том, чтобы проектировать систему рода вплоть до видов на карту природного районирования земли с тем, чтобы изучать развитие рода на фоне природных районов земли и одновременно с развитием последних, а образование видов, свойственных тому или иному району, ставить в соотношение, в неизбежную связь с историей самого района, с его генезисом. Вся систематика организмов должна быть сведена таким путем на землю, на реальную, пеструю и во времени (геологическом) изменяющуюся палитру естественных районов земли, и филогения родов, их расчленение на секции и виды должны пониматься и излагаться как следствие генезиса природных районов, их дифференциации, их современных и геологически прошлых особенностей. У нас нет другого метода, кроме как выносить суждение о прошлом развитии данной группы на основе ее современной морфологической и географической дифференциации, иначе говоря на основании морфологии и географии современных видов. По вполне понятным причинам палеонтологический метод не надежен и по большей части вообще не применим в виду отсутствия даже сомнительных ископаемых остатков многих родов. Для эволюциониста остается, таким образом, только географо-морфологический метод.

Но географо-морфологический метод, чтобы быть точным, как всякий метод, должен быть стандартизован, подчиняться известным правилам, применяться определенным для любого рода одинаковым способом. Ради этой стандартизации и универсализации метода я вношу конкретное предложение: именно, создать дробное, т. е. детальное районирование земли, и, согласно единицам этого районирования, прослеживать историю всех родов и видов. Часть признаков природных объектов, будет относиться от наших ботанических или зоологических объектов, будет относиться непосредственно к нам, биологам, а часть, и возможно большая, будет лежать в неживых, неорганических объектах, геоморфологических, геологических, почвенных, климатических и т. д. Ясно, что и эти физико-географические особенности районов, так же как и населяющие их организмы, имели свою геологическую историю, и именно в этом изменении оказывали влияние на эволюцию. Таким путем филогенетическая систематика организмов вступит в тесное сотрудничество с геоботаникой и общим землеведением; она будет опираться на данные этих наук и в свою очередь давать им ценные указания, показывать новые пути. Так, например, когда группа *Pracomptana* (голый нектарник) рода *Onosma* на персидско-сирийском ареале сменяется близкой группой *Perso-aleppica* (волосистый нектарник и крупные бугорчатые орешки), я подсказываю географам, что в природных условиях этого ареала (пустынного округа Кевиров-дэштов) имеются современные или палеогеографические особенности, которые отличают его от очень сходных соседних, например от

Туранского или Армяно-Курдистанского участков, и я еще добавляю что Perso-aleppica сохранила более примитивные признаки, более древней группы, чем Praemontana, что тоже зависело от истории, от генезиса районов. Совершенно понятно, что для филогенетических целей необходимо дробное, детальное районирование, доходящее по крайней мере до 5-й степени деления [1) область, 2) провинция, 3) участок, 4) округ, 5) район]; иногда даже роды, не говоря уже о видах, оказываются связанными в своем генезисе с историей небольшого участка земли, который в природном районировании не может получить степени большей, чем пятая, или даже шестая, седьмая. На путях создания такой схемы районов для всей земли стоят два препятствия прямо противоположного характера: первое, худшее, заключается в том, что некоторые страны, например Афганистан, так плохо известны, что для них трудно дать районирование даже до 4-й степени дробности; наоборот, другие страны хорошо, очень дробно районированы местными учеными, но их районирование не связано с общемировым и потому требует перестройки, введения в общие рамки, что не всегда оказывается простым и легким.

Каждая единица районирования, какова бы ее степень ни была, должна обладать существенной однородностью, причем понятно, что однородность будет тем более велика, чем более велика степень единицы: у участка она будет меньшей, чем у округов, на которые делится участок, у округа меньшей, чем у его районов. Принцип здесь совершенно тот же, что в естественной системе организмов, и так же, как и там, существенная однородность, т. е. однородность в важнейших признаках, является необходимым условием правильности системы районов. Немаловажное значение имеет также хорошо подобранная номенклатура единиц районирования; конечно, суть дела заключается не в имени, но имя, хорошо выбранное слово, облегчает и запоминание и усвоение. Меньше всего оказываются пригодными административно-политические названия, потому что они почти всегда охватывают в сущности неоднородные местности, например Сибирь или Китай, Румыния или Украина; также мало пригодны и географические термины, например Малая Азия или Пиренейский полуостров, потому что обычно такие территории оказываются природно резко неоднородными и границы природного районирования их пересекают. Но мне кажется неизбежным, что название единицы районирования должно быть географическим (например туранский участок), не искусственным, а исходящим из существующего географического термина, взятого с того или иного языка.

Соответственно названию единиц районирования должны выбираться и названия внутривидовых единиц систематики; например название группы — важнейшей внутривидовой единицы, должно носить название участка, округа или района, для которого она эндемична или характерна; например Chorassanica, т. е. типичная для Хорассанского округа (Персидского участка Иранской провинции) и т. п. Это будет важным упрощением и стандартизацией, которая позволит легче сравнить разные роды друг с другом и тем самым лучше понимать их генезис.

### Метод сравнения родов друг с другом в их отношении к одинаковым районам

Образование любого вида, эндемичного или характерного для данного природного района, являлось результатом развития (истории, генезиса) этого района вплоть до его современного состояния. Стало быть, эндемичный или характерный (субэндемичный) вид показывает особенности

в развитии района, является идиограммой, надписью, поясняющей историю района. Эту надпись, выраженную в морфологии и экологии вида, нужно расшифровать, суметь прочесть. Для этого нужно, чтобы знак, идиограмма вида, были как-то сопоставлены, связаны с историей района, чтобы для вида был определен возраст, когда он появился в районе, путь, по которому он туда пришел, а морфологические его особенности должны быть пояснены природными особенностями района, ибо они не могли появиться вне этих особенностей, вне связи с ними. Понятно, что установить такие связи трудно, если брать только один вид, относящийся к одному роду. Так, например, хорассанская оносма имеет необычные для рода глубоко рассеченные трубчатые венчики. Конечно, мы можем сформулировать это явление таким образом, что Хорассанский округ, вообще, дает резкие морфологические отличия у видов, в нем обитающих. Но такую общую формулировку мы можем дать только, если примем во внимание виды других родов хорассанской флоры. Действительно, если мы возьмем род *Cicer*, то тотчас увидим, что в Хорассане является эндемичным необычайно своеобразный *Cicer chorassanicum* (Bge.) M. Pop. Он вполне аналогичен хорассанской оносме в смысле обособленности даже от близких видов, например растущих в Припамирском участке или в Атропатано-Луристанском округе того же Персидского участка. Рассматривая морфологические признаки даже только этих двух видов Хорассана, мы имеем право сказать, что они являются архаичными, необычными в роде (длинные зубцы венчика у оносмы, тройчатые листочки у цидера); поэтому мы можем сказать, что генезис Хорассанского округа способствовал сохранению более древних видов, добавлю, более южного типа. Этот важный вывод был бы усилен, если бы то же явление обнаружилось и в других родах. Отсюда становится понятным, что метод сравнения родов в порайонном разрезе является необычайно важным для выяснения реальной их эволюции, и к нему мы должны неизбежно и постоянно обращаться. Однако несомненным является, что видовая идиограмма в данном районе не у каждого рода должна быть обязательно и вполне однозначной; отдельные роды могли появиться в данном районе в различное время, и поэтому отбор их видов, эндемичных или характерных для данного района, мог идти по разным экологическим признакам, по разным направлениям; например вид одного рода мог появиться раньше, в более аридный период жизни района, вид другого рода мог попасть туда в более влажный или холодный период.

Теоретически таких возможностей можно придумать много, и такое обилие возможностей (может показаться) должно совершенно препятствовать тому сравнению родов, которое мы предлагаем как важнейший метод филогении. Однако это только кажущееся затруднение; оно является чисто софистическим по сути. Во-первых, жизнь районов консервативнее, устойчивее, чем это иногда думают, и районы в век покрытосеменных (антофитов) подверглись не столь многим превращениям; во-вторых, когда такие превращения наступали, то они не были частным уделом отдельных небольших районов, а следствием более крупных превращений, которым подвергались целые провинции или даже области. Поэтому такие периоды изменений сказывались не только на видовом (групповом) составе флоры района, но и на всем роде провинции или области, к которому данный районный вид относится; это, следовательно, были такие крупные трансформации, которые хорошо заметны, ибо они оставили значительные следы в органическом мире. Наша задача связать эти крупные изменения, затронувшие провинции и области, с теми частными изменениями, которые одновременно проявились в районах.

Вследствие этой зависимости между малыми и большими изменениями можно в данной области найти много сходных родов, со сходной эволюцией в большом и малом масштабе; такие роды обычно имеют сходные ареалы и потому легко признаются близкими по эволюционной судьбе. Для примера я могу сказать, что роды *оносма* и *цицер* имеют сходные ареалы и сходную эволюцию, несмотря даже на то, что они значительно различаются в числе видов (*оносма* — 110, *цицер* — 22, т. е. в 5 раз меньше). Оба они древне-средиземноморские роды, т. е. роды одной области. Сходно они выделили западные типы (*оносма* — *астеротриху*, *цицер* — группу *Еуропаео-Anatolica*), сходно представлены особыми группами в Персидском участке (группа *Persica* в *цицер*, группы *Chorassanica*, *Luristana* и *Luristanica*, а также *Fars-Kermana* в *оносме*); также и в Припамирском участке между ними существует сходство, которое я не буду пояснять.

Тем не менее, не все роды данной области имели одинаковую судьбу в каждой ее провинции, участке или районе. Так, род *Eremostachys*, тоже восточный древне-средиземноморский, как *Onosma* или *Cicer*, не имеет эндемичных групп в западной подобласти Древнего Средиземья, хотя по числу видов (63) мало уступает *оносме*. Мы должны сформулировать в общей форме те основные различия, которые могут существовать между родами одной области (природного районирования). Они, мне кажется, таковы: 1) разное положение центра рода по отношению к данному району, 2) разная экологическая природа родов, 3) разный возраст родов и 4) разные способности их к гибридизации с другими родами, вызывающей создание вторичных центров развития.

Разное положение центра рода имеет, конечно, огромное значение для его районного видового выражения. Так, например, *Eremostachys* имеет родовой центр в Припамирье и поэтому очень слабо представлен в Армяно-Курдистанском участке, тогда как *Onosma* имеет там второй центр и представлена в этом участке удивительно богато; что же касается *Cicer*, то его главный центр приходится на Армяно-Курдистанский участок, где мы и имеем наибольшее разнообразие его видов и групп.

Различная экологическая природа родов имеет еще большее влияние на их порайонную судьбу. Трудно сравнимы между собой, например, такие роды, как солончаковая *Salsola*, обитающая в нижних поясах гор, и *Acantholimon*, почти исключительный обитатель высокогорий, не переносящий засоления. Если я возьму хорошо мне известный род *Fabago* (*Zygo-phyllum*, подрод *Fabago*), преимущественно пустынно-гипсофильный, и тот же *Cicer*, горный род, не спускающийся даже в полупустыню, по крайней мере в многолетних видах, то, несмотря на одинаковое число видов в них (22), они окажутся очень различными по ареалам и по истории. *Fabago* вовсе не имеет эндемичных видов ни в Персидском, ни в Армяно-Курдистанском участках, но богато представлен в пустынных участках: Туранском и Джунгарском, а также в Монголии, т. е. там, где *Cicer* вовсе отсутствует; ареал *Fabago* ясно сдвинут к востоку, к Монгольской провинции — к древней мезозойской суше, и род является более древним в области Древнего Средиземья—палеогеновым, тогда как *Cicer* — неогеновый род суши дна Тетиса.

В этой паре *Fabago*—*Cicer* мы имеем, стало быть, не только различие в экологии, но и в возрасте родов; соединенными усилиями эти две причины вызвали резкое несходство в порайонном развитии родов. Но и при сходной экологии различие в возрасте родов может определить разницу в их порайонном выражении, о чем будем говорить ниже.



Нельзя сравнивать также с горными родами роды псаммофильные, например *Calligonum* с *Eremostachys*, *Aristida* со *Stipa* и т. д. Кажется в общем вероятным, что характерные эдафические станции (пески, гипсовые пустыни, солончаковые пустыни, горы) получали свои характерные роды в разные периоды.

В отношении температурных, вообще зональных факторов роды одной области тоже могут быть различны. В Древнем Средиземье, например, следует ясно различать роды макротермные или даже мезотермные, вроде *Onosma*, *Cicer*, от родов мегатермных жаростойких, например *Heliotropium*, *Trichodesma*, *Pennisetum* и т. п.; первые способны к эфемеризации и являются производными главным образом флоры Гинкго, вторые содержат больше «крови» Веллвичиевой флоры и не образуют эфемеризованных видов (эфемероидов и эфемеров). Поэтому оносма может образовывать высокогорные виды, и чем дальше на юг, тем выше поднимается в горы (например в Кашмирском участке до 4000 м), а гелиотроп высокогорных видов не имеет, отсутствует в Кашмире, Тибете, и на крайнем юге области Древнего Средиземья не поднимается высоко в горы, а чем далее на север, тем более привязан к жарким равнинам. Ясно, что особенно обилен гелиотроп в Персидском участке Древнего Средиземья, где из общего числа 30 видов, действительно, имеется до 20 эндемичных, тогда как, например, в Припамирском участке всех видов гелиотропа не более 15, и из них не более 5 эндемичны; в Армяно-Курдистанском же участке имеется всего 1 эндемичный вид — при общем числе не более 5. Также мы найдем на южной границе Древнего Средиземья, в Синдском, Белуджистанском, Гебраитском участках, несколько видов гелиотропа, распространенных и в Нубии, Египте, Аравии, резко мегатермных, но, конечно, не найдем там ни одной оносмы.

Возраст родов резко сказывается на их порайонной истории, их порайонном выражении. Мы можем ясно различать роды реликтовые угасающие, в Древнем Средиземье — палеогеновые или даже меловые, например *Ostrovskia*, *Niedzweckia*, *Gymnocarpum*, и роды, процветающие неогеновые, вроде *Cicer*, *Onosma*, *Salsola*, *Centaurea* и т. д.; среди последних мы пока не умеем улавливать различий в возрасте, хотя их можно было бы ожидать, и, может быть, именно порайонное изучение этих родов даст нам представление об их относительной древности. Для этой цели были попытки использовать флоры островов Средиземного моря, и это был правильный путь, ибо острова представляют тоже районы, подобные многим континентальным.

Последним и важным различием между родами области является наличие или отсутствие вторичных центров, создаваемых гибридизацией с другими родами. Что такие гибридизации нередки, является несомненным, и экспериментально это было изучено мной на примере пары *Roemeria* × *Paraver*. Насколько я мог понять флору Древнего Средиземья, эти вторичные гибридизации не создали крупных вторичных центров видовой разнообразия, из которых вторичные виды могли бы распространяться по разным районам. Только первичные гибридизации создавали такое видовое разнообразие, и именно они образовали древне-средиземноморскую флору. Но все же в какой-то степени вторичные гибридизации обогащали видовой состав, создавали маленькие вторичные центры, и, стало быть, влияли на видовой порайонный состав; в этом отношении роды, несомненно, были различными; одни, вроде *Astragalus*, имели вероятно, много вторичных центров, другие их имели мало, например, *Delphinium*, а третьи не имели вовсе (*Cicer* и подобные ему).

## Построение системы рода на фоне природных районов

Как всегда в систематике — к построению системы рода мы идем с двух концов, сверху и снизу, с высших и низших подразделений рода одновременно. Высшие подразделения (подроды или секции) мы обычно находим уже в работах прежних систематиков, они имеются в больших систематических сводках: де-Кандолля (De Candolle, 1824—1873), Энгелера и Прантля (Engler und Prantl, 1926—1936), или же в больших флорах: Буассье (Boissier, 1867—1888), Ледебур (Ledebour, 1824—1853), Хегги (Hegi, 1935).

Одновременно с изучением этих верхних подразделений рода, подродов, секций и подсекций по литературе, мы обычно сами по гербарию устанавливаем, конструируем низшие подразделения, до которых старые авторы не доходили или, если доходили, то лишь формально, основываясь на морфологических признаках, без учета их географической значимости. Для нас же учет последней является обязательным, по причинам, о которых мы говорили выше, в интересах филогенетической переориентировки систематики.

Этот процесс установления низших категорий внутривидовой системы должен быть не только связан с природным районированием, но и стандартизован в смысле основных понятий; только при этих условиях он может дать полезные филогенетические результаты. Этот рабочий процесс должен, мне кажется, идти следующим образом.

Прежде всего к любому данному виду, строго очерченному морфологически и порайонно, мы подбираем очень близкие к нему виды, другие жорданоны, с которыми данный вид, узко понимаемый (*sensu stricto*), образует сборный вид, сферу родства, линнеон. В пределах такого линнеона, входящие в него жорданоны отличаются столь мелкими признаками, что их улавливаешь и помнишь лишь тогда, когда непрерывно, непосредственно в данное время занимаешься этим видом. Важно отметить, что такие жорданоны, входящие в один линнеон, как правило, викарны, причем наиболее замещают друг друга в разных районах, с запада на восток или с севера на юг. Благодаря этому они действительно образуют серию, ряд, как его понимал В. Л. Комаров, хотя последний не стремился точно определить это понятие. Виды серии так близки морфологически, что не вызывает сомнения их непосредственное филогенетическое родство. Границы между ними почти стираются в полосах контактов, если таковые существуют, что обычно при континентальном равнинном распространении.

Установить такие ряды, серии — первая задача при обработке рода. Затем идет вторая. Всегда улавливаете, что имеется вид, достаточно близкий к данной серии, но явно в нее не входящий, морфологически хорошо отличимый, но имеющий ряд общих признаков с данной серией. От других видов рода он отличается сильно, в сторону других видов имеется большой морфологический разрыв. В данном случае мы видим не столько непосредственно ощущаемое родство, сколько уподобление одного линнеона другому линнеону в степени явно большей, чем того требует принадлежность к одному роду. Такой вид — вид уподобления — обычно обитает в том же районе, как и тот, которому он уподоблен. Объединение двух или трех таких линнеонов неизбежно: они образуют группу (*grex*) — группу уподобления.

Таким образом, наряду с установлением рядов викаризма, необходимо устанавливать группы, грексы уподобления. Так создаются две низшие категории внутривидовой системы. Грексы, группы уподобления,

следует далее объединять в подсекции, а последние в секции. В итоге внутри рода должны быть четыре категории: 1) секции, 2) подсекции, 3) грексы, группы уподобления, 4) серии, ряды викаризма.

Нежелательно без крайней нужды увеличивать число категорий, ибо тогда осложняется и без того сложная систематика, а, главное, затрудняется сравнение родов друг с другом, необходимость какого-либо разъяснения в предыдущем изложении.

Уподобление друг другу видов, обитающих в одном природном районе, т. е. в сходных условиях, можно объяснить двояко: 1) скрещиванием, т. е. обменом некоторыми признаками через гибридизацию, особенно в случае бесплодности  $F_1$ , обычно, однако, дающего семена при обратных скрещиваниях с родителями; 2) сходным прямым приспособлением генетически разных видов к одинаковым условиям существования. Вероятность того или другого объяснения нужно показать конкретно для данного вида, учитывая всю сложную картину его отношений к другим видам и к среде, т. е. к району и его экологическим особенностям. В частности за гибридогенное происхождение уподобления говорят отдельные экспериментальные исследования; я, например, могу сослаться на свои исследования гибридов *Roemeria* × *Papaver*. Уподобления могут быть не только между видами одного рода, что в системе мы выражаем выделением группы — грекса уподобления, как предложено выше, но и между разными родами, как, например, между *Papaver* и *Roemeria* или между *Onosma* и *Arnebia*. Если такое уподобление между родами едино, т. е. охватывает все виды рода, то оно является основанием для выделения секций; секции, по существу, представляют тоже группы уподобления, только высшего порядка, чем группы-грексы. В качестве примера я сошлюсь на род *Cicer*, где секции (подроды) *Viciastrum* и *Pseudononis* являются, как показывает и название, группами уподобления, или в роде *Eremostachys* секции: *Molucelloides*, *Phlomooides* и т. д.

Явления уподобления необычайно резки в Пригималайском участке. Гималайские группы оносы имеют темносиние (*O. Hookeri*, *O. Thomsoni*) или красные (*O. pyramidale*) венчики; там нет желтоцветных групп, столь обычных на западе. В Пригималайском участке произрастает *O. atrocyanum*, темный красно-синий венчик которой сразу сближает ее с гималайскими группами: достаточно сравнить вообще *O. Hookeri* или *O. bracteatum* с *O. atrocyanum*, чтобы увидеть большое сходство между ними. В Пригималайском же участке мы находим как характерную для него группу *Praeparmitica*, уже желтоцветную, т. е. как бы тяготеющую к западу, что подчеркивается и голыми нектарниками, но желтые венчики этой группы всегда краснеют и синеют при отцветании. И вообще все группы Припамирского округа, даже наиболее западные по всем признакам, например астеротриховая группа *Oxiana*, имеют этот признак посинения венчика как результат влияния гималайских протоном и близких к ним гималайских групп евономы. Напротив, если мы возьмем Грецию и вообще южно-европейскую провинцию, то все группы, им свойственные, не имеют этого признака: венчики у них всегда чисто желтые. Уподобление пригималайских групп гималайским проявляется не только в цвете венчика; припамирская желтоцветная *O. zeringaminum* имеет такой вздутый венчик со стянутым зевом, какой сразу выдает свое сходство с гималайским оносовым родом *Maharanga*; такого венчика нет ни у одного другого вида оносы.

Возьмем далее пригималайскую (по участку) группу *Ferganica*: у ней бросается в глаза необычайная для оносм ветвистость стебля, особенно резко проявленная у *O. azureum*. Ни одна другая группа евоном

не показывает такого ветвления, но оно характерно для гималайско-китайских протоном. Одним словом, все пригималайские группы евоном в тех или иных признаках уподоблены гималайским группам евоном и недалеко от них стоящим протономам. Поэтому даже только по одному роду онома легко выделить Пригималайский участок из общего фона Древнего Средиземья.

Другим замечательным примером уподобления может служить туранская группа евоном. Изолированная пространственно и экологически в пустынном прикаспийском Туране, она представлена здесь двумя видами (видами уподобления). Один, давно известный, *O. stamineum* с сине-голубыми мелкими цветками и далеко выступающимися синантерными пыльниками всегда вызывал изумление морфологией своих цветков; по существу, однако, это цветок протономы, модернизованный благодаря потере опушения при основании тычинок и на нектарнике. Другой вид *O. leucocarpum*, вид уподобления, обнаружен в том же районе недавно; он тоже имеет сине-голубой венчик, но модернизованный еще больше, именно, как у большинства настоящих онома (евоном): крупный, 25—30 мм длины, со спрятанными и свободными пыльниками, конечно, с голыми нитями и нектарником; по вегетативным частям этот вид, однако, крайне близок к *O. stamineum*. Я не могу понять этого вида иначе, как приняв, что он возник через уподобление из желтоцветных настоящих онома типа *O. dichroanthum*, которая и действительно имеется в ближайшем Копетдагском районе; можно предположить, что во влажный период плейстоцена такая онома проникла в пустынный Туранский район, в Большие Балханы, и там через скрещивание с *O. stamineum* породила вид уподобления, *O. leucocarpum*, который и сохранился там после постплейстоценовой реставрации пустынного режима, тогда как желтоцветный вид оттуда исчез.

Еще более замечательный пример уподобления представляют группы *Oxisa* и *Oxiana* в одном из районов Припамирского участка. Они относятся даже к разным подсекциям евономы: одна гаплотриховая, другая астеротриховая, но они живут в одном районе и в одинаковых экологических условиях пестроцветной гипсовой полупустыни и поразительно уподоблены друг другу и по ветвистости стеблей, и по форме листьев, и по структуре, величине и окраске цветков, и даже по совершенно особой, им только свойственной, ромбовидной форме нитей тычинок, равно как по орешкам. Я не соединяю их в одну группу — грекс уподобления — только потому, что их разделяет подсекционный признак опушения, и я убедился, что в существе эти подсекции глубоко, морфологически и географически, а стало быть генетически, различны. Но уподобление указанных двух групп (видов *O. Liwanowi* и *O. macrorhizum*) так велико и совершенно, что они могут быть прямо классическим, учебным примером уподобления генетически далеких видов.

Присоединение какого-либо уподобленного вида к той или иной серии викаризма, т. е. тем самым и к грексу-группе уподобления, может иногда быть двузначным, именно тогда, когда уподобленный вид стоит морфологически и географически в промежутке между двумя сериями, из гибридизации которых он, вероятно, возник. Так, например, обстоит дело с армяно-курдистанской (по участку) *O. microcarpum*: она показывает приблизительно одинаковое морфологическое сходство и с группой *Caucasica* (*O. rupestre*), и с группой *Praemontana* (*O. armeniacum*); ее можно отнести и к той и к другой группе (рис. 1).

Итак, я предлагаю стандартизацию внутривидовой систематики: 1) различать только четыре категории; 2) грексы-группы уподобления

обозначать географическими названиями применительно к природному районированию. Переход к такой системе мне кажется был бы большим прогрессом в деле выяснения реальной эволюции организмов.

Мое предложение не одобрено международным конгрессом, но желательно, чтобы в будущем это произошло, и было бы очень хорошо, чтобы оно получило обратную силу. Ничего опасного в том не может быть. Я легко, например, могу переделать систему рода *Cicer*, согласно этому предложению. Подроды *Viciastrum* и *Pseudononis* остаются, но как секции; секции *Monocicer*, *Chamaecicer*, *Polycicer* и *Acanthocicer* превращаются в подсекции. В *Monocicer* — одна группа уподобления, один грек — Abyssino-Hellenica; в *Polycicer* четыре группы: Maroccana, Persica, Hellenica (Anatolo-Europaea), Praehimalaica (Anatolo-Perso-Orientalia); в *Chamaecicer* одна группа уподобления Perso-Armeno-Kurdistanica; в *Acanthocicer* одна Perso-Praehimalaica.

В группе Praehimalaica один вид, *C. anatolicum*, оказывается географически оторванным, имеющим ареал не в Пригималайском участке, а в Армяно-Курдистанском. Такие разрывы ареала грека — группы уподобления вообще бывают, как бывают и разрывы ареала серии викаризма; эти разрывы имеют первостепенное значение для понимания реальной эволюции родов и их подразделений. В роде оносма таким примером является разорванный ареал группы Perso-aleppica (округ Кевировадештов Персидского участка — Сирийский округ Гебраитского участка — Тунисский округ участка Приатласской Сахары). При таких больших разрывах неудобно пользоваться географическим термином для обозначения группы: по существу, например, указанную группу нужно было бы называть Perso-Aleppica-Praeatlantica; поэтому, быть может, в таких случаях лучше употреблять иное название, например для данной группы *Deserticola*. Также и для группы *O. simplicissimum*, *O. polyphyllum*, *O. halophilum*, *O. fruticosum*, *O. cappadocicum*, *O. discedens* с большими разрывами ареала я взял не районированное название *Suffruticosa*.

В таких случаях не от районирования взятое название, экологическое или морфологическое, но обязательно не географическое, будет непосредственно говорить о наличии больших разобщений в ареале группы.

В случае очень больших родов, вроде *Salvia*, *Senecio*, *Centaurea*, *Astragalus*, *Silene*, нужно разбивать их на несколько отдельных, меньшего объема, например, в астрагалах следует различать по крайней мере 3 рода: *Tragacantha*, *Cercidothrix*, *Phaca*, а возможно и больше, до десятка, выделяя так же *Calycocystis*, *Calycophysa*, *Ammodendron*, *Myobroma*, *Erionotus*, *Aegacantha* и т. д.

Не входя в дальнейшие подробности, я только выскажу свое убеждение, что для развития филогенетической систематики неизбежна значительная (я не говорю кардинальная, ибо не вижу в ней нужды) перестройка наших старых систематических представлений и формальных единиц системы.

### Род *Onosma* на фоне районирования Древнего Средиземья

В лице *Onosma* я впервые имел дело по существу, в углубленном монографическом изучении, с родом, основным районом видового разнообразия, важнейшим центром которого была Малая Азия. До того мной подробнее, монографически исследованные роды были иными. Род *Zygo-phyllum* (*Fabago*) имел важнейший центр в Монголии и в восточном Тянь-

шане, и в Иран проникали только 2 его вида, а в Малую Азию — один и то сорный. Род *Eremostachys* имел важнейший и неоспоримый центр в Припамирье и уже в Персидском участке имел только 2 группы из 14, а в Малой Азии те же две и ни одного своего эндемичного вида. Род *Cicer* более подобен роду *Onosma*, ибо все же важнейшим его центром нужно считать Малую Азию, другие географические признаки его подобны признакам *Onosma*. Однако число видов в этом роде является много меньшим, чем у *Onosma*, и *Cicer* отсутствует в Южно-Европейской провинции в противоположность онозме. Его нужно считать или менее развитым, или более редуцированным, чем онозма. Только последний род имеет неоспоримый центр в Малой Азии, и это придает ему то особенно важное значение, которое делает его стандартом для ряда других и ставит отчетливо многие важнейшие флорогенетические проблемы.

Мы говорим в данном случае о древне-средиземноморских родах, точнее, если выражать свои мысли в терминах природного районирования, о родах Восточной подобласти Древнего Средиземья, которые в Западной подобласти или совсем отсутствуют (*Eremostachys*) или представлены «хвостами» (*Cicer*, *Zygophyllum*, даже *Onosma*). Имеются, конечно, и роды

Рис. 1. Признаки цветка и плода у некоторых групп онозм. В верхнем ряду яркий пример уподобления между гаплотрихной группой *Oxica* (*O. Liwanowi*) и астеротрихной группой *Oxiana* (*O. macrorhizum*). Направо группа *Praemontana* (*O. microcarpum*). В среднем ряду группа *Suffruticosa* (*O. polyphyllum*), подсекция *Aponosma* (*O. sericeum*), группа *Caucasica* (*O. rupestre*). В нижнем ряду группа *Praemontana* (*O. dichroanthum*) и группа *Tianschanica* (*O. baldshuanicum*).

1. *Onosma Liwanowi* M. Pop.

а — соцветие; б — кусок стебля с листом; в — цветок; г — венчик в разрезе; д — рыльце; е — семя;  
ж — шпик.

2. *Onosma macrorhizum* M. Pop.

а — соцветие; б — кусок стебля с листом; в — цветок; г — венчик в разрезе; д — рыльце; е — семя;  
ж — шпик.

3. *Onosma microcarpum* DC.

а — соцветие; б — кусок стебля с листом; в — венчик в разрезе; г — цветоложе с чашелистиком;  
д — рыльце; е — семя.

4. *Onosma polyphyllum* Ledeb.

а — кусок стебля с листом; б — венчик в разрезе; в — цветоложе с чашелистиком; г — рыльце;  
д — семя.

5. *Onosma sericeum* Willd.

а — цветок; б — цветок по отцветанию; в — венчик в разрезе; г — рыльце; д — семя;

6. *Onosma rupestre* MB.

а — соцветие; б — цветок; в — венчик в разрезе; г — рыльце; д — семя.

7. *Onosma dichroanthum* Boiss.

а — соцветие; б — лист; в — венчик в разрезе; г — цветоложе с чашелистиком; д — рыльце;  
е — семя.

8. *Onosma baldshuanicum* Lipsky

а — соцветие; б — лист; в — венчик в разрезе; г — цветоложе с чашелистиком; д — рыльце;  
е — шпик; ж — семя.

Соцветия в натуральную величину; анализы цветков увеличены в 2 раза; семена увеличены в 3 раза.



Западной подобласти, например *Linaria*, *Trifolium*, *Ononis*, *Cytisus*, *Echium* (из близких к *Onosma*), которые имеют центры в Макаронезии или в Южно-Европейской или в Северо-Африканской провинции, а в Восточной подобласти, специально в Иранской провинции, представлены «хвостами»; это по бол шей части роды более мягкого, средиземноморского климата. Наконец, имеются роды, распространенные более равномерно по Древнему Средиземью, например *Centaurea*, *Orobrychis*, *Hedysarum*. Типология древнесредиземноморских родов еще только начинает выясняться.

### Род *Onosma* как представитель особой подтрибы и его ближайшие родичи в пределах подтрибы

Род *Onosma* всеми авторами согласно относится к трибе воробейниковых, литоспермовых (*Lithospermeae*) по характеру орешков, нижняя площадка (площадка прикрепления) которых плоска и перпендикулярна длинной оси почти прямого орешка и прикрепляется к плоскому же цветоложу — тору. В указанную трибу входят около 15 родов, из которых наиболее распространенным является *Lithospermum*.

Я полагаю, что оносму вместе с близкими родами следует выделять в особую подтрибу оносмовых (*Onosmeae*), признаки которой следующие: 1) сильное развитие трубки венчика за счет отгиба, который имеет обычно вид небольших зубцов (исключение: род *Cystistemon* и *Onosma longilobum*); 2) удлинённые пыльники, в той или иной степени спаянные друг с другом в трубку, через которую проходит столбик (частичная или полная синантерия), снабженные на верхушке длинным плечатым придатком, образующимся за счет удлинения связника и разрастающимся к низу за счет редукции пыльцевых гнезд; добавочными признаками являются: 3) наличие нектарного кольца в основании трубки венчика; 4) орешки с резко выраженным килем на брюшной стороне, благодаря чему они в поперечном сечении трехгранны и с носиком на верхушке.

В таком виде подтриба оносмовых вполне генетически изолирована и является особой, естественной группой, охватывающей действительно близкие роды, главным образом, Древнего Средиземья. Даже ближайший по структуре венчика северо-американский, флоры Гичкго, род *Onosmodium* оказывается резко отличным от оносмовых как по обыкновенным пыльникам, так и по круглым на брюшке орешкам, по каковым он является типичным евлитоспермовым родом. Во многих признаках вегетативной структуры более близко к оносмовым стоят древнесредиземноморские евлитоспермовые роды *Arnebia* и *Echium*, сходные с ними и по орешкам.

Характерный для оносмовых тип венчика мы встречаем в двух других трибах бурачниковых (s. s., евбурачниковых, с базальным столбиком), среди анхузových — у *Symphium*, среди циноглоссовых — у *Rindera*, но там венчик снабжен междутычиночными выступами-сводками, которых нет у оносмовых, и, главное, не сопровождается синантерией, столь характерной для оносмовых, сближающей их странным образом с *Compositae*, *Lobeliaceae* и другими *Synantherales*; орешки анхузových и циноглоссовых совершенно иные, чем у оносмовых.

В очерченную таким образом подтрибу оносмовых входят следующие роды (рис. 2):

1. *Onosma* L. — центральный и наиболее крупный (110 видов), главным образом древнесредиземноморский (20—50° с. ш.).

2. *Podonosma* Boiss., аравийско-сирийский, с 2 видами (25—35° с. ш.).



3. *Cystistemon* Balf. f., монотипный, эндемичный для о. Сокотры (12° 30' с. ш.).

4. *Maharanga* DC., монотипный, восточно-гималайский, т. е. области Гинкго, род (28° с. ш.).

Таким образом, можно сказать, что неогеновый древне-средиземноморской род *Onosma* (вернее, его неогеновая секция *евоносма*) имеет родственные связи двойного генетического значения: гинкговские (*Maharanga*) и вельвичиевые (*Podonosma*, *Cystistemon*).

У *Maharanga* венчик (10 мм длины) вздутый, яйцевидный, без цилиндрической нижней части (трубки), с маленькими зубцами, в зеве стянутый, красный, пушистый. Нити тычинок прикреплены к подтычиночным, по краю волосистым чешуям. Придатки частично базисинантерных пыльников 2-зубчиковые на верхушке. Нектарник голый. Чашечка ясно «спайнолистная», с колокольчатой трубкой, равной зубцам. Орешки

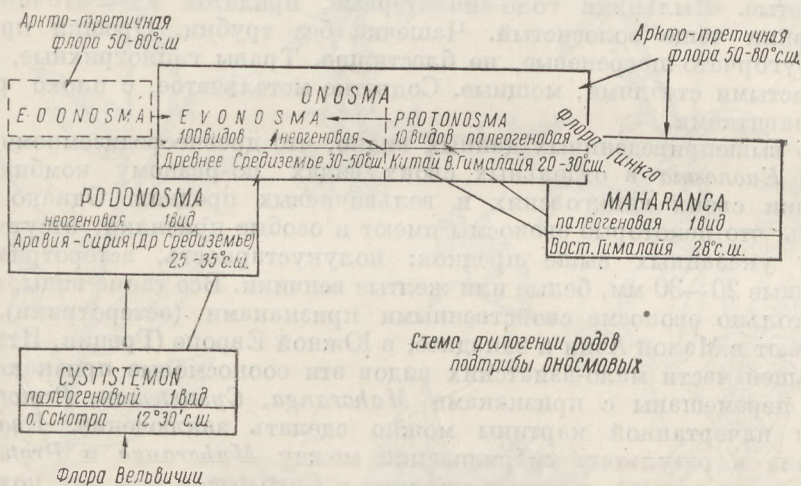


Рис. 2. Морфологические и возрастные отношения между родами подтрибы оносмовых.

прямые, мелкобугорчато-шагреневые. Трава гаплотрихная, с розеткой прикорневых листьев, с боковыми стеблями, облика оносмы.

У *Cystistemon* венчик 10 мм длины, с выраженными горизонтально-простертыми острыми долями отгиба, равными цилиндрической трубке, синий, пушистый. Нити тычинок на волосистых подтычиночных чешуях. Пыльники целиком голосинантерные, придаток их очень крупный и тонкозаостренный, не 2-зубчиковый. Чашечка без трубки, почти от основания рассеченная. Орешки прямые, с мелко-бугорчатой поверхностью. Трава гаплотрихная, с ветвистыми стеблями, облика оносмы.

У *Podonosma* венчик 8—10 мм, трубчатый, голубоватый, голый, с маленькими зубчиками. Нити тычинок при основании голые — приросшие у зева венчика. Пыльники с острыми придатками, базисинантерные. Чашечка без трубки. Орешки согнутые, на ножке, как у *Alkanna*, бугорчато-шероховатые. Трава гаплотрихная.

У *Euonosma* венчик 10—30 мм длины, белый, желтый, реже потом краснеющий и синеющий или голубеющий, только у гималайских и некоторых пригималайских и немногих армяно-курдистанских групп с самого начала сине-голубой или красно-фиолетовой, потом почти черный, трубчатый или в верхней части расширенный или редко вздутый, с зевом

открытым или стянутым, пушистый или голый, зубцы его маленькие (исключение: *O. longilobum*). Нити тычинок прикреплены на голых подтычиночных чешуях (т. е. основание тычинок голое) за исключением армяно-курдистанской *O. rostellatum*. Пыльники бази- или реже голо-синантерные, придаток их 2-зубчиковый, реже острый (*O. longilobum*, *O. Kotschyi*), иногда усеченный. Чашечка без трубки, реже с трубкой (подсекция *Aponosma*, группы *Isaurica* и *Kurdica* из астеротрих). Орешки прямые или чуть согнутые (*O. tricerospermum*) гладкие, иногда бугорчатые, редко мелкобугорчатые-шагреневые (группа *Ferganica*). Травы или полукустарнички до полукустарников, гаплотрихные или астеротрихные; стебли неветвистые, реже ветвистые.

У *Protonosoma* венчик 10—20 мм длины, синий, красный, редко белый, пушистый, трубчато-колокольчатый, с маленькими зубцами, с открытым зевом. Нити тычинок при основании (подтычиночные чешуи) волосистые. Пыльники голо-синантерные, придаток их 2-зубчиковый. Нектарник чаще волосистый. Чашечка без трубки. Орешки прямые, мелкобугорчато-шагреневые, не блестящие. Травы гаплотрихные, часто с ветвистыми стеблями, мощные. Соцветие метельчатое, с плохо развитыми завитками.

Из вышеприведенных данных видно, что древнесредиземноморская секция *Euonosma* в отдельных своих видах по-разному комбинирует признаки своих гинкговских и вельвичиевых предков. Однако легко увидеть, что некоторые евоносмы имеют и особые признаки, отсутствующие у указанных выше предков: полукустарность, астеротрихность и крупные 20—30 мм, белые или желтые венчики. Все такие виды, с особыми только евоносме свойственными признаками (астеротрихи), произрастают в Малой Азии и западнее, в Южной Европе (Греции, Италии); у большей части мало-азиатских видов эти евоносмовые признаки различно перемешаны с признаками *Maharanga*, *Cystistemon*, *Protonosma*.

Из начертанной картины можно сделать заключение. Евоносма возникла в результате гибридизаций между *Maharanga* и *Protonosma* (гинкговские корни), с одной стороны, и *Cystistemon* или ему подобные роды (вельвичиевые корни), — с другой; благодаря этим гибридизациям признаки вельвичиевых и гинкговских предков пестро и разнообразно смешались в видах евоносмы (рис. 3).

Все же евоносмы морфологически и географически стоят ближе к протоносмам, чем к *Maharanga* и *Cystistemon*, особенно в гималайских и пригималайских группах (*Himalaica*, *Caschmirica*, *Praeramirica*, *Fer-*

Рис. 3. Предковые аркто-третичные роды оносомовых. Налево почти протоносмовая *O. rostellatum* (группа *Macrostemon*). Направо, выше, — протоносма (*O. Potanini*). внизу — *Maharanga* (*M. Emodi* DC.). *Cystistemon* — см. прекрасные рисунки в *Balfour, The Botany of Socotra*, табл. LVI, отчасти (анализы), повторенные у Engl. u. Prantl. *Nat. Pfl. fam. IV*, 3a, s. 126, 51A—E.

1. *Onosma rostellatum* Lehm. (натуральная величина).

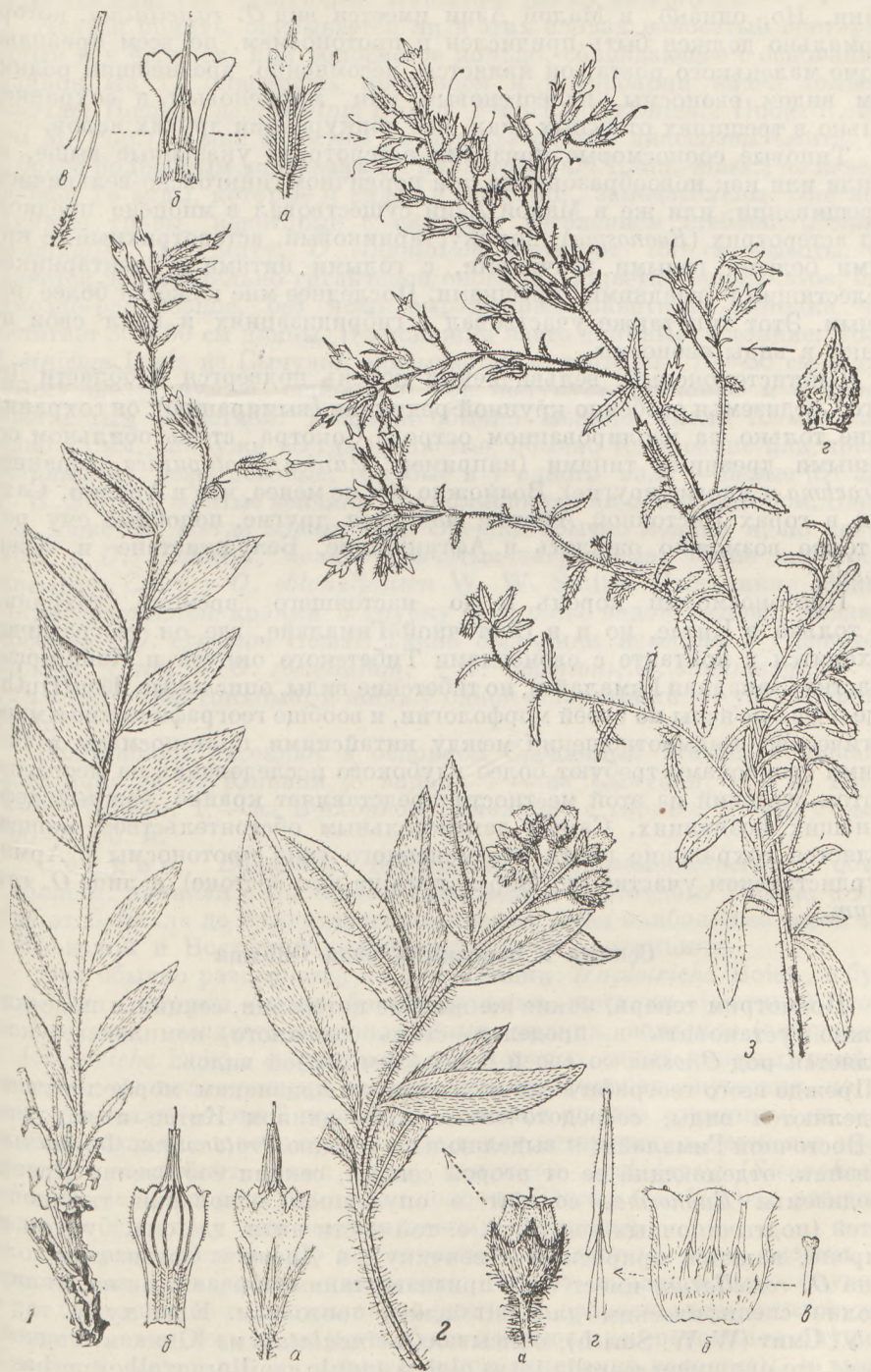
a — цветок, увеличен в 2 раза; б — венчик в разрезе, увеличен в 2 раза.

2. *Onosma (Maharanga) Emodi* Wall. (натуральная величина).

a — цветок, увеличен в 2 раза; б — венчик в разрезе, увеличен в 3 раза; в — рыльце; г — пыльник, увеличен в 8 раз.

3. *Onosma Potanini* M. Pop. sp. n.

a — цветок, увеличен в 2 раза; б — венчик в разрезе, увеличен в 2 раза; в — тычинка, увеличена в 5 раз; г — плод, увеличен в 8 раз.



ganica); чем дальше на запад, тем больше исчезают протоносмовые признаки. Но, однако, в Малой Азии имеется вид *O. rostellatum*, который формально должен быть причислен к протоносмам, по всем признакам, кроме маленького роста; он является, несомненно, древнейшим реликтовым видом евоносмы, палеогеновым или миоценовым, и сохраняется только в трещинах отвесных скал, вне конкуренции других видов.

Типовые евоносмовые признаки астеротрих, указанные выше, возникли или как новообразования при первичном гинкговско-вельвичиевом скрещивании, или же в Малой Азии существовал в миоцене предковый тип астеротрих (*Eoonosma*): полукустарниковый, астеротрихный, с крупными белыми голыми венчиками, с голыми нитями и нектарниками, с блестящими гладкими орешками. Последнее мне кажется более вероятным. Этот тип также участвовал в гибридизациях и влил свои признаки в виды евоносмы.

Цистистемоновый, вельвичиевый корень подвергся в области Древнего Средиземья особенно крупной редукции (вымиранию); он сохранился ныне только на изолированном острове Сокотра, столь обильном остаточными древними типами (например *Punica protopunica*, гераниевое *Dirachma* и многие другие). Возможно тем не менее, что в Аравии, Сахаре или в горах Восточной Африки найдутся другие, подобные ему роды, и то же возможно ожидать в Афганистане, Белуджистане и Южном Иране.<sup>1</sup>

Протоносмовый корень и до настоящего времени сохранился не только в Китае, но и в Восточной Гималае, где он географически находится в контакте с евоносмами Тибетского округа и Кашмирского участка (Западная Гималаея), но тибетские виды, описанные Дэзи (Duthie), еще очень не ясны по своей морфологии, и вообще географические и морфологические взаимоотношения между китайскими протоносмами и тибетскими евоносмами требуют более глубокого исследования на месте; недостаток сведений из этой местности представляет крайне важный дефект в наших познаниях. Самые замечательным обстоятельством, конечно, является сохранение почти неизмененного типа протоносмы в Армяно-Курдистанском участке (до Фарсисстана на юго-востоке) в лице *O. rostellatum*.

### Секции и подсекции рода *Onosma*

Посмотрим теперь, какие же высшие категории, секции и подсекции, можно установить в пределах столь сложного комплекса, каким является род *Onosma* со своей более, чем сотней видов.

Прежде всего географически и отчасти по признакам морфологическим выделяются виды, сосредоточенные в Среднем Китае и доходящие до Восточной Гималаеи; я выделяю их в секцию *Protonosma*. Формальный признак, отделяющий ее от второй секции, секции собственно Древнего Средиземья *Eoonosma*, состоит в опущенном основании тычиночных нитей (подтычиночных чешуй, т. е. той части нити, где она, будучи расширена, кажется приросшей к венчику); в Древнем Средиземье только одна *O. rostellatum* имеет этот признак; таким образом, он не является вполне специфическим для китайских протоносм. Еще хуже то, что У. У. Смит (W. W. Smith), описывая *O. cingulatum* из Юннани, подчеркивает, что она имеет «corolla intus glabra annulo capillorum alborum basilari excepto inter alia (очевидно sinica,— М. II.) divergit». В диагнозе же ска-

<sup>1</sup> Таковым, действительно, является род *Vaupelia* Brand с 8 африканскими видами; он дает переход от евоносмовых к роду *Trichodesma* (особая триба).

зано: «*corolla rosea, extus dense setuloso-incana, intus glabra annulo capillorum alborum sub insertionem staminum posito excepto...*».

Нельзя понять, описывается ли в этих словах волосатый нектарник, частый и у евоносм, или волосистое кольцо, совпадающее с основаниями тычинок. Из 12 описанных протоносм я в гербарии видел только 4 (*exsertum* Hemsl., *paniculatum* Bur. et Franch., *pyramidale* Hook. f., *Potanini* M. Pop.), 5 мне известны по недостаточным диагнозам Смита, 2 — по более подробным диагнозам и 1 (*multiramum* Hand.-Mazz.) не известна вообще. Те виды, которые я видел в гербарии, замечательны. Они все — крупные травы, некоторые с сильным ветвлением стеблей (*Potanini*, *pyramidale*). По Смигу, *O. cingulatum* достигает 150 см высоты, т. е. является действительно гигантской оносомой. Соцветие метельчатое, почти цимозно-рацемозное, без ясно выраженных завитков. Метелка часто достигает 30—50 см длины. Цветоножки часто длинные и тонкие. Только *O. sinicum* Diels из Сычуани описывается маленькой, 15—20 см высоты, к тому же (я думаю, ошибочно) как полукустарниковая и с простым неветвистым соцветием. Венчики обычно мелкие, около 10 мм длины, редко 15 мм, снаружи всегда пушистые, обычно темносиние или красные (*pyramidale*), реже розовые, голубые и у одного вида — белые (*O. album* W. W. Smith), желтые венчики не упоминаются ни одним автором. Нектарник, кажется, всегда волосистый. Орешки обычно мелкие и, по крайней мере, у *O. Potanini*, мелкобугорчатые-шагреневые; такие же орешки описывает Смит у *O. oblongifolium* W. W. Smith. Пыльники, кажется, всегда сростаются краями в трубку и у ряда видов сильно выдаются, особенно у *O. exsertum* Hemsl. Такие пыльники известны и у некоторых евоносм, у той же *O. rostellatum*, у *O. Thomsoni*, *O. stamineum*, *O. oreodoxum* (все гаплотрихные) и лишь у одной астеротрихи — у *O. leptanthum* Heldr.

Протоносмы населяют в основном Срединный Китай; большая их часть описана из Юннани (8 видов), 1 — из Сычуани, 1 — из Ганьсу, 1 — из Бирмы, 1 — из Восточной Гималаи, с горных лугов, с высоты 1000—2000 м.

Секция *Euonosma* собственно средиземноморская, обитает в области, начиная с Восточной Гималаи и Восточного Тибета, а на севере от Байкала до Атлантического океана, имея наибольшее число видов в Иранской и Восточно-Средиземноморской провинциях.

Она обычно разделяется на 2 подсекции: *Haplotricha* Boiss., с бугорками, на которых сидят более крупные щетинки (щетины), голые, не несущие звездчато-расположенных мелких волосков (астеросетул), и *Asterotricha* Boiss., с бугорками, на которых сидят щетины, покрытые звездчато-расположенными астеросетулами. Признак опушения, по которому разделяются эти 2 подсекции, кажется вполне солидным; на аналогичном различии в волосках, простых или ветвистых, в семействе крестовых различают даже роды, например *Arabidopsis* (*Stenophragma*) и *Sisymbrium*, и в роде *Astragalus* подроды *Phaca* и *Cercidothrix* различимы лишь по простому или мальпигиевому опушению.

Следует отметить, что все известные предковые типы оносм, т. е. протоносама, махаранга, цистистемон имеют гаплотрихное опушение, и все гималайские и пригималайские группы евоносмы тоже гаплотрихны. Таким образом, от них не могло быть получено астеротрихное опушение. Так же у всех у них нити тычинок при основании волосисты, и венчики мелкие и снаружи пушистые, а по окраске — антоциановые.

Между тем большинство астеротрих являются западными в Древнем Средиземье и имеют наклонность к полукустарничковому росту, венчики

их крупные и наиболее белые или желтые, голые. Такова, в частности, наиболее широко распространенная астеротрихная группа *Stellulata*, к ней примыкает *Mollia*. Одним словом, намечается некоторая связь астеротрихного опушения с другими важными признаками, чуждыми протоносмам, махаранге и цистистемону. Однако эта связь недостаточно стойка. Голубеющие венчики, но не красные и не темносиние, довольно часты у астеротрих, также встречается у них иногда и опушение венчика, но нектарник всегда голый, и венчик не менее 15 мм длины, обычно же более крупный.

Географически астеротрихи являются более западной подсекцией, особенно обильной в Малой Азии и Южной Европе; они отсутствуют в Иранской провинции и в Северно-Африканской, и такая географическая определенность, несомненно, указывает на естественность этой подсекции, на значимость признака опушения (рис. 4).

Подсекция гаплотриха является основной среди евоносм; к ней принадлежит большинство евоносмовых видов, именно 60, тогда как астеротрих почти вдвое меньше (35 видов). Гаплотрихи распространены по всему ареалу секции, по всему Древнему Средиземью. Типичный облик гаплотрих резко отличает их от астеротрих: они являются травами с длинным оттопыренным щетинистым опушением, почти колючими от этих длинных щетин, достигающих иногда 8 мм длины; как и опушение, так и облик их более неаккуратный, как бы растрепанный, корявый, по сравнению с обычно изящными астеротрихами. Но в целом они сильно варьируют. С одной стороны, эти вариации признаков не связаны с астеротрихами, независимы от последних. Так, например, черно-синий венчик свойствен только немногим гималайским и пригималайским гаплотрихам, и такой венчик не появляется нигде западнее. Голо-синантерные виды, наоборот, рассеяны по ареалу гаплотрих, но не западнее Малой Азии, и в их распределении наблюдаются замечательные разрывы. Так, кашмирская *O. Thomsoni* Clarke крайне сходна с голо-синантерной же псидийской *O. oreodoxum* Boiss. et Heldr., а тяншанская группа *O. Gmelini* Led., находит отражение в синантерной южно-европейской *O. calycinum* Stev. Двулетность свойственна только некоторым гаплотрихам и отсутствует у астеротрих; двулетними или многолетне-монокарпическими являются гаплотриховые группы *Praemontana* и *Stepposa*, характерные огромными ареалами.

«Ветвистость цветоносного стебля» — предковый признак — свойственна только приблизительно половине гаплотрих, другая же половина их имеет неветвистые стебли. Ветвистыми являются группы *Ferganica*, *Atropatano-Luristana*, *Oxica*, *Praemontana*, *Perso-aleppica* и *Stepposa*, не ветвистыми *Praeamirica*, *Praehimalaica* (рис. 8), *Himalaica*, *Caschmirica*, *Pisidica*, *Caucasica*, *Chorassanica*, *Fars-kermana* и др. Астеротрихи почти все лишены ветвления цветоносного стебля. Другие признаки гаплотрих кажутся происшедшими от скрещений их с астеротрихами. Сюда, мне кажется, нужно относить крупность и желтую окраску венчика у некоторых их групп, например у *Praemontana*, *Perso-aleppica*, *Praeamirica*, *Tianschanica* и т. д., голый нектарник, полукустарниковость, особенно характерную для *Propontica* и *Suffruticosa*, из которых последняя имеет все признаки астеротрих (полукустарность, узко-линейные листья, неветвистые стебли, прижатое опушение, желтые крупные открытые венчики, голые нектарники (кроме гаплотрихности опушения). Гибридизации между астеротрихами и гаплотрихами являются несомненными. Так называемая «подсекция» *Heterotricha* Boiss., которую я не признаю, как раз и была составлена из видов, у которых



на нижних листьях опушение гаплотрихное, на верхних — астеротрихное. Я видел некоторые виды этой группы: они определенно производят впечатление гибридов гаплотрихной группы *Atropatano-Luristana* (*O. Kotschyi*) с какой-то астеротрихой. Яворка и Борнмюллер расширили объем подсекции *Heterotricha*, включив в нее мало-азиатские и южно-европейские виды, у которых на нижних листьях опушение астеротрихное, на верхних — гаплотрихное; такие виды являются в Южной Европе гибридами групп *Stepposa* (гаплотрихная) и *Stellulata* (астеротрихная), а в Малой Азии, возможно, гибридами *Caucasica* × *Stellulata*.

Последняя третья подсекция — *Aponosma*. В отношении опушения она гаплотрихна, но щетины у нее тонкие и плотно прилегающие к поверхности листа, благодаря чему создается шелковистое опушение; бугорки на которых сидят щетины, мелкие. По опушению она вполне подобна группе *Suffruticosa* из гаплотрих. Дополнительными признаками апоносы являются полукустарниковость, широкие, обычно короткие, обратнопродолговатые (и бело-шелковистые) листья, чашечка с выраженной и угловатой трубкой; доли чашечки часто попарно сростаются и при плодах становятся полуперепончатыми. Совокупность признаков, когда они собраны в одном индивидууме или в жорданоне, вполне достаточна, чтобы отличать подсекцию и даже секцию, как предлагал Де-Кандолль. Но реально, благодаря несомненным гибридизациям, все эти признаки наичаще рассеиваются в различных группах гаплотрих и астеротрих, которые растут в ареале апоносы, т. е. в Армяно-Курдистанском участке и в соседнем Атропатано-Луристанском округе Персидского участка. В общем прекрасно видна особая сущность апоносы, но также прекрасно видно, как она растворяется в гибридизациях с гаплотрихами и астеротрихами. Именно по этой последней причине Буассье, не разобравшись в генетической стороне вопроса, не считал возможным вообще как-либо признать апоносу, слив ее полностью с гаплотрихой. Мне же кажется странной его точка зрения: признавать определенно гибридную группу *Heterotricha* за особую подсекцию и никак не отмечать явно особую сущность *Aponosma*. Только формалистская систематика может поступать таким образом, но не филогенетическая. Продуктом явного смешения апоносы с астеротрихами является группа *Isaurica*—*Cilicica*, последняя с ясной трубкой чашечки, *Luristanica*; продуктом смешения с гаплотрихами — *Supria* и сама *Aponosma* в целом, со всеми ее видами, часть которых представляет переходы к *Praemontana*. Вероятно и астеротриховая группа *Parhlagonica* возникла в результате скрещиваний апоносом с астеротрихами; типичными для последних считаю группы *Stellulata* и *Armena*. *Gigantea* и *Ottomana* представляют скорее продукты смешения гаплотрих и астеротрих, чем первоначальные астеротрихи (евоносы).

### Грексы-группы угодобления в евоносме

Из сказанного выше ясно, что группы угодобления в евоносме создавались благодаря частым гибридизациям; их мы можем разделить на первичные, в результате которых создан весь комплекс секций евоносы, и вторичные, разного возраста, осуществлявшиеся уже между разными подсекциями самой евоносы. Это деление легко формулировать в общей форме, но трудно дать ему реальное толкование, именно показать, какие группы являются результатом первичного угодобления и какие относятся ко вторичному; для такого реального толкования истории евоносы нам недостает знания истории районов, их генезиса, ибо только



при таком знании возможен анализ истории групп и серий, т. е. определение места и времени их возникновения, их миграций и связанных с миграциями гибридизаций. Пока я ограничусь только тем, что приведу список групп, так как мне представляется нужным их различать, пояснив их отношения схемой (рис. 5), а некоторые филогенетические сведения о них даны на стр. 95—101.

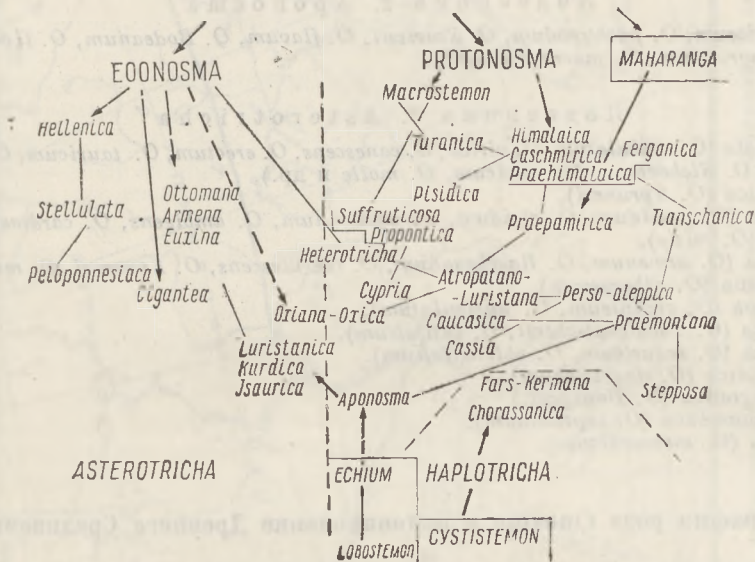


Рис. 5. Морфологические и географические отношения между родами оносмовых и грексами оносмы.

Подсекция 1. Haplotricha

1. Himalaica (*O. Hookeri*, *O. bracteatum*, *O. longiflorum*).
2. Caschmirica (*O. Thomsoni*).
3. Praehimalaica (*O. atro-cyanum*, *O. maracandicum*).
4. Ferganica (*O. azureum*, *O. brevipilosum*, *O. ferganense*, *O. trachycarpum*).
5. Turanica (*O. stamineum*, *O. leucocarpum*).
6. Macrostemon (*O. rostellatum*).
7. Chorassanica (*O. longilobum*).
8. Fars-Kermana (*O. stenosiphon*).
9. Pisidica (*O. oreodoxum*).
10. Praepamirica (*O. zerizamianum*, *O. Borsczewskii*).
11. Oxica (*O. Liwanovi*).
12. Atropatano-Luristana (*O. Kotschyi*, *O. gracile*, *O. asperrium*).
13. Afghanica (*O. Griffithii*, *O. afghanicum*).
14. Tianschanica (*O. Gmelini*, *O. irritans*, *O. baldshuanicum*).
15. Praemontana (*O. dichroanthum*, *O. setosum*, *O. armeniacum*, *O. cyrenaicum*, *O. maroccanum*?, *O. Visianii*, *O. microspermum*, *O. chrysocomum*, *O. hispanicum*, *O. tricerospermum*).
16. Stepposa (*O. calycinum*, *O. arenarium*, *O. tinctorium*, *O. graecum*, *O. polychromum*, *O. transrhynense*).
17. Caucasia (*O. nanum*, *O. rupestre*, *O. ponticum*, *O. velut num*).
18. Perso-aleppica (*O. bulbotrichum*, *O. aleppicum*, *O. echinatum*).
19. Cassia (*O. cassium*).
20. Propontica (*O. frutescens*, *O. strigosissimum*, *O. proponticum*).
21. Suffruticosa (*O. fruticosum*, *O. halophilum*, *O. discedens*, *O. cappadocicum*, *O. polyphyllum*, *O. simplicissimum*).
22. Cyprica (*O. Troodi*, *O. caespitosum*).

## Сомнительные

23. Гибридная (*O. procerum*).  
 24. *Euphratica* (*O. polyanthum*).  
 Гибридная (*Asterotricha* × *Haplotricha*).  
 25. *Heterotricha* (*O. lanceolatum*, *O. Kilouyense*, *O. chlorotrichum*, *O. Olivieri*, *O. hebe-  
 bulbum*).

Подсекция 2. *Аронозма*

(*O. sericeum*, *O. pachypodium*, *O. Szovitsii*, *O. flavum*, *O. Bodeanum*, *O. liparioides*,  
*O. nemoricolum*, *O. macrophyllum*?).

Подсекция 3. *Asterotricha*

1. *Stellulata* (*O. stellulatum*, *O. viride*, *O. canescens*, *O. erectum*, *O. tauricum*, *O. caucasicum*, *O. Sieheanum*, *O. turcicum*, *O. molle* и др.).
2. *Hellenica* (*O. Spruneri*).
3. *Euxina* (*O. pallidum*, *O. rigidum*, *O. amasianum*, *O. ambigens*, *O. cardiostegium*).
4. *Lycia* (*O. mitis*).
5. *Armena* (*O. armenum*, *O. Rascheyanum*, *O. coerulescens*, *O. Koussaei*, *O. mutabile*).
6. *Ottomana* (*O. alboroseum*).
7. *Gigantea* (*O. giganteum*, *O. auriculatum*).
8. *Kurdica* (*O. Tschichatschevii*, *O. latifolium*).
9. *Isaurica* (*O. isauricum*, *O. oblongifolium*).
10. *Luristanica* (*O. dasytrichum*).
11. *Paphlagonica* (*O. Bourgaei*).
12. *Peloponnesiaca* (*O. leptanthum*).
13. *Oxiana* (*O. macrorhizum*).

География рода *Onosma* и районирование Древнего Средиземья

Перейдем теперь к географической части проблемы. Здесь будет показано географо-экологическое распространение рода *Onosma* и его подразделений вплоть до групп и будут обсуждены на основе этих данных вопросы районирования Древнего Средиземья, одной из 8 основных областей земли. Напомню, что это субтропическая засушливая область Северного полушария, с флорой, насчитывающей около 20 000 видов, содержащей сотни эндемичных родов и несколько эндемичных семейств (*Cistaceae*, *Dipsacaceae*, *Tricoccaceae* и др.), травянистых и кустарниковых. Мы определяем возраст этой флоры как миоцено-плиоценовый, неогеновый, всего вероятнее начинающийся с конца миоцена (сармат), а основными источниками, предковыми флорами признаем палеогеновые субтропические флоры, с одной стороны, флору области Гинкго (иначе, если говорить о ее палеогеновом прототипе — аркто-третичную, тургайскую), а с другой, — флору Вельвичии, по Энглеру, — древне-океаническую; первая дала древне-средиземноморской флоре ее лесные, мезофильные корни, а вторая — пустынно-полупустынные, ксерофильные.

## Пр о в и н ц и и

Огромная область Древнего Средиземья тянется, на широтах 27—42° с. ш., от Атлантического океана до Хингана, т. е. на протяжении около 9000 км. Уже раньше я предложил деление этой области на 5 провинций: Монгольскую, Иранскую, Восточно-Средиземноморскую, Южно-Европейскую и Северно-Африканскую (рис. 6).

Эйг (Eig, 1931) считал более правильным, вместо 4 последних провинций (он называет их областями, *région*), выделять только 3: Ирано-Туранскую, Средиземноморскую и Сахаро-Синдскую.

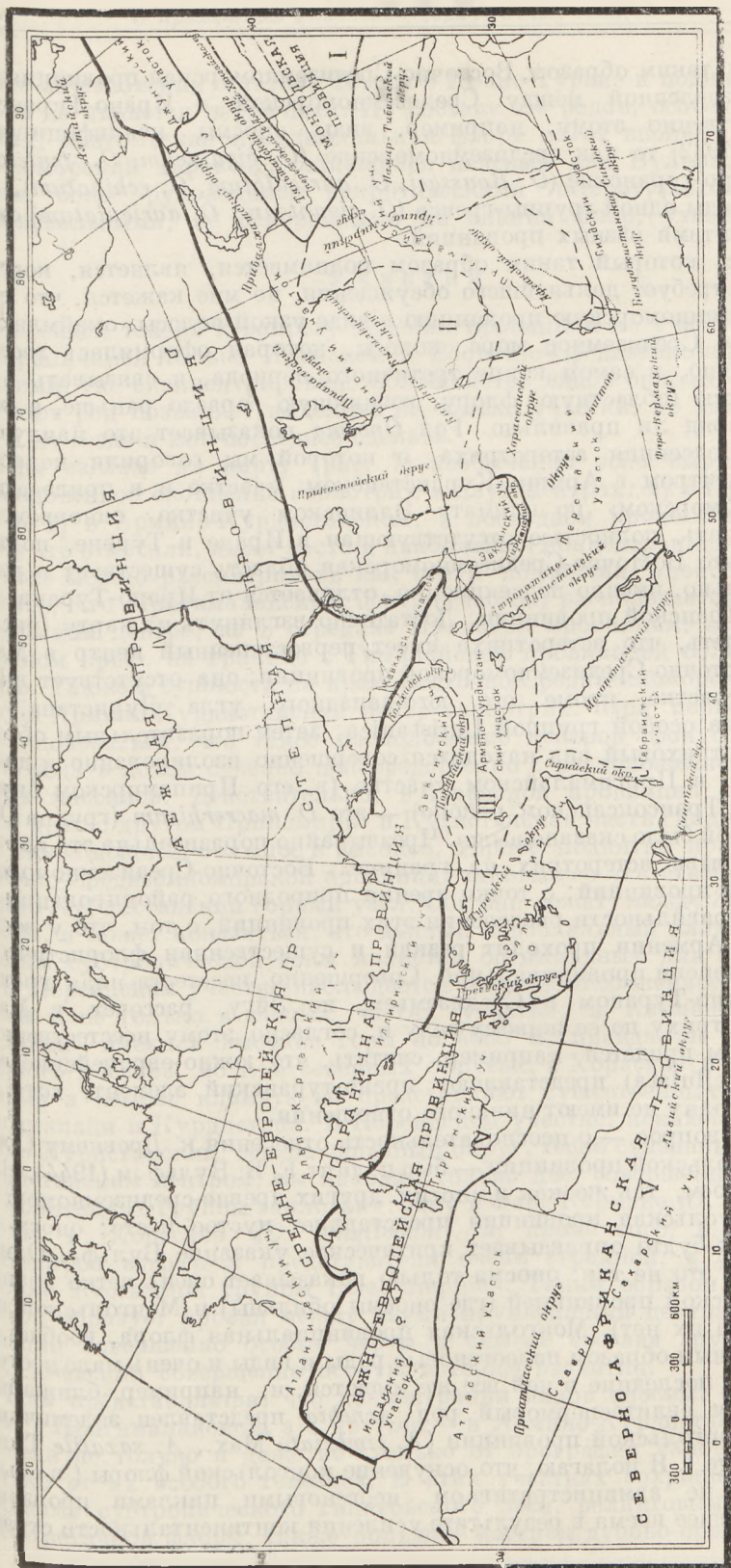


Рис. 6. Провинции Древнего Средиземья, участки и округа Иранской и Восточно-Средиземноморской провинций. К северу от Древнего Средиземья показаны надписями провинции Бореальной области (холодной зоны). I. Монгольская провинция. II. Иранская провинция. III. Восточно-Средиземноморская провинция. Жирная линия — северная граница области Древнего Средиземья.

У него, таким образом, Восточно-Средиземноморская провинция оказалась разделенной между Средиземноморской и Ирано-Туранской, и соответственно этому, например, виды ономы квалифицируются (часть II, 1932) то как средиземноморские (*O. giganteum*, *O. frutescens*), то как ирано-туранские (*O. Roussaei*, *O. auriculatum*, *O. echinatum*), причем даже виды одной группы-грекса (*O. giganteum*, *O. auriculatum*) оказались элементами разных провинций.

Вопрос, который таким образом поднимается, является, конечно спорным и требует дальнейшего обсуждения, но мне кажется, что выделять Средиземноморскую провинцию в виде узкой полосы, окаймляющей современное Средиземное море, полосы, которая оформилась геологически недавно, в самом конце третичного периода, и связывать с ней региональную (областную) флору, возникшую гораздо раньше, в конце миоцена, вряд ли правильно. Род *Onosma* показывает это наилучшим образом. Подсекция астеротриха, о которой мы говорили подробно, со своим центром в Армяно-Курдистанском участке и в прилегающем «средиземноморском» по климату Эллинском участке одновременно, можно сказать, полностью отсутствующая в Иране и Туране, подтверждает то, что Восточно-Средиземноморская область существует в реальности и сильно, именно подсекционно, отличается от Ирано-Турана, т. е. от нашей Иранской провинции. Достаточно взглянуть на карту (рис. 4), чтобы увидеть, что астеротриха имеет первостепенный центр в Малой Азии, в Восточно-Средиземноморской провинции; она отсутствует в Персидском участке, кроме его юго-западного угла Луристана, где представлена особой группой *Luristanica*; затем поразительным образом один астеротриховый вид находится совершенно изолированно и далеко на востоке, в Пригималайском участке (в его Припамирском округе, в Согдиано-Трансоксанском районе) — это *O. macrorhizum* (группа *Oxia*), о которой было сказано выше. Чрезвычайно поразительна эта картина резкого обрыва астеротрих на границе Восточно-Средиземноморской и Иранской провинций; с точки зрения природного районирования она говорит о правильности разделения этих провинций, о том, что у восточного края Армении проходит резкая и существенная флористическая граница, степени провинциальной. Совершенно неестественная граница между Ирано-Тураном и Средиземьем, по Эйгу, расчет в Малой Азии астеротриху по ее живому телу и, согласно этому неестественному сечению, нам придется, например, считать, что южно-европейские астеротрихи (*Stellulata*) представляют ирано-туранский элемент, хотя они к Ирано-Турану не имеют никакого отношения.

Другой вопрос — с неосновательности отнесения к Древнему Средиземью Монгольской провинции — был поднят Е. В. Вульф'ом (1944). В отношении онома, так же как и многих других древне-средиземноморских родов, Монгольская провинция представляет пустое место: онома там нет, что как будто оправдывает критическое указание Вульфа. Однако по существу это не так: онома только показывает очень четко границу между Иранской провинцией (где ономы обильны) и Монгольской провинцией (где их нет). Монгольская провинциальная флора, вообще, содержит главным образом палеогеновые роды и виды и очень мало неогеновых; однако последние в ней все же имеются, и, например, ближайший к ономовым эвлитоспермовый род *Arnebia* представлен эндемичными видами в Монгольской провинции (*A. fimbriata* Max., *A. saxatile* Turcz., *A. guttata* Vge.). Я полагаю, что оскудение монгольской флоры (в смысле провинции, не административном) неогеновыми циклами произошло в очень недавнее время в результате усиления континентальности страны.

по мере исчезновения остатков Тетиса в Ирано-Туране и поднятия Гималайи, а не является первичным. По составу же родов, особенно палеогеновых, монгольская провинциальная флора имеет вполне древне-средиземноморский характер, оставшийся неясным для Вульфа, который, вообще, более руководился некритическими литературными данными и произвольными, не основанными на знании флор, утверждениями.

### Участки

Перейдем теперь к вопросу деления провинций на участки, причем мы ограничимся только Иранской и Восточно-Средиземноморской провинциями, где сконцентрировано большинство видов ономы, и где поэтому этот род позволяет выделить не только участки, но даже округа, хотя и не везде я мог последнее сделать.

При взгляде на карту (рис. 7) необычайно ясно вырисовывается необыкновенное скопление гаплотрих в двух центрах: 1) в Пригималайском и 2) в Армяно-Курдистанском; в последнем кроме того, как мы только что отметили, имеет место и наибольшая концентрация астеротрих, и его же можно рассматривать как центр подсекции апоноса. Важно отметить, что Пригималайский центр (участок) располагается не в геометрическом центре, не в середине Иранской провинции, а на ее юго-восточном краю, на границе с Гималайской провинцией области флоры Гинкго. Также в сущности на краю Восточно-Средиземноморской области лежит и Армяно-Курдистанский центр гаплотрих. При первом взгляде может показаться, что такое расположение центров (фокусов) подсекций и рода в целом связано непосредственно с расположением крупных горных массивов. Действительно, в Иранской провинции соприкасающиеся друг с другом Припамирье и Кугистанская часть Гиндукуша образуют самое мощное, большое и высокое, горное поднятие провинции, и в Восточно-Средиземноморской провинции таковым соответственно является Армяно-Курдистанский горный узел. Оба они лежат между 36 и 41° сев. широты, и может показаться, что данный подзональный климат северной окраины субтропической зоны является оптимальным для ономы.

В Персидском участке наблюдается явное и несомненное ослабление ономы и не только в южных частях участка, в Кермане и Фарсе, где также имеются высокие горы до 4000 м, правда, не образующие большого массива, но и в северных округах, в Хорасане, и в Эльбрусе, которые в смысле климата не представляют существенных отличий от Пригималайи и Курдистана. В Персидском участке, исключая его Атропатано-Луристанский, северо-западный округ, тесно связанный с Армяно-Курдистанским центром, мы находим только две, совершенно своеобразные монотипные группы гаплотрих: одну в Фарс-Кермане (*O. stenosphon*), другую в Хорасане (*O. longilobum*), и, кроме того, в округе Даштов-Кевиров встречаем представителя очень странной, с разорванным ареалом, пустынной группы *Perso-aleppica*. Таким образом, Персидский участок образует провал между двумя крупнейшими центрами евоносм, имеющий совершенно особые черты в смысле состава групп и, стало быть, имеющий совершенно особую историю развития.

Нам представляется, что концентрация видов ономы, с одной стороны, в Пригималайском, а с другой, — в Армяно-Курдистанском узлах зависела не только и даже не столько от орографии узлов (участков), сколько от их особого генезиса. В этих участках сохранились, рядом с кусками субтропического гинкговского леса, реликтивными островами аркто-третичной флоры, также большие массивы дубово-ореховых лесов,

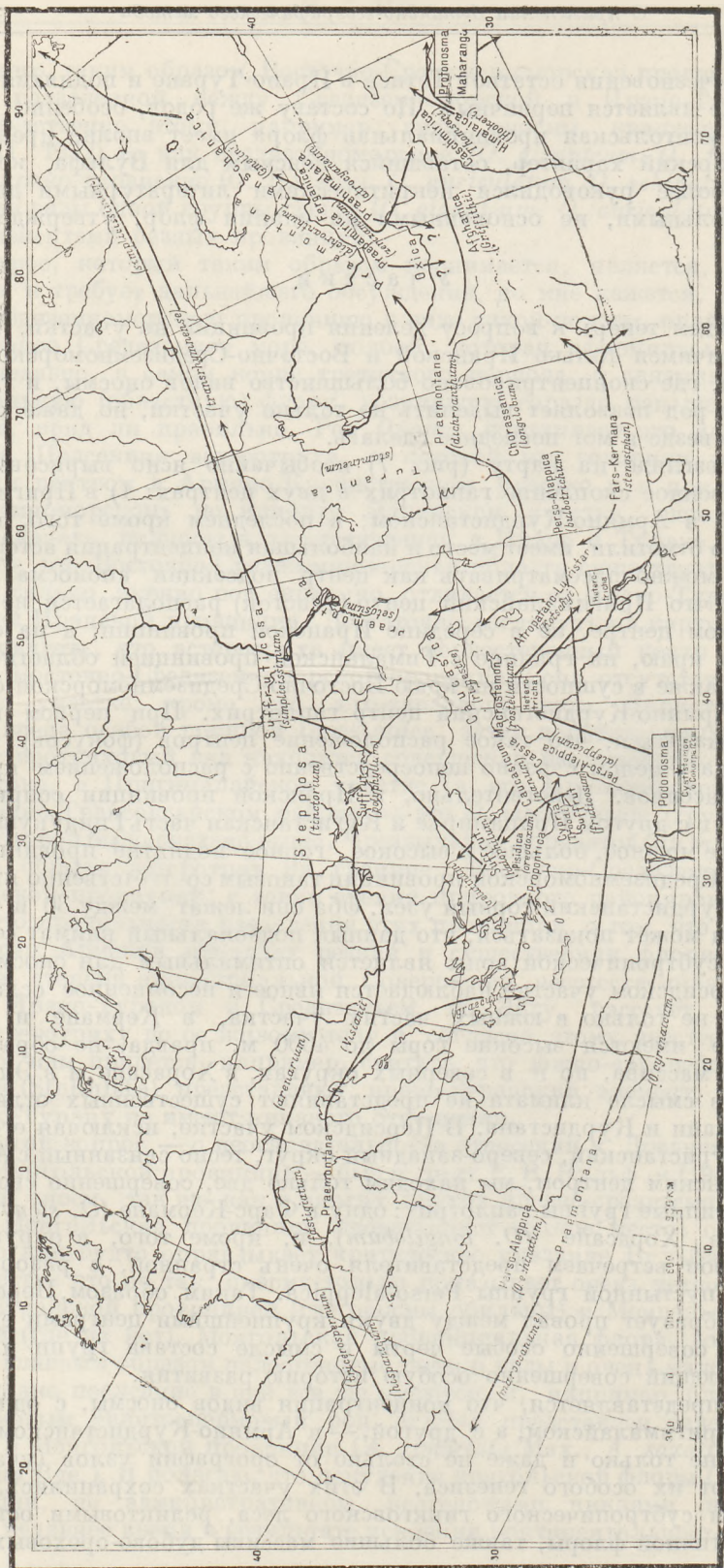


Рис. 7. Распределение групп подсекции гаилотриха.

редколесья, представляющие важнейшую стадию ксерофилизации палеогенового субтропического леса и важнейшую арену развития многих древне-средиземноморских родов, вроде *Onosma*. В палеогене и в первой половине миоцена северное побережье Тетиса и острова, лежащие у этого побережья, были покрыты субтропическим аркто-третичным лесом. По мере осушения восточной части моря Тетиса местность становилась суше, и субтропический лес шаг за шагом беднел, ксерофилизировался в ней, и на месте его создавалась древне-средиземноморская ксерофильная флора, которая расселялась и на новые, появляющиеся со дна Тетиса, территории, на которые в свою очередь с юго-запада, из Африки, проникали резко ксерофильные вельвичиевые типы, вроде *Zygophyllum*, *Cystistemon*, и смешивались здесь с аркто-третичными. Важнейшие стадии ксерофилизации аркто-третичного леса мы можем представить в таком виде:

I. Субтропический смешанный лес, с преобладанием листопадных деревьев, но с большой еще примесью вечнозеленых кустарников и большим количеством хвойных пород.

II. Дубовые и ореховые леса, с кленами, платаном, ликвидамбаром; из хвойных — с соснами, немногими кедром, елями и пихтами, но с обширными зарослями арчей (*Juniperus* секции *Sabina*). — Полу-степь.

Имелось три фации: 1) средиземноморская, в которой сохранились вечнозеленые деревья и кустарники (дубы, маслина, лавр, олеандр, рожковое дерево и т. п.); 2) умеренно-континентальная с преобладанием дубов, груш, сосен; 3) резко-континентальная: грецкий орех и арчевники.

III. Фисташковая стадия, с листопадными фисташками, каркасами, миндалями, с примесью лоха, арчи, пустынного тополя, ююбы и держидерева. — Полупустыня.

IV. Саксаулы, каллигонумы, древовидные солянки, кустарные *Zygophyllum*, *Atraphaxis*. — Пустыня.

Несомненно, что и III и IV стадии имели свои фации, более приморские и более континентальные, но мне пока не ясен реальный вид этих фаций.

Таковы были главнейшие стадии ксерофилизации в Древнем Средиземье, в которых происходило смешение аркто-третичных и вельвичиевых типов, в результате чего развертывался сложный и величайший по результатам процесс создания древне-средиземноморской флоры, в частности рода *Onosma*, точнее секции *Onosma*.

Мы должны представлять себе, что эти стадии не были вполне отделены друг от друга ни во времени, ни в пространстве; они постоянно встречались друг с другом, сосуществовали, если брать весь восток Древнего Средиземья, бок о бок одновременно, но в разных районах. Одни районы скорее проходили эти стадии, другие медленнее; одни имели все стадии от I до IV, другие проходили ксерофилизацию не до конца, третьи, наконец, начинали ее не с I стадии, а со II или III. Вся эта сложная картина эволюции районов в отношении фаз ксерофилизации и составляет содержание истории развития районов, их генезиса. Мы пока еще далеки от ее точного знания, но кое-что мы можем уже утверждать с достаточной уверенностью.

Мы можем, например, утверждать, что II стадия ксерофилизации, стадия дубово-ореховых лесов, полустепи, была важнейшей для генезиса очень многих родов древне-средиземноморской флоры, в частности *Onosma*, а также *Nepeta*, *Eremostachys*, *Cicer*, *Astragalus*, *Megacarpaea*, *Eremurus*, *Campanula* и, повторяю, очень многих других. Беря древне-

средиземноморскую флору в целом, мы можем утверждать, что дубово-ореховая, саванно-степная или полустепная, стадия ксерофилизации была важнейшей из всех, ибо в ней были заложены начала большинства характерных для Древнего Средиземья групп родового и секционного порядка. Первичные оносмь (прото- и еоносмь), обитавшие в аркто-третичных лесах миоцена, в участках Пригималайском и Армяно-Курдистанском, по мере их становления и развертывания в них дубово-ореховой стадии ксерофилизации, под влиянием проникавших дистистемоновых типов изменялись, ксерофилизировались, веер расщепления их становился все шире, и они превращались в виды гаплогрих и астеротрих. Дубово-ореховая стадия оказалась особенно благоприятной для этого процесса; в ней был еще лес и местами, в ущельях, настоящий тенистый и были уже сухие стадии полустепи на южных крутых склонах, по выходам гипсоносных пород, на осыпях, в скалах, где росло сухое редколесье или даже были совершенно открытые, залитые солнцем пространства. В лесных уголках, в ущельях еще сохранились первичные оносмь, а на более сухих и освещенных местах росли многочисленные евоносмь, их прямые потомки. Геологически это был период конца миоцена и начала плиоцена. Наибольшее разнообразие евоносмь и сохранилось доныне там, в тех участках, в которых до настоящего времени продолжается стадия дубово-орехового леса, редколесья, начавшаяся еще в начале плиоцена, 3—5 миллионов лет тому назад. Именно такими участками являются Пригималайский и Армяно-Курдистанский; достаточно прочесть описание последнего, например, в очерках Месопотамии Хандель-Мацетти или в характеристике Киликийского Тавра у Кочи, чтобы ясно представить себе природную обстановку этих участков; ее можно представить отчасти и по тем картинам, которые мы видим в Советской Армении, например в Зангезуре, или в ореховых районах Ферганского хребта или в ущельях Западного Копет-дага. Она нам хорошо знакома; по сравнению с третичной она только отчасти является обедненной через вымирание и измененной через внесение бореальных пришельцев в результате влияния плейстоцена. Повидимому, она сохранилась лучше в Кашмирском участке, где влияние плейстоцена было наименьшим. В соседних восточно-гималайских участках здесь еще продолжают расти первичные палеогеновые протоносмь (*O. pyramidale*) и махаранга, а в самом Кашмире примитивные гаплогрихи с темносиним или темнокрасным, снаружи опушенным венчиком групп *Himalaica*, *Caschmirica*, *Praehimalaica*.

И в Армяно-Курдистанском участке еще сохранилась почти протоносма *O. rostellatum*, впрочем сильно редуцированная в отношении сомы. Таким образом, Пригималайский и Армяно-Курдистанский участки вполне ясно очерчиваемые по распространению видов евоносмь, характеризуются в общей форме тем, что они сохранили с конца миоцена орехово-дубовую стадию ксерофилизации, т. е. были консервативными по ходу их истории. Ясно, что это обстоятельство одинаково с оносмь отразилось и на многих других родах, например на *Ferula*, *Eremostachys*, *Cicer* и т. д. Тогда встает вопрос, почему же таким ослабленным в отношении оносмь явился лежащий между ними Персидский участок, прошел ли он дубово-ореховую стадию слишком быстро или ее не было там совсем? Из того, что говорят нам оносмь, мы как будто можем заключить с достаточным основанием, что генетически Персидский участок отличался от соседних тем, что в нем не было перехода от I ко II стадии ксерофилизации, т. е. что в нем не было никогда аркто-третичного леса и никогда не росли протоносмь. Повидимому, этот участок всегда был засушливым-полустепным и полупустынным по климату, но в первых фазах своего



развития, в начале плиоцена, — более приморским, чем ныне. Дубовые и ореховые леса в нем распространились, исходя из Пригималайского и Курдистанского участков, а не возникли в нем самом из аркто-третичного леса. В нем, повидимому, дольше сохранялись цистистемонподобные бурачниковые, которые под влиянием уже проникших в него евономом образовали обособленные группы — *Chogassanica*, с ее совершенно особым, имеющим признаки цистистемона, венчиком, и *Fars-Kermana* с цветком, скорее напоминающим арнебию (рис. 8).

К западу от Армяно-Курдистанского участка представляется необходимым выделить участок, охватывающий западную, приморскую часть Малой Азии (Вифинию, Мизию) и ее южную средиземноморскую полосу (Фарию, Ликию, Лидию, Киликию), которая непосредственно переходит в нагорье Сирии, оканчивающееся в Палестине, у северного конца Мертвого моря. В этом участке мы уже вступаем в область типичной средиземноморской флоры, с вечнозелеными деревьями и кустарниками, с обилием сосен, лавандул и особых реликтовых типов, из которых одним из самых замечательных является *Phytolacca pruinosa* Fenzl, а далее *Cynoscrambe prostrata* Gaertn., *Dorystaechas hastata* Boiss. et Heldr. и десятки других. Здесь мы находим своеобразные группы гаплотрих, не схожие с армяно-курдистанскими и не являющиеся их производными — *Pisidica*, наиболее сходную с кашмирской *O. Thomsoni*, но со светлым голубоватым венчиком; *Prorontica*, совершенно обособленную своим полужульничковым способом роста, а из астеротрих также очень обособленные группы *Gigantea* и *Lycia*. К этому же участку, несомненно, относится и остров Кипр с эндемичной гаплотриховой группой *Cypria*. На Кипре же появляется интереснейшая гаплотриховая группа *Suffruticosa*, которая на нем представлена почти кустарниковым видом *O. fruticosum*, а в Малой Азии на Ликаонской равнине видом *O. halophilum*, в Армяно-Курдистанском участке еще 2 уклоняющимися видами (*O. cappadocicum* и *O. descendens*), а затем переходит в Крым, в лице эндемичного таврического вида *O. polyphyllum*, подчеркивая реальное бытие Понтиды, как это доказывала А. Чечот (Czeczott, 1937).<sup>1</sup> Удивительным образом эта группа на севере завершается видом *O. simplicissimum*, который, очевидно, возник в плиоценовой флоре Южного Урала и оттуда распространился почти по всей степной провинции Бореальной области.

В Сирийском округе описываемый участок характерно выделяется особой группой *Cassia*.

Восточная часть Греции и остров Крит также должны относиться к этому же участку, в них обитают две эндемичные и особые группы астеротрих. *Hellenica*, представленная видом *O. Spruneri* Boiss., который, по словам Буассье, был охарактеризован Орфанидесом в следующей фразе: «*Onosmatum rex. ut reges optimi rarissimum*»; мне этот вид, однако, кажется лишь очень укрупненным типом *Stellulata*, возможно, их полиплоидным производным. Гораздо более своеобразной группой является *Peloponnesiaca* (*O. leptanthum*) единственная голо-сиантерная астеротриха. Что касается гаплотрих, то в Восточной Греции и на Крите имеется лишь один эндемичный вид *O. graecum* Boiss. et Heldr., близкий к *O. tinctorium* и входящий в группу *Stepposa*, широко распространенную в Степной провинции.

Я предлагаю для описанного участка название Эллинский, хотя, быть может, удачнее было бы обозначение Эллино-Финикийский.

<sup>1</sup> См. ареалы на рис. 15 и 16, аналогичные группе *Suffruticosa*.

Помимо охарактеризованных 4 горных участков, в пределах Иранской и Восточно-Средиземноморской провинции имеются еще равнинные, пустынные: один, более северный, Туранский, входящий в состав Иранской провинции, другой более южный, Гебраистский, входящий в Восточно-Средиземноморскую провинцию. Эйг, как мы отметили выше, и этот последний участок, не выделяя впрочем его, относил к Ирано-Туранской области. В обоих обитает очень мало оносм, но они резко различны в каждом из них. В Туранском участке мы находим очень своеобразную эндемичную группу Turanica, с сине-голубыми венчиками протоносм. Действительно, *O. stamineum* по строению венчика (кроме его опушения) и голо-синантерности ближе всего стоит к протоносмовой *O. rostellatum* Армяно-Курдистанского участка, показывая, что древние плиоценовые типы Турана не связаны с горными флорами Припамирья, Тянь-шаня и Хорасана, а скорее с северо-западной Персией. Это необычайно пронизательно отметил Е. Г. Бобров (1931), предполагавший осуществление такой связи в плиоцене через полупустынную сушу, бывшую тогда на месте южной части Каспия. Возможно, что последнее предположение правильно, и что *O. stamineum*, действительно, пришла в Туран с запада, развилась из вида, подобного *O. rostellatum*. Но, возможно, что исходные протоносмы пришли и в Туранский и в Армяно-Курдистанский участки независимо еще в миоцене откуда-нибудь с севера, например с Южного Урала, и параллельно развились в группу *Macrostephanon* в Армяно-Курдистанском участке и в группу Turanica в Туранском.

В Гебраистском участке нет ничего подобного группе Turanica и вообще оносм, сохранившей сколько-нибудь полно черты протоносм. Здесь мы находим *O. aleppicum* из группы Perso-aleppica, группы, близкой к Praemontana, наиболее удаленной морфологически от протоносм благодаря желтому крупному венчику, базисинантерности, длинно-щетиному опушению, монокарпичности, крупным орешкам. Мне представляется, что обе эти группы, Praemontana и Perso-aleppica, являются более молодыми группами позднего плиоцена, только в конце этого периода распространившимися далеко на запад, до Испании и Приатласской Сахары, благодаря своей зоохорности, разносу плодов дикими животными и в позднейшее время стадами культурных животных. Исходя из этого, я не вижу оснований соединять Месопотамско-Сирийский участок с Туранским.

Нам остается сказать еще несколько слов об особом участке, который мы, по примеру Гаевского и Малеева, называем Эвксинским. Это участки сохранившихся вдоль побережья Черного и Каспийского морей третичных лесов, еще близких к аркто-третичному субтропическому лесу. Его характеризует смешанный и богатый состав деревьев, наличие реликтовых деревьев, вроде *Quercus pontica*, *Q. castanaefolia*, *Betula Medwedewi*, *Par-*

Рис. 8. Гаплотриховые (Персидского участка) оносм. Слево — группа Atrapatanoluristana (*O. gracile*), направо — группа Chorassanica (*O. longilobum*).

### 1. *Onosma gracile* Trautv. (натуральная величина).

а — цветок, увеличен в 4 раза; б — венчик в разрезе, увеличен в 4 раза; в — нектарники, увеличены в 6 раз; г — рыльце, увеличено в 18 раз; д — детали опушения листьев, увеличены в 4 раза; е — деталь опушения стебля, увеличена в 4 раза; ж — шипик, увеличен в 8 раз; з — плод, увеличен в 4 раза.

### 2. *Onosma longilobum* Bunge (натуральная величина).

а — цветок, увеличен в 4 раза; б — венчик в разрезе, увеличен в 4 раза; в — нектарники, увеличены в 6 раз; г — рыльце, увеличено в 18 раз; д, е — детали опушения листьев, увеличены в 4 раза; е — деталь опушения стебля, увеличена в 4 раза; ж — шипик, увеличен в 8 раз; з — плод, увеличен в 4 раза; и — пыльник, увеличен в 8 раз.



*rotia persica*, *Albizzia julibrissin*, *Gleditschia caspica*, листопадных и некоторых вечнозеленых кустарников, например *Rhododendron Ungernii*, *Orphanidesia*, *Danaë racemosa* и т. п. Казалось бы в нем и нужно было ожидать нахождения протоносм, каковы, однако, пока там не обнаружены. Следует в связи с этим подчеркнуть, что эти леса сильно изменены плейстоценом; миоценовых древних аркто-третичных типов в них сохранилось очень мало. Большинство из последних вымерло, так как вследствие того, что эти леса были окружены засушливыми областями Армяно-Курдистанского и Персидского участков, сохранявших аридный климат и в плейстоцене, места выхода, убежищ для миоценовых лесных видов эвксина не было. Им поэтому оставалось только вымирать под воздействием плейстоценового похолодания; они и были действительно вытеснены более поздними пришельцами из третичной Арктики, пребореальным, т. е. поздне-плиоценовым буковым лесом и его спутниками, и только немногие из них пережили плейстоцен в некоторых более благоприятных уголках Эвксинского участка. Очень вероятно, что и первичные оносмы подверглись в этом участке полному вымиранию.

Мне не совсем ясно, следует ли выделять этот участок или было бы лучше отдельные его округа относить к соседним участкам: Гирканский округ к Персидскому участку, Колхидский округ к Армяно-Курдистанскому, Понтийский округ к Эллинскому участку.

### О к р у г а

Прежде всего следует отметить, что округа я в состоянии выделить лишь в немногих участках, которые или мне хорошо известны (Пригималайский участок, частично), или в которых произрастает много видов оносмы; остальные участки остаются пока без дальнейшего деления.

Пригималайский участок: 15 видов оносмы, из коих 13 эндемичны (вероятно, с Афганистаном 20 видов). Округа: Западно-Тяньшанский (группа *Ferganica*), Внешний Припамирский (группы *Tianschanica*, *Praeramirica*), Таджикских гор (группа *Praehimalaica* и две последние из указанных), Согдиано-Трансоксанский (группы *Oxica*, *Oxiana*, *Praeramirica*); в Афганистане деление неясно: вероятно — Кухи-станский, Кандахарский (группа *Afghanica*), Паропамизский. Во всех округах в предгорьях группа *Praemontana* (*O. dichroanthum*). Астеротрих 1 вид.

Персидский участок: 40 видов, из них 6 на северо-западе; 7 эндемичных (из них 5 на северо-западе). Округа: Хорасанский (группа *Chorassanica*), Фарс-Керманский (группа *Fars-Kermana*), пустынный Даштов-Кевиров (группа *Perso-aleppica*), на северо-западе Атропатано-Луристанский (группы *Atropatano-Luristana*, *Luristanica*, неэндемичные армяно-курдистанские *Macrostemon*, *Heterotricha*, подсекция *Aponosma*); собственно состав оносм говорит скорее о необходимости относить этот округ к Армяно-Курдистанскому участку. Кроме того, во всех горных округах группа *Praemontana* (*O. dichroanthum*, *O. microcarpum*). Астеротрих 1 вид.

Армяно-Курдистанский участок: 25 видов, из них 16 эндемичны. Округа: Мало-Кавказский (группы *Caucasica*, *Praemontana*, *Stellulata*, подсекция *Aponosma*); Эрзерумский (группы *Armena*, *Euxina*, *Paphlagonica*, *Caucasica*, *Praemontana*); Курдистанский (*Macrostemon*, *Suffruticosa*? *Euphratica*? *Procera*? *Heterotricha*, *Gigantea*, *Kurdica*, *Ottomana*, *Armena*, *Stellulata*, *Euxina*, подсекции *Aponosma*). Каппадокийский, Центрально-Анатолийский (группы *Caucasica*, *Suffruticosa*,

Kurdica, Ottomana, Armena, Euxina, Stellulata, подсекция Aponosma). В участке преобладают астеротрихи (по числу видов).

Эллинский участок: 18 (20) видов, из них 15 эндемичны. Округа: Сирийско-Палестинский (группы Cassia, Propontica, Armena, Ottomana, Gigantea), Киликийский (группы Pisidica, Propontica, Ottomana, Isaurica, Lycia), Мизийский, иначе турецкий (группы Propontica, Ottomana, Euxina, Caucasica), Греческий (группы Peloponnesiaca, Hellenica, Propontica, Stepposa, Praemontana), Кипрский (группы Cypria, Propontica, Suffruticosa, Lycia), Мэотический, иначе Крымско-Новороссийский (группы Suffruticosa, Euxina, Stepposa, Praemontana). Кроме того, во всех округах группа Stellulata. В этом участке гаплотрихи и астеротрихи находятся почти в равном числе.

Туранский участок: 3 вида, 3 эндемичны. Округа: Прикаспийский (группа Turanica), Каспийский (группа Praemontana), Приаральский, Прибалхашский, Каракум-Кизылкумский, в последних трех округах странным образом ономы отсутствуют, кроме, возможно, заходящей из предгорий Пригималайского участка полусорной Praemontana (*O. dichroanthum*). Это показывает, как мало ономы приспособлены к режиму пустынь, что одинаково проявляется и в Месопотамско-Сирийском (Габраистском) участке и в Северо-Африканской провинции, где имеется всего по 1—2 вида оносм. Повсюду в пустынных участках ономы прижимаются к морю, как бы стараясь уловить хотя и слабые влажные дыхания таких морей, как Каспийское (Туранский участок) или Средиземное (Габраистский участок, Северно-Африканская провинция). Наоборот, ономы, как мы видели, способны подниматься очень высоко в горы, особенно на юге ареала, на 30—35° сев. широты, до 4000 м, образуя почти альпийские виды (*O. Hookeri*, *O. zerizaminum*, *O. Bourgaei*).

#### Общие замечания по районированию

Природное районирование одинаково, как и построение системы рода, представляет крайне трудную и ответственную задачу. Никогда не чувствуешь себя уверенным в правильности того районирования или той системы рода, которые предлагаешь. Это происходит, с одной стороны, по объективным причинам, состоящим в недостаточности сведений о районе или о видах рода вследствие плохой изученности некоторых территорий, например Афганистана или Месопотамии, а с другой, — по причинам субъективного порядка: объекты суждения, районы или подразделения рода столь многосторонни, имеют так много признаков, что никогда не может быть уверенности в том, что исследователь охватил этих признаков достаточное число и попали ли на глаза или достаточно ли оттенены наиболее существенные, важные из них. Никогда нельзя сказать, что осмотрел тот или иной вид, тот или иной район достаточно подробно и внимательно, и тем более, что достаточно продумал их сущность и соотношение с другими видами и районами; в определении этого соотношения и состоит сущность исследования. По указанным причинам то районирование Восточной подобласти Древнего Средиземья, которое выше изложено, нисколько не претендует на окончательное, а должно рассматриваться просто как индивидуальный проект, ибо я полагаю, что и природное районирование должно рассматриваться и утверждаться международными конгрессами, ввиду его исключительной важности. Я хотел бы в связи с этим отметить некоторые общие вопросы районирования.

1. Когда я говорю о природном районировании, я понимаю его как общее и для географа и для климатолога, геоморфолога, зоолога

или ботаника; безразлично: геоботаника или флорогенетика. Я никак не могу признать, что могут быть отдельные районирования для растительности и для флоры; такое положение существует, но оно только временное и зависит от того, что два раздела ботаники печальным образом не могут понять друг друга, найти общий язык.

2. Площади единиц одной категории районирования могут быть, конечно, различными, например горные районы, округа или участки всегда будут меньшими, чем равнинные; однако в пределах этих двух разновидностей, горной и равнинной, мы должны стремиться к возможно большей одинаковости площадей для единиц одной категории.

3. В природе обычно нет резких границ между единицами районирования; часто два соседних участка, соединенных друг с другом переходными полосами различной ширины, тем большей в среднем, чем больше категория двух единиц районирования. Поэтому наши линии, которыми мы разделяем на карте участки или другие единицы районирования, условны, и определение их точного положения представляет сложнейшую задачу по самой сути дела.

Когда мы берем высшие категории районирования, области и провинции, то в переходных полосах, которые широки, можно и целесообразно выделять переходные участки или округа между областями или провинциями. Так, например, я считаю полезным и соответствующим природе выделять между Бореальной и Древне-средиземноморской областью ряд переходных участков, например в Европе: Пиренейский, Северо-Апеннинский, Северо-Балканский, Кавказский (точнее, употребляя термины акад. А. А. Гросстейма, Евкавказский), которые можно объединить в Пограничную провинцию. Она соответствует переходу холодной зоны в субтропическую и лежит, следовательно, на широтах  $42-46^\circ$ . Соответственно и в Азии можно выделять аналогичные переходные участки, например Тяньшанский, который, еще сохраняя ясные связи с Древним Средиземьем, в частности с Пригималайским его участком (например группа *Tianschanica*), тем не менее уже выходит за пределы субтропической зоны, за  $42^\circ$  сев. широты, и переполнен бореальными (степными и таежными) видами, а также видами алтайскими (Алтайского участка Южно-Сибирской провинции Бореальной области).

В таком же, вероятно, положении находится и Памир-Тибетский округ, а на южной стороне Древнего Средиземья Синдийский и Синайские участки (переходные к Палеотропической области); равным образом и Кашмирский участок кажется целесообразным считать пограничным.

### Заключительные замечания о развитии рода *оносма*

Морфологический ход эволюции в роде *оносма*

Как показывает схема на стр. 83, все же основным, преобладающим корнем древне-средиземноморских групп *оносмы* является аркто-третичный корень, и в современной флоре Гинкго еще не бедно представленный протоносмами. Я предвижу, что многие сочтут африканский корень, сохранившийся в лице цистистемон, несущественным, не имеющим прямого отношения к генезису *оносм*, хотя я не представляю себе, как в таком случае им будет рисоваться генезис этого сокотранского рода. Сторонники непосредственной ксерофилизации аркто-третичных типов, без воздействия на них мегатермных африканских родов, склонны представлять возможности автономной ксерофилизации аркто-третичных мезофильных типов безграничными, вплоть до выработки мегатермных пусты-

ных видов. Я не могу разделить, по многим основаниям, этой оптимистической точки зрения, которая, конечно, очень облегчает представление об эволюции чего угодно в каком направлении, но не может дать понятия о том, почему нет, например, оносм — обитателей тропического леса, или оносм, которые жили бы в песчаных или солончаковых пустынях Сахары или Аравии. Но тем не менее, я вполне соглашаюсь, что аркто-третичный корень оносм был главным, и что самые ксерофильные и южные оносмы стоят ближе к нему, чем к африканскому корню. Если исходить из протоносы как начального типа древне-средиземноморских оносм (евоносм), то можно сказать, что последние шли в направлениях редукции сомы, являясь уменьшенными в росте, размерах листьев, ослабленными в смысле способности ветвления стебля: у некоторых из них, кроме того, многолетний поликарпический образ жизни перешел в монокарпический, многолетний или даже двухлетний, что сопровождается некоторой эфемеризацией. Параллельно этому процессу соматической редукции шел другой, от него зависящий, какой мы наблюдаем во множестве других родов, именно, все большая определенность соцветий, все большее их обособление от вегетативной части; действительно, в то время как у протоносом обычно имеется крупная рыхлая метелка, у евоносм мы замечаем все переходы от нее к густому головчатому, резко выраженному завитку; у одних евоносм эти завитки еще собраны, благодаря сохранившейся способности стебля ветвиться, в густое метельчатозавитковое соцветие (например у *Praemontana* и *Stepposa*), но у многих из них на верхушке неветвящегося стебля имеется всего два завитка в виде развилки или часто даже только один сильно закрученный и густой завиток.

Что касается самого цветка, то евоносмы чаще имеют цветок более крупный, чем протоносы; у последних он обычно 10 мм длиной, редко до 15 мм, тогда как большинство евоносм обладают крупным цветком от 15 до 30 мм длиной; у первых, кроме того, он антоциановый, у вторых — флавоновый. Если, таким образом, в отношении окраски венчика евоносмы можно рассматривать как редуцированные формы, то в отношении размеров венчика они таковыми не являются. По ряду соображений иного порядка я прихожу к заключению, что, помимо гаплотрихных протоносм, в аркто-третичной флоре существовали еще астеротрихные первичные оносмы (еоносмы), которые были кустарниковыми или полукустарниковыми, имели звездчатое опушение и крупные флавоновые цветки. При миоценовом отступании аркто-третичной флоры на юг эти еоносмы проникли в Западную подобласть Древнего Средиземья, на Балканский полуостров, где ближе всего к этому типу стоит *O. Spruneri* Voiss., в Малую Азию и, возможно, в Италию, тогда как протоносы как более восточная ветвь мигрировали в Курдистан, в Китай и оттуда в Гималаю. Одним из путей миграции (самым западным) для протоносм был Уральский хребет.

Звездчатое опушение является очень большой редкостью у бурачниковых. Кроме как у астеротрихных оносм, оно известно еще только у некоторых секций тропического древесного рода *Cordia*, относящегося уже к особому подсемейству *Cordioideae* (столбик апикальный, плод — косянка). Насколько в настоящее время мы можем проникнуть в историю возникновения аркто-третичной субтропической флоры, зародившейся в палеогене, исходными для ее родов типами были всегда тропические древесные роды; поэтому нет ничего удивительного, что именно более примитивные, древесные и более тропические роды подсемейств *Cordioideae*, *Ehretioideae* и *Heliotropioideae* (кордиевые, зречиевые и гелиотроп-

ные) произвели первичные ономы третичной Арктики, и там, в палеогеновой или ранне-миоценовой Арктике, этот род первичных оносм дифференцировался на западные еоносы и восточные протоносы. Вероятно, они насчитывали немного видов и были вынуждены под влиянием охлаждения приполярной суши мигрировать на юг, чтобы произвести обширнейшее потомство евоном в Древнем Средиземье. По моему глубокому убеждению, «инструментом» формообразования при этом были гибридизации.

Таким образом, переходя снова к морфологической эволюции оносм, я не вижу, чтобы евоносы приобрели что-либо новое по сравнению со своими предками; они только перекомбинировали их признаки, а действительно новым была у них только соматическая редукция, причем редукция простиралась и на цветок в том смысле, что у большинства евоном сохранился флавоновый, более простой в смысле химизма венчик, опушение внутри последнего и часто на его наружной стороне терялось, также была потеряна и полная синантерность, сохранившаяся лишь у немногих евоном. Все эти изменения в цветке были следствием соматической редукции, вследствие которой получали преимущество те признаки цветка, которые были проще с конструкционной, не филогенетической точки зрения (голый цветок — вместо опушенного, голый нектарник — вместо волосистого, флавоновый венчик — вместо антоцианового, частичная бази-синантерность — вместо полной голо-синантерности, короткие нити тычинок — вместо длинных). То же явление можно проследить и у орешков; протоносы имеют сильно бугорчатые орешки, еоносы, повидимому, имели гладкие, большинство евоном унаследовало гладкие орешки, потому что они более просты конструктивно.

Но все же некоторые прогрессивные, количественные признаки можно обнаружить у евоном. Так, у некоторых из них цветок даже несколько крупнее, чем можно предполагать, он был у еоном, именно до 30 мм. Также и орешки размером 6—8 мм известны только у евоном, тогда как у первичных оносм они не превышают 5 мм. Интересно, что такое укрупнение цветка и плода связано, повидимому, с монокарпичностью, например у *O. dichroanthum*. Рациональное объяснение этому явлению состоит, мне кажется, в том, что у монокарпиков ассимиляционная работа вегетативных лет целиком идет на одно единственное цветение и плодоношение, вследствие чего цветы и плоды получают крупнее, чем у поликарпичных предков; тем же, повидимому, объясняется и более мощное развитие щетин у монокарпических видов.

Таким образом, развитие рода оносма состояло в образовании в начале плиоцена многочисленных видов евоносы, которые представляют формы более редуцированные по соме, чем первичные оносы, с более развитыми соцветиями, но с более простым цветком и плодом, возникшие в результате перекомбинирования признаков первичных оносм, с очень малым участием морфологически новых признаков. В этом упрощении редукции тела и состояла ксерофилизация оносм, дошедшая до образования полупустынных (*Praemontana*) и пустынных (*Perso-aleppica*) групп. Последние являются монокарпическими и как таковые показывают некоторые атавистические признаки укрупнения (ветвистость стебля, крупный цветок и плод, крупные размеры листьев, стебля, щетин). Типичными же крайними звеньями ксерофилизации являются поликарпические мелкоцветные группы *Chorassanica*, *Fars-Kermana*, *Oxica* и *Oxiana*, с цветком всего 8—10 мм длиной, с орешками 2—3 мм длиной, с мелкими листьями и низкими стеблями; сюда же приближается и *Turanica*, а в Армяно-Курдистанском участке — *Caucasica*.



## Перемещения оносм внутри их ареала

Современное распределение родов оносмовых и групп оносмы с очевидностью показывает, что даже в неогене были огромные изменения в конфигурации Древнего Средиземья, которые вызывали и большие перемещения в ареалах оносм. То обстоятельство, что *Cystistemon* ныне отделен от ближайших южных оносм и от подоносмы пространством более

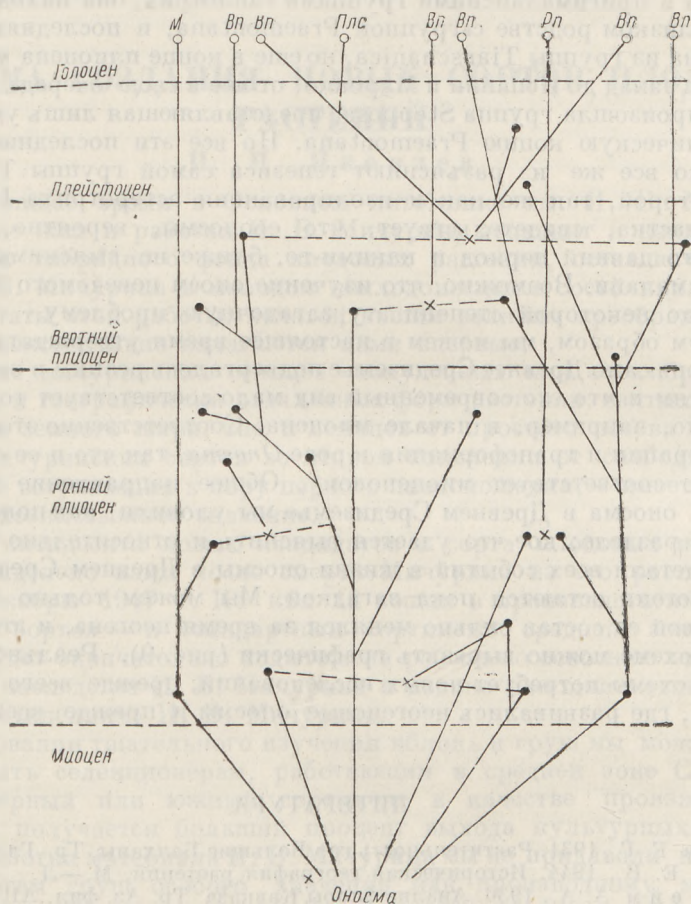


Рис. 9. Теоретическая картина развития рода оносмы по геологическим периодам. Показано вымирание многих видов и разновозрастность ныне существующих.

М — миоцен; Рп — ранний плиоцен; Вп — верхний плиоцен; Плс — плейстоцен.

чем в 1000 км, где оносмовые отсутствуют, говорит, что древнее Средиземье простиралось в миоцене много далее к югу, чем ныне; возможно, что *Cystistemon* отмечает южный берег миоценового Тетиса. С другой стороны, наличие уралогенного степного вида, *O. simplicissimum*, связанного несомненным групповым родством с мало-азиатскими видами, так же говорит за то, что в середине — конце плиоцена Древнее Средиземье доходило на меридиане Урала до 50—52° с. ш.

Наличие в Армяно-Курдистанском участке почти протоносмовой *Macrostemon* свидетельствует о больших миграциях протоносм, вероятно,

с севера на юг, с уклоном то к юго-западу, то к юго-востоку. За большие же миграции еооносом говорит наличие изолированной астеротрихи (группа *Oxiana*) в Пригималайском участке; палеографические основания этой миграции совершенно не ясны. В связи с этим следует отметить вполне загадочный генезис группы *Tianschanica*, которая не имеет близкого родства ни с географически ближайшими протоносомами, ни с гималайскими и пригималайскими группами гаплотрих; она находится в безусловно близком родстве с группой *Praemontana*, и последняя, вероятно, произошла из группы *Tianschanica*, но еще в конце плейстоцена мигрировала далеко на запад до Испании и Марокко; от нее в свою очередь уже в плейстоцене произошла группа *Stepposa*, представляющая лишь уменьшенную монокарпическую копию *Praemontana*. Но все эти последние замечания несколько все же не разъясняют генезиса самой группы *Tianschanica*, ареал которой, так же как и изолированная астеротриха Пригималайского участка, свидетельствует, что еооносомы, вероятно, проникли в какой-то давний период и какими-то, ближе не выяснимыми, путями до Пригималайи. Возможно, что изучение оносма неведомого Афганистана осветит до некоторой степени эту загадочную проблему.

Таким образом, мы можем в настоящее время утверждать, что в течение неогена само Древнее Средиземье подвергалось резким и значительным изменениям и что его современный вид мало соответствует тому, который оно имело, например, в начале миоцена. Соответственно этому происходили миграции и трансформации в роде *Onosma*, так что и ее современный вид мало соответствует миоценовому. Общее направление трансформаций рода оносма в Древнем Средиземье мы уловили, как показано в предыдущем разделе; кое-что удастся выяснить и относительно хода миграций, но детали всех событий в жизни оносмы в Древнем Средиземье в течение неогена остаются пока загадкой. Мы можем только утверждать, что видовой ее состав сильно менялся за время неогена, и эти изменения в общей схеме можно выразить графически (рис. 9). Реальное изображение этой схемы потребует новых исследований, прежде всего в основных участках, где развивались неогеновые оносмы и прежде всего в Малой Азии.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Б о б р о в Е. Г., 1931. Растительность гор Большие Балханы. Тр. Гл. бот. сада, 44.  
 В у л ь ф Е. В., 1944. Историческая география растений. М.—Л.  
 Г р о с с г е й м А. А., 1936. Анализ флоры Кавказа. Тр. Аз. фил. АН СССР, 1.  
 К о м а р о в В. Л., 1901. Флора Маньчжурии. 1. Тр. СПб. бот. сада, 20.  
 К о м а р о в В. Л., 1908. Введение к флорам Китая и Монголии. 1—2. Тр. СПб. бот. сада, 29.

## ПРОБЛЕМА СОЗДАНИЯ НОВЫХ СОРТОВ ПЛОДОВЫХ РАСТЕНИЙ

П. Н. Яковлев

В настоящее время в Основном питомнике им. И. В. Мичурина (усадьба, где жил и работал И. В. Мичурин) подходит к концу работа по освоению гибридного фонда плодовых растений, оставшегося после смерти И. В. Мичурина в молодом неплодоносящем состоянии. Некоторые результаты этой работы, начатой нашим великим преобразователем, коротко и конспективно излагаются нами впервые.

Изучение мичуринских сеянцев, полученных как от гибридизации генетически и географически отдаленных форм растений, взятых с разных континентов земного шара, так и сеянцев от простого посева корнесобственных мичуринских сортов во втором поколении от свободного опыления, ныне вступающих в пору первого плодоношения, — имеет большое научное и хозяйственное значение.

Свыше пятидесяти новых кандидатов в сорта плодовых и ягодных растений выделено нами после смерти Мичурина из его растительного фонда, к декабрю 1947 г. Из них 12 вошли в производственное испытание и 6 сортов — в стандартный сортимент средней зоны СССР. В 1949 г. будет окончательно подытожена работа по освоению этого замечательного наследства И. В. Мичурина и издана дополнительным пятым томом к «Сочинениям» И. В. Мичурина.

На основании тщательного изучения яблонь и груш мы можем теперь рекомендовать селекционерам, работающим в средней зоне Советского Союза, северный или южный сортимент в качестве производителей, от которых получается больший процент выхода культурных сеянцев.

До обработки материала И. В. Мичурина мы не придавали некоторым южным сортам груш особого значения как производному материалу при селекционных работах с самой зимостойкой грушей Уссурийской за малую величину их плодов и неприглядную внешность. Фактически же оказалось, что такие пренебрегаемые южные производители давали исключительное по своей культурности потомство. Сюда следует отнести такой южный сорт груши, как Жозефина Михельнская; при скрещивании наших местных сортов и груши дикой уссурийской, лучшие результаты дают такие сорта южных груш, как Лесная красавица, Любимица Клаппа, Деканка осенняя, отчасти — Оливье де Серр, Арданпон и некоторые другие родом из Франции и Бельгии. Из южных сортов яблони, дающих наилучший эффект в отношении выхода большого процента культурных сеянцев в гибридном потомстве, являются такие сорта, как Бельфлер желтый, Кандиль синап, Пармен золотой.

Из наших местных старых зимостойких сортов яблонь средней зоны СССР лучшими производителями являются — Анис, Коричное, Боровинка, Папировка, Грушевка московская, и из мичуринских — Бель-

Флер-китайка, Кандиль-китайка, Пепин шафранный, Ренет бергамотный, Славянка.

Нельзя не отметить, что при взаимной гибридизации мичуринских сортов они дают выход исключительно ценного в практическом отношении потомства гибридных семян. По выходу в процентном отношении гибридных семян с хозяйственно ценными признаками, полученных от скрещивания стандартных мичуринских сортов между собой, они несколько не уступают гибридным семьям, полученным от повторного скрещивания лучших мичуринских сортов с южными западноевропейскими сортами. Следует указать на такие мичуринские сорта, как Бельфлер-китайка, Кандиль-китайка, Бессемянка Мичурина, Пепин шафранный, Шафран-китайка, Славянка и другие, дающие при взаимном скрещивании прекрасные формы зимостойких яблонь, получающих высокую оценку по ряду хозяйственных признаков со стороны авторитетной помологической комиссии.

Изучение мичуринского фонда яблонь, полученных от простого посева семян, взятых с корнесобственных мичуринских сортов, показало правдивость мичуринского положения о том, что корни растения принимают деятельное участие в воспитании семян. Так, от посева семян, взятых с маточных мичуринских корнесобственных сортов, получается в потомстве выход семян с культурными признаками в два—три раза больше, чем от посева семян этих же сортов, но привитых на подвой диких видов.

Большой теоретический интерес представляют гибридные семьи, полученные от скрещивания диких видов плодовых растений с культурными формами. Казалось бы, что признаки диких видов как исторически сложившихся в определенных районах их произрастания, длительность существования которых во времени исчисляется тысячами лет, должны бы в потомстве доминировать над признаками культурных сортов как сложившихся в недавнее время и имеющих возраст не более полутора—двух столетий, а у многих сортов и того меньше. Но многие гибридные семьи, происшедшие от такой гибридизации растений, показывают, что это не так. Гибриды, происшедшие от межвидового скрещивания груши дикой уссурийской *Pyrus ussuriensis* Max. с южными культурными сортами груш *P. communis* L., взятых из Франции и Бельгии, имеют в большинстве случаев внешний вид плодов и морфологию важнейших органов — листьев, побегов и корней, а также форму кроны дерева, больше похожие на культурную грушу, чем на дикую. Среди более двух с половиной тысяч семян груш от гибридизации названных выше видов мы нашли только несколько форм, относительно похожих по внешнему виду на мать (грушу дикую уссурийскую), но совершенно различных по вкусовым их качествам, а также и по внешнему виду кроны, строения листьев, побегов и проч. Эти факты можно объяснить замечательным положением Мичурина о том, что дикие виды растений, взятых из далеких по своему географическому местоположению районов и использованных при гибридизации с культурными сортами в иных, резко отличных от условий среды их обитания условиях, теряют в потомстве свою доминантность по многим признакам и уступают место по наследованию признаков молодым культурным сортам, происшедшим сравнительно недавно.

Выдающийся интерес в области ботаники и селекции представляют работы Мичурина по синтезу некоторых стандартных сортов яблонь, а также и некоторых видов плодовых растений, точное происхождение которых не известно до сих пор ни помологам, ни ботаникам. Если мы

возьмем широко распространенный в средней и северной зонах СССР наш старый, заслуженный сорт русской яблони, традиционной Антоновки обыкновенной, который является мировым стандартом и используется широко во всех странах не только в пищу, но и для выработки лучших в мире по качеству сидров, то происхождение ее как сорта не было известно. В конце октября 1947 г., при тщательном гибридологическом анализе гибридной семьи яблони Таежное  $\times$  Анис, в количестве 111 штук семян, из оставленного Мичуриным молодого неплодоносящего гибридного фонда, мною была выделена форма, названная «Антоновка синтетическая», которая по величине своих плодов, вкусовым качествам, их внешнему морфологическому строению очень напоминает Антоновку обыкновенную, но отличается более длинной и тонкой плодоножкой, опробковением плода в его основании, где находится плодоножка, и более сильно выраженной ребристостью плода в верхней части.

Происхождение Антоновки рисуется нам в следующем виде. Сибирская ягодная яблоня *Malus Pallasiana* в естественных условиях Урала и Западной Сибири переопылилась в природной обстановке с каким-то культурным сортом яблони или с обычной лесной дикой яблоней. От этого естественного скрещивания получилась форма яблони, напоминающая собою по типу наши современные сибирские Ранетки. Эта гибридная форма типа Ранетки вновь повторно переопылилась или с нашим известным поволжским сортом Анисом или культурной формой яблони, близко примыкающей по своему происхождению к Анису. Случайный искусственный посев человеком семян, взятых из полученного в естественных условиях гибридного плода, или проращение их из опавшего плода в природных условиях, дало возможность неизвестному любителю садоводства отобрать по хорошим вкусовым качествам этот естественный гибрид, которому и дали впоследствии название Антоновка.

Мы считаем, что одним из основных родоначальников Антоновки обыкновенной, как и вообще культурных сортов яблонь, является Сибирка *Malus Pallasiana*, которая в сложных условиях повторных естественных скрещиваний с культурными формами дала непревзойденный в старом русском стандарте народный сорт Антоновки обыкновенной, размноженной в настоящее время во всех странах мира.

Путь эволюции Антоновки синтетической, проведенной И. В. Мичуриным, был длителен, — с 1892 г., с момента получения им нового сорта яблони Кандиль-китайки, и кончая 1947 г., годом первого плодоношения гибридного семянца, названного «Антоновка синтетическая».

Яблоню Кандиль-китайка И. В. Мичурин получил весной 1892 г. от опыления цветов яблони сливолистной (Китайка) *Malus prunifolia* Borkh. пыльцой крымского сорта Кандиль-синоп *M. domestica* Borkh. Этот новый, прекрасный по вкусовым качествам плодов и долгой зимней лежкости, стандартный сорт, был скрещен в 1906 г. с очень зимостойкой яблоней дикой сибирской *M. baccata*. От этого скрещивания получился новый исключительно зимостойкий сорт, названный Мичуриным «Таежное», способный выносить морозы в условиях северной и восточной Сибири до  $-55^{\circ}\text{C}$ .

В 1926 г. Мичурин скрестил Таежное с Анисом. Выход гибридного семени получился в 1927 г. и на двадцатом году роста семянца, осенью 1947 г., наступило его первое плодоношение.

Из этой же гибридной семьи яблони Таежное  $\times$  Анис мною было выделено несколько семянцев, которые по внешнему виду и по вкусу плодов напоминают настоящую дикую лесную яблоню *Malus sylvestris* Mill.

Это синтетическое положение вида, сходного с лесной яблоней (путем гибридизации Таежное  $\times$  Анис), считающейся ботаниками чистым видом, представляет для систематиков большой интерес.

Человек издавна знал и использовал лесную яблоню. При раскопках поселений в Западной Европе, в частности свайных построек в Швейцарии, существовавших около 8—10 тысяч лет назад, были найдены остатки плодов яблони, напоминающие собою плоды современной дикой лесной яблони, ныне хранящиеся в естественно-исторических музеях Ленинграда, Лондона, Вены, Парижа и других городов. Ботаники сделали вывод, что современные представители культурных сортов яблонь являются потомками этой, одной из основных, формы дикой яблони, существовавшей во времена свайных построек и очень схожей по виду с нашей дикой лесной яблоней.

Наряду с этой лесной яблоней, ботаники и помологи относят к другим важным родоначальным формам культурных сортов яблонь и другие виды, как, например, яблоню низкую *Malus pumila* Mill., в диком виде произрастающую в Передней и Средней Азии, юго-западной Сибири, на Кавказе, юго-востоке Европейской части СССР, отчасти в западных Гималаях и других местах; яблоню чайную *M. theifera* Rehd., обитающую в Китае и Гималаях; яблоню Недзвецкого *M. niedzwetzkyana* Dieck. из Восточной, Центральной и Западной Азии; *M. kansuensis* Schn. из северо-восточного Китая; *M. halliana* Koehne, *M. floribunda* Sied., *M. Sargentii* Rehd., *M. Toringo* Sieb., имеющие ареал распространения в Китае, Японии и Корее, и некоторые другие виды растений.

Что же касается яблони сибирской *M. Pallasiana*, то в трудах известного русского помолога Пашкевича мы находим указание, что она «должна быть отнесена также к родоначальным видам, так как, несомненно, дала начало значительному ряду культурных форм, именуемых в Америке Кребрами».<sup>1</sup>

Но Кребы не являются культурными формами; это формы, напоминающие собою китайку *M. prunifolia*, но со спадающей чашечкой; плоды Кребов немного уступают по вкусу китайкам и больше напоминают полукультурные формы, чем культурные. Кребы в большом количестве получены в СССР — в Сибири, Северной Америке и у нас, в Основном питомнике им. Мичурина от искусственной гибридизации сибирки *M. Pallasiana* с культурными европейскими сортами *M. domestica*, а также и при реципрокном скрещивании этих видов.

Ареал распространения дикой лесной яблони никем из ботаников твердо не установлен. Слишком велик процент выхода диких форм яблонь от посева семян культурных сортов; так как культура яблони в настоящее время ведется в широких размерах во всех странах мира, то формы, напоминающие дикие лесные яблони, можно встретить на любом континенте земного шара.

По нашим данным, между прочим, массовое распространение лесной яблони наблюдается в средней зоне СССР — в Ульяновской, Курской и особенно Воронежской областях.

Если мы имеем кое-какие сведения об ареале *M. silvestris* в Старом Свете, то никаких данных не имеется о генезисе этого вида.

На основе синтетической селекции и тщательного гибридологического анализа мичуринского гибридного фонда, я прихожу к разъяснению вопроса происхождения вида лесной яблони.

<sup>1</sup> В. В. Пашкевич. Общая помология. ГИЗ, 1930, стр. 30.

*M. sylvestris* является лишь одним из видов яблони, участвовавших в эволюции наших культурных форм, но она вышла на арену лишь 8—10 тысяч лет тому назад. Первичной же, более древней и родоначальной формой, от которой пошли в основном все наши культурные и даже многие дикие виды яблони, в том числе и рассматриваемая нами лесная яблоня, является сибирская яблоня *M. Pallasiana*.

То, что в происхождении наших культурных сортов яблони участвует дикая лесная яблоня *M. sylvestris* и сибирка *M. Pallasiana*, можно видеть из блестящего опыта, поставленного Мичуриным в 1926 г., по скрещиванию нашей Антоновки обыкновенной с южным западноевропейским сортом Ренет Бленгейма. В  $F_1$  можно было видеть исключительно большое расщепление. Некоторые сеянцы по морфологии кроны, листьев и прочего, а также по плодам, уклонились в яблоню лесную *M. sylvestris*; другие — в яблоню сливолистную *M. prunifolia*; иные явно несут признаки сибирки *M. Pallasiana* (оппадающая чашечка), причем на одной и той же ветви можно встретить плоды величиной с Китайку и с опадающей и не опадающей чашечкой; один сеянец из семьи этой комбинации принес плоды, сильно напоминающие плоды Антоновки обыкновенной, но меньшие по размеру.

Так, в одной и той же гибридной семье, полученной от скрещивания Антоновки обыкновенной с Ренетом Бленгейма, вышли сеянцы, несущие черты и дикой лесной яблони *M. sylvestris*, и яблони сливолистной *M. prunifolia*, и яблони культурной *M. domestica* и следы яблони сибирской *M. Pallasiana*, по очень важному признаку опадающей чашечки.

Следует, однако, заметить, что помимо *M. Pallasiana* с опадающей чашечкой встречаются и другие виды из рода *Malus*, как, например, *M. Toringo*, *M. Sargenti*, *M. florentina* и др., но ареал распространения их настолько мал по сравнению с сибирской яблоней, что если они и принимали какое-то участие в эволюции культурных форм яблонь, то это участие было незначительным по сравнению с сибиркой.

На основании колоссального подопытного мичуринского гибридного материала наших работ, а также работ, проведенных в течение последнего полустолетия многочисленными опытниками-мичуринцами, учеными и другими у нас в Европейской части СССР и Сибири (Лихонос, Тарасенко, Кащенко, Бедро, Жаворонков, Тетерев и др.), мы можем теперь считать твердо установленным, что яблони сливолистной (Китайки) *M. prunifolia* как чистого вида в природе не существует. Эта Китайка является производной той же сибирской яблони *M. Pallasiana*, но в своем генезисе выпедшей из нее в еще более позднее историческое время, нежели дикая лесная яблоня *M. sylvestris*.

Без преувеличения можно сказать, что от искусственной гибридизации сибирки с разнообразными культурными формами яблонь *M. domestica* есть возможность получать по заказу и заданию Китайки с различными качествами плодов: большой или малой величиной плодов; летним, осенним и долгим зимним хранением их, вплоть до мая месяца; разнообразным вкусом, светлой или насквозь красной их мякотью; бесцветной или зеленой, желтой, пурпуровой, красной, карминовой, грязно-буро-фиолетовой кожицей плодов и т. д.

Я считаю, что древние формы Китаек и Кребов, происшедшие от естественной гибридизации сибирки *M. Pallasiana* с более крупноплодными формами лесной яблони *M. sylvestris* или другими видами из Средней или Передней Азии, являются посредниками или промежуточными звеньями, от которых уже в последующее время при повторной естественной их взаимной гибридизации, при искусственном отборе лучших форм

и соответствующем хорошем уходе за ними в течение многих столетий. получились ныне существующие многообразные сорта культурных яблонь.

В свете работ Ивана Владимировича Мичурина, проведенных им на большом экспериментальном материале за последние годы его жизни по-иному, по-новому ставится вопрос об эволюции как культурных, так и диких форм плодовых растений.

Центральная генетическая  
лаборатория им. И. В.  
Мичурина



## К ВОПРОСУ О ГЕНЕТИЧЕСКОЙ РАЗНОКАЧЕСТВЕННОСТИ ТКАНЕЙ У РАСТЕНИЙ

И. Е. Глущенко

Генетическая неоднородность тканей у организмов привлекает все больше и больше внимание исследователей. Здесь прежде всего необходимо указать на работы Т. Д. Лысенко (1941), И. Е. Глущенко (1946, 1948), В. Ю. Базавлук (1946), М. А. Сизовой (1948), выполненные на растительных объектах, а также на работы П. И. Живаго и его сотрудников, выполненные на животных объектах.

Вейсманисты-морганисты считают, что хромосомы, являясь единственными «носителями наследственности» в силу эквационного деления клетки, обеспечивают равномерное распределение «наследственного вещества».

Вейсманист Л. Н. Делоне так и пишет:

«Любое тело, имеющее не одинаковое строение по своей длине (например тело какой-нибудь рыбы), можно разрезать на две равноценные части только вдоль, но не поперек... Вот почему в продольном расщеплении материнских хромосом на дочерние мы видим основную особенность эквационного деления. Мы считаем, что именно благодаря этому эквационное деление является делением **к а ч е с т в е н н о р а в н ы м**».

Согласно Делоне, «разные части тела многоклеточного организма являются **наследственно равными**» (Делоне, 1938).

Мичуринская генетика отвергает это положение вейсманистов как ненаучное. Вместе с тем мичуринская генетика экспериментально показывает генетическую неоднородность тканей, клеток и частей клетки в организме.

Акад. Лысенко следующим образом формулирует эту важнейшую закономерность, наблюдаемую в жизни растительных и животных организмов:

«Если подойти к вопросу грубо, то разные клетки могут показаться почти одинаковыми для данного организма, но бывают организмы с чрезвычайно большими различиями в клетках, тканях, и из одного кусочка вырастает растение с одними свойствами, а из другого кусочка получается растение с другими свойствами...»

«Из условий жизни строится не только тело организма, но и наследственность организма, т. е. важнейшие свойства тела. И дело обстоит не так, что вот отдельно строится тело организма, а рядом его наследственные свойства. На самом деле построение самого организма есть построение его наследственности. Различия его тела — это и есть различие наследственности. Только благодаря тому, что это организмы сложные, многоклеточные, у них отдельные органы и ткани разные, и даже в пределах одной и той же клетки имеются различия» (Лысенко, 1946).

Поднятый мичуринцами вопрос о генетической разнородности тканей и клеток у растений является одним из интереснейших вопросов современной биологии. Он представляет не только теоретический, но и сугубо практический интерес.

В периодической печати, как нашей, так и зарубежной, все чаще появляются статьи на эту тему. Так, например, Г. Дж. Цукерман в статье «Отбор родительских форм семенного картофеля» пишет: «Возникает вопрос: можно ли сколько-нибудь улучшить потомков от отобранных родительских форм в отношении урожайности, развития столонов, склонности ко вторичному росту, вегетативного цикла ботвы или устойчивости к бактериям, грибам или вирусам. Генетики склонны считать, что при вегетативном размножении нельзя управлять некоторыми из этих факторов и что при вегетативном размножении характер сорта остается неизменным в течение неограниченного числа поколений. Нет нужды опровергать эту теорию, следует только сказать, что она не может объяснить все явления, имеющие место в действительности, и что если ей следовать буквально, то затворяется дверь к возможному улучшению родительского семенного картофеля путем отбора в вегетативных поколениях. И дальше автор упомянутой статьи утверждает, что такого рода отбор практикуемый селекционерами, «дал повышение урожайности, улучшение качества и повышение устойчивости к биологическим врагам» [Цукерман (Zuckerman, 1942)].

В этой же статье Цукерман обращает внимание читателя на довольно любопытную работу Г. С. Дженнингса, посвященную изучению вегетативного размножения одного из протистов. Тело протиста состоит из одной клетки. Такая клетка путем вегетативного расщепления дает две и более клеток, каждая из которых представляет отдельный организм. Оказалось, что при продолжительной селекции (несколько поколений) клоны такого протиста дают особи с разными генетическими признаками (Jennings, 1941).

Основываясь на своих наблюдениях над картофелем и на опытах Дженнингса с протистами, Цукерман приходит к выводу, что все сорта картофеля, включая новые (Катагдин, Чипшева и т. д.), а также старые уже установившиеся, проявляют в различной степени широкое генетическое варьирование между отдельными растениями. Эта изменчивость вызывает к жизни как полноценные, так и с плохими хозяйственными показателями растения. В связи с этим автор статьи ставит вопрос о необходимости систематической клоновой селекции, вплоть до селекции в пределах клубня, путем размножения его лучших глазков.

Представители вейсмапистско-моргановской генетики в принципе считают клоновую селекцию бесперспективной. Примером этому могут служить хотя бы высказывания одного из ведущих морганистов Англии — М. Б. Крена (1943), утверждающего, что большинство растений в отношении наследственности являются одинаковыми в своих частях. Следовательно, если они размножаются вегетативно, то безразлично, какие клетки, ткани, органы идут для создания новой разновидности, и происходит ли данная особь из внутренней или внешней части материнского растения. Результат один — потомство всегда одинаково.

Но даже таким образом мыслящие исследователи не могут отрицать фактов часто наблюдаемой генетической изменчивости клеток и тканей в пределах клона и нередко клубня. Потомство таких клубней всегда дает различные генетические типы. В этих случаях требуется объяснение природы подобного рода явления. «Такие растения, — пишет Крен, — состоят из двух и более генетически различных тканей, клеток и могут

быть классифицированы согласно тому, как эти клетки расположены и как они растут. В обычном виде один генетический тип или сорт окружает другой таким же образом, как перчатка покрывает руку. Английский сорт картофеля под названием Golden Wonder, имеющий толстую, красновато-коричневую кожицу, содержит внутри себя сорт Langworthy, имеющий тонкую, белую, гладкую кожицу. Такие растения часто представляют проблему для производителя, ибо наружный, перчаткоподобный слой может быть толщиной в один или несколько слоев клеток. А между тем все воспроизводительные клетки обыкновенно образуются из-под эпидермального или второго слоя; поэтому зародышевые клетки, яйцеклетки и пыльца будут такого типа, из которого состоит слой. Таким образом, свойство толстой, красновато-коричневой кожицы картофеля Golden Wonder проявляется в генетическом смысле не глубже кожицы; из этого следует, что зародышевые клетки все — Langworthy и что при половом размножении свойство красноватой коричневости не передается, и все потомство является гладким. Сорт Langworthy был известен до 1876 г., а Golden Wonder впервые появился в 1906 г.»

Таким образом морганисты клоновую изменчивость у картофеля отнесли к разряду химер клубня, ткани которого находятся в механически сложном, совершенно автономном порядке, в виде перчатки. Стоит только снять эту «перчатку», как получится чистый исходный сорт со всеми его качествами. А так как этот, изнутри извлеченный сорт является каким-то старым, уже существующим, то, значит, он не может служить материалом для селекции, т. е. быть родоначальником нового сорта.

Мнение о неизменяемости генетических особенностей клона при отборе довольно четко выразил проф. С. И. Жегалов (1930) в своей известной работе по селекции сельскохозяйственных растений.

«Среди всех наших обычных полевых растений, — пишет Жегалов, — картофель является единственным представителем, который постоянно размножается вегетативным путем. Сорта картофеля представляют поэтому или чистые клоны или смесь более или менее схожих клонов. В последнем случае отбор отдельных кустов может иметь некоторый положительный эффект. Однако в виде правила этого не наблюдается, и отбор имеет у картофеля совершенно иное значение. Он не в состоянии изменить генотипических особенностей клона (разрядка паша, — И. Г.), но может привести к браковке почему-либо ослабленных или пораженных инфекционными заболеваниями отдельных его представителей».

Так ли на самом деле обстоит вопрос с клоновой изменчивостью у того же картофеля?

Прежде чем ответить на этот вопрос экспериментальными данными, будет целесообразно остановиться в кратких чертах на некоторых литературных генетико-цитологических материалах по картофелю. Первое, что необходимо отметить, — это всеобщее признание, что картофель для генетического изучения является трудным объектом; во-вторых, исследователи единодушно указывают на почти полную невозможность установить строго определенные закономерности наследования того или иного признака. Отсюда и трудно вывести определенные «генетические формулы».

Так, например, по Саламану, Фрувирту, окраска клубней обусловлена тремя факторами: R-фактором красной окраски, вызывающим ее только в присутствии второго фактора D, и P-фактором синей окраски, действующим в присутствии R и D. Эти авторы приходят к вы-

воду, что синяя окраска доминирует над красной, красная — над отсутствием окраски (Fruwirth, 1925).

Стюарт же утверждает, что доминирует отсутствие окраски (Stuart, 1923).

По Асеевой (1935), «факторы окраски клубней делятся на две группы — факторы основы (R и P) и проявления (D, E и M). Комбинация факторов той и другой группы дает более или менее интенсивную окраску клубней». Если факторы основы различаются по характеру вызываемой ими окраски, то факторы проявления различаются по «районам своего действия».

Нильсон считает, что окраска цветка у картофеля генетически сложна: по Саламану, она обусловлена пятью генами. Асеева дополняет еще факторами — проявителями и дубликатами.

Генетики, казалось, установили, что желтая окраска мякоти доминирует над белой, но широко известны факты, когда при скрещивании беломясых с константными желтомясыми сортами получаются в потомстве не только желтомясые, но и беломясые клубни. Таким образом, за признаком беломясости нельзя признать роли рецессива.

Аналогичные примеры с построением генетических формул можно во много раз увеличить. Из этого же ясно видно, что выискивание «факторов» ни к какой определенной истине не привело, и морганисты пришли к выводу, что исследование «генетической структуры культурного картофеля и выяснение у него способа наследования признаков является не только чрезвычайно интересной проблемой, но и типичным примером такого исследования, где для успешного решения поставленных вопросов требуется совместная работа систематика, цитолога и генетика» (Крен и Лоуренс, 1936).

Но цитология ничем и не смогла помочь менделистам. По признанию выше цитированных авторов, «проблема происхождения тетраплоидных картофелей (нашего обычного культурного картофеля, — И. Г.) тем не менее остается неясной».

Непонятными для морганистов остаются и такие факты, когда среди культурного картофеля (имеющего набор хромосом  $2n = 48$ ) чрезвычайно часто цитологи обнаруживают разное количество хромосом в корешке или в пыльцевом зерне одного и того же растения.

Так, Немец в соматических клетках меристемы корешков встречал до 36 отдельностей. Для раневой перидермы клубней число хромосом достигало 70 (Nemes, 1899).

Николаева (1924) в одной из своих работ приводит две ядерные пластинки *Solanum tuberosum* с 49 хромосомами.

По наблюдениям Левицкой и Банецкой (1927), у сортов культурного картофеля Еловая шишка, Вольтман и Пирожок встречаются резко отличные пластинки как по форме, так и по количеству хромосом в пределах клубня. Так, у сорта Вольтман авторы наблюдали 48, 49, 50 и 98 хромосом, у сорта Пирожок — 55 и 59.

По данным цитологов как наших, так и зарубежных, такое варьирование количества хромосом у картофеля характерно не только для соматических клеток, но и для половых. По интересным наблюдениям Стоу (Stow, 1926), у исследованных им сортов (Tuno и Belladonna) редукционное деление идет более или менее нормально лишь в узких пределах температур от 15 до 20° С. При этих условиях Стоу определяет 24 хромосомы (гаплоидный набор). Если повысить температуру всего до 25—30° С, получается совершенно иная картина, сопровождающаяся увели-

чением числа хромосом до 38—74. При температуре ниже «нормы» наблюдается уменьшение количества хромосом до 16 и даже до 12.

Вообще варьирование количества хромосом у половых элементов и в соматических клетках безусловно явление одного порядка. Еще Немец пришел к выводу, что образование микроскопически видимых фигур в клетках может коренным образом различаться в вегетативных тканях одного и того же растения. Немец категорически утверждает, что причина возникновения этих различий лежит в условиях внешней среды.

Весь этот фактический материал коренным образом противоречит формально генетическим выводам об абсолютном генетическом тождестве всех клеток в пределах организма, в частности, вегетативно размножающихся, к которым принадлежит и картофель. В свете теории развития никакой критики не выдерживает утверждение, что в продольном расщеплении материнских хромосом на дочерние можно видеть основную особенность эквационного деления, благодаря которому разные части тела многоклеточного организма являются наследственно равными.

В своей работе мы исходим из противоположного представления, а именно: в пределах любого организма и особенно растений, размножающихся вегетативным способом, ткани и клетки качественно разнородны. Эти различия могут быть мелкими, часто неуловимыми, особенно в молодом организме, при обычных свойственных ему условиях развития. Чем больше организм стареет или чем в более резко различающиеся условия он попадает в процессе своего онтогенеза, тем более дифференцируются качественно его органы, ткани клетки. Эта дифференциация может проявляться в любых свойствах и признаках как внешних, так и внутренних.

Направляющей идеей в нашей экспериментальной работе являются следующие положения акад. Т. Д. Лысенко (1944).

**Первое.** «Развитие организма из зиготы — это есть как бы дифференциация, распадение биологически более сложной клетки на более простые, более дифференцированные. Яйцо биологически более сложно, чем любая клетка, из него происшедшая».

**Второе.** «Из одного и того же качества исходного материала, например из одной клетки или из группы сходственных клеток, в процессе развития, в процессе обмена веществ, могут получаться и всегда получают клетки различного качества. Эти различные качества клеток определяются условиями внешней среды».

**Третье.** «Условия внешней среды являются дифференцирующим материалом развивающегося организма. Эти условия ассимилируются живым телом, и тем самым тело само себя изменяет, дифференцирует».

Переходим к изложению экспериментов с картофелем, подтверждающих эти положения.

## МАТЕРИАЛ

В качестве опытного материала были взяты формы и сорта картофеля, клубни или листья которых наглядно демонстрируют наличие разнокачественности. К таким объектам относится группа сортов с разнородной (пегой) окраской. Разноокрашенные сорта, взятые в эксперимент, можно разделить на три группы.

Первая группа: окраска строго локализована и приурочена к определенным районам клубня — верхушке, глазкам (сорт Зарница).

Вторая: окраска случайно располагается и может захватить любую часть клубня — вершину, основание, середину клубня, часть глазков может быть окрашена, часть не окрашена (сорт Майка).

Третья: по окрашенной кожуре как бы разбросаны белые или желтые пестринки (*Solanum tuberosum* f. *latum*, Чугунка и др.).

В проработку были включены также белоклубневые формы картофеля, но с причудливыми мелко рассеченными, гофрированными листьями, не напоминающими листья картофельного растения (форма Костромич).

Несколько позже эксперименты проводились также на ряде сортов со сплошной окраской, без всякой пегости (Роза Камерсона, Вольтман).

Материал в разное время был получен от Всесоюзного Селекционно-генетического института (Одесса), Института картофельного хозяйства (Москва), Казанской и Киргизской Государственных селекционных станций.

## МЕТОДИКА

Для постановки опытов по доказательству наличия генетически разнородных тканей у картофеля было применено несколько методик.

**Первая** — вызывание адвентивных почек из более глуболежащих слоев клубня при помощи удаления глазков на половине клубня, в то время как вторая половина остается нетронутой и служит контролем.

Клубень разрезался острым ножом от верхушки почти до самого основания на две половинки. Операция глазков производилась особым скальпелем на глубину от 0.5 до 1 см. Начинаясь операции за два месяца до посадки картофеля в грунт. Оперированные клубни засыпались влажным песком и хранились при температуре 5—10° С в обычном подвальном помещении или картофелехранилище.

За 1½—2 месяца ткань в местах поранения активизировалась и образовала каллюс. Постепенно из такого рода меристематических клеток получались почки и затем росток.

Периодически клубни просматривались; давшие почки откладывались и хранились отдельно, загнившие — выбраковывались. Перед посадкой, попарно, выкапывались два ряда лунок, одна против другой, и теперь только половинки расчленились полностью. Контрольные (неоперированные) половинки клубня сажались в одну борозду, а оперированные — в соседнюю лунку второй борозды.

В первый год операции, как правило, оперированные половинки, в сравнении с контрольными, развиваются довольно слабо, период вегетации растягивается, в результате чего в большинстве сортов получаются не особенно крупные клубни. При уборке урожая производится подсчет кустов и клубней, давших изменения в окраске, в сравнении с контрольным материалом. В зависимости от сорта эта методика обеспечивала от 0 до 50—60% измененных клубней картофеля. Наша методика является несколько видоизмененной, уже описанной в литературе методикой, которой пользовалась Т. В. Асеева.

**Вторая** методика заключается в следующем. За два месяца перед посадкой с опытных клубней картофеля снимаются верхушки или вырезаются глазки и высаживаются в вазоны. Срезанные верхушки и глазки служат контролем. С оставшейся части клубня снимается слой глубиной до 1 см со всеми глазками. Такая оголенная сердцевина клубня затем высаживается в вазон с хорошей парниковой землей и ставится в условия тепличной температуры (15—18° С). Дальше за такими растениями обеспечивается соответствующий уход, в частности несколько повышенная влажность. С течением времени начинается приток питатель-

ных веществ ко вновь образующейся раневой перидерме, и через 1—1½ месяца в одной или нескольких точках сердцевины получаются наплывы, а в дальнейшем формируется почка.

Эта методика довольно трудоемка и всегда сопровождается высоким процентом отходов.

Наконец, третий способ своеобразного расчленения генотипа сводится к обычному черенкованию пестроокрашенных клубней по районам расположения окрашенных и неокрашенных участков и глазков.

Черенкование проводится на хорошо прояровизованных крупных клубнях в день посадки картофеля. Весь расчеренкованный клубень высаживается по одному кусочку в отдельные лунки. При этом способе дают эффект изменчивости не все, а только определенные сорта. К таким в первую очередь относятся Майка, Чугунка, *Solanum tuberosum* f. *viridabifolium* и Gladstone, с которыми нам пришлось работать.

### ОПЫТЫ С СОРТОМ ЗАРНИЦА

Начало экспериментов с сортом Зарница относится к 1941 г.; кроме того, опыт повторялся в 1942, 1944, 1947 гг. Применялись методики оперирования глазков на глубину 0.5—1 см и снятия всего поверхностного слоя клубня. Во всех случаях получены изменения, но с разным процентом. Максимальный процент изменений (62.8) получен при методике неглубокого удаления глазков (до 0.5 см).

Несколько слов об истории и особенностях этого сорта. Зарница, или *Lichtblick* получен Трогсом от скрещивания сорта Княжеская корона с сортом Рюкмер. Зарница — в производстве с 1922 г.

Сорт этот ракоустойчив, почти не поражается паршой, содержание крахмала среднее, средне-ранний, урожайность средняя, хранение отличное, пищевые качества хорошие.

Морфологические особенности сорта следующие: стебель чистозеленый; лист с сильным жилкованием, маленький, заостренно-яйцевидный. Бутоны и цветоножка красно-коричневые. Цветы светлокрасно-фиолетовые, с белыми кончиками. Пыльники развиваются раньше, чем лепестки. Растения цветут обильно и завязывают ягоды.

Особенно привлекательны клубни Зарницы. Размер их средний, форма кругло-овальная. Мякоть белая. Глазки и верхушка красные, на остальной части клубня кожа белая. Глазки заложены на средней глубине. Световой росток — красно-фиолетовый, в темноте — белый, с пурпурно-красными точками.

Такова краткая характеристика Зарницы. Получена нами Зарница из Всесоюзного Селекционно-генетического института (Одесса) в 1940 г.

Характерной особенностью этого сорта является то, что он довольно стойко сохраняет яркочерную окраску на верхушке клубня и в районах глазков.

Весной 1941 г. взято в опыт 200 клубней для оперирования наличных и вызывания дополнительных почек из более глуболежащих слоев. Удаление почек производилось на глубину 0.5 см. Из 200 клубней адвентивные почки дал 181 клубень, что составляет 90.5%. Все клубни, давшие адвентивные почки, были высажены. К уборке сохранилось 175 растений, из которых 110 дали измененные клубни.

Характер этих изменений виден из данных, приведенных в табл. 1 по 36 кустам, отобраным для дальнейшей работы.

Данные таблицы говорят о том, что 36 контрольных растений дали 136 (100%) типичных клубней без всяких отклонений. Такое же коли-

Таблица 1

Изменение окраски клубней у картофеля сорта Зарница  
в год оперирования глазков

№ куста	Вариант	Количество клубней под кустом			№ куста	Вариант	Количество клубней под кустом		
		типичных	белых	белых со следами			типичных	белых	белых со следами
1	Контрольный . . .	5	—	—	19	Контрольный . . .	4	—	—
	Опытный . . . . .	—	7	—		Опытный . . . . .	3	3	—
2	Контрольный . . .	1	—	—	20	Контрольный . . .	3	—	—
	Опытный . . . . .	—	3	—		Опытный . . . . .	3	3	—
3	Контрольный . . .	7	—	—	21	Контрольный . . .	4	—	—
	Опытный . . . . .	—	9	—		Опытный . . . . .	—	3	—
4	Контрольный . . .	3	—	—	22	Контрольный . . .	5	—	—
	Опытный . . . . .	—	8	—		Опытный . . . . .	1	5	—
5	Контрольный . . .	3	—	—	23	Контрольный . . .	2	—	—
	Опытный . . . . .	—	3	1		Опытный . . . . .	1	1	—
6	Контрольный . . .	4	—	—	24	Контрольный . . .	2	—	—
	Опытный . . . . .	—	2	—		Опытный . . . . .	—	2	—
7	Контрольный . . .	7	—	—	25	Контрольный . . .	3	—	—
	Опытный . . . . .	—	6	—		Опытный . . . . .	—	1	1
8	Контрольный . . .	1	—	—	26	Контрольный . . .	4	—	—
	Опытный . . . . .	—	2	—		Опытный . . . . .	—	3	—
9	Контрольный . . .	2	—	—	27	Контрольный . . .	4	—	—
	Опытный . . . . .	—	5	—		Опытный . . . . .	—	2	2
10	Контрольный . . .	6	—	—	28	Контрольный . . .	4	—	—
	Опытный . . . . .	—	4	—		Опытный . . . . .	—	1	2
11	Контрольный . . .	8	—	—	29	Контрольный . . .	1	—	—
	Опытный . . . . .	—	9	—		Опытный . . . . .	—	1	—
12	Контрольный . . .	4	—	—	30	Контрольный . . .	1	—	—
	Опытный . . . . .	3	2	—		Опытный . . . . .	—	2	—
13	Контрольный . . .	5	—	—	31	Контрольный . . .	7	—	—
	Опытный . . . . .	—	4	—		Опытный . . . . .	—	3	4
14	Контрольный . . .	2	—	—	32	Контрольный . . .	4	—	—
	Опытный . . . . .	1	1	—		Опытный . . . . .	—	5	—
15	Контрольный . . .	3	—	—	33	Контрольный . . .	3	—	—
	Опытный . . . . .	—	3	—		Опытный . . . . .	—	7	—
16	Контрольный . . .	3	—	—	34	Контрольный . . .	2	—	—
	Опытный . . . . .	—	2	1		Опытный . . . . .	—	2	1
17	Контрольный . . .	5	—	—	35	Контрольный . . .	6	—	—
	Опытный . . . . .	2	3	—		Опытный . . . . .	3	5	—
18	Контрольный . . .	4	—	—	36	Контрольный . . .	4	—	—
	Опытный . . . . .	1	1	—		Опытный . . . . .	—	4	—

чество опытных кустов дало 157 клубней, из которых 127 клубней, или 80.9%, были неокрашенные, 12 клубней имели следы окраски, т. е. отдельные небольшие пятна и пестринки. Это составляет 7.6%. Наконец, имелось 18 клубней, или 11.5%, напоминавших по своей окраске контрольные клубни.

Таким образом, в урожае от контрольных половинок сохранилась полная типичность, а в урожае опытных растений получены клубни от чисто белых до типичных.

Важно было установить, каков характер полученных изменений.

Ответ на этот вопрос дало изучение первого, второго и третьего вегетативных потомств 17 клонов, данные о которых представлены в табл. 2.





Окраска клубней	Количество клубней в контроле										Количество клубней в опыте									
	год оперирования			п о к о л е н и я			итого клубней в контроле за 4 года	год оперирования	п о к о л е н и я			итого клубней в опыте за 4 года								
	экз.	%	экз.	%	экз.	%			экз.	%	экз.		%							
														I	II	III	I	II	III	
<b>К л о н 17</b>	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%		
Типичная . . . . .	5	100	6	100	22	100	495	100	528	100	2	40	18	69,2	59	64,8	524	70,5	608	69,7
Белая . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	60	8	30,8	24	26,4	158	21,3	193	22,3
Следы окраски . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8	8,8	61	8,2	69	8,0
<b>К л о н 18</b>	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%
Типичная . . . . .	4	100	35	100	65	100	156	100	280	100	1	50	40	63,7	50	64,9	80	40,4	171	50,8
Белая . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	50	11	18,3	19	24,7	77	38,8	108	32,0
Следы окраски . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	9	15,0	8	10,4	41	20,8	58	17,2
<b>К л о н 19</b>	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%
Типичная . . . . .	4	100	40	100	65	100	89	100	198	100	3	50	36	62,1	78	55,7	832	87,2	949	82,6
Белая . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	50	17	29,3	32	22,8	89	9,3	141	12,4
Следы окраски . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	8,6	30	21,5	23	2,5	58	5,0
<b>К л о н 20</b>	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%
Типичная . . . . .	3	100	35	100	45 <sup>2</sup>	100	63	100	146	100	3	50	24	49,0	106	81,0	193	51,2	326	59,9
Белая . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	50	25	51,0	18	13,7	117	36,2	163	30,3
Следы окраски . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7	5,3	46	12,6	53	9,8

<sup>1</sup> В 1944 г. среди контрольных клубней был обнаружен 1 клубень с белыми глазками у основания.

<sup>2</sup> В 1943 г. среди контрольных клубней обнаружено 2 клубня с белыми глазками.

Окраска клубней	Количество клубней в контроле						Количество клубней в опыте													
	год оперирования		п о к о л е н и я			Итого клубней в контроле за 4 года	год оперирования		п о к о л е н и я			Итого клубней в опыте за 4 года								
	экз.	%	I	II	III		экз.	%	I	II	III									
						экз.						%	экз.	%	экз.	%				
<b>К л о н 21</b>																				
Типичная . . . . .	4	100	18	100	36	100	80	100	138	100	—	—	4	13.3	41	27.8	211	17.2	256	18.2
Белая . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	100	86	58.0	917	74.7	1081	78.2
Следы окраски . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	21	14.2	99	8.1	121	8.6
<b>К л о н 23</b>																				
Типичная . . . . .	2	100	10	100	36	100	139	100	187	100	—	—	1	50	41	100	314	99.1	367	98.9
Белая . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	50	—	—	2	0.6	3	0.8
Следы окраски . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	0.3	1	0.3
<b>К л о н 24</b>																				
Типичная . . . . .	2	100	21	100	73	100	229	100	325	100	—	—	—	—	31	86.1	461	95.1	507	93.7
Белая . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	100	3	8.3	20	4.1	28	5.2
Следы окраски . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	5.6	4	0.8	6	1.1
<b>К л о н 25</b>																				
Типичная . . . . .	3	100	22	100	30	100	108	100	163	100	—	—	—	—	94	100	772	98.5	833	98.0
Белая . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	50	—	—	3	0.4	8	0.9
Следы окраски . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	50	—	—	9	1.1	10	1.1

1 В 1944 г. обнаружено 2 клубня с белыми глазками.

Окраска клубней	Количество клубней в контроле										Количество клубней в опыте																								
	год оперирования			п о к о л е н и я						и т о г о клубней в контроле за 4 года			год оперирования			п о к о л е н и я						и т о г о клубней в опыте за 4 года													
	экз.	%	экз.	I		II		III		экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	I		II		III		экз.	%	экз.	%									
				экз.	%	экз.	%	экз.	%								экз.	%	экз.	%	экз.	%					экз.	%							
<b>К л о н 27</b>																																			
Типичная . . . . .	4	100	39	100	54	100	208 <sup>1</sup>	99.1	305	99.3	—	—	—	—	—	—	18	46.2	116	80.4	416	80.2	550	77.9	—	—	—	—	—	—					
Белая . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	50	—	—	—	—	8	20.5	16	11.1	62	11.9	88	12.5	2	50	—	—	—	—					
Следы окраски . . . . .	—	—	—	—	—	2	0.9	—	2	0.7	—	—	—	—	—	13	33.3	12	8.3	41	7.9	68	9.6	2	50	—	—	—	—	—					
<b>К л о н 28</b>																																			
Типичная . . . . .	4	100	29	100	32	100	42	100	107	100	—	—	—	—	—	—	32	86.5	47	97.9	175	94.6	254	93.0	—	—	—	—	—	—	—				
Белая . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	13.5	1	2.1	6	3.2	13	4.8	1	33.3	—	—	—	—	—	—			
Следы окраски . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	2.2	6	2.2	2	66.7	—	—	—	—	—	—	—		
<b>К л о н 29</b>																																			
Типичная . . . . .	1	100	15	100	52	100	407	100	475	100	—	—	—	—	—	—	4	36.3	45	100	44	100	93	92.0	—	—	—	—	—	—	—	—			
Белая . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	18.2	—	—	—	—	3	3.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
Следы окраски . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	45.5	—	—	—	—	5	5.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
<b>К л о н 30</b>																																			
Типичная . . . . .	1	100	19	100	28	100	126	100	174	100	—	—	—	—	—	—	3	18.7	44	100	29	100	76	83.5	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
Белая . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	62.6	—	—	—	—	12	13.2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Следы окраски . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	18.7	—	—	—	—	3	3.3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
<b>К л о н 32</b>																																			
Типичная . . . . .	4	100	43	100	48	100	246	100	341	100	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Белая . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Следы окраски . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

1 В 1944 г. среди контрольных растений обнаружено с белыми глазами 2 клубня и со следами окраски 2 клубня.

О чем свидетельствует весь этот цифровой материал?

Клоны контрольной Зарницы, за небольшими исключениями, ведут себя довольно ровно, давая почти полную типичность окраски клубней.

В опытном материале потомство оперированных клубней, дав высокий процент изменений по окраске в первых поколениях, в дальнейшем из года в год имеет тенденцию возвращаться к исходной форме.

Все типы окраски клубней, полученные в результате вырезания существующих глазков и вызывания новых, способны дать каждый в отдельности любую из трех окрасок. Не только клубни с белой окраской могут дать растения с окрашенными клубнями, но и клубни окрашенные дадут потомство с белой окраской. Это у Зарницы можно получить только в результате вызывания дополнительных почек.

Каждый клон ведет себя сугубо индивидуально, обладая своей особой спецификой. Если клон № 1 длительное время сохранял вновь приобретенное свойство белой окраски клубней и только начиная с третьего поколения дает сравнительно небольшой процент возвратов к типу, то, например, клон № 24, дав в год операции только белые клубни, в дальнейшем почти не сохранил этого признака, дав в третьем поколении 95.1% типичных клубней с характерной для контроля окраской. Количество белых клубней в третьем вегетативном потомстве составляет только 4.1%. Аналогичным образом ведет себя клон № 28, клоны же №№ 29 и 30 возвратились к исходной окраске.

Суммируя весь материал по 17 клонам и за все годы (табл. 3), мы видим любопытную картину, подтверждающую устойчивость контроля и, наоборот, чрезвычайную лабильность, эластичность опытного материала.

Проанализировав за эти годы 5542 клубня контрольной Зарницы, мы видим, что устойчивость ее равна 99.06%, в то время как оперированные клубни, дав в первый год 66.6% белых клубней, в третьем вегетативном потомстве снизили этот процент до 37.4, уступив место реверсам, напоминающим контроль.

В 1945 г. мы заложили опыт по следующей схеме: высаживались клубни контрольные и клубни измененные (четвертое вегетативное потомство), давшие все три типа окраски. Данные приведены в табл. 4.

Ранее уже говорилось, что ряд исследователей, занимающихся генетикой картофеля, утверждают, что картофель изредка дает мутации химерного типа и что стоит вызвать адвентивные почки из более глуболежащих слоев, как сызнова будет получен чистый исходный сорт. Наши эксперименты с Зарницей и рядом других сортов дают право сделать вывод, что ткани в пределах картофельного клубня генетически различны и что природа этих различий не укладывается в теорию химерных явлений. Факт появления реверсов, причем с доминантным признаком, снимает органистское объяснение неоднородности тканей у картофеля.

Самым ярким доказательством неправильности формального объяснения природы химер и их перчаточного построения служит наш опыт с семенной репродукцией у сорта Зарница. Напомним, что существующие объяснения сводятся к тому, что в том случае, когда мутационный процесс захватил один эпидермальный слой клеток клубня, зародышевые клетки изменениям не подвергнутся и дадут такое же потомство, как и внутренний компонент; если изменился субэпидермальный слой клеток (район заложения репродуктивных органов) или оба вместе, тогда семенное потомство будет измененным.

Мы собрали несколько самоопыленных ягод на контрольных и опытных (белоклубневых) растениях. Весной 1946 г. семена были посеяны

Таблица 3

Окраска клубней у контрольных и опытных растений картофеля сорта Зарница (суммарно по 17 клонам)

Окраска клубней	Количество клубней									
	год оперирования		поколения						итого клубней в контроле за 4 года	
			I		II		III			
экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%	
В контроле										
Типичная . . . . .	55	100	407	100	936	100	4142	99.95	5540 <sup>1</sup>	99.99
Белая . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Следы окраски . . . . .	—	—	—	—	—	—	2	0.5	2	0.04
Итого . . . . .	55	100	407	100	936	100	4144	100	5542	100
В опыте										
Типичная . . . . .	14	23.4	252	44.9	1129	62.3	5781	53.7	7176	54.4
Белая . . . . .	40	66.6	237	42.2	492	27.1	3991	37.0	4760	36.0
Следы окраски . . . . .	6	10.0	72	12.9	192	10.6	994	9.3	1264	9.6
Итого . . . . .	60	100	561	100	1813	100	10 766	100	13 200	100

Таблица 4

Окраска клубней у контрольных и опытных растений картофеля сорта Зарница (четвертое вегетативное потомство)

№ по пор.	Вариант	Окраска клубней в третьем поколении	Получено всего клубней в четвертом поколении	Окраска клубней в четвертом поколении					
				типичная для контроля		белая		следы окраски	
				экз.	%	экз.	%	экз.	%
1	Контроль	Окрашены верхушки и глазки	6149	6138	99.8	—	—	11	0.2
2	Опыт	Белая . . . . .	9962	105	1.1	7721	77.5	2091	21.4
3	»	Следы окраски . . . . .	2541	467	18.4	1523	59.9	551	21.7
4	»	Окрашенные верхушки и глазки	3740	3247	86.8	322	8.6	171	4.6

<sup>1</sup> За 4 года из 5540 клубней контрольной Зарницы 69 клубней у основания имели по 1—2 неокрашенных глазка, что составляет 1.2%; кроме того, было 2 клубня, или 0.04%, со следами окраски.

в ящики и в мае высажены в грунт. В конце сентября произведена уборка клубней. Результаты получились следующие (табл. 5).

Таблица 5

Семенное потомство контрольного и опытного (белоклубневого) картофеля Зарница (клон № 1)

№ куста	Контроль			№ куста	Опыт		
	количество клубней с окраской				количество клубней с окраской		
	типа контро-ля	белой	следы окраски		типа контро-ля	белой	следы окраски
1	—	10	33	1	—	7	—
2	24	—	—	2	—	5	2
3	3	4	—	3	—	9	—
4	8	—	—	4	—	7	—
5	17	—	—	5	2	13	—
6	7	—	—	6	—	15	—
7	14	—	—	7	1	6	1
—	—	—	—	8	—	5	—
—	—	—	—	9	2	16	—
Итого . . .	73	14	33	—	5	83	3

Приведенные данные говорят о том, что для семенного потомства контрольных и опытных вариантов характерно расщепление на клубни с типичной окраской, со следами ее и с чисто белой. Но показатели расщепления принципиально отличны. Если семенное потомство контрольных растений дает клубней с типичной окраской 60.8%, с белой 11.7% и со следами окраски 27.5%, то соответствующие показатели для опытного варианта равны 5.5%, 91.2% и 3.3%.

Наряду с семенами, взятыми с нашего старого клона (1941), были высеяны семена и с клона более молодого, опыт с которым начат в 1944 г. Данные о его поведении представлены в табл. 6.

Здесь, как и в первом клоне, наблюдается та же картина расщепления. Правда, в контрольном материале отсутствуют клубни со следами окраски. Основная масса клубней (68.6%) повторяет контроль, остальные — белые. Опытный материал дает все три типа окраски, причем основное количество (84.4%) составляют белые клубни, типа контроля всего 5.6% и со следами окраски 10%. В заключение отметим, что семена других клонов дали аналогичную картину.

Как первый, так и второй пример говорят о том, что семенное потомство адвентивных почек дает клубни, отличные от семенного потомства контрольного материала. Эти различия выражаются, главным образом, в процентных отношениях. В опытных вариантах самый высокий процент белых клубней, в контрольных — самый высокий процент типичных для сорта клубней. Как и при вегетативном размножении, здесь наблюдается резкая картина расщепления, причем расщепление происходит нередко в пределах куста. Все это свойственно не только опытным, но и контрольным растениям.

Таблица 6

Семенное потомство контрольного и опытного (бело клубневого) картофеля Зарница (клон № 43-44)

№ куста	Контроль			№ куста	Опыт		
	количество клубней с окраской				количество клубней с окраской		
	типа контро-ля	белой	следы окраски		типа контро-ля	белой	следы окраски
1	3	—	—	1	—	3	—
2	6	—	—	2	—	11	—
3	—	7	—	3	—	7	2
4	3	—	—	4	—	6	1
5	—	15	—	5	—	20	3
6	2	6	—	6	3	—	—
7	14	—	—	7	—	7	—
8	7	—	—	8	—	31	—
9	6	—	—	9	1	—	—
10	11	—	—	10	—	3	—
11	9	—	—	11	—	15	—
—	—	—	—	12	—	16	—
—	—	—	—	13	—	9	—
—	—	—	—	14	—	8	—
—	—	—	—	15	—	—	11
—	—	—	—	16	—	3	1
—	—	—	—	17	—	11	—
—	—	—	—	18	3	1	—
—	—	—	—	19	3	—	—
Итого . . .	61	28	0	—	10	151	18

### ОПЫТЫ С СОРТОМ МАЙКА

Опыты с Майкой также начаты в 1941 г. и повторялись несколько раз в последующие годы. На сорте Майка были испытаны все три метода, в том числе и черенкование клубней. Во всех случаях Майка дает высокий процент измененных клубней — от 44 до 100.

Сорт Майка — местный сорт южных приднепровских районов. Отличительной чертой этого сорта является вариебельность окраски ее клубней, особенно в южных жарких районах. В массе Майка имеет клубни пегие, где чередуются красная и желтая (почти белая) окраски. Но встречаются также клубни сплошь красные, светлорозовые и очень редко — белые со следами окраски и даже белые. Больше того, любая из этих окрасок может переходить при неблагоприятных условиях в другой тип окраски. Более стойко держится окраска сплошь окрашенных клубней и менее всего — пегих.

Сорт Майка представляет собой как бы подвижную популяцию, из которой, по видимому, нельзя выделить какую-то постоянную по окраске клубней форму.

Хозяйственные показатели сорта: высокие вкусовые качества, высокая урожайность при летних посадках на юге. Сорт против вырождения не устойчив.

Весной 1941 г. в опыт было взято 200 клубней. При мелком оперировании глазков адвентивные почки дали 132 клубня, или 66%. Высажен-



ные клубни с дополнительными почками дали 67 растений, или 50.8% с белыми клубнями. При более глубоком оперировании отходы были выше, но процент изменений также выше. Еще более высоки отходы и более высок процент изменений при снятии кожуры и вызывании почек непосредственно из сердцевинной части клубня.

Наконец, Майка при черенковании пегих или красных клубней дает, хотя и не так часто, растения с совершенно белыми клубнями.

Характер изменений в год оперирования глазков у сорта Майка показан в табл. 7.

Таблица 7

Изменение клубней у сорта Майка в год оперирования глазков

№ кула	Вариант	Количество клубней под кустом					№ кула	Вариант	Количество клубней под кустом				
		красных	светло-розовых	пегих	белых	белых со следами окраски			красных	светло-розовых	пегих	белых	белых со следами окраски
1	Контрольный . . .	—	—	5	—	—	11	Контрольный . . .	—	—	6	—	—
	Опытный . . . . .	—	—	—	4	—		Опытный . . . . .	—	—	—	4	—
2	Контрольный . . .	—	2	—	—	—	12	Контрольный . . .	—	7	—	—	—
	Опытный . . . . .	—	—	—	5	—		Опытный . . . . .	—	—	—	6	3
3	Контрольный . . .	—	—	8	—	—	13	Контрольный . . .	—	—	3	—	—
	Опытный . . . . .	—	3	—	6	—		Опытный . . . . .	—	3	—	6	—
4	Контрольный . . .	—	4	—	—	—	14	Контрольный . . .	—	—	5	—	—
	Опытный . . . . .	—	—	—	7	—		Опытный . . . . .	—	—	—	7	—
5	Контрольный . . .	—	—	2	—	—	15	Контрольный . . .	—	—	4	—	—
	Опытный . . . . .	—	—	1	—	3		Опытный . . . . .	—	—	6	8	—
6	Контрольный . . .	3	—	—	—	—	16	Контрольный . . .	—	8	—	—	—
	Опытный . . . . .	—	—	—	—	6		Опытный . . . . .	—	2	—	5	—
7	Контрольный . . .	—	5	—	—	—	17	Контрольный . . .	3	—	—	—	—
	Опытный . . . . .	—	—	—	2	3		Опытный . . . . .	—	—	—	7	—
8	Контрольный . . .	7	—	—	—	—	18	Контрольный . . .	—	—	3	—	—
	Опытный . . . . .	—	8	—	—	—		Опытный . . . . .	—	3	—	6	—
9	Контрольный . . .	—	—	5	—	—	19	Контрольный . . .	5	—	—	—	—
	Опытный . . . . .	—	—	—	7	—		Опытный . . . . .	—	—	—	8	—
10	Контрольный . . .	—	—	6	—	—							
	Опытный . . . . .	—	—	—	9	—							

И на этом вариетабельном сорте ясно видны результаты хирургического воздействия и вызывания адвентивных почек.

В качестве исходных клубней для операции было взято три типа клубней: красные, пегие и светлорозовые. Половинки контрольных клубней повторили эту окраску, дав 47 пегих клубней, что составляет 51.6%, 26 светлорозовых, или 28.6%, и 18 красных, процент которых равен 19.8.

Опытные растения дали совершенно иные результаты. Среди 138 клубней пегих было всего 7, или 5%, светлорозовых 19, или 13.8%, белых 89, или 64.5%, белых с пятнами 23, или 16.7%. Клубни со сплошной красной окраской отсутствовали.

В дальнейшем изучались вегетативные потомства у 8 клонов Майки. Результаты сведены в табл. 8. Как и в опытах с сортом картофеля Зарница, можно утверждать, что отдельные клоны ведут себя сугубо индивидуально.

Таблица 8

Окраска клубней у клонов контрольных и опытных растений картофеля сорта Майка

Окраска клубней	Количество клубней в контроле						Количество клубней в опыте					
	год оперирования	поколения			итого клубней по окраске		год оперирования	поколения			итого клубней по окраске	
		I	II	III	экз.	%		I	II	III	экз.	%
<b>К л о н № 6</b>												
Красные . . . . .	3	2	9	27	41	71.9	—	—	—	—	—	—
Пегие . . . . .	—	1	3	—	4	7.0	—	—	—	—	—	—
Светлорозовые . . . . .	—	—	—	12	12	21.1	—	—	—	—	—	—
Следы окраски . . . . .	—	—	—	—	—	—	6	2	—	—	8	8.4
Белые . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	11	12	64	87	91.6
<b>К л о н № 10</b>												
Красные . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Пегие . . . . .	6	7	13	44	70	100	—	—	—	—	—	—
Светлорозовые . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Следы окраски . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Белые . . . . .	—	—	—	—	—	—	9	13	34	54	110	100
<b>К л о н № 12</b>												
Красные . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Пегие . . . . .	—	18	56	33	107	50	—	—	—	—	—	—
Светлорозовые . . . . .	7	12	41	50	110	50	—	—	—	—	—	—
Следы окраски . . . . .	—	—	—	—	—	—	3	4	4	—	11	—
Белые . . . . .	—	—	—	—	—	—	6	15	44	107	172	—
<b>К л о н № 13</b>												
Красные . . . . .	—	1	—	—	1	0.9	—	—	—	—	—	—
Пегие . . . . .	3	22	43	43	111	9.4	—	—	—	—	—	—
Светлорозовые . . . . .	—	—	—	—	—	—	3	—	—	—	3	1.6
Следы окраски . . . . .	—	—	1	—	1	0.9	—	—	—	—	—	—
Белые . . . . .	—	2	3	—	5	4.2	6	32	47	98	183	98.4
<b>К л о н № 14</b>												
Красные . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Пегие . . . . .	5	7	15	43	70	100	—	—	—	—	—	—
Светлорозовые . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Следы окраски . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Белые . . . . .	—	—	—	—	—	—	7	17	64	520	608	100
<b>К л о н № 15</b>												
Красные . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	73	73	12.3
Пегие . . . . .	4	25	41	121	191	100	6	29	22	64	121	20.3
Светлорозовые . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	10	30	—	40	6.7
Следы окраски . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Белые . . . . .	—	—	—	—	—	—	8	47	41	265	361	60.7

Продолжение табл. 8

Окраска клубней	Количество клубней в контроле						Количество клубней в опыте					
	год оперирования	поколения			итого клубней по окраске		год оперирования	поколения			итого клубней по окраске	
		I	II	III	экз.	%		I	II	III	экз.	%
К л о н № 17												
Красные . . . . .	3	8	15	25	51	91	—	—	—	—	—	—
Пегие . . . . .	—	2	3	—	5	9	—	—	—	—	—	—
Светлорозовые . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Следы окраски . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Белые . . . . .	—	—	—	—	—	—	7	47	86	200	340	100
К л о н № 18												
Красные . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	3	34	—	37	15
Пегие . . . . .	3	19	63	83	168	100	—	—	—	—	—	—
Светлорозовые . . . . .	—	—	—	—	—	—	3	14	15	—	32	13
Следы окраски . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Белые . . . . .	—	—	—	—	—	—	6	23	51	95	175	71

Так, например, если контрольным клонам №№ 6, 12, 13, 17 свойственно давать вариации от красных до пегих и светлорозовых клубней, то клоны №№ 10, 14, 15, 18 дают только пегие клубни.

Опытный материал также отличается своей клоновой спецификой, давая в одних случаях только белые клубни, в других же, наряду с высоким процентом белых, появляется небольшой процент других типов окраски, вплоть до красной, как это наблюдается в опытном клоне № 18.

Если в опытах с сортом Зарница с каждым новым потомством наблюдалось наращивание процента реверсов, к исходной, типичной для сорта окраске, то в Майке, наоборот, наблюдается потеря ее среди части варьирующих клонов и стойкая стабильность белой окраски, в частности, в тех клонах, которые в год хирургического вмешательства дали только белые клубни. Это подтверждают данные по всему опыту, приведенные в табл. 9.

Данные этой же таблицы со всей очевидностью подтверждают наблюдения, что для контрольной Майки свойственно широкое варьирование от красной до белой окраски при сохранении высокого процента пегости (76.7).

То же следует сказать и об опытном материале, но с той разницей, что вновь полученный, в результате вызывания адвентивных почек, признак белоклубневости дает самый высокий процент (86.2), тогда как, например, пегие клубни составляют только 5.1%.

### ОПЫТЫ С СОРТОМ РОЗА КАМЕРСОНИ

С этим сортом начата работа в 1942 г. Роза Камерсоны — широко распространенный сорт в сельском хозяйстве Киргизии. Клубни его красные, бывают отклонения в сторону посветления окраски, редко бывают желтые пестринки на кожуре. Эти изменения чаще проявляются в условиях обычной весенней посадки и реже — при летней.

Таблица 9

Окраска клубней у контрольных и опытных растений сорта Майка (суммарно по 8 клонам)

Окраска клубней	Количество клубней в контроле				Итого клубней по окраске		Количество клубней в опыте				Итого клубней по окраске	
	год оперирования	поколения			экз.	%	год оперирования	поколения			экз.	%
		I	II	III				I	II	III		
Красные . . . . .	6	11	24	52	93	9.8	—	3	34	73	110	4.7
Пегие . . . . .	21	101	237	367	726	76.7	6	29	22	64	121	5.1
Светлорозовые . . . . .	7	12	41	62	122	12.9	6	24	45	—	75	3.2
Белые со следами окраски . . . . .	—	—	1	—	1	0.1	9	6	4	—	19	0.8
Белые . . . . .	—	2	3	—	5	0.5	49	205	379	1403	2036	86.2
Итого . . . . .	34	126	306	481	947	100	70	267	484	1540	2361	100

В опыт мелкого оперирования глазков было взято 500 клубней, из которых 390 (78%) дали адвентивные почки. Было высажено 349 таких клубней, от них получено только 9 растений, давших измененные клубни, что составляет всего 2.5%.

Изменения, полученные в год оперирования глазков, представлены в табл. 10.

Таблица 10

Окраска клубней у сорта Роза Камерсона в год оперирования глазков

№ куста	Вариант	Количество клубней под кустом					Примечание
		красных	светло-розовых	пяти-стех	отковых	желтых	
1	Контрольный . . . . .	5	—	—	—	—	Клубни у контрольного растения красные, но с желтыми просветами на коже.  У 7 опытных клубней белые глазки, у двух и белые и красные.
	Опытный . . . . .	—	4	—	—	—	
2	Контрольный . . . . .	7	—	—	—	—	
	Опытный . . . . .	6	5	2	—	—	
3	Контрольный . . . . .	6	—	—	—	—	
	Опытный . . . . .	—	6	—	—	—	
4	Контрольный . . . . .	7	—	—	—	—	
	Опытный . . . . .	—	3	—	—	2	
5	Контрольный . . . . .	6	—	—	—	—	
	Опытный . . . . .	—	1	—	—	2	
6	Контрольный . . . . .	3	—	—	—	—	
	Опытный . . . . .	—	3	—	—	—	
7	Контрольный . . . . .	8	—	—	—	—	
	Опытный . . . . .	—	5	—	—	—	
8	Контрольный . . . . .	5	—	—	—	—	
	Опытный . . . . .	—	—	—	9	—	
9	Контрольный . . . . .	23	—	—	—	—	
	Опытный . . . . .	—	—	—	18	—	

Таким образом, 9 контрольных растений дали 70 клубней, все красные, за исключением растения № 6, у клубней которого имелись желтые пестринки.

Совершенно иные результаты получены у растений от оперированных клубней. Здесь окраска дала очень широкое варьирование. Из 66 клубней было красных 6, светлорозовых 27, пятнистых 2, неокрашенных 4, очковых 27.<sup>1</sup>

В 1943 г. было высажено первое вегетативное потомство всех измененных клубней. Пять клонов из девяти дали реверсии к исходной красно-клубневой форме, т. е. напоминали собою типичную Розу Камерсони. И только клоны №№ 2, 7, 8, 9 сохранили изменения с ярко выраженным вегетативным расщеплением в пределах отдельных кустов. В 1944 г. эти сохранившие изменения клоны высаживались с целью дальнейшего изучения поведения признака окраски клубней. Данные об окраске клубней во втором вегетативном потомстве представлены в табл. 11.

Таблица 11

Характеристика второго вегетативного потомства измененных клубней сорта Роза Камерсони

№ клона	Характеристика клубней в год оперирования	Характеристика клубней первого вегетативного потомства	Характеристика клубней второго вегетативного потомства						Примечание
			количество кустов	количество клубней					
				красных	светлорозовых	пятнистых	очковых	желтых	
2	Светлорозовые и пятнистые	Светлорозовые	12	34	4	—	—	—	Почти полный возврат.
7	Светлорозовые	Пятнистые	5	16	—	—	—	Полный возврат	
8	Очковые	Светлорозовые	4	25	—	—	—		—
		Пятнистые	1	3	—	—	—	—	
		Желтые	3	17	—	—	—	—	
9	Очковые	Светлорозовые	2	—	7	—	—	—	
		Пятнистые	9	—	18	16	—	—	
		Очковые	6	—	—	1	26	4	
		Очковые	15	—	—	—	78	—	

Отмечаются дальнейшие факты возвращения признака к исходной форме у клонов №№ 2 и 7. Только клоны, в которых были получены «очковые» формы, довольно стойко сохраняют себя, это особенно ярко видно на клоне № 9.

### ОПЫТЫ С КАРТОФЕЛЕМ ЧУГУНКА

Клубни Чугунки имеют фиолетовую окраску. Сорт поддерживается в коллекциях учреждений, работающих с картофелем, а также часто встречается в виде примеси в производственных посадках. Характерной

<sup>1</sup> Очковыми формами мы называем клубни с распределением окраски по всей поверхности, за исключением участков вокруг всех глазков. Они остаются неокрашенными и резко выделяются на общем фоне.

особенностью этой формы картофеля является варьирование окраски клубней от сплошь фиолетовых до чередующихся белых и фиолетовых пятен на кожуре клубня. Сплошь фиолетовые клубни дают и ботву с густым антоцианом у основания стебля, пятнистые клубни дают светлозеленые стебли со слабым антоцианом.

Для работы нами взята пестро клубневая Чугунка, полученная от Казанской селекционной станции. Было оперировано 14 клубней; адвентивные почки дали 8 клубней, или 57.1%. Из восьми высаженных клубней 4 дали растения с измененными клубнями. Эти изменения показаны в табл. 12.

Таблица 12

Изменение клубней у сорта Чугунка в год оперирования глазков

№ куста	Вариант	Количество клубней под кустом			Примечание
		типичных	белых	белых со следами окраски	
1	Контрольный . . . . .	2	—	—	У контрольного растения 1 клубень сплошь синий, 2 пегих.
	Опытный . . . . .	—	1	2	
2	Контрольный . . . . .	4	—	—	
	Опытный . . . . .	—	2	2	
3	Контрольный . . . . .	3	—	—	
	Опытный . . . . .	—	3	—	
4	Контрольный . . . . .	2	—	—	
	Опытный . . . . .	1	1	—	

В последующем изучались потомства измененных и контрольных клубней. У Чугунки клоны также повели себя по-разному. Контрольные клоны №№ 1, 2 и 4 давали клубни только пестрые (синие с белыми просветами), клон № 3 давал пестрые и синие, хотя высаживался только пестро клубневый материал.

Интерес представляет поведение измененных клубней этих же клонов. У клона № 1 потомства от белого клубня не получено из-за гибели растения. Два клубня белых со следами окраски уже в первом поколении приобрели окраску исходной формы.

Клоны №№ 2 и 3 давали только белые клубни во всех поколениях. Больше того, 2 клубня со следами окраски, полученные в год операции в клоне № 2, дали также константное бело клубневое потомство. Белые клубни клона № 4 также дали потомство с неокрашенными клубнями. Один типичный клубень, полученный в год операции, погиб во время вегетации.

Вообще о Чугунке можно сказать следующее. Эта форма после оперирования глазков дает незначительное разнообразие в окраске (следы), но в дальнейшем такие клубни или возвращаются к исходному типу окраски или освобождаются от нее и в дальнейшем дают константное потомство. Особенно наглядно это можно видеть из данных, приведенных в табл. 13.

Таблица 13

Окраска клубней у контрольных и опытных растений картофеля сорта Чугунка (суммарно по клонам и по годам)

Окраска клубней	Количество клубней в контроле						Итого клубней в контроле за 3 года	Количество клубней в опыте						Итого клубней в опыте за 3 года		
	год оперирования		поколения					год оперирования		поколения						
			I		II					I		II				
	экз.	%	экз.	%	экз.	%		экз.	%	экз.	%	экз.	%			
Типичная . . .	11 <sup>1</sup>	100	32 <sup>2</sup>	100	89 <sup>3</sup>	100	132 <sup>4</sup>	100	1	8.4	7	20.0	—	—	8	5.5
Белая . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	7	58.3	28	80.0	109	100	134	91.8
Следы окраски . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	4	33.3	—	—	—	—	4	2.7
Итого . . .	11	100	32	100	89	100	132	100	12	100	35	100	109	100	146	100

### ОПЫТ С КАРТОФЕЛЕМ *SOLANUM TUBEROSUM* F. *LATUM*

Картофель *Solanum tuberosum* f. *latum* получен нами от Казанской Государственной селекционной станции в 1942 г.

Этот картофель имеет мелкие клубни сплошного яркорозового цвета или с желтыми пестринками. Ботва низкорослая, урожай низкий. С хозяйственной стороны эта форма не представляет ценности, главным образом, из-за ее мелкоклубневости.

Экспериментальная работа с *Latum* начата в 1942 г. В нашем распоряжении имелось всего 7 клубней, которые и подверглись операции. Из этого количества 4 дали адвентивные почки. Изменения дал 1 куст. Контрольная половинка клубня дала растение с 25 типичными для формы *Latum* клубнями. Растение от опытной половинки клубня дало 10 белых клубней с интенсивно окрашенными розовыми ростками и 2 клубня с типичной окраской для контроля. В 1943 и 1944 гг. изучались первое и второе вегетативные потомства. Поведение измененных растений показано в табл. 14.

Данные свидетельствуют о том, что за все эти годы контрольный материал вел себя выравненно, не давая отклонений. Опытный материал давал клубни белые с окрашенными глазками, пятнистые (окраска приурочена не только к глазкам, но разбросана пятнами по коже клубня), и, наконец, появлялись клубни светлорозового цвета. Самое большое количество клубней (93.1%) получается с белой окраской кожицы и яркорозовыми глазками.

В опыте с этой формой картофеля мы ожидали (по причине окраски глазков) больше всего реверсов. Но этого не оказалось. По другим же признакам потомство *Latum* дало картину большой и резко выраженной изменчивости. В частности, большим метаморфозам подвергалась ботва, особенно ярко это было заметно начиная со второго поколения. В опыт-

<sup>1</sup> Один клубень сплошь синий.

<sup>2</sup> Три клубня сплошь синих.

<sup>3</sup> Десять клубней сплошь синих.

<sup>4</sup> Четырнадцать клубней сплошь синих.

Таблица 14

Окраска клубней у контрольных и опытных растений картофеля  
(*f. latum*) (суммарно по клонам и годам)

Окраска клубней	Количество клубней в контроле						Итого клубней в контроле за 3 года		Количество клубней в опыте						Итого клубней в опыте за 3 года	
	год оперирования		поколения						год оперирования		поколения					
			I		II				I		II					
	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%
Типичная .	25	100	43	100	80	100	148	100	2	16.6	—	—	1	0.4	3	1.0
Белая с окрашенными глазками .	—	—	—	—	—	—	—	—	10	83.4	59	92.2	217	93.9	286	93.1
Пятнистая	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	4.7	13	5.7	16	5.2
Светлорозовая . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	3.1	—	—	2	0.7
Итого . . .	25	100	43	100	80	100	148	100	12	100	64	100	231	100	307	100

ных растениях ботва, по сравнению с контрольными, несравненно мощнее и в два раза выше, стебель гораздо толще, с ярко очерченными границами. Если в контроле листья светлозеленые и доли имеют ровную пластинку, то в опытных растениях они имеют темнозеленую окраску и листовые доли скручиваются со времени появления всходов и до конца вегетации. Опытные растения производят впечатление как бы зараженных вирусом скручиваемости листьев, хотя фитопатологи и не считают это явление заболеванием. Подтверждением того, что здесь нет заболевания, служит хотя бы то, что урожайность и крупность клубней измененного потомства гораздо выше, чем в контроле.

Подчеркиваем, что такого рода изменения появились не сразу в год оперирования глазков, а в последующих поколениях. Все эти факты безусловно можно объяснить только как новообразование, вызванное лабильным состоянием организма в связи с заложением почек в тех слоях картофеля, где они обычно не закладываются.

## ОПЫТЫ С КАРТОФЕЛЕМ КОСТРОМИЧ

Форма картофеля Костромич довольно интересна. Этот картофель имеет белые клубни и оригинальную ботву с мелко рассеченной листовой пластинкой. По своему внешнему виду растения ничего общего не имеют с нашим обыкновенным картофелем.

История Костромича, по свидетельству его автора, селекционера П. С. Гусева, такова:

«На костромском опытном поле в 1920 г. была высажена коллекция сортов картофеля клубнями костромской репродукции. Среди сорта „Император“ Рихтера, задолго до цветения был обнаружен один куст с характерной рассеченностью листовых пластинок. Урожай клубней этого куста, не давшего цветов, был несколько слабее нормальных урожаев растений исходного сорта, форма же, окраска и прочие внешние признаки никаких новых особенностей не представляли. От клубней рассеченно-листового куста получены были растения того же типа.



При этом на некоторых из них конечные дольки листа, а у других половина (левая или правая), и, наконец, почти целый отдельный лист представляли возврат к типу «Император».

«За 4 года, в течение которых я имел возможность наблюдать поведение этого оригинального сорта, переданного уже на бывшую Кореневскую селекционную станцию, никаких новых явлений не подмечал».

Из этого письменного сообщения П. С. Гусева, адресованного автору настоящей статьи, видно, что Костромич является растением с резко выраженной разнородностью тканей, возникшей спонтанным путем. Эта форма возникла из сорта «Император» Рихтера или, как позже он был назван, Народный. Костромич получен нами в 1941 г. от Института картофельного хозяйства и тогда же был оперирован. Эта форма картофеля заинтересовала нас еще и потому, что в свое время с ней работала Асеева (1927, 1931), построив свою теорию «химер» у картофеля.

Нами было оперировано 7 клубней. Адвентивные почки получены у 4 клубней, из них 2 дали измененные растения. Коренным образом изменилась ботва, она приобрела вид настоящего картофельного растения. Если Костромич вовсе не дает цветов, то у измененных растений цветение — обычное явление даже в условиях южных районов (Киргизия).

Опытные растения имеют иную, более темную окраску. Резкие различия дает потомство растений из адвентивных почек, в сравнении с контролем, по содержанию крахмала, размеру крахмальных зерен, по анатомическому строению клубней и другим признакам.

Необходимо заметить, что опытные растения реверсов в сторону Костромича не давали, хотя за этот период в эксперименте было несколько сотен растений.

## ОПЫТЫ С КАРТОФЕЛЕМ *SOLANUM TUBEROSUM* F. *VIRIDABIFOLIUM*

Эта форма картофеля интересна тем, что имеет клубни с розовоокрашенными вершиной и основанием, вся же срединная часть клубня не окрашена. Форма *S. tuberosum* f. *viridabifolium* в количестве 8 клубней получена в 1942 г. от Казанской селекционной станции. Семь клубней были оперированы, но восьмой клубень, с ярко выраженным характерным расположением окраски, был расчеренкован перед посадкой на 3 части: окрашенную верхушку и основание и неокрашенную середину. В таком расчлененном виде все 3 части высаживались в отдельные лунки.

Полученные клубни дали следующую окраску: от окрашенной верхушки — 2 светлорозовых клубня; от неокрашенной середины — 12 белых клубней; от окрашенного основания — 4 интенсивно розовых клубня.

В 1943 и 1944 гг. изучались потомства этих клубней. Данные показывают, что разница в окраске клубней сохраняется (табл. 15).

Необходимо здесь заметить, что аналогичные опыты с черенкованием клубней по районам распределения окраски производились также на ряде других сортов и форм. Черенкованию подвергались Майка, Чугунка, Местный синий, сеянец 2-го года Ранней розы, сеянец 2-го года гибрида между Эпикуром и Центифолией. Все эти сорта и формы пестроclubневые. В результате черенкования аналогичные изменения в окраске получены у форм *Gladstone*, Чугунки и Майки, остальные же повторили окраску исходных клубней.

Таблица 15

Потомство расчлененных клубней картофеля

Вариант	Количество кустов	Окраска клубней			
		интенсивно розовая	светло-розовая	пятнистая (следы окраски)	белая
Первое вегетативное потомство					
1. Потомство от верхушки клубня . . .	2	—	4	—	—
2. Потомство от середины клубня <sup>1</sup> . . .	12	—	—	8	20
3. Потомство от основания клубня . . .	4	9	—	—	—
Второе вегетативное потомство					
1. Потомство от верхушки клубня . . .	2	—	14	—	—
2. Потомство от середины клубня <sup>1</sup> . . .	10	—	—	12	17
3. Потомство от основания клубня . . .	5	21	—	—	—

### АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КЛУБНЕЙ, ПОЛУЧЕННЫХ ИЗ АДВЕНТИВНЫХ ПОЧЕК

Анатомическому анализу подвергались сорта Зарница, Майка, Чугунка, Костромич. Установлено, что анатомически все клубни, полученные от растений из адвентивных почек, отличаются от контрольного материала, но у каждого сорта существует своя особая специфичность.

Так, например, В. Ю. Базавлук установлено, что для контрольного сорта Зарница характерно наличие яркой пигментации в пазушных тканях листовых зачатков, в эпидермисе, в 1—2 слоях субэпидермальных клеток, а также в районе сосудисто-проводящих пучков. У измененной (белой) Зарницы район сосудистых пучков вообще лишен окраски, и лишь следы ее сохраняются в пазушных тканях почек. Реверсы, т. е. клубни окрашенные, которые появляются в определенном проценте в последующих поколениях при посадке белых клубней, по всем признакам не отличаются от исходных клубней. Других различий между строением тканей и клеток между Зарницей контрольной, измененной, и реверсами не наблюдалось.

Более резкую анатомо-цитологическую разницу дает сорт Майка, детально проработанный А. А. Прокофьевой. Был рассмотрен материал первого, второго и третьего вегетативных потомств.

Исследования контрольных пестрых клубней установили следующие особенности в строении клеток пробковой ткани и коровой паренхимы: пробковая ткань красной части клубня образуется сдавленными

<sup>1</sup> Высаживались клубни только белые.

узкими клетками; пробковая ткань белой части клубня имеет клетки крупные, таблитчатые, длинные, правильной формы; коровая паренхима показывает ясно выраженную разнородность в строении ткани отдельных клеток и ядер. Так, например, при окраске, по Доминичи (Dominičiči), ядра различных клеток в пределах одного и того же среза окрашиваются по-разному: одни клетки и ядра интенсивно окрашены, другие слабо.

Очень часто встречаются двух- и трехядерные, а также двух- и трехядрышковые клетки. Ядра также между собою резко различны. Подмечены два характерных типа ядер, один из них характеризуется правильной сферической формой разных размеров и слабой окрашиваемостью, второй тип — мелкими продолговатыми, веретенообразной формы ядрами, интенсивно красящимися. Клетки, содержащие ядра последнего типа, как правило, обладают толстыми стенками. Прокофьева допускает, что эти два типа ядер коровой паренхимы генетически связаны с пробкой, т. е. сферические ядра — с белыми участками кожицы клубня, и веретенообразные пикнотические ядра — с красными участками.

У измененных (белых) клубней Майки представляется следующая картина: пробковый слой образуется крупными, правильно расположенными таблитчатыми клетками; поверхность пробкового слоя ровная, в то время как у контрольных клубней в районах красных участков она извилистая.

В коровой паренхиме клетки содержат нормальные сферические ядра, но иногда встречаются и клетки с мелкими пикнотическими веретенообразными ядрами, характерными для красных участков контрольных клубней.

Чугунка в своем анатомическом строении напоминает Зарницу. Резкие отличия опытных клубней, по сравнению с контрольными, заключаются в том, что в пазухах листьев почки ткани интенсивно окрашены и имеют фиолетовый пигмент, в то время как у опытных клубней антоциан слабо выражен.

В районе сосудисто-волокнистых пучков также отсутствует пигмент, в то время как в контроле он всегда присутствует.

Перидерма клубня у контрольной Чугунки напоминает перидерму Майки. Здесь также часто чередуются окрашенные и неокрашенные клетки, чего у измененных клубней не наблюдалось.

Костромич обладает своими особенностями. В первую очередь обращает на себя внимание то, что в верхних слоях коровой паренхимы контрольных клубней крахмал почти отсутствует или его очень мало, в опытных же клубнях наблюдается обратное явление — крахмал имеется в больших количествах, начиная с первого слоя клеток.

Следующая особенность заключается в том, что существуют резкие различия по размеру клеток и по типу ядер в них. Если в контрольном материале клетки мелкие, большинство ядер веретенообразной формы, с морщинистой оболочкой, то у опытных клубней клетки крупные, со сферическими ядрами. Можно предположить, что лейкопласты клеток верхних слоев коровой паренхимы лишены способности развиваться в крахмальные зерна.

Несколько слов о *Solanum tuberosum* f. *latum*. Характерной особенностью контрольных клубней является наличие окрашенной прослойки пробковых клеток в перидерме клубня с редкими перерывами. У измененных клубней прослойки отсутствуют, отдельные пигментированные клетки встречаются очень редко.

## Содержание крахмала и продуктивность контрольных и измененных клубней картофеля

Представляет интерес закономерное увеличение содержания крахмала и сухих веществ в потомстве оперированных клубней при сравнении с контрольным материалом. Давно установлено, что распределение крахмала в пределах картофельного клубня строго закономерно.

Известно, что в первых периферических слоях клубня крахмала очень немного, несколько больше в центре и максимальное количество его сконцентрировано во втором, третьем и четвертом слоях, т. е. в районе камбиального кольца. Отсюда понятно, что растения, полученные из более глуболежащей ткани, клетки которой приспособлены для максимального накопления крахмала, будут давать потомство с повышенным процентом крахмала.

Определение крахмала и сухого вещества, произведенное по удельному весу на весах Реймана, а также химическим путем, подтвердило теоретически ожидаемое.

Вначале приведем данные по содержанию крахмала в клубнях в год оперирования глазков отдельно по растениям (табл. 16).

Еще более рельефно выступает эта разница между контрольным и опытным материалом в последующих вегетативных потомствах. Это показывают данные табл. 17.

Как видно из вышеприведенных данных, уже в год оперирования глазков урожай опытных клубней дает более повышенное содержание крахмала, независимо от изменения окраски клубней.

Таким образом, данные по содержанию крахмала свидетельствуют о том, что применением методики вызывания адвентивных почек можно повышать крахмал у картофеля и что это повышение закрепляется в вегетативных потомствах. Сортовые различия дают различия и в увеличении крахмала.

Наш материал говорит о том, что можно повышать содержание крахмала от 1 до 3,6%. Это, безусловно, является ощутимой величиной.

Несколько слов о продуктивности измененных растений. Уже в первые годы работы было подмечено, что опытные растения, в сравнении с контрольными, дают более мощные, как бы омоложенные растения с более крупными клубнями, чем у контроля.

В 1945 г. проводилось в полевых условиях испытание контрольного и опытного материала.

Результаты представлены в табл. 18.

Рельефная разница в урожае наблюдается при сравнении клонов Зарницы с тремя стандартными сортами — поздним Вольтман, средним поздним Лорх и ранним Эпикур. Приведем несколько примеров (табл. 19).

Еще более резкую разницу в урожае в пользу опытных вариантов дали сорта: Майка, Latum, Чугунка и др.

Небезинтересно отметить, что в том же году в небольших количествах на нашем экспериментальном участке выращивались контрольные и опытные (оперированные) половинки клубней нескольких сортов картофеля, полученного из Института спиртовой промышленности. В опыту были следующие производственные сорта: Остботе, Кореневский, Вольтман, Советский, Стахановский, сеянцы №№ 15567 и 15627. Данные об их урожайности приведены в табл. 20.

Показатели урожайности говорят о том, что растения опытных вариантов гораздо продуктивнее своих контролей-половинок.

Нельзя пройти мимо одного, довольно интересного явления у клубневого материала, полученного из адвентивных почек. Он оказывается

Таблица 16

Содержание крахмала и сухого вещества в клубнях контрольных и опытных растений в год оперирования глазков (1944)

Варианты	№ растения	Окраска клубней	Процент крахмала	Процент сухого вещества
<b>Зарница</b>				
Контрольный . . . . .	1—1	Типичная	17.4	23.2
Опытный . . . . .	1—1	Белая	18.2	23.9
Контрольный . . . . .	2—13	Типичная	17.2	22.9
Опытный . . . . .	2—13	Белая	18.7	24.5
Контрольный . . . . .	3—21	Типичная	16.4	22.1
Опытный . . . . .	3—21	Белая	17.2	22.9
Контрольный . . . . .	4—37	Типичная	15.4	21.1
Опытный . . . . .	4—37	Белая	15.4	21.1
Контрольный . . . . .	5—43	Типичная	16.5	22.2
Опытный . . . . .	5—43	Белая	17.4	23.2
Контрольный . . . . .	6—48	Типичная	17.0	22.4
Опытный . . . . .	6—48	Белая	18.7	24.5
<b>Майка</b>				
Контрольный . . . . .	1	Пестроclubневая	11.9	17.6
Опытный . . . . .	1	»	13.2	19.0
Контрольный . . . . .	2	»	11.0	16.7
Опытный . . . . .	2	Белая	13.9	19.6
Контрольный . . . . .	5	Сплошь красная	10.0	15.7
Опытный . . . . .	5	» »	12.0	17.7
Контрольный . . . . .	7	» »	11.0	16.7
Опытный . . . . .	7	» »	12.0	17.7
Контрольный . . . . .	8	» »	11.0	16.7
Опытный . . . . .	8	» »	12.4	18.2
Контрольный . . . . .	10	» »	9.9	15.7
Опытный . . . . .	10	Светлорозовая	10.1	15.8
<b>Чугунка</b>				
Контрольный . . . . .	1	Пегая	11.4	17.2
Опытный . . . . .	1	»	12.2	18.0
Контрольный . . . . .	2	»	12.9	18.7
Опытный . . . . .	2	»	14.6	20.4
Контрольный . . . . .	3	»	12.1	17.9
Опытный . . . . .	3	»	14.4	20.1
Контрольный . . . . .	4	»	12.0	17.7
Опытный . . . . .	4	»	13.6	19.4
Контрольный . . . . .	6	Сплошь синяя	16.6	22.4
Опытный . . . . .	6	» »	17.0	22.5
Контрольный . . . . .	8	» »	15.1	20.9
Опытный . . . . .	8	» »	17.2	22.9

Вариант	№ растения	Окраска клубней	Процент крахмала	Процент сухого вещества
<b>В о л ь т м а н</b>				
Контрольный . . . . .	1	Красная	19.7	25.5
Опытный . . . . .	1	»	20.4	26.1
Контрольный . . . . .	2	»	18.0	23.9
Опытный . . . . .	2	»	21.1	26.8
Контрольный . . . . .	4	»	18.2	21.9
Опытный . . . . .	4	»	20.6	26.3
Контрольный . . . . .	6	»	20.0	25.8
Опытный . . . . .	6	»	20.5	26.3
Контрольный . . . . .	7	»	18.0	23.7
Опытный . . . . .	7	»	20.0	25.8
Контрольный . . . . .	8	»	19.8	25.5
Опытный . . . . .	8	»	23.8	29.5
Контрольный . . . . .	12	»	19.8	25.6
Опытный . . . . .	12	»	19.5	25.3
Контрольный . . . . .	14	»	21.3	27.1
Опытный . . . . .	14	»	22.7	28.4
<b>Э п и к у р</b>				
Контрольный . . . . .	3	Белая	11.2	16.9
Опытный . . . . .	3	»	12.0	17.7
Контрольный . . . . .	7	»	11.2	16.9
Опытный . . . . .	7	»	13.7	19.5
Контрольный . . . . .	8	»	13.9	19.6
Опытный . . . . .	8	»	14.4	20.1
Контрольный . . . . .	9	»	11.9	17.7
Опытный . . . . .	9	»	12.2	17.9
Контрольный . . . . .	11	»	11.6	17.4
Опытный . . . . .	11	»	11.6	17.4
Контрольный . . . . .	13	»	13.0	18.7
Опытный . . . . .	13	»	13.4	19.1
Контрольный . . . . .	17	»	12.7	18.5
Опытный . . . . .	17	»	13.4	19.1
Контрольный . . . . .	18	»	12.6	18.4
Опытный . . . . .	18	»	13.4	19.1
Контрольный . . . . .	19	»	12.6	18.4
Опытный . . . . .	19	»	13.1	18.9

более устойчивым к вырождению, нежели потомство из контрольного половинки клубня, не подвергавшейся операции. Это наблюдается на отдельных клонах Зарницы, но особенно хорошо можно видеть на картофеле сорта Майка.

В 1942 и 1943 гг. этот сорт (варианты — контроль красноклубневый и опытный — белоклубневый) выращивался путем весенних посадок на Киргизской селекционной станции (г. Фрунзе). Контрольные растения уже на второй год (1943) были выродившимися, опытный же материал если и болел, то в незначительной степени. При последующих клубневых репродукциях в условиях Москвы разница не только сгладилась, но стала еще более контрастной.

В дальнейшие годы нами испытывались на урожайность 2 клона картофеля Майка, №№ 14 и 15. Данные приводятся в табл. 21.

Таблица 17

Содержание крахмала и сухого вещества в клубнях вегетативных потомств контрольных растений<sup>1</sup>

Вариант	№ клона	Окраска	Процент крахмала	Процент сухого вещества
<b>Зарница<sup>2</sup></b>				
Контрольный . . . . .	1	Типичная	17.9	23.7
Опытный . . . . .	1	Белая	19.1	24.8
Контрольный . . . . .	2	Типичная	18.7	24.5
Опытный . . . . .	2	Белая	19.3	25.0
Контрольный . . . . .	12	Типичная	17.2	22.9
Опытный . . . . .	12	Белая	18.0	23.8
Контрольный . . . . .	16	Типичная	16.4	22.1
Опытный . . . . .	16	Белая	17.4	23.2
Контрольный . . . . .	17	Типичная	17.2	22.9
Опытный . . . . .	17	Белая	18.2	23.9
Контрольный . . . . .	18	Типичная	17.4	23.2
Опытный . . . . .	18	Белая	18.5	24.2
Контрольный . . . . .	19	Типичная	17.2	22.9
Опытный . . . . .	19	Белая	18.2	23.9
Контрольный . . . . .	20	Типичная	17.2	22.9
Опытный . . . . .	20	Белая	19.0	24.7
Контрольный . . . . .	21	Типичная	18.2	23.9
Опытный . . . . .	21	Белая	19.0	24.7
Контрольный . . . . .	24	Типичная	17.2	22.9
Опытный . . . . .	24	Белая	19.1	24.9
Контрольный . . . . .	27	Типичная	18.0	23.8
Опытный . . . . .	27	Белая	18.1	23.8
<b>Майка<sup>2</sup></b>				
Контрольный . . . . .	14—32	Пестрая	13.1	18.9
Опытный . . . . .	14—32	Белая	14.9	20.6
Контрольный . . . . .	15—33	Пестрая	12.6	18.4
Опытный . . . . .	15—33	Белая	14.7	20.5
<b>Чугунка<sup>3</sup></b>				
Контрольный . . . . .	—	Пестрая	12.9	18.6
Опытный . . . . .	—	Белая	13.7	19.4
<b>Латум (<i>Solanum tuberosum</i> f. <i>Latum</i>)<sup>3</sup></b>				
Контрольный . . . . .	4	Розовая с про- светами	14.7	20.4
Опытный . . . . .	4	Белая с окрашен- ными глазками	14.7	20.4
<b>Костромич<sup>2</sup></b>				
Контрольный . . . . .	1	Белая, листья расщепленные	16.4	22.2
Опытный . . . . .	1	Белая, листья обычные	20.0	25.8

<sup>1</sup> Определение крахмала и сухих веществ производилось осенью 1944 г.<sup>2</sup> Год оперирования глазков 1941-й.<sup>3</sup> Год оперирования глазков 1942-й.

Таблица 18

Урожай картофеля сорта Зарница (смесь клонов)

Вариант	Площадь (м <sup>2</sup> )	Количество кустов	Урожай со всей площади (кг)	Средний вес 1 куста (г)	Урожай в пересчете на 1 га (ц)
Контрольный . . . . .	208	620 <sup>1</sup>	393.8	604	189.3
Опытный (клубни белые) . . . . .	208	728	536.7	737	258.0
Опытный (реверсы) . . . . .	208	700	471.5	673	226.7

Таковы факты, свидетельствующие о том, что генетическая разнородность тканей и клеток является самым общим и характерным явлением для вегетативно размножающихся растений и, в частности картофеля.

Таблица 19

Урожай стандартных сортов и отдельных клонов картофеля сорта Зарница

№ по пор.	Название сорта	№ клона	Вариант	Количество повторностей	Площадь (м <sup>2</sup> )	Вес с делянки (кг)	Урожай в пересчете на 1 га (ц)
1	Вольтман . . . . .	—	Стандарт поздний	3	36.9	41.380	112.4
2	Лорх . . . . .	—	Стандарт средне-поздний	3	36.9	86.220	233.6
3	Эпикур . . . . .	—	Стандарт ранний	3	36.9	82.140	222.6
4	Зарница . . . . .	1	Контроль	3	36.9	43.899	118.9
5	» . . . . .	1	Опыт (белая)	3	36.9	63.840	173.0
6	» . . . . .	16	Контроль	2	24.6	27.260	110.8
7	» . . . . .	16	Опыт (белая)	2	24.6	50.700	206.9
8	» . . . . .	17	Контроль	3	36.9	67.980	184.2
9	» . . . . .	17	Опыт (белая)	3	36.9	90.650	245.6
10	» . . . . .	32	Контроль	2	24.6	49.210	200.0
11	» . . . . .	32	Опыт (белая)	2	24.6	59.920	243.6

Явление это, безусловно, не редчайшее исключение, как утверждают отдельные исследователи и, в частности, Т. В. Асеева.

В наших опытах любой картофельный клубень, при получении из него адвентивных почек, дает в потомстве то или другое новое качество и чаще всего такое качество, как повышенная продуктивность.

<sup>1</sup> Клубни были высажены всюду в одинаковом количестве. За период вегетации отдельные растения вывали, и к уборке их количественные соотношения оказались разными.



Таблица 20

Урожай разных сортов картофеля в год оперирования глазков

Сорт	Вариант	Количество кустов	Общий урожай (кг)	Урожай на куст	
				граммы	в % к контролю
Корневский . . .	Контрольный	30	13.0	433.3	100
	Опытный	30	18.6	620.0	143.3
Советский . . . .	Контрольный	14	6.6	471.0	100
	Опытный	14	7.5	535.7	113.7
Остботе . . . . .	Контрольный	11	8.0	727.3	100
	Опытный	11	11.3	1027.3	141.2
Вольтман . . . . .	Контрольный	10	5.7	570.0	100
	Опытный	10	7.0	700.0	122.8
Стахановский . . .	Контрольный	6	3.4	566.6	100
	Опытный	6	4.5	750.0	132.3
Сеянец № 15567	Контрольный	5	5.4	1080.0	100
	Опытный	5	6.4	1280.0	118.3
» № 15627	Контрольный	4	2.5	625.0	100
	Опытный	4	3.0	750.0	120.0

Таблица 21

Степень вырождения и урожайность стандартных сортов и клонов картофеля Майка (четвертое вегетативное потомство)

Название сорта	Вариант	Количество кустов на делянке	Количество вырожденных растений		Общий урожай делянки (кг)	Урожай на куст (г)
			экз.	%		
Вольтман . . . . .	Стандарт	37	0	0	12.3	332.4
Лорк . . . . .	»	39	0	0	42.3	1084.6
Эпикур . . . . .	»	38	0	0	24.6	647.1
Майка № 14 . . . .	Контрольный	37	37	100	2.8	75.6
» № 14 . . . . .	Опытный	39	3	7.7	40.4	1035.8
» № 15 . . . . .	Контрольный	36	34	94.4	5.2	144.6
» № 15 . . . . .	Опытный	38	9	23.7	19.8	521.0

## ВЫВОДЫ

1. В пределах любого организма, и особенно у растений, размножающихся вегетативным путем, ткани и клетки генетически разнокачественны.

2. Картофель представляет собой образец ярко выраженного доказательства наличия в растительных организмах генетически разнородных клеток и тканей.

3. Эти породные различия обусловлены двумя причинами. Первая из них — гибридное происхождение сортов, сказывающееся не только на половых клетках, но и на соматических. Вторая — с течением филогенетической жизни вегетативно размножающихся организмов под влиянием условий среды степень дифференциации клеток и тканей возрастает, в организме формируются резко различные признаки и свойства.

4. Эти различия могут быть проявлены не только во внешних морфологических признаках (тип листьев, окраска клубней), но и во внутренних (разные клетки, ядра, ядрышки, хромосомы, разное количество их, разный биохимический состав тканей и клеток).

5. Попытки менделистов-морганистов объяснить явление генетической разнородности тканей химерами мутационного порядка не выдерживают критики. Уже один тот факт, что вызванные из адвентивных почек растения с белыми клубнями в дальнейших потомствах дают возврат, нацело снимает формалистское объяснение этого явления.

6. Познание явлений разнородности тканей и клеток может стать надежным селекционным путем для создания новых хозяйственно ценных форм и сортов. Применяя методику получения адвентивных почек можно создавать более продуктивные сорта картофеля и других вегетативно размножающихся растений.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Асеева Т., 1927. Химеры у картофеля. М.  
 Асеева Т. В., 1929. Роль вегетативных мутаций в селекции. Сб. «Достижения и перспективы в области прикладной ботаники, генетики и селекции».  
 Асеева Т., 1931. Вегетативные мутации у картофеля. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 27, вып. 4.  
 Асеева Т. и Н. Николаева, 1935. Генетическая природа окраски клубней, ростков и цветков картофеля. Сельхозгиз, М.  
 Базавлук В. Ю., 1946. Наследственная разнородность тканей у сахарной свеклы. Агробиология, № 1.  
 Букасов С., 1925. Картофель. Тр. по прикл. бот. и селекц., 15.  
 Глуценко И. Е., 1946. Генетическая разнокачественность тканей у картофеля. Агробиология, № 1.  
 Глуценко И. Е., 1948. Вегетативная гибридизация растений. Сельхозгиз.  
 Гришко Н. Н. и Л. Н. Делоне, 1938. Курс генетики, Сельхозгиз, М.  
 Жегалов С. И., 1930. Введение в селекцию сельскохозяйственных растений. Изд. 3-е.  
 Живаго П. И. и Пешковская, 1936. К проблеме изменений карิโอотипа в онтогенезе. Арх. анатом., гистолог. и эмбриолог., № 2.  
 Крен М. Б., 1943. Культивированные растения прошлого, настоящего и будущего. Endeavour, 2, № 7.  
 Крен М. Б. и У. Дж. Ч. Лоуренс, 1936. Генетика садовых и овощных растений, Гос. издат. колхозн. и совхозн. лит., М.  
 Лысенко Т. Д., 1941. О путях управления растительными организмами. Изд. АН СССР.  
 Лысенко Т. Д., 1944. О наследственности и ее изменчивости. Сельхозгиз.  
 Лысенко Т. Д., 1946. О советском дарвинизме. Агробиология, № 1.  
 Левицкий и Банецкая, 1927. О карิโอците *Solanum tuberosum* L. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 17.  
 Николаева А., 1924. Опыт кариологического исследования *Nicotiana rustica* L. и *Nicotiana tabacum* L. и псевдогамии у *N. tabacum*. Журн. Русск. бот. общ., 1924, т. 1, № 1.  
 Сизова М. А., 1948. Наследственные изменения растений, полученных из адвентивных почек клубней картофеля. Агробиология, № 3.  
 Artschwager E., 1924. Studies on the Potato tuber., Journ. of Agricultural Research, 27, № 11.  
 Fruwirth C., 1925. Die Genetik der Kartoffel. Bibliographia genetica.  
 Jennings H. S., 1941. Hereditary Status of the Rhizopods. Cytology, Genetics and Evolution. University of Pennsylvania Press. Philadelphia.  
 Немес В., 1899. Ueber Kern- und Zelltheilung bei *Solanum tuberosum*. Flora oder allgemeine Botanische Zeitung, 86.  
 Snell K. und H. Geyer, 1936. Die Kartoffelsorten der Reichssortenliste. Berlin.  
 Stow J., 1926. Cytological Study on the Pollen sterility in *Solanum tuberosum* L. Proceed. of the Imp. Acad., 2, 8.  
 Stuart W., 1923. The Potato. Philadelphia.  
 Zuckerman H. G., 1942. Selection of parent seed potatoes. American Potato Journ., 19, № 4.

## ВИД КАК ЭТАП ЭВОЛЮЦИИ У ГЕТЕРОТРОФНЫХ И АВТОТРОФНЫХ РАСТЕНИЙ

В. Ф. Купревич

Принято считать виды формой существования живого вещества, проявлением его многообразия и как бы единицами измерения последнего. Одновременно вид рассматривается, по крайней мере систематиками-эволюционистами, как этап эволюции. Между видами, даже самыми близкими и родственными, обязателен морфологический или какой-нибудь иной, чаще физиологический или биологический, перерыв (гиатус). В зависимости от величины гиатуса и содержания или объема видовой характеристики вид, а следовательно и представляемый им этап эволюции в разных группах растений, может и должен оцениваться по-разному.

Этому вопросу, а также вопросу о так называемых движущих силах эволюции в различных группах растений посвящена настоящая статья. В заключение мы делаем попытку, исходя из результатов коллективного обсуждения, наметить возможные пути сравнительного исследования процессов, определяющих отдельные этапы эволюции гетеротрофных и автотрофных растений.

### ГЕТЕРОТРОФНЫЕ РАСТЕНИЯ

Известны два основные направления эволюции растений, представленные двумя как бы противостоящими группами организмов — автотрофами и гетеротрофами. Они в совокупности определяют материальный и энергетический баланс живого вещества на нашей планете. Группа миксотрофных растений, являясь как бы промежуточной, имеет подчиненное значение.

Эволюция гетеротрофов осуществляется по пути приспособления к прямому усвоению или переработке и усвоению живым веществом органических соединений. Неспособность любого члена этой группы к переработке и усвоению вещества и энергии органических соединений равнозначна его гибели. Поэтому направление, или эволюционный поток, характеризующий любую часть гетеротрофных растений, должен определяться функциональными изменениями, благоприятствующими сохранению участвующих в нем неделимых.

Этап эволюции, соответствующий виду у гетеротрофов, представляющих различные классы или биологические группы, не всегда равноценен. Так, комплекс признаков, характеризующий вид у многих бактерий, вполне исчерпывается функциональными свойствами. Незначительное изменение функциональной активности этих организмов, не отражаясь сколько-нибудь заметно на их трудно различимых деталях строе-

ния, сообщает новые свойства и возможности несущей эти изменения клетке. Очевидно, в данном случае определенный отрезок филогенеза, равнозначный возникновению нового вида, представляется не столь длительным и сложным, как это можно допустить для высших грибов. Неравноценность вида как этапа эволюции особенно ярко проявляется в многочисленной группе гетеротрофов-паразитов.

В качестве иллюстрации к сказанному выше привожу выдержку из сочинений, содержащих характеристики видов.

Выдержка из «Ключа для определения видов рода *Phytomonas*» (из Бердже, 1936, стр. 312):

«Образуется желтый пигмент.

- a. Желатина разжижается.
- b. Молоко свертывается.
- c. Нитраты не редуцируются.

GG d. Крахмал не гидролизуется.

- 12. *Phytomonas xanthochlora*.
- 13. *Phytomonas gummisudans*.

dd. Крахмал гидролизуется.

- 14. *Phytomonas citri*.
- 15. *Phytomonas pelargoni*.

cc. Нитраты редуцируются.

- 16. *Phytomonas papavericola*.

bb. Молоко: слабое кислотообразование.

- c. Нитраты не редуцируются.
- d. Крахмал гидролизуется.

- 17. *Phytomonas campestris* var. *armoraceae*.
- 18. *Phytomonas cucurbitae*.

dd. Крахмал не гидролизуется.

- 19. *Phytomonas translucens*.

Ключ построен на признаках преимущественно функциональных. В других группах в характеристике вида решающее значение имеет субстрат или ответная реакция последнего, как это можно видеть на следующем примере.

Выдержка из «Ключа для определения видов рода *Streptococcus*» (из Бердже, 1936, стр. 85):

«A. Гемолитическая группа. Бета-тип.

- a. Кислота на лактозе.
- b. Отсутствие кислоты на манните.
- c. Кислота на салицине.
- d. Обнаруживается при острых патологических состояниях у человека.

- 1. *Streptococcus pyogenes*.

dd. Обнаруживается при специфическом заболевании у человека.

- e. Скарлатина.

- 2. *Streptococcus scarlatinae*.

ее. Пуерперальный сепсис.

- 3. *Streptococcus puerperalis*.

eee. Рожь.

- 4. *Streptococcus erysipelatis*.

eeee. Эпидемическое заболевание глотки.

5. *Streptococcus epidemicus*

ddd. Обнаруживается при заболеваниях кроликов.

6. *Streptococcus cuniculi*.

В описании видов сапрофитных и паразитных бактерий доминируют также функциональные признаки. Привожу описание двух фитопатогенных бактерий (из Бургвица, 1935, стр. 32—33).

«3. *Bacillus theae* Hori et Bokura, 1915.

Палочка; 0.8—1.0  $\mu$   $\times$  1.4—1.8  $\mu$ ; короткими цепочками; перитрих; споры; Грам-отрицательна; факультативный анаэроб; колонии на желатине бело-серые, блестящие, затем коричневые; на картофеле колонии бело-серые, затем желтоватые; желатину разжижает; молоко не свертывает; не сбраживает глюкозу и сахарозу; индол образует слабо».

«4. *Bacillus harai* Hori et Miyake, 1911.

Палочка; 1.0—1.2  $\mu$   $\times$  1.8—2.0  $\mu$ ; перитрих; споры; Грам-положительна; факультативный анаэроб; колонии серо-белые; бульон мутит, пленка; желатину разжижает; аммиак и индол образует; сероводород не образует».

Диагнозы обоих видов содержат примерно одни и те же характеристики. Однако определяются они довольно гладко, ибо *B. theae* паразитирует на листьях чайного куста, тогда как *B. harai* встречается на ветвях японской ивы. Критерием вида здесь, как и во многих других случаях, является субстрат, на котором зарегистрирован паразит, а не признаки последнего. Субстрат в качестве единственного критерия известен для многих неплохих видов паразитных грибов. Привожу пример из составленного мною ключа для определения видов *Melampsora* (*Uredinales*), паразитирующих на *Salicaceae*:

«А. Оболочка телейтоспор более или менее утолщена у вершины.

1. Оболочка у вершины сильно утолщена, до 6—10  $\mu$ .

а) На *Salix berberifolia* Pall.

*Melampsora berberifolii* Kupr.

в) На других видах *Salix*.

*M. larici-capraearum* Kleb.

2. Оболочка у вершины слабо утолщена, до 1.5—2  $\mu$ .

а) Уредоспоры шаровидные или широко эллипсоидальные.

+ Уредо- и телейтокучки на нижней стороне листьев; на секц. Carpeae.

*M. evonymi-capraearum* Kleb.

++ Уредо- и телейтокучки на обеих сторонах листьев; на секц. Herbaeae-Arcticae.

*M. arctica* Rostr.

в) Уредоспоры эллипсоидальные, реже продолговатые или шаровидные.

+ На *Salix reticulata* . . . . . *M. reticulatae* Blytt.

++ На *Salix yezoensis* Seem. . . . . *M. yezoensis* Miyabe».

Этап эволюции — вид у многих бактерий и грибов, большинства паразитных и ряда сапрофитных, как *Saccharomyces*, несмотря на значительную дистанцию между этими группами низших растений, очень близок как по содержанию, так и способу его осуществления. Здесь и там он исчерпывается незначительными изменениями функционального характера.

Примером другого, более высокого этапа или, точнее, уровня, на котором протекает становление вида, могут быть некоторые группы грибов, преимущественно сапрофитных. Привожу выдержку из обзора видов

рода *Rhizopus* (*Mucorales*; по Ханзава (Hanzawa), из Наумова, 1935, стр. 77):

«А. Психрофильная группа.

Нет роста при 37°, способность к осахариванию и брожению не выражена. Крупные виды с крупными спорангиями (100—300  $\mu$ ) и спорами (7—15  $\mu$ ).

В. Хороший рост при 37°, обладают хорошо выраженной способностью к осахариванию крахмала и брожению. Спорангии (30—200  $\mu$ ) и споры (3—8  $\mu$ ) мелкие.

а) Образование спорангиев идет еще при обычной температуре (мезофильная группа).

§ Бесплодный воздушный мицелий выражен хорошо.

+ Сбраживает рафинозу, патогенный . . . . . *Rh. Trubini* Hz.

+ Не сбраживает рафинозу . . . . . *Rh. Usamii* Hz.

§ Бесплодный воздушный мицелий отсутствует или представлен слабо.

+ Высота колоний 2—6 см, спорангиеносцы рыхло расположенные . . . . . *Rh. nodosus* Namysl.

+ Высота колоний ниже, 1—2 см, слой спорангиеносцев плотный.

≠ Колонии черные, споры более или менее однородные . . . *Rh. tritici* Saito.

≠ Колонии бурые, споры разнообразной величины . . . *Rh. kasanensis* Hz.»

Здесь значительное место занимает морфология. Однако функциональные признаки в характеристике некоторых видов являются решающими. Различия в способности сапрофита использовать как источник углерода то или иное органическое вещество, принимаемые в качестве критерия вида, весьма легковесны. Этап эволюции, представляющий такой чисто «функциональный» вид, может быть эфемерным. В самом деле, по Тамия (Tamiya, 1935), гриб *Aspergillus oryzae* может использовать в качестве источника углерода 150 различных органических соединений. Для переработки и усвоения каждого из этих 150 соединений гриб должен располагать соответствующим механизмом или одним универсальным действующим аппаратом. Мало вероятно, чтобы этот аппарат не изменялся в своих деталях, скажем, в наборе или активности ферментов, в течение онтогенеза или оставался тождественным у всех особей вида. Здесь, быть может как нигде в другой области, требуется высокая тщательность исследования.

Сапрофитные и многие паразитные грибы, а также слизевики различаются преимущественно или исключительно по морфологическим признакам. Для определения обычно требуется микроскопическое исследование. Привожу пример.

Выдержка из «Ключа для определения видов рода *Trametes*», *Polyporaceae* (Николаева, 1938, стр. 390—391):

«17 (16)	Растут только на хвойных породах . . . . .	18
—	Растут на лиственных . . . . .	20
18 (17)	Поры мелкие, шляпки 4—5 на 1 мм толщ. . . . . 11. <i>T. squalens</i> Karst.	19
—	Поры крупные, шляпки 0.5—2 на 1 мм . . . . .	9. <i>T. subsinuosa</i> Bres.
19 (18)	Шляпки до 0.3—0.5 см толщиной; гифы без инкрустации; споры 7—9 $\times$ 2.5—3.5 $\mu$ . . . . .	9. <i>T. subsinuosa</i> Bres.
—	Шляпки более толстые, 0.5—1 см; гифы обычно инкрустированы; споры 9—12 $\times$ 4—5 $\mu$ . . . . .	<i>T. heteromorpha</i> (Fr.) Lloyd.
20 (17)	На <i>Alnus viridis</i> и <i>Syringa amurensis</i> ; гифы до 3.5 $\mu$ толщиной . . . . .	16. <i>T. nigrescens</i> Bres.
—	На различных лиственных породах; гифы до 5—6 $\mu$ толщиной . . . . .	24. <i>T. sepium</i> Berk.
21 (20)	Шляпки мелкие, до 3 см длиной, поверхность белая или слегка желтоватая . . . . .	24. <i>T. sepium</i> Berk.
—	Шляпки крупные, 3—11 см длиной, поверхность иной окраски . . . . .	21. <i>T. Ljubarskyi</i> Pilb.
22 (21)	Поверхность гладкая, ровная, почти блестящая . . . . .	21. <i>T. Ljubarskyi</i> Pilb.

Этот ключ построен на морфологических признаках. Принимается во внимание также субстрат, но последний в описании вида представ-

ляется как бы аналогом данных о географическом распространении у высших растений. География вида в этой группе растений дает очень мало или ничего не дает.

В итоге различия между этапами эволюции — видами — в различных группах гетеротрофов могут быть представлены следующим образом.

1. Вид у наиболее примитивных гетеротрофных растений, преимущественно одноклеточных (бактерии, особенно в медицинской микробиологии; отчасти актиномицеты, дрожжи) характеризуется отношением к субстрату или способом воздействия на него. Функциональные признаки (физиологические, биохимические, иммунологические) определяют место и значение этих организмов в природе. Этап эволюции, соответствующий виду, исчерпывается здесь приобретением и относительной стабилизацией (в процессе естественного отбора) определенных функциональных свойств. Морфологические признаки выступают в характеристиках таксономических единиц более высокого ранга, начиная с рода. Впрочем, характеристики многих родов сем. *Bacteriaceae* основаны на функциональных признаках [Бердже, 1936; Бьюкенен (Buchanan), 1916—1918].

2. Вид у более высоко организованных гетеротрофов: сапрофитных и полупаразитных грибов (мушкетеры, многие несовершенные) обычно характеризуется морфологическими признаками. Однако нетрудно обнаружить, что и здесь наиболее существенный признак — способ воздействия на субстрат, т. е. признак функциональный.

3. Вид у сравнительно высоко организованных гетеротрофов: сапрофитов и паразитов (грибы — низшие и высшие; слизевики) обычно характеризуется только морфологическими признаками, чаще всего органов, связанных с размножением. Связь с определенным субстратом обычно входит в характеристику вида, но имеет второстепенное значение.

Многочисленные виды этой наиболее обширной группы далеко не равноценны. Неравноценность их объясняется наличием многих в значительной мере автономных направлений или потоков эволюции. Из них наиболее значительны следующие.

а) Прогрессивная специализация, т. е. сужение круга субстратов, на которых способен развиваться сапрофит или паразит (например ряд представителей *Polyporaceae*, *Agaricaceae* и др.).

б) Прогрессивная «универсализация» аппарата воздействия на среду вплоть до способности развиваться на очень многих субстратах растительного или животного происхождения (виды *Penicillium*, *Aspergillus* и другие преимущественно плесневые грибы).

в) Переход на паразитный образ жизни — все настоящие паразиты. В этом эволюционном потоке нередко морфология организма-паразита как бы отступает на задний план, предоставляя решающее значение характеристике питающего растения, включая ответную реакцию последнего. Существует большое количество так называемых «биологических» видов, морфологически тождественных, но различающихся приуроченностью к разным питающим растениям (виды *Puccinia* на *Carex*; *Melampsora* на *Salicaceae* и другие).

Основным фактором, как уже говорилось выше, в любом существующем или возможном потоках эволюции гетеротрофов являются изменения функциональные. На основе этих изменений осуществляется естественный отбор. Функциональные свойства определяют здесь не только успех в борьбе за жизнь, но также и конкретное место каждой особи на поверхности земли или в биосфере. Адаптивные морфологические признаки в видовой дифференциации, как и в борьбе за жизнь, имеют подчиненное значение.

## АВТОТРОФНЫЕ РАСТЕНИЯ

Автотрофные растения, низшие и высшие, преимущественно фотосинтетиче-ские, в противоположность гетеротрофам менее зависимы от субстрата вследствие способности использовать любую среду, физически доступную, обладающую некоторыми универсально распространенными свойствами. Хемосинтетики — серобактерии, нитробактерии и другие, напротив, проявляют, наподобие гетеротрофов, значительную зависимость от субстрата. Фото- и хемосинтетики в отличие от гетеротрофов имеют свои особые направления эволюции. Главнейшие из них следующие.

1) Приспособление к усвоению углерода путем использования химической энергии, обычно — энергии окисления неорганических веществ (хемосинтетики).

2) Приспособления к фотосинтезу: выработка пигментного аппарата и способа размещения его в пространстве; обеспечение максимального контакта с внешней средой; прогрессивное развитие и стабилизация физиологических и биохимических процессов. Изменения, в основном, связаны с освоением пространства, т. е. имеют морфологический характер.

3) Приспособления, обеспечивающие транспортировку к любой точке организма веществ, необходимых для нормального функционирования протопласта.

4) Приспособления, связанные с водным режимом (преимущественно ксерофилизация).

5) Приспособления по пути совершенствования саморепродукции и размножения — от хламидоспоры до сложного цветка.

6) Эволюция по пути освобождения от власти внешней среды — приобретение организмом все большей относительной автономности.

Эти, равно как и другие существующие или возможные направления эволюции автотрофов, теснейшим образом связаны с морфологическими изменениями. И если у гетеротрофов адаптации могут достигаться путем одних только функциональных изменений, без участия морфы, то у автотрофов-фотосинтетиков любые адаптивные изменения, даже чисто функциональные, в силу сложности строения, неизбежно завершаются приобретением новых морфологических признаков. В самом деле, приобретение сапрофитом способности к гидролизу клетчатки не нуждается в каких-нибудь морфологических изменениях, тогда как, например, повышение теневыносливости высшего растения-фотосинтетика неизбежно отразится на количестве и распределении пигмента, на строении листьев и ряда других органов. Каждый этап эволюции в любом эволюционном потоке автотрофов, особенно высших, теснейшим образом связан с борьбой за освоение и преодоление пространства, включая борьбу буквально за «место под солнцем». У гетеротрофов, напротив, каждый новый этап характеризуется несколько иным отношением к субстрату.

Морфологические признаки доминируют здесь во всех группах, начиная с простейших водорослей *Cyanophyceae* и кончая высшими цветковыми. Различия видовых характеристик не столь значительны и пестры, как у отдельных групп гетеротрофов. Для сравнения привожу выдержку из монографии А. А. Еленкина «Синезеленые водоросли СССР», 1936, стр. 493:

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *FISCHERELLA* (CYANOPHYCEAE, СЕМ. STIGONOMETACEAE)

1. Главные нити почти всегда однорядные, редко местами двурядные . . . . .

— Главные нити большей частью дву- и многорядные . . . . .



2. Ширина клеточек главной нити 3—4  $\mu$  . . . . . 1. *F. ambigua* (Näg.) Gom.  
 — Ширина клеточек главной нити 6—8  $\mu$  . . . . . 2. *F. major* Gom.  
 3. Ширина главной нити не свыше 21  $\mu$  . . . . . 4  
 — Ширина главной нити 30—95  $\mu$  . . . . . 5  
 4. Боковые нити большей частью четковидные . . . 3. *F. thermalis* (Schw.) Gom.  
 — Боковые нити цилиндрические . . . . . 4. *F. muscicola* (Thur.) Gom.  
 5. Ширина главной нити 46—95  $\mu$ , боковых ветвлений 10—11  $\mu$  . . . . . 5. *F. caucasica* Woronich.  
 — Ширина главной нити 30—60  $\mu$ , боковых ветвлений 15—26  $\mu$  . . . . . 6. *F. mirabilis* (Beck-Mann.) Elenk.

1. *Fischerella ambigua* (Näg.) Gom. Главные нити 6—9  $\mu$  шириной, с очень широкими желто-коричневыми влагалищами, стелющиеся, многократно изогнутые, тесно переплетающиеся и образующие черно-коричневые дерновинки в форме войлока или корки. Клеточки главной нити почти шаровидные или цилиндрические, 3—4  $\mu$  шириной. Ветви прямостоячие, изогнутые, 3—4  $\mu$  шириной, с более или менее широкими бесцветными или желто-коричневыми влагалищами и с цилиндрическими клеточками, 2—3  $\mu$  шириной, более или менее расширяющимися к вершинам ветвей. Гетероцисты цилиндрические. Гормогонии очень длинные.

Видовые признаки в приведенной определительной таблице, как и в помещенных далее диагнозах, принципиально ничем не отличаются от признаков, используемых в определительных таблицах и диагнозах высших растений (ср.: «Флора СССР»).

Особое место занимает примитивные фотосинтетичекие (окрашенные бактерии) и хемосинтетичекие (серные бактерии, нитрофицирующие и другие бактерии). Классификация их покоится главным образом на признаках функциональных, иногда до семейства включительно (сем. *Nitrobacteriaceae*). Впрочем, некоторые функциональные признаки используются также в систематике высших растений для внутривидовых разделений. Многие сорта культурных растений, а также ряд разновидностей дикорастущих, различаются преимущественно по их биохимическим или химическим особенностям. В некоторых случаях именно они дают первые указания морфологам на неоднородность вида. Более тщательное исследование такого вида нередко приводит к описанию новых разновидностей, причем обнаруживаются и морфологические различия. Юган, *Prangos pabularia* Lindl. (*Umbelliferae*), до последнего времени считался вполне однородным видом. Выяснилось, однако, что при заготовке этого растения на корм скоту в Таджикистане местное население использует только заросли, расположенные на высоте примерно 1200 м над уровнем моря и выше. Юган, растущий ниже этих высот, в долинах, не заготавливается, ибо содержит сильно ядовитые вещества. Морфологически обе разновидности систематиками ранее не различались. Население же безошибочно различает их по очень тонким особенностям окраски растений и формы листочков.

Своеобразное направление эволюции осуществляют облигатные симбионты — многочисленные орхидные, некоторые вересковые, а также лишайники. Один из компонентов симбиоза, у цветковых — цветковое растение, у лишайников — гриб, обуславливает форму симбиозного организма, тогда как другой явно доминирует в области функциональной.

Возникновение и эволюция облигатного симбиоза осуществляется путями, аналогичными путям возникновения и эволюции паразитизма (Куиревич, 1940). Характеристика вида как этапа эволюции у организмов этой группы зависит от компонента, доминирующего в области морфогенеза. Поэтому можно думать, что эти организмы ничего принципиально нового не дают. Тем не менее, высокая стойкость и повсеместное распространение их указывают на преимущества подобного сожительства.

## НЕРАВНОЦЕННОСТЬ ВИДА И ЕГО ОПРЕДЕЛЕНИЕ

В обширной литературе, посвященной виду, последний рассматривается с различных точек зрения. Чаще всего в качестве руководящего мотива в этих работах обнаруживается стремление разъяснить и упорядочить понятие о виде настолько, чтобы притти к общепонятным и достаточно эффективным методам оценки объективно существующих и подлежащих классификации объектов, или преследуется цель, обычно не выдвигаемая явно, — договориться о таком способе разграничения и описания, чтобы вид мог стать доступным для распознавания «средним ботаником» [Виганд (Wiegand), 1929]. Мотив законный и уместный. Неудержимый рост числа вновь описываемых видов в различных классах растений в сочетании с прогрессивным измельчением видовых признаков грозит превратить систематику в науку, совершенно недоступную для общего обозрения и сколько-нибудь серьезного усвоения. В последнее время положение обострилось трудами ряда систематиков-монографов. Высокая техника и тщательность исследования объекта привели к вскрытию бесчисленных новых фактов — морфологических, функциональных или биологических — многие из них закреплены в подходящих для этого таксономических категориях. Мне чуждо стремление нарушить существующее положение или, тем более, бросить тень на систематику и не только в силу своей принадлежности к последним. Возможно, однако в соответствии с изложенным выше, рассматривать вид с иных позиций с позиций сравнительной оценки его как этапа эволюции или становления качественно новых неделимых в различных группах растений.

Итак, виды неравноценны. Неравноценны они даже в группах более или менее однородных и не весьма значительных в отношении ранга или объема. На это указывали А. П. Семенов-Тяньшанский (1910), А. А. Ячевский (1927), В. Л. Комаров (1940) и другие авторы. Неравноценность видов — первое обобщение, к которому приходит систематик в процессе исследования более или менее крупной систематической группы.

Неравноценность видов в основных группах растений, а также различия внутри отдельных сравнительно однородных групп имеют разное происхождение и могут рассматриваться со многих точек зрения. Можно указать на следующие основные источники различий.

- 1) Различия, обусловленные существованием двух основных эволюционных потоков — гетеротрофов и автотрофов, а внутри последних хемосинтетиков и фотосинтетиков.
- 2) Различия, связанные с существованием смешанного, миксотрофного питания.
- 3) Неравноценность вследствие существования различий в сложности строения и активности: бактерии — высшие грибы; бактерии — водоросли — сосудистые растения.
- 4) Неравноценность видов вследствие неодинаковой стабильности или различий в темпах эволюции.
- 5) Различия, вызываемые специализацией (переход на паразитный образ жизни и др.).
- 6) Неравноценность вследствие неодинакового возраста видов.

Неравноценность видов в разных группах и эволюционных потоках затрудняет определение вида. Критерий, пригодный для высших растений, явно не подходит к низшим. Существующие определения (если исключить определения-описания, повторяющие данные диагностические признаки) обычно применимы к более или менее обширным группам растений (бактерии, высшие растения, паразиты). Наибольшее число определений

естественно, относится к высшим растениям. Так, по Комарову, «вид есть совокупность поколений, происходящих от общего предка и под влиянием среды и борьбы за существование обособленных отбором от остального мира живых существ; вместе с тем вид есть определенный этап в процессе эволюции» (стр. 212). По Розановой, «вид — это движущаяся и изменяющаяся популяция в некотором отрезке времени, имеющая общее происхождение и характеризующаяся определенными морфолого-физиологическими и экологическими признаками и географическим ареалом, отделенная от другой подобной популяции прерывистостью в серии биотипов» (1946, стр. 182). Эти определения не подходят к низшим растениям, вследствие иного содержания и объема вида у них.

Исходя из этих определений (и считая определение вида как этапа эволюции, делом далеко не праздным), мы делаем попытку дать несколько измененное и дополненное определение, которое содержало бы понятие об ареале, приложимое к низшим организмам гетеротрофам и хемосинтетикам, и указывало бы на зависимость проявления морфо-физиологических особенностей от определенных жизненных условий. Определение вида, включающее эти дополнения и изменения, может быть формулировано следующим образом.

Вид как этап эволюции есть совокупность особей ряда поколений общего происхождения, приуроченных к известной территории или субстрату и характеризующихся качественно обособленным и относительно стабилизированным морфо-физиологическим или биологическим единством, возникшим, проявляющимся и развивающимся в определенных жизненных условиях.

## О СОСТАВЕ И РОЛИ ДЕЙСТВУЮЩИХ ФАКТОРОВ

Эволюция растений, как и всякое изменение или движение, осуществляется в силу реального действия материальной среды. Действующие факторы или, как их иногда называют, движущие силы эволюции, имеют значение лишь в том случае, если они вызывают изменение организмов. К числу таких факторов относят внешнюю среду, понимая под этим всю совокупность действующих сил неживой и живой природы, г и б р и д и з а ц и ю и внутренние условия. Действие этих факторов (условий) в каждой группе растений своеобразно и может иметь различные последствия.

1. Внешняя среда. Определенные условия внешней среды как сила тяжести, температура, влага и контакт с минеральными или органическими веществами имеют универсальное значение. Активное состояние любого организма в значительной мере определяется этими условиями. Помимо перечисленных условий, большое значение в отдельных группах растений имеют физические и химические свойства среды, свет, наличие других живых существ. Действие каждого фактора воспринимается и перерабатывается протопластом. Ответная реакция последнего состоит в функциональных изменениях, чаще в ускорении или замедлении физиологических или биохимических процессов. Последствия воздействия зависят от природы и напряжения или притока действующего фактора или условий, длительности действия и свойств протопласта или организма в целом. Чем сложнее воспринимающий организм, тем многостороннее и сложнее ответная реакция.

Последствия влияния внешней среды на наиболее простые гетеротрофные растения (бактерии) не выходят за границы функциональной активности: изменяются ферментативная активность и процессы роста.

У сложно построенных растений, особенно высших, последствия влияния внешней среды представляют морфологические изменения — нарушения обычной формы, изменение размера отдельных органов, изменение окраски и др. Ответные изменения, функциональные и следующие за ними морфологические, различны в различных группах, иногда очень близких. В основе морфологических изменений, несомненно, лежат функциональные изменения, вполне сходные с таковыми у простейших организмов.

Опыт не противоречит этому выводу. Очень близкие виды ржавчинных грибов *Puccinia coronata* и *P. coronifera* различаются преимущественно тем, что первый дает эцидии на *Rhamnus frangula* и некоторых других видах того же рода, за исключением *Rhamnus cathartica*, тогда как второй образует эцидии обычно на этом последнем. Определение ферментативной активности ростков эцидиоспор показало заметные различия у названных ржавчинников (табл. 1).

Таблица 1

Название гриба	Каталаза	Пероксидаза	Оксигеназа	Амилаза	Уреаза	Аспарагиназа
<i>Puccinia coronata</i> . . . . .	+	—	—	+	+	—
<i>P. coronifera</i> . . . . .	(+)	—	—	+	(+)	(+)

Условные обозначения: + фермент обнаружен; — фермент не обнаружен; (+) низкая активность фермента.

Различия наблюдались в активности каталазы и уреазы. Аспарагиназа у *P. coronifera* обнаружена, у *P. coronata* она отсутствует. Морфологические различия, наблюдаемые у высших растений одного вида, но разных экотипов, несомненно, обязаны в конечном счете функциональным изменениям. Соответствующий фактический материал содержится в любом сравнительном физиологическом или биохимическом исследовании.

Приведу пример из собственных исследований. Определались содержание воды в древесине и интенсивность транспирации *Cotoneaster multiflora* Vge. и *Celtis caucasica* Willd., росших в условиях крайней сухости на богаре, и при достаточном увлажнении, вблизи ручья (Таджикистан). Определение содержания воды в древесине показало существенные различия (табл. 2), во-первых, между экземплярами *Cotoneaster*, росшими на богаре и у ручья, и, во-вторых, глубокие различия в поведении (т. е. в ответе функциональными изменениями на действие внешней среды) мезофита *Cotoneaster*, с одной стороны, и ксерофита *Celtis*, — с другой.

Так, различия в содержании воды в древесине *Cotoneaster* у реки и на богаре составляли до 243 мг на 1 г воздушно-сухой древесины. У *Celtis caucasica* найденные различия не выходят за границы вероятной ошибки опыта. Существенные различия наблюдались также в интенсивности транспирации. Различия в водном режиме во всех случаях сопровождались различиями морфологического характера: в размерах и степени опушенности листьев и плотности древесины. Там, где не удалось морфологических различий, как, например, у экземпляров *Celtis caucasica*, росших в разных экологических условиях, обычно обнаруживались очень незначительные функциональные изменения или они отсутствовали. *Celtis caucasica* в самых различных условиях морфологически

Таблица 2

Содержание воды в древесине, в мг на 1 г воздушно-сухого веса; 20 IX 1945

Объект	Количество воды, в миллиграммах	
	до насыщения водой	после искусственного насыщения водой
<i>Cotoneaster multiflora</i> в богарных условиях:		
2-летние ветви . . . . .	253	336
4-летние ветви . . . . .	386	504
То же у ручья:		
2-летние ветви . . . . .	450	570
4-летние ветви . . . . .	628	746
<i>Celtis caucasica</i> на богаре:		
2-летние ветви . . . . .	285	385
4-летние ветви . . . . .	360	460
То же у ручья:		
2-летние ветви . . . . .	264	372
4-летние ветви . . . . .	367	462

совершенно одинаков, остаются также неизменными все особенности его водного режима.

Примеры морфологических изменений, несомненно связанных с действием окружающей среды, весьма многочисленны и достаточно известны. Несколько работ, содержащих новые материалы, опубликованы в последнее время (Красильников, 1945; Свешникова, 1947; Коварский, 1947; Буткевич, 1947 и др.).

2. Внутренние условия. Характер их и действие остаются теми же. Тем не менее, наличие своеобразных внутренних условий едва ли может оспариваться. Действие этих условий проявляется, во-первых, в неотъемлемом свойстве живого вещества — его лабильности, внешне выражающемся в способности к изменениям, входящим в «норму реакции». Во-вторых, действию тех же «условий» подчинены все явления, связанные с наследственностью (нормальный морфогенез). Наконец, они имеют непосредственное отношение к восприятию и переработке действия внешней среды. Короче говоря, «внутренние условия» — это само живое вещество.

3. Гибридизация — условие, занимающее как бы промежуточное место между названными выше. Приобретает значение с появлением полового процесса, начиная с самых примитивных его форм. В группах *Bacteriaceae* и *Cyanophyceae* значения не имеет.

Действие гибридизации обычно принято видеть, в соответствии с учением о факториальном составе наследственности, в создании новых комбинаций благодаря слиянию в одной особи наследственных свойств двух не вполне равноценных по этому признаку организмов. Возникший в результате объединения разных «геномов» новый организм обычно рассматривается в качестве простой суммы исходных. Ничего нового он, якобы, не содержит и, подобно лишайнику или другим организмам, состоящим из двух компонентов — участников симбиоза, серьезного значения в видообразовательном процессе не имеет (ср. Комаров, 1940).

Отрицательная оценка роли гибридизации в видообразовании основывается преимущественно на теоретических соображениях и расчетах. Известны многочисленные факты, свидетельствующие об обратном, о появлении новых признаков в результате гибридизации (Мичурин, 1936). Судя по имеющимся достоверным наблюдениям, гибридизация ведет, как это показал Мичурин, к расплыванию наследственной твердыни особи и появлению совершенно новых признаков. И что особенно ценно — эти новые свойства в ряде случаев возможно заранее предвидеть. Изменения этого рода широко распространены, особенно среди цветковых растений, и, несомненно, имеют большое значение в процессах видообразования. Об этом свидетельствуют бесчисленные, никогда не прекращающиеся в природе попытки гибридизации во всех доступных сочетаниях, производимые в процессе деятельности полчищ насекомых, к тому же в союзе с действующими в том же направлении другими факторами.

Из краткого обзора, изложенного выше, следует, что состав и действие движущих сил эволюции в различных группах растений не вполне одинаковы и, следовательно, содержание этапа эволюции, представляющего вид, не может быть равнозначным. Вместе с тем способ действия ряда ведущих факторов среды во всех группах одинаков, выражаясь сдвигом функциональной активности протопласта в ответ на внешнее воздействие, если последнее не выходит за определенные границы. В любой группе эволюционный процесс осуществляется на основе действия одних и тех же или сходных условий (факторов) и одним и тем же путем, но в каждой группе отдельные этапы процессов представляют различные уровни и содержание качественной перестройки организма. В этом смысле «представления принципиальном различии видов у низших растений по сравнению с высшими едва ли оправдываются» (Курсанов, 1945, стр. 214). Этапы эволюции — виды у *Bacteria* и *Polyporaceae*, *Cyanophyceae* и *Compositae* при всем различии объема и их содержания суть вполне соизмеримые звенья различных направлений или потоков эволюции.

## О ВОЗМОЖНЫХ ПУТЯХ ИССЛЕДОВАНИЯ ВИДА

Любое исследование в итоге имеет одну и ту же цель — познание объекта изучения до степени, позволяющей произвольное управление им. В исследовании вида достижение этой цели требует больших усилий. Несмотря на работу многочисленного коллектива, мы далеки от цели. Вследствие слепой веры в некоторые каноны формальной генетики во многих странах давно прекращены работы в направлениях, по которым в свое время следовали Кернер, Бонье, Мэсси, Сальмон, Клебо. В СССР возникли новые направления в исследовании процессов морфогенеза и изменчивости. Руководящим является учение И. В. Мичурина, получившее дальнейшее развитие в исследованиях Т. Д. Лысенко и многих других советских биологов.

Выдвигаемые ниже в качестве первоначальной наметки возможные направления в исследовании видообразовательного процесса ограничены сравнительно узким кругом вопросов и подчинены целям первоначальных этапов познания процесса. Сколько-нибудь подробная разработка и обоснование программы исследований в небольшой статье едва ли возможны. Это особая тема, разработка которой потребует коллективных усилий.

Ближайшие цели исследования — всестороннее познание естественного процесса видообразования в различных группах растений.

Объекты исследования — представители различных групп гетеротрофных и автотрофных растений. Для сравнительных исследований а) целесообразно привлекать растения на разных фазах онтогенеза, и б) они должны представлять ряд близких видов общего происхождения. Могут быть названы как исходные следующие направления исследований.

1) Изучение объема и характера признаков или свойств, составляющих содержание этапа эволюции — вида. У гетеротрофов — изучение функциональной активности в связи с морфологией; у автотрофов фотосинтетиков — анализ морфологических признаков в связи с функциональной активностью.

2) Определение состава действующих факторов или условий и выяснение эффективности действия их в зависимости от напряжения или притока. Установление амплитуды функциональной и морфологической изменчивости или нормы реакции вида.

3) Изучение направления и характера изменчивости, возникающей в результате половой и вегетативной гибридизации.

4) Определение главного направления (или направлений) эволюции в различных группах и его связи с действием определенных условий.

5) Изучение условий и путей возникновения, наследственной передачи и закрепления в потомстве изменений, так или иначе приобретенных, не входящих в норму реакции или свойственных ей.

6) Изучение материальной связи и взаимодействия между функциональной активностью и морфогенезом.

Исследование вида как этапа эволюции в перечисленных направлениях, за немногими исключениями, нигде не ведется. Исследование может быть осуществлено методами морфологии, физиологии и биохимии.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бердже Д., 1936. Определитель микробов. Киев.
- Бургвиц Г. К., 1935. Фитопатогенные бактерии. Бактерии возбудители болезней растений. М.—Л.
- Буткевич В. В., 1947. Приспособляемость растений к химическому составу среды. Селекция и семеноводство, 6.
- Елецкин А. А., 1938. Синезеленые водоросли СССР. Специальная (систематическая) часть. I. М.—Л.
- Коварский А. Е., 1947. Изменение наследственности пшеницы Альборубрум инфлятум. Агробиология, 3.
- Комаров В. Л., 1940. Учение о виде у растений. М.—Л.
- Красильников Н. А., 1945. Прививка новых свойств вирулентности клубеньковым и некоторым неклубеньковым бактериям. Микробиология, 14, 4.
- Купревич В. Ф., 1940. О происхождении и эволюции паразитизма у грибов. Сов. бот., 5—6.
- Курсанов Л. И., 1945. Понятие о виде у низших растений. Микробиология, 14, 4.
- Лысенко Т. Д., 1946. Агробиология. Сельхозгиз.
- Мичурин И. В., 1936. Итоги шестидесятилетних работ. М.—Л.
- Наумов Н. А., 1935. Определитель мукоровых (*Mucorales*). М.—Л.
- Николаева Т. Л., 1938. К монографии некоторых родов из сем. *Polyporaceae* Европейской части Союза и Кавказа (*Trametes*, *Daedalea* и *Lenzites*). Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 2, споровые растения, 4.
- Розанова М. А., 1946. Экспериментальные основы систематики растений. М.—Л.
- Светшкова И. Н., 1947. Новый метод изучения эволюции вида. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., отд. биол., нов. сер., 52, 3.
- Семенов-Тяншанский А. П., 1910. Таксономические границы вида. Записки АН СССР, сер. 8, 25, 1.

Флора СССР, 1934—1946. Ред. В. Л. Комаров. 1—12, М.—1.

Ячевский А. А., 1927. К вопросу о видообразовании у грибов. Материалы по микол. и фитопат., 6, 1.

Вичанан Р. Е., 1916, 1917, 1918. Studies on the nomenclature and classification of the Bacteria. Journ. Bacter., 1, 2, 3.

Тамиуа Н., 1935. Le bilan matériel et l'énergetique des synthèses biologiques. Act. sci. ind., 214, Paris.

Виганд К. М., 1929. Discussion of Dr. H. M. Hall's paper. Proc. Intern. Congr. Plant Sci. Ithaca, 1926, 2.



## ТЕОРИЯ КСЕРОМОРФОГЕНЕЗА И НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ИСТОРИИ ФЛОРЫ

А. А. Гроссгейм

### ВВЕДЕНИЕ

Представление о том, что видообразование цветковых растений в течение третичного и четвертичного периодов шло в основном в направлении ксероморфогенеза было достаточно четко и выпукло сформулировано еще Энглером (Engler, 1882) и затем многократно повторялось многими флористами и монографами-систематиками.

В советской ботанической литературе особенно настойчиво мысль эта проводилась С. А. Шостаковским (1937) в работе, посвященной общим вопросам видообразования в связи с ксерофилией. Высказывается и обосновывается также концепция ксероморфогенеза в ряде монографий по отдельным группам цветковых растений: В. В. Ревердатто в обзоре рода *Adenophora* (1935); Е. П. Коровина в обработке рода *Scaligeria* (1928); М. Г. Попова в монографии рода *Eremostachys* (1940); Д. И. Сосновского в обзоре дубов Кавказа (1943); Ан. А. Федорова в монографии кавказских *Pyrus* (1943).

Подобные же мысли высказаны и другими учеными не в связи с монографическим изучением отдельных родов, а на основе исследования растительного покрова засушливых областей. Так, например, Б. А. Келлер (1928) писал: «нет сомнения, что все развитие растительного мира шло в значительной степени по пути ксерофитизации». Подобные же взгляды высказаны зоологом А. П. Семеновым-Тянь-Шанским, а из ботаников, изучавших растительность и флору Средней Азии, А. И. Введенским, Н. В. Павловым и С. Ю. Лишницем (1934). Примерно на этой же точке зрения стоял Шимпер (Schimper, 1896). Е. В. Вульф (1944) приходит к следующему выводу: «совершенно очевидно, что причиной указанного направления развития флор была борьба за влагу: вот основной стимул эволюции растительного мира, оказывающий свое воздействие на растения с момента выхода их на сушу».

Наиболее крайних взглядов на значение ксероморфогенеза в советской литературе придерживается С. А. Шостаковский (1937), считающий, что основным фактором видообразования является ксерофилия. Далее мы коснемся некоторых высказываний С. А. Шостаковского, здесь же отметим только то, что многие выводы автора не убедительны уже потому, что им допущена неправильная трактовка филогенетических отношений цветковых растений, и, например, такие явно вторичные семейства, как *Turphaceae*, *Pandanaceae*, *Salicaceae* и *Fagaceae*, тракуются им в качестве исходных первобытных типов.

Нам представляется своевременным критический пересмотр взглядов о примате ксероморфогенеза в истории флоры третичного и четвертичного периодов с целью попытки определения истинной роли ксероморфогенеза как фактора эволюции.

## УСТАНОВЛЕНИЕ ПОНЯТИЯ КСЕРОФИТ

Результатом ксероморфогенеза является новообразование ксерофитов. Какие растения нужно считать ксерофитами?

Несмотря на обширную литературу, посвященную вопросу о ксерофитизме и ксероморфности, этот вопрос не может считаться вполне разрешенным. Конечно, наиболее нужным явилось бы морфологическое определение ксерофита, т. е. точная и исчерпывающая характеристика ксероморфности. Характеристика ксероморфной структуры особенно детально и полно разработана Н. А. Максимовым (1931), но и она возбуждает сомнения и нуждается в оговорках. Укажем в виде примера на интересную работу В. К. Василевской (1938), в которой подвергнуты пересмотру на примере пустынных растений анатомические признаки, считающиеся ксероморфными. В. К. Василевская приходит к выводу, что мелкие клетки и большое количество устьиц не являются универсальным признаком пустынных растений. Только два признака являются наиболее общими пустынным растениям: сильное утолщение стенок эпидермиса и наличие в полости клетки слизистых, дубильных и других веществ, способных поглощать и задерживать воду. Л. И. Сергеев и К. И. Сергеева (1945), изучавшие анатомо-физиологические особенности северо-иранских ксерофитов, приходят к выводу, что «природа находит самые разнообразные пути решения проблем ксероморфизма».

Можно было бы привести многие и многие факты и выводы из многочисленных работ, посвященных исследованию ксероморфизма, но из всего этого материала можно сделать только один вывод: исчерпывающей, общепризнанной характеристики ксероморфного строения растений мы пока не имеем.

Новейшие авторы все более склоняются к мысли, что в настоящее время мы можем определять понятие ксерофит не с морфолого-анатомической стороны, а только с биологической. На такой точке зрения стоит П. А. Генкель, давший наиболее развернутую работу по вопросу о ксерофитах (1946). Вот его определение: «ксерофитами называются растения сухих местообитаний, обладающие способностью в процессе своего индивидуального развития, благодаря своим анатомо-физиологическим особенностям, хорошо приспособляться к неблагоприятному влиянию атмосферной и почвенной засухи».

Признавая в принципе правильность этого определения, я считаю, что оно нуждается все же в известных уточнениях. Нами предлагается более уточненная формула в следующем виде: «ксерофитами называются растения абсолютно или сезонно-сухих местообитаний или сухих горных зонтов условно сухих местообитаний, индивидуальное развитие которых происходит во время сухого сезона; растения эти обладают жизненными (морфологическими, анатомическими, биохимическими и физиологическими) особенностями, позволяющими им хорошо приспособляться к неблагоприятному влиянию атмосферной и почвенной засухи».

В таком определении более точно отграничено понятие о сухом местообитании, так как в громадном большинстве случаев оно является сухим только в течение определенного сезона, и, кроме того, на одном и том же местообитании различные его почвенные горизонты могут иметь различ-

ный водный режим, что создает в зависимости от глубины корневой системы различные условия для заселяющих местообитание растений (евксерофиты и гемиксерофиты П. А. Генкеля).

Необходимо также подчеркнуть, что индивидуальное развитие растений на данном местообитании происходит в течение сухого сезона, так как растения влажного сезона на том же местообитании не обладают, как правило, чертами ксерофитов (псевдоксерофиты П. А. Генкеля). Наконец, кроме анатомо-физиологических особенностей, упомянутых у П. А. Генкеля, необходимо указать также особенности морфологические и биохимические, так как они зачастую определяют ксероморфность растений (подушкообразный рост, наличие слизей, камедей и т. д.).

Как видно из приведенного определения, ксерофит понимается нами уже, чем Генкелем, и более соответственно самой природе ксерофитизма. Мы считаем, что в схеме общей классификации растений засушливых местообитаний Генкеля из раздела А. «Ксерофиты» необходимо выделить его третью группу «гемиксерофиты» (ксерофиты по Н. А. Максиму) и рассматривать ее в отделе мезофитов. Кроме того, само название для группы «гемиксерофиты» неудачно, так как этот термин уже давно и во многих ботанических работах (например В. П. Малеевым и другими авторами) употребляется в ином смысле, а именно для обозначения растений зонально, а не локально полусушливых местообитаний и зонально полусушливого климата.

Далее, вся группа С. «Псевдоксерофиты», несомненно, должна быть перенесена в отдел мезофитов (быть может, с сохранением названия псевдоксерофиты, удачного, так как оно показывает, что мы имеем здесь дело как раз не с ксерофитами).

При установлении понятия ксерофит совершенно необходимо также строго отличать его от понятий термофит и гелиофит. Это очень трудная и в некоторых случаях пока еще неразрешимая задача, но подойти к ее разрешению необходимо во избежание путаницы понятий; несомненно, что в ряде случаев структура, трактуемая нами сейчас как ксероморфная, окажется термоморфной или гелиоморфной (например гемиксерофитов П. А. Генкеля). Поэтому нам кажется неправильной точка зрения П. А. Генкеля, выраженная им в следующих словах: «в нашем исследовании ксерофитов мы исходили из положения, что проблема ксерофитизма есть не только проблема устойчивости растений к обезвоживанию, но вместе с тем и устойчивости к действию высокой температуры». При таком представлении о ксерофитизме непонятно, как же нужно трактовать растения сухих местообитаний и сухого сезона арктики или многочисленные растения сухих местообитаний в альпийских горных поясах, растения, у которых, конечно, никаких приспособлений для устойчивости к действию высокой температуры нет и не может быть (и вместе с тем, несомненно, должны быть черты гелиоморфной структуры).

Думается, что более правильным является разграничение понятий ксероморфизма, термоморфизма и гелиоморфизма, несмотря на все трудности, стоящие на этом пути.

Итак, под ксерофитами мы будем понимать, коротко говоря, растения сухих местообитаний и сухого сезона.

При таком определении, очевидно, нельзя ожидать, чтобы все ксерофиты любого данного местообитания обладали бы одинаковой степенью ксероморфности, так как в условиях сухого сезона могут существовать и растения, издревле к нему приспособившиеся, и растения, которые еще сравнительно недавно стали на путь ксероморфогенеза и не потеряли еще ряда мезоморфных черт. Поэтому при изучении и истолковании ксе-

роморфной структуры чрезвычайно важен исторический подход к материалу, необходимо знакомство с историей данного вида в растительной группировке сухого сезона, а также с историей самой этой группировки. Это начинают сознавать исследователи ксерофитизма; так, например, Л. И. Сергеев и К. И. Сергеева (1945) пишут: «использование данных филогении и исторической географии при решении вопроса о генезисе того или иного типа ксерофитов является совершенно необходимым». Но высказывания подобного рода, к сожалению, до сих пор в сущности не вышли из стадии декларативной, и фактически в большинстве работ физиологов и экологов, изучавших ксероморфизм растений сухого сезона, такого исторического подхода нет.

## О РЕДУКЦИОННОМ РЯДЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ ФОРМ

М. Г. Попов устанавливает определенную биологическую линию развития цветковых растений на основе ксероморфогенеза. Приведем его подлинные высказывания из работы о роде *Eremostachys* (Попов, 1940, стр. 140). В одном месте он пишет: «Основной эволюционный путь покрытосеменных растений шел от дерева через тип лианы или кустарника к многолетним травам, а от них к однолетникам. Таким образом, в основном эволюция покрытосеменных была редуccionной в отношении сомы. Эта редуccionная эволюция шла по двум линиям: 1) ксерофильной в тропических зонах и в субтропической зоне Южного полушария (образование ксерофильной флоры Вельвичии в палеогене); 2) криофильной — при переходе покрытосеменных из тропических безморозных зон в субтропические зимнеморозные».

В той же работе, говоря об основном соматическом редуccionном ряде, М. Г. Попов определенно связывает его уже только с одной причиной, с процессом ксерофильного превращения: «Процесс ксерофилизации яснотковидных губоцветных не был изолированным. Он является лишь одним из частных (в подлиннике: частых, — А. Г.) случаев огромного процесса ксерофильного превращения, приведшего к созданию флоры Средиземноморья: в нем участвовали многие сотни покрытосеменных типов. Фитоценологически он выражался в превращении субтропических лесов Гинкгиса в ксерофильные леса Древнего Средиземья, вследствие чего мы можем различать „ореховую, дубовую, арчево-фисташковую“ стадии этих превращений, после которых уже шли пустынного характера превращения. Во всех них участвовал и род *Eremostachys*. Эволюция его в смысле проявления основного редуccionного ряда (дерево → кустарник → многолетняя трава → однолетник) закончилась на образовании рода *Molucella* (1940, стр. 9).

Но можно ли рассматривать этот редуccionный соматический ряд как проявление ксероморфогенеза или, лучше сказать, только ксероморфогенеза?

По концепции Попова, мы должны, очевидно, всегда рассматривать дерево как жизненную форму в качестве мезофита, а дальнейшие стадии должны привести нас к наивысшему выражению ксерофитизма. В такой постановке вопроса две неправильности, так как, с одной стороны, среди любой из стадий этого редуccionного ряда могут быть ксерофиты, с другой стороны, однолетники никоим образом не могут рассматриваться как выражение ксероморфогенеза.

Целый ряд деревьев, даже нашей флоры, обладает ксероморфными приспособлениями, и некоторые южные породы являются настоящими ксерофитами. Обыкновенная сосна многими ботаниками считается ксеро-

фитом, а это ведь одна из лесобразующих пород больших территорий Советского Союза. Ряд пород южных пустынь Средней Азии и отчасти Закавказья — настоящие ксерофиты, о ксерофитной природе которых не может быть двух мнений (*Pistacia nutica*, саксаулы и др.).

Можно указать на многочисленные деревья-ксерофиты из саванны и саванноподобных районов субтропиков, которые являются или настоящими ксерофитами или пойкилоксерофитами в смысле Генкеля (например все филлодиевые акации).

Совершенно ту же картину найдем и среди кустарников, где ксерофитов в соответствующих областях земного шара имеется очень большое количество (например трагакантовые астрагалы, акантолимоны и др.).

По концепции Попова многолетняя трава является предпоследним звеном в ряду редукции сомы; но как раз здесь, среди многолетних трав, совершенно невозможно установить какую-либо единообразную биологическую мерку; многолетних трав-мезофитов на земном шаре так же много, если не больше (луга, леса, болота), чем многолетних ксерофитов.

Совершенно неправильно также помещение в конце ряда однолетников. Понятно, что однолетники как жизненный тип произошли из многолетников, это явление вторичное; но это явление, если и связано с процессом ксероморфогенеза, то связано так сказать с отрицательной стороны. Однолетники в южных областях с сухим климатом, как правило, являются растениями влажного сезона этих климатов и уже поэтому не могут рассматриваться как ксерофиты. Морфологические и анатомические особенности многочисленных изученных эфемеров и эфемероидов не показывают обычно никаких признаков того, что принято считать ксероморфной структурой.

Правильность такой трактовки подтверждается поставленными в последнее время опытами выращивания однолетних южных эфемеров в условиях гумидного московского и ленинградского климатов (Келлер, 1941; Шенников и Иоффе, 1944). А. П. Шенников и А. Ф. Иоффе делают, например, следующие выводы:

«1. Климат окрестностей Ленинграда не является препятствием к распространению пустынных злаков-эфемеров. Они развиваются здесь не хуже, а часто и значительно лучше, чем в сухих и жарких климатах.

2. Хорошее развитие их в северном климате подтверждает их мезофильность и нетребовательность к теплу».

Только очень немногие однолетники, и то главным образом галофильного характера, являются растениями сухого сезона, но это исключения среди массы однолетних растений и не по ним должна строиться основная экологическая характеристика однолетников.

Однолетность — это особое своеобразное направление эволюции растений, в большинстве случаев связанное и вызванное сухим климатом, но представляющее не дальнейшую адаптацию растений к сухому климату, а бегство от засушливых условий. Уже Шимпер (1935) назвал однолетние растения «беглецами с поля битвы» и этим образным наименованием наиболее правильно выразил их биологическую сущность. Это не дальнейшее, более совершенное проявление ксероморфогенеза, а бегство в лазейку влажного сезона сухих климатов. Как же можно этих дезертиров ксероморфогенеза считать конечным звеном «огромного процесса ксерофильного превращения»?

Таковыми же фугитивами являются и эфемероиды (луковичные, клубневые, некоторые корневищные и т. д.).

Развитие по редукционному ряду дерево → кустарник → многолетняя трава → однолетник в природе, конечно, имело и имеет место,

но связывать его только с ксероморфогенезом нельзя. Несомненно, большую роль сыграла здесь и вторая линия развития, упоминаемая (но не развиваемая) М. Г. Поповым, криофильная, способствовавшая переходу древесных форм в травянистые, но так же как и ксерофильная линия нисколько не объясняющая появление типа однолетних растений. Эволюция биологических форм растений не представляет собой односторонне направленного процесса, — это сложный, комплексный процесс, для объяснения и понимания которого нужно привлечь к рассмотрению всю сумму жизненных условий, а не одну (ксерофильную) или в лучшем случае две (ксерофильную и криофильную) линии развития.

### КОЛИЧЕСТВЕННОЕ СООТНОШЕНИЕ ВИДОВ РАЗЛИЧНОЙ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ

Принятие концепции ксероморфогенеза предполагает, что количество ксерофитных видов должно быть очень большим, во многих случаях большим, чем мезофильных, а также, что реликтовые формы приурочены к влажным местообитаниям и влажным климатам. То и другое положения, наиболее последовательным защитником которых является С. А. Шостаковский, не верны.

С. А. Шостаковский (1937) приводит внушительные цифры видового состава и указывает на богатство эндемизма крупных ксерофитных областей земного шара (Мексика — 12 333 вида, Капская земля — 12 000 или даже 14 000 видов, различные страны Средиземноморья и др.).

Цифры Шостаковского преувеличены; например, ссылаясь на Е. В. Вульфа, он указывает для Капской области 12 000 видов, между тем Вульф (1934) для этой области приводит 7000—8000 видов, так же как и для Мексики.

Кроме того, приводя эти внушительные цифры для некоторых сухих областей земного шара, Шостаковский не указал сравнительных данных для влажных областей, а для этих последних цифры получаются более значительные. В Южном Китае насчитывают 20 000 видов, в Индии — 21 000 видов, в тропической Западной Африке — 13 000 видов, в тропической Америке — 40 000 видов и в Остиндском архипелаге 45 000 видов (Вульф, 1934).

С другой стороны, многие сухие страны, даже расположенные в субтропиках, чрезвычайно бедны видами, например вся Сахара содержит около 300 видов, центральная Австралия — от 500 до 2000 видов и др. Почему-то эти данные также не упоминаются в работе С. А. Шостаковского, а их никак нельзя упускать из поля зрения, обсуждая вопрос о ксерофильном видообразовании. В свете этих сравнительных данных, а не одностороннего рассмотрения некоторых выборочных цифр, вся картина видообразования, связанная с видовым богатством, приобретает иной вид, чем это рисуется Шостаковским. Гумидные области не только не беднее сухих областей видами, но даже их превосходят, и уж, конечно, сделать вывод на основании анализа видового богатства о том, что видообразование свойственно в основном аридным областям земного шара, никак нельзя.

Рассмотрение качественной стороны этого вопроса, т. е. интенсивности видообразования, также не дает никаких доводов в пользу признания ксероморфогенеза ведущей линией эволюции. Энглер (1914) приходит к выводу, что примерно из 300 семейств цветковых растений, населяющих земной шар, не больше десятка может рассматриваться как проявление

ксероморфогенеза. Также не слишком часты случаи подсемейственного или трибного проявления ксероморфогенеза, чаще всего процесс этот захватывает или родовые объединения или еще чаще только группы видов внутри одного рода.

Неправильно также и положение о том, что древние формы преимущественно или исключительно приурочены к влажным климатам, что «влажные и вместе с тем теплые страны являются местом консервации старых форм; здесь много реликтов, и видообразовательный процесс замедляется» (Шостаковский, 1937). Что во влажных и теплых странах действительно много реликтовых форм — факт общеизвестный; в виде примера можно привести юго-восточную Азию, юго-восток Северной Америки и ряд других стран; в Советском Союзе прекрасными примерами районов с обилием древних третичных реликтов являются Колхида, Талыш и некоторые районы Дальнего Востока. Эти районы, действительно насыщены реликтовыми формами. Но означает ли это, что в них видообразовательный процесс замедляется?

Вот этого утверждать никак нельзя и можно привести многочисленные примеры того, что и в Колхиде, и в Талыше, и на Дальнем Востоке, наряду с реликтовым ядром, существуют многие прогрессивные молодые группы, находящиеся в настоящее время в стадии усиленного видообразования. Даже самые реликты — вовсе не всегда застывшие морфологические формы, целый ряд из них способен к дальнейшему формообразованию; разительным примером этого является каштанолистный дуб, глубокую древность которого никто не может оспаривать. Этот древний реликт настолько в настоящее время полиморфен, образует такую массу еще далеко не изученных и не учтенных форм, что некоторые из этих форм даже принимались ботаниками за особые виды. Детальнее об этом свойстве некоторых реликтов сказано мною в другом месте (1939).

Укажем далее в пределах флоры Колхиды и Талыша на широко идущие процессы новообразований в роде *Rubus* и вообще на то, что этот чудовишно богатый несомненно молодыми формами род распространен на земном шаре исключительно в гумидных условиях. Необычайную картину морфологического разнообразия, еще далеко не изученного, представляют в Колхиде и Талыше розы; процессы молодого прогрессивного видообразования имеют место в родах *Ranunculus* (*R. Sosnowskyi* в Колхиде, *R. dolosus* в Талыше), *Trifolium*, *Lythrum* и в целом ряде других мелких родов.

В гумидных условиях умеренного климата, помимо упомянутых уже *Rubus* и *Rosa* (в роде *Rosa* сильна также и линия ксероморфогенеза), необходимо указать еще на некоторые мезофильные роды, необычайно богатые формами; таковы *Alchimilla* с сотнями мелких видов, *Hieracium* с почти неисчерпаемым богатством форм, *Taraxacum* — богатейший в видовом отношении род и некоторые другие. Эволюция этих родов умеренного климата происходила и происходит в гумидных условиях, и мы будем в большом затруднении, если захотим противопоставить им такие же по богатству видов ксерофильные роды.

Правда, во многих случаях в этих примерах мы имеем дело не с обычным типом видообразования, а с апомиктичными формами, но сущность дела от этого не меняется. Мы, во всяком случае, видим здесь не «замедление видообразовательного процесса», а, наоборот, высокое проявление эволюционного процесса в формах, которые некоторыми авторами (Хохлов, 1946) считаются наиболее совершенными и прогрессивными.

Но даже оставив в стороне рассмотрение апомиктичных мезофильных родов, поражающих богатством формообразования, мы найдем в гумид-

ных условиях умеренных климатов также большое количество нормальных размножающихся богатых видами полиморфных родов. Укажем в качестве примера богатейший и разнообразнейший род *Carex*, род *Ranunculus* перед богатством видовых форм которого до сих пор пасуют монографы. Разнообразное и богатое проявление процессов видообразования в роде *Gentiana*, которого почти совершенно не коснулся процесс ксероморфогенеза, обильный формами род *Salix* и др.

Если обратиться к тропическим влажным странам, то здесь разное молодого видообразования на фоне богатства третичными реликтовыми формами еще более поразителен. Здесь можно указать многочисленные полиморфные роды, образующие в различных районах гнездовые скопления молодых видов. Ограничимся указанием на немногие более известные примеры: сюда относится видообразование большинства огромных по видовому составу родов орхидных, многих родов сем. *Euphorbiaceae*, такой полиморфный род, как *Ficus*, богатейшие роды *Dioscorea*, *Smilax*, *Clematis*, многие роды сем. *Leguminosae* и т. д. Все это мезофиты, и никакого ослабленного видообразовательного процесса мы у них не наблюдаем. Можно даже сказать, что богатство видового состава тропических влажных лесов в большей мере есть результат непрерывно текущего здесь видообразовательного процесса, нежели сохранения в этих лесах реликтовых видов.

Приверженцы одностороннего понимания ксероморфогенеза проходят мимо этих фактов и крайнее увлечение теорией ксерофильного видообразования иногда приводит их к фактически неверным утверждениям. С. А. Шостаковский утверждает, например, что «если у полиморфных родов ксерофильных групп (например у рода *Astragalus*) мы видим большое различие между отдельными видами, то у влаголюбивых форм замечается обратное явление: они весьма близки между собой». И далее «... и в пределах даже одного семейства можно заметить, что роды живущие преимущественно во влажных условиях, содержат мало свето- и сухолюбивые — много видов». Нет нужды опровергать эти положения, в корне расходящиеся с тем, что на самом деле существует в природе. Всем известно, например, как трудны для определения, даже незначительных морфологических отличий, виды ксерофильной секции *Onobrychium* рода *Astragalus* и как много видов содержат, скажем, *Potamogeton*, живущий в воде, или болотные секции рода *Carex*.

## О КСЕРОФИЛЬНЫХ РЕЛИКТАХ

Концепция ксероморфогенеза как ведущего процесса эволюции цветковых растений в третичное и послетретичное время предполагает, что районы земного шара с пустынным и сухим климатом должны быть заселены видами молодого происхождения; реликтов здесь должно быть очень мало или они совсем отсутствуют. Так ли это на самом деле?

Рассмотрим в виде примеров флористический состав некоторых лучших известных сухих районов. Пышного развития достигает нагорная ксерофильная растительность в районе среднего течения р. Аракс Закавказье. Наряду с богато представленными видовыми циклами молодого видообразования (некоторые секции *Astragalus*, *Scutellaria*, *Salix* и др.), мы находим здесь целый ряд несомненно реликтовых ксерофильных форм, представленных изолированными видами, мало варьирующими и застывшими на определенном морфологическом уровне. Среди тех астрагалов примером такого реликта является *A. paradoxus* Vge., изолированный, не имеющий близких родственных связей вид, стоящий особняком в системе. Сюда же относятся такие виды, как *Thlaspi roseum*



тит N. Busch, *Campanula minsteriana* A. Grossh. и целый ряд других реликтов.

Никто иной как М. Г. Попов в своих выдающихся работах по флоре Средней Азии установил богатый ассортимент ксерофильных реликтов и целых реликтовых ксерофильных серий на пестроцветных толщах в Средней Азии. «В пустынях Азии мы находим древние реликты пустынной флоры Южной Африки или вообще Южного полушария» — говорит Попов (1927). Согласно его исследованиям, флора Средней Азии изобилует также реликтами древне-средиземноморской ксерофильной флоры, самое понятие о которой установлено им же.

Иначе и не может быть; ведь наличие ксеротермического периода, предшествовавшего нашей эпохе, не вызывает никаких сомнений у геологов и биологов-систематиков. Спор идет только о том, был ли ближайший к нам сухой период ксеротермическим или просто ксерическим, а также по вопросу о времени этого периода, совпадал ли он с суббореальным временем или был более ранним. Ксероморфогенез в смысле постепенного и последовательного усиления ксероморфизма уже из-за одного этого факта должен получить известные оговорки и лишиться приписывавшейся ему прямолинейности.

Известная часть ксерофитов обладает большой древностью. «Несмотря на то, — пишет Энглер (1914), — что ксерофильные области получили значительное распространение в геологически более молодое время и в настоящий период и что многие ксерофиты производят впечатление недавнего развития, есть все же некоторые ксерофиты, которым мы должны приписать возраст высокой древности и которые сформировали свои ареалы в более древние периоды, так что мы обязаны принять, что возникновение ксерофитных формаций покрытосеменных произошло в меловой период».

Пустыни и сухие климаты на земном шаре — явление чрезвычайно древнее, восходящее к палеозою; нет нужды напоминать о громадных пустынных и ксерофитных областях мезозоя. На заре возникновения цветковых растений эта новая группа растений населяла на земном шаре и области мезофильные и области ксерофильные. Поэтому, наряду с древними мезофильными реликтами, совершенно неизбежно сохранение в пустынных областях реликтов ксерофильного характера, что и наблюдается в природе.

## АРЕАЛЫ НЕКОТОРЫХ КСЕРИЧЕСКИХ ВИДОВ

Концепция ксероморфогенеза предполагает, что ареалы ксерофитных групп родства должны иметь характер молодых ареалов, викарных или близких к тому.

Ксерофильные реликты более древнего возраста, о которых сказано выше, такими ареалами не обладают и имеют типичные разорванные, консервативные ареалы. Ксерофиты же, древность происхождения которых у нас нет никакого основания признавать, как выясняется, также образуют разорванные или не типично викарные ареалы. В связи с работой над «Флорой Кавказа» в последнее время нам пришлось изучить несколько групп такого родства ксерофитных или субксерофитных<sup>1</sup> растений и для понимания истории ксероморфогенеза не безинтересно

<sup>1</sup> Упогребляем этот термин вместо более принятого в ботанической литературе термина «гемиксерофиты» во избежание смешения с термином гемиксерофиты П. А. Генкеля, имеющим совершенно другое содержание.

рассмотреть здесь их ареалы. Остановимся на ареалах видов секции *Malacothrix* и *Hololeuce* рода *Astragalus*, а также на ареалах секции *Lupulinaria* рода *Scutellaria* и секции *Hymenobrychis* рода *Onobrychis*.

Виды секции *Hololeuce* (Гроссгейм, 1946б) на Кавказе — горные ксерофиты, цветение и плодоношение которых приурочено к сухому летнему или ранне-летнему сезону; морфология также не оставляет сомнения в их ксерофильной природе. Виды секции группируются в несколько рядов. Распространение видов первого ряда показано на рис. 1. Мы видим оторванность ареалов друг от друга, самые ареалы небольшие, связанные



Рис. 1. Ареалы видов рода *Astragalus*.

1 — *A. Hyalolepis* Bge.; 2 — *A. Ruprechtii* Bge.; 3 — *A. dzhebraillicus* A. Grossh.; 4 — *A. schuschakovii* A. Grossh.

с наиболее сухими территориями среднегорного пояса Кавказа и Закавказья, очертания ареалов угловатые с синусами и сужениями; это типичные реликтовые сокращающиеся ареалы. Ту же картину видим и на рис. 2, где представлены ареалы видов другого ряда той же секции. Характерна приуроченность этих остаточных ареалов к типично выработанным ксерофильным центрам Кавказского перешейка (Нагорный Дагестан, Севанское нагорье, Диабар). Перед нами — реликты ксеротермического периода, достигавшие тогда расцвета и обладавшие несомненно более обширными викарными ареалами, после ксеротермического периода не получившие толчка к дальнейшему развитию и угасающие.

Подобная же картина наблюдается в некоторых рядах секции *Malacothrix* (Гроссгейм, 1946в). Два вида тесного родства — *Astragalus* *Eugenia*

ний *A. Grossh.* и *A. macrourus* F. et M. (рис. 3) имеют далеко расположенные друг от друга ареалы в горах Большого и Малого Кавказа; в границах своих ареалов эти виды встречаются рассеянно, в образовании ценозов большого участка не принимают; нет никакого сомнения, что ареалы их предков были сомкнутыми и сплошными, современные же ареалы являются реликтовыми и угасающими.

Другой ряд этой же секции дает аналогичную картину (рис. 4) с той разницей, что ареалы видов несколько более обширны, виды в границах ареалов произрастают зачастую в массовом количестве. Представители



Рис. 2. Ареалы видов рода *Astragalus*.

1 — *A. Owerinii* Vge.; 2 — *A. gjujaicus* A. Grossh.; 3 — *A. elbrusensis* Boiss.

этого ряда уже не настоящие ксерофиты; это весенние растения, вегетация, цветение и плодоношение которых заканчивается до наступления летней жары. Это тоже реликты ксеротермического периода с оторванными друг от друга ареалами, но они начали приспосабливаться к условиям более влажного сезона, в связи с чем приобрели прогрессивные черты и имеют тенденцию к увеличению своих деградировавших после ксеротермического периода ареалов.

Совершенно другую картину представляют ареалы видов секции *Hymenobrychis* рода *Onobrychis* (Гроссгейм, 1946а) (рис. 5, 6 и 7). Во всех трех рядах, из которых состоит секция *Hymenobrychis* на Кавказе, ареалы не так оторваны друг от друга, как в предыдущих случаях, и приближаются к типу настоящих викарных ареалов. Кроме того, характерно,

что самые площади их не совпадают здесь с районами развития особенно сухих условий на Кавказе, а занимают разнообразные по своим естественно-историческим условиям местности, включительно до лесных (*Onobrychis meschetica* A. Grossh.).

Представители секции *Hymenobrychis* на Кавказе не могут рассматриваться как настоящие ксерофиты; это растения весеннего более влажного сезона (высоко в горах соответственно ранне-летнего), к наступлению жары уже заканчивающие свою вегетацию и размножение; листья их крупные, мало опушенные. Один из видов (*O. Komarovii* A. Grossh.)



Рис. 3. Ареалы рода *Astragalus*.  
▲ — *A. eugenii* A. Grossh.; ○ — *A. macrourus* F. et M.

ставши однолетним растением, окончательно порывает с ксероморфизмом и уходит в лагерь фугитивов.

Все это говорит о том, что мы имеем здесь дело с субксерофитами и что именно эти субксерофиты, а не ксерофиты, являются последним словом видообразования в данной группе. Несомненно, что все многочисленные виды секции *Hymenobrychis* представляют продукт постксеротермического субксерофильного видообразования, сменившего во время ксеротермического периода.

Еще более поучительную картину дает секция *Lupulinaria* рода *Scutellaria* (Гроссгейм, 1945). Здесь мы имеем в пределах Кавказа две отчетливо выраженные подсекции: *Oxystegiae* Juz. с узкими прицветниками, куда относятся многочисленные резко ксерофильные виды Перед

Средней Азии, и *Platystegiae* Juz. с широкими прицветниками; эта подсекция менее ксерофильна. Четыре вида первой подсекции имеют на Кавказе далеко оторванные друг от друга ареалы небольшого протяжения (рис. 8), 14 видов второй подсекции образуют на Кавказе классическую картину настоящих викарных ареалов, обычно соприкасающихся и в некоторых случаях заходящих друг за друга (рис. 9); никакого соответствия с обычными центрами ксерофильных флор на Кавказе ареалы эти не имеют; относящиеся сюда виды — субксерофиты, а некоторые (например *S. oreophila* A. Grossh.) даже могут рассматри-



Рис. 4. Ареалы видов рода *Astragalus*.

1 — *A. mollis* MB.; 2 — *A. Rzaevii* A. Grossh.; 3 — *A. Takhtadzhianii* A. Grossh.; 4 — *A. albanicus* A. Grossh.

ваться как мезофильный высокогорный тип. Все эти виды избегают, с одной стороны, Колхидской области (но широко распространены во всех остальных лесных областях Кавказа), с другой стороны, они избегают поселения на низменностях юго-восточного Закавказья с их наиболее сухим у нас климатом.

Таким образом, мы имеем здесь, в полном соответствии с предыдущими примерами, угасание более ксерофильной и более древней группы *Oxyptegiae* и пышное развитие и расцвет в современных условиях субксерофильной группы *Platystegiae*, развивающейся уже после ксеротермического периода.

Из всех этих примеров явствует, что ксероморфогенез не является прямолинейным непрерывно идущим процессом, а в зависимости от геоло-

гически обусловленных климатических изменений может сменять процессами иного характера. Для современных нам условий характерна смена ксерофитного видообразования субксерофитным, и именно этот тип видообразования является последним этапом эволюции цветковых растений на многих территориях, где до этого, во времена ксеротермического периода полностью господствовал ксероморфогенез.

Не нужно забывать также, что и в настоящее время и во все предшествующие экологические эпохи сухие климаты и сухие области



Рис. 5. Ареалы видов рода *Onobrychis*.

1 — *O. Vassiltchenkoii* A. Grossh.; 2 — *O. vaginalis* C. A. M.; 3 — *O. kachetica* Boiss. et Buhse  
4 — *O. Majorovii* A. Grossh.

земном шаре представляли и представляют локальное явление, правда иногда громадного протяжения, но все же не зональное, каким являются обычные гумидного характера климаты.

О прерывистом ксероморфогенезе в Средней Азии говорит так М. М. Ильин (1946). «Начиная с плиоцена, — пишет он, — вследствие горообразовательных процессов, поднявших в начале четвертичного периода такие мощные горные сооружения, как Тянь-шань и Памир-Алай, а также начавшегося в плейстоцене охлаждения в связи с наступлением ледникового времени, флора пустынь задерживает интенсивность своего развития, происходит вымирание многих элементов этой флоры, трансформация других в сторону большей мезофильности, переходом к реликтовому состоянию третьих».

И дальше: «Таким образом, плейстоценовый период существования ксерофитной флоры — это период временного переживания ею неблагоприятных условий». В заключение автор говорит: «Ксеротермический период характеризуется новой вспышкой формообразовательного процесса ксерофитов и расширения ареала последних, продолжающегося и поныне».

Приведенные здесь положения Ильина не вызывают возражений, кроме заключительной фразы о продолжающейся и поныне вспышке ксерофитных формообразовательных процессов. Как мы только что видели



Рис. 6. Ареалы видов рода *Onobrychis*.

1. *O. radiata* МВ.; 2 — *O. Bobrovii* А. Grossh.; 3 — *O. meschetica* А. Grossh.; 4 — *O. Tournefortii* Dsv.

на примерах кавказских растений, ксеротермическое видообразование угасает и начинается видообразование уже другого характера; нет сомнения, что подобное же явление имеет место и в Средней Азии, и на это обстоятельство следует обратить внимание монографам среднеазиатских групп цветковых растений.

Для четвертичного периода мы можем, как видно из сказанного выше, нарисовать достаточно достоверную схему смены ксероморфогенеза субксероморфогенезом. Такие смены в направлении эволюции цветковых растений на больших территориях во времена третичного периода, несомненно, имели место не один раз, но учесть эти изменения нам пока труднее из-за недостатка соответствующего палеонтологического материала. Нет сомнения, что в известные эпохи третичного периода ксероморфогенез

нез мог сменяться на одних и тех же территориях мезоморфогенезом, чтобы дальше вернуться снова.

Таким образом, процесс эволюции цветковых растений во времена третичного и четвертичного периодов характеризуется не ксероморфогенезом, а сменой различных равноценных направлений, причем последним уже рецентным направлением также является не ксероморфогенез, а субксероморфогенез.

Кроме того, необходимо также помнить, что в известные геологические эпохи на достаточно больших территориях могли одновременно



Рис. 7. Ареалы видов рода *Onobrychis*.

1. *O. Michauxii* DC.; 2— *O. Hohenackeriana* C. A. M.; 3— *O. Komarovii* A. Grossh.

существовать оба направления эволюции — и ксероморфогенез и мезоморфогенез. Обосновывая наличие древних пустынь Средиземья, М. М. Ильин (1946) указывает, что «все это, конечно, несколько не противоречит тому, что в то же третичное время имелись в той же области широко развитые мезофильные формации — тропические, а затем и субтропические».

Из всего сказанного ясно, какую сложную и пеструю картину представлял и представляет в настоящее время общий ход эволюции цветковых растений и как неправильны попытки многих авторов уложить этот ход в прокрустово ложе ксероморфогенеза.



## О ФАКТОРАХ ЭВОЛЮЦИИ

Говоря о построении филогенетических систем, М. Г. Попов считает возможным сказать о «гипнозе цветка». Можно говорить с таким же правом о «гипнозе ксероморфогенеза» в области построения флористико-генетических концепций.

Почему же так настойчиво и упорно выдвигается и пропагандируется теория ксероморфогенеза как основная линия развития всех цветковых растений? Объяснение можно отчасти найти в том, что ксероморфогенез, там, где он осуществляется, дает весьма резкие и заметные, бросающиеся



Рис. 8. Ареалы видов рода *Scutellaria*.

1, 2 — *S. Stevenii* Juz. и *S. taurica* Juz.; 3 — *S. Boissieri* D. Sosn.; 4 — *S. araxensis* A. Grossh.

в глаза морфологические изменения растительного тела, исследование которых даст обильный и благодарный материал для ботаника-флориста и систематика.

Иное дело с мезофитами; если мы легко можем перечислить громадное количество признаков ксероморфной структуры, то окажемся в большом затруднении, если нам нужно указать типичные признаки мезоморфного строения растений; морфологические признаки здесь расплывчатые, плохо выражены, далеко не всегда понятны с точки зрения мезоморфогенеза. Еще Варминг, творец теории жизненных форм растений по отношению их к воде, указывал на это обстоятельство, на наше неумение объяснить и понять строение мезофитов с точки зрения адаптации их тела к средним условиям снабжения их влагой.

Но почему нужно вследствие этого считать, что изменение условия в сторону увеличения недостатка влаги является могущественным фактором эволюции, а повышение и улучшение водоснабжения таковым не должно быть признано? Такое представление, конечно, в корне неправильно, противоречит самой сущности эволюционного процесса и только демонстрирует наше незнание, и отсюда непонимание определенных типов процессов, происходящих в природе. Вывод отсюда можно сделать только один: не отмахнуться от этих, еще мало изученных процессов, что бы сознательно делают все последователи прямолинейного признания первенства



Рис. 9. Ареалы видов рода *Scutellaria*.

1 — *S. orientalis* L.; 2 — *S. polyodon* Juz.; 3 — *S. hypopolia* Juz.; 4 — *S. oreophila* A. Grossh.; 5 — *S. aghestanica* A. Grossh.; 6 — *S. Karjaginii* A. Grossh.; 7 — *S. platystegia* Juz.; 8 — *S. hirtella* A. Grossh.; 9 — *S. Prilipkoana* A. Grossh.; 10 — *S. Sosnowsky* A. Takht.; 11 — *S. sevanensis* D. Sosn.; 12 — *S. darriensis* A. Grossh.; 13 — *S. darriensis* A. Grossh.; 14 — *S. araratica* A. Grossh.

ства ксероморфогенеза, а усилить работу по изучению этих, еще не известных нам в руки явлений.

Наконец, правильно ли общее положение, из которого вытекает и вся концепция ксероморфогенеза о том, что эволюция цветковых растений в кайнозойе зависит от фактора влаги, что она есть «борьба за влагу», как говорит об этом Е. В. Вульф? Думается, что такой подход к сложному и многогранному явлению эволюции односторонен и неполноценен. Что отношение к влаге является могущественным стимулом эволюционного процесса — это совершенно справедливо, но не только отношение растений к влаге определяет эволюцию. Неужели термические факторы так уже отстают на задний план, что они должны быть совершенно

позабыты или подчинены факторам влаги? А всевозможные иные изменения климатического и эдафического ряда? Очень мало освещен, например, вопрос о фотопериодизме как факторе эволюции; а так как перемещение растений на земном шаре из зон с длинным днем в зоны с коротким и обратно совершалось многократно, то нет никакого сомнения, что как фактор видообразования фотопериодизм играл во всяком случае значительную роль.

А. Н. Криштофович (1946), говоря о факторах эволюции в предшествовавшие геологические периоды, рассматривает их не односторонне, а комплексно. Приведем одно из его высказываний по этому поводу: «Наиболее мощным деятелем при эволюции растительного покрова являются климатические изменения и геологические явления, им сопутствующие или даже их обуславливающие, как орогенез, эпейрогенетические поднятия и опускания, размыв и пеплецизация, а также длительное воздействие даже стационарного климата при нормальном ходе определенных процессов, как денудация, деградация почв и т. п.». И в другом месте той же работы: «Все эти явления, в конечном результате сводящиеся к изменению климата (холод — тепло, сухость — влажность, различное распределение осадков по временам года), микроклимата, ландшафта и границ территории, являются самыми основными факторами изменения растительного покрова». Как видим, на первом месте Криштофович упоминает даже не влагу, а термический фактор.

Нельзя также пройти мимо такого могущественного комплексного фактора видообразования, правда локального, но тем не менее имеющего широчайшее распространение на земной поверхности, как процесс горообразования. По этому поводу приведем мнение Е. П. Коровина (1939): «Эколого-географическое распределение современных видов рода (*Ferula* L., — А. Г.) склоняет мысль к признанию горообразования, как события, с которым естественно связывается новое в эволюции рода прогрессивное направление».

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В процессе ксероморфогенеза очень резко выступает и бросается в глаза противоречие в жизни растения, создаваемое недостатком влаги; на базе этого противоречия происходит эволюционное движение ксерофитов и создание новых форм.

Но, подчеркивая это совершенно справедливое положение, сторонники ксероморфогенеза обычно закрывают глаза на те противоречия, какие создаются у мезофитов, так как они менее эффективны и с большим трудом поддаются учету. Тем не менее эти движущие эволюцию мезофитов противоречия очень глубоки и по существу не менее действительны, чем недостаток влаги у ксерофитов. К ним относятся в первую очередь недостаток пространства и недостаток света, под знаком которых живут растения в хорошо развитых мезофильных ценозах. Достаточно указать на многоярусность этих ценозов, достигающую особенного развития во влажном тропическом лесу, чтобы понять, каким могущественным фактором в жизни мезофитов является борьба за пространство и за свет.

Эти два противоречия почти нацело сняты в крайних ксерофильных ценозах.

Пространство как фактор эволюции в последнее время начинает выдвигаться ботаниками и здесь можно сослаться на высказывания С. С. Хохлова (1946), который на увеличении плотности растительного

населения на земном шаре основывает свои представления о создании под влиянием этого фактора совершенно нового типа растений.

Если мы признаем, что в своих окончательных выводах Хохлов впадает в крайность, то нельзя не согласиться с тем, что подчеркиваемым им значения пространства как фактора эволюции является плодотворной и перспективной идеей.

Таким образом, в развитии мезофитов имеются свои противоречивые движущие их эволюцию вперед, и в этом отношении мезоморфогенез так широко осуществляющийся в природе и связанный притом не с локальными, а с зональными явлениями на земном шаре, во всяком случае должен трактоваться наряду с ксероморфогенезом, а никак не на втором плане.

Правильнее всего считать, что осуществляющийся в природе мощный поток биоморфогенез идет несколькими равноценными и равноправными иногда сливающимися вместе струями, в том числе и ксероморфогенез, мезоморфогенез, гидроморфогенез, ореоморфогенез, термоморфогенез и т. д.

В отдельных физико-географических районах земного шара в определенное время может получить и действительно получает преобладание один из этих процессов, но из-за этого у нас нет никаких оснований выдвигать какой-либо из них, в частности ксероморфогенез в качестве ведущего процесса видообразования на всем земном шаре.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Василевская В. К., 1928. О значении анатомических коэффициентов как признака засухоустойчивости растений. Бот. журн. СССР, 23, 4.
- Василевская В. К., 1940. Анатомо-морфологические особенности растений холодных и жарких пустынь Средней Азии. Уч. зап. Лен. унив., 62.
- Вульф Е. В., 1934. Опыт деления земного шара на растительные области на основе количественного распределения видов. Л.
- Вульф Е. В., 1944. Историческая география растений. История флор земного шара. М.—Л.
- Гешкель П. А., 1946. Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения. Тр. Инст. физиол. раст. АН СССР, 5, 1.
- Гончаров П. Ф., 1944. Астралаги СССР (опыт систематического и флористического анализа одной из наиболее полиморфных растительных групп). Сов. бот., 6.
- Гроссгейм А. А., 1939. Типы реликтов. Изв. Азерб. фил. АН СССР, 6.
- Гроссгейм А. А., 1945. Кавказские представители секции *Lupularia* Нави рода *Scutellaria* L. Изв. Азерб. фил. АН СССР, 3.
- Гроссгейм А. А., 1946а. Критические заметки по систематике и географии кавказских представителей секции *Humenobrychis* DC., рода *Onobrychis* (L.) Adans. Изв. Азерб. фил. АН СССР, 12.
- Гроссгейм А. А., 1946б. Обзор кавказских представителей секции *Hololepis* Vge. рода *Astragalus* L. Изв. АН Азерб. ССР, 7.
- Гроссгейм А. А., 1946в. Обзор кавказских представителей секции *Malacotrichia* Vge. рода *Astragalus* L. Изв. АН Азерб. ССР, 3.
- Заленский В., 1904. Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений. Изв. Киев. политехн. инст., 4, 1.
- Заленский В., 1922. О признаках засухоустойчивости у растений Юго-Востока. Сельск. и лесн. хоз., 12.
- Зеров Д. К., 1946. Учение о ксеротермических периодах в ботанической географии. Мат. ист. флоры и раст. СССР, 2.
- Ильин М. М., 1946. Некоторые итоги изучения флоры пустынь Средней Азии. Мат. ист. флоры и раст. СССР, 2.
- Келлер Б. А., 1928. Проблемы ботанического изучения пустынь и засоленных почв. Журн. Русск. бот. общ., 13.
- Келлер Б. А., 1941. Борьба за Дарвина. Л.
- Келлер Б. с соавторами, 1933—1934. Очерки по экологии растений. Сов. бот., 1.
- Коккина С., 1935. Водный режим и внутренние факторы устойчивости растений Кара-кумов. Пробл. растениев. освоения пустынь, 4.

- Комаров В. Л., 1940. Учение о виде у растений. М.—Л.
- Коровин Е. П., 1928. Род *Scaligeria* и его филогенез. Тр. САГУ, сер. 8, 2.
- Коровин Е. П., 1939. Дифференцирующая роль условий существования в эволюции растений. Род *Ferula* L. Тр. Лабор. эволюц. морф. и экол. АН СССР, 7.
- Криштофович А. Н., 1946. Происхождение и развитие мезозойской флоры. Тр. юбил. сессии, секц. геол.-почв. наук. Лен. унив. Л.
- Криштофович А. Н., 1946. Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы. Мат. ист. флоры и раст. СССР, 2.
- Культпасов М. В., 1946. Этюды по формированию растительного покрова жарких пустынь и степей Средней Азии. Мат. ист. флоры и раст. СССР, 2.
- Максимов Н. А., 1926. Физиологические основы засухоустойчивости растений. Прилож. 26 к «Тр. прикл. бот., ген. и сел.». Л.
- Максимов Н. А., 1930—1931. Физиологическое значение ксероморфной структуры. Тр. прикл. бот., ген. и сел., 25, 3.
- Малеев В. П., 1939. О следах ксеротермического периода на северо-западном Кавказе. Сов. бот., 4.
- Малеев В. П., 1941. Третичные реликты во флоре западного Кавказа и основные этапы четвертичной истории его флоры и растительности. Мат. ист. флоры и раст. СССР, 1.
- Овчинников П. Н., 1940. К истории растительности Средней Азии. Сов. бот., 3.
- Павлов Н. В. и С. Ю. Липшиц, 1934. Эскиз флористических элементов Сырдарьинского Кара-тау. Сов. бот., 1.
- Попов М. Г., 1927. Основные черты истории развития флоры Средней Азии. Бюлл. САГУ, 15.
- Попов М. Г., 1940. Опыт монографии рода *Eremostachys*. Нов. мемуары Моск. общ. исп. прир., 19.
- Ревердатто В. В., 1935. Краткий обзор видов *Adenophora*. Сист. зам. герб. Томск. унив., 3—4.
- Сергеев Л. И. и К. И. Сергеева, 1945. О биологии некоторых ксерофитов северо-восточного Ирана. Изв. Туркм. фил. АН СССР, 5—6.
- Сосновский Д. И., 1943а. Опыт хронологизации основных фитоценозов восточной Грузии. Сообщ. Груз. фил. АН СССР, 4, 2.
- Сосновский Д. И., 1943б. Оригиналы и аутентики представителей флоры Кавказа. I. Аутентики музея Грузии. Род *Quercus* L. Вестн. Гос. муз. Грузии, 12А.
- Федоров Ан. А., 1943. Кавказские представители рода *Pyrus* L. s. str. Ереван.
- Хохлов С. С., 1946. Бесполосеменные растения. Уч. зап. Саратов. унив., 16, 1.
- Шенников А. П. и А. Ф. Иоффе, 1944. К биологии пустынных знаков-эфемеров. Бот. журн. СССР, 29, 1.
- Шостаковский С. А., 1937. Ксерофилия и видообразование. Сов. бот., 3.
- Engler A., 1879—1882. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt in den Florengebiete seit der Tertiärperiode. I—II.
- Engler A., 1914. Über Herkunft, Alter und Verbreitung extremer xerothermier Pflanzen. Sitzungsb. Preuss. Acad. Wissenschaft., 20.
- Schimper A. F. W., 1935. Pflanzengeographie auf physiologischen Grundlage. 2. Aufl. Jena.
- Schimper L. Ph., 1896. Traité de paléontologie végétale. Paris.

## ПРИНЦИПЫ ФЛОРИСТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ В ОБЛАСТИ АЛЬГОЛОГИИ ВОДОЕМОВ КОНТИНЕНТА

Н. Н. Воропихин

Вид есть совокупность поколений, происходящих от общего предка и под влиянием среды и борьбы за существование обособленных отбором от остального мира живых существ; вместе с тем вид есть определенный этап в процессе эволюции.

В. Комаров (1938)

География водорослей является одним из наиболее трудных и запутанных вопросов учения о растениях.

В. Арнольди (1928)

«Центром тяжести этой „Флоры“, как и всякой другой, — пишет В. Л. Комаров в своем предисловии к «Флоре СССР» (Комаров, 1934, стр. 5), — является повидовое описание растений». Такое, повидовому, простое задание, возлагаемое на флористические исследования, в действительности заключает в себе исключительные трудности. «Вид — основная единица, с которой мы имеем дело, — читаем несколькими строками дальше, — с видом каждый ботаник-систематик возится в течение всей своей жизни, тем не менее, на вопрос, „что такое вид“ отвечает с трудом или же вовсе не отвечает». Происходит это потому, разъясняет автор, что явление вида в самой природе «отличается большой неопределенностью». «Легко было давать краткие определения вида пока вид считался постоянным. Но с появлением и укреплением эволюционного учения и постепенного вскрытия диалектичности соответствующих процессов природы стало чрезвычайно трудным заковать в неподвижную формулу вечную и изменчивую сущность вида». Таким образом, и в флористических исследованиях в области альгологии первостепенной задачей является выяснение состава видов водорослей в данном районе, задача, непосредственно упирающаяся в вопрос о виде. Но если сущность и содержание понятия «вид» представляет, как мы только что видели, целую проблему в систематике цветковых растений, то как же обстоит дело с водорослями? За недостатком места я не могу касаться этого вопроса в подробном историческом аспекте и ограничусь лишь несколькими наиболее яркими примерами высказываний по этому поводу крупнейших альгологов и некоторых последователей их.

Взгляды старых авторов, авторов первой половины XIX в., важнейшими представителями которых являлись К. Агард (С. Agardh, 1820), Кютцинг (Kützing, 1833) и последующие, отличались большим своеобра-

нием, верой в трансформизм организмов, в превращение не только одних форм водорослей в другие, но даже в роды различных семейств и классов высших споровых. В работах Хансгирга (Hansgirg, 1885) утверждается представление о полиморфизме водорослей, по существу близкое к учению о метаморфозе, но с более узкими границами превращений, не выходящими за пределы класса водорослей. Хансгирг устанавливал «видовые ряды», в которых та или другая водоросль являлась завершением в качестве вполне развитой формы ряда менее совершенных. Иногда ряды заключали в себе до 35 форм, известных под разными видовыми названиями. Близки к взглядам Хансгирга представления Хр. Гоби (1894) и др.

Я остановился лишь вкратце на взглядах трансформистов и полиморфистов типа Хансгирга и его последователей, так как направления эти в русской литературе освещены с достаточной полнотой в работах А. А. Еленкина (1936, стр. 413—424) и О. В. Троицкой (1933, стр. 115—118). К тому же они в настоящее время представляют лишь исторический интерес. Однако необходимо отметить, что именно работам альгологов первой половины XIX в. мы обязаны обильным накоплением фактически пользующийся широкой известностью и не утративший своей ценности и поныне атлас Кютцинга «*Tabulae Phycologicae*» в 20 томах с 1900 красочными таблицами рисунков. Кютцингу принадлежат описания значительного количества видов водорослей, из которых многие сохранили свое значение до нашего времени. Интересно отметить, что практика установления новых видов шла в разрез с теоретическими представлениями Кютцинга. В одной из работ (Кютцинг, 1845) он утверждал, что у водорослей в сущности, нет «видов» в собственном смысле этого слова, а имеются лишь формы, представляющие, как мы уже знаем, лишь ступени в ряде развития некоторых более высоко организованных растений.

К отрицанию возможности установления видов у низших водорослей пришел также Нэгели (Naegeli, 1849), впрочем, на основании совсем иных соображений: он отмечал, что современные ему знания низших водорослей далеко недостаточны для того, чтобы решать вопрос о проблеме вида в этой группе растений. Но, вообще говоря, положительное решение этой проблемы для низших водорослей он считал неоспоримым.

Во второй половине XIX в. появились работы, пытавшиеся ввести систематический порядок в известную для того времени массу форм. Для синезеленых водорослей это было сделано трудами Тюрэ (Thuret, 1875), Борнэ и Флао (Bornet et Flahault, 1886—1888) и др. Множество ранее описанных форм были объединены этими авторами под одним видовым названием, причем в некоторых случаях объединялись до 50 синонимов. Еленкин (1936, стр. 469) называет этот период в истории альгологии «синтетическим», отмечая его продолжительность до настоящего времени, например сводки Гейтлера (Geitler, 1925, 1932). Разбирая характер видовых единиц в монографии Борнэ и Флао, он отмечал их построение как на объективных данных, так и в значительной степени и на субъективных взглядах обоих авторов. Резче всего выразилось расхождение взглядов Еленкина и французских ученых в понимании объемов вида *Nostoc commune* и состава секций *Intricata* и *Humifusa*, из 11 видов которых у Борнэ и Флао 9 вошли в синонимы *Nostoc Linckia* (Roth) Elenk. mut. Еленкин следующим образом аргументирует необходимость объединения большинства видов указанных секций (Еленкин, 1936, стр. 436): «Я, разумеется, нисколько не сомневаюсь в том, что формы, квалифицированные ими, как виды, действительно существуют в природе, но считаю, что установленные ими типы очень редко встречаются в есте-

ственных условиях обитания, а большей частью попадаются разнообразны, промежуточные их формы, вследствие чего точное определение описанных ими „видов“... затруднительно, а большей частью даже совершенно невозможно. Это обстоятельство является доказательством того, что мы имеем здесь не виды, а формы, тесно связанные друг с другом разнообразными переходами, представляющими промежуточные формы, которых „видовые“ признаки различно комбинируются между собой.

Но что же собственно представляют такие сильно полиморфные видовые единицы, как *Stratonostoc commune* (Vauch.) Elenk. и *Str. Linckia* (Roth) Elenk., в объемах, установленных мною? Популяции это или же „элементарные“, т. е. далее неразложимые виды, из которых каждая характеризуется наследственно однородной плазмой в смысле чистой линии или клона? Вопрос этот, конечно, может быть окончательно решен только методом чистых культур, а пока условно я считаю формы каждого из этих видов модификациями наследственно однородной плазмы. Подробнее на вопросе о низших таксономических единицах Еленкин остановился в другой своей работе (Еленкин и Голлербах, 1936, стр. 254). «У синезеленых водорослей, как известно, совершенно отсутствует половой процесс... Поэтому состав видовой единицы у *Cyanophyceae* менее сложен, чем у большинства других растений. Так, наблюдаемые в природных условиях сильно полиморфные виды синезеленых водорослей во многих случаях (например *Gloeocapsa alpina*, *Gl. magma*, *Tolypothrix Elenkinii* и др.), несомненно, представляют клоны, т. е. биотипы, модифицирующие в широких пределах. С другой стороны, у *Cyanophyceae*, как указывалось выше, нередки также и видовые популяции, состоящие из нескольких или многих элементарных видов или физиологических рас, но последние, выявленные с помощью чистых культур от одной особи, большей частью совпадают с понятием о клонах (биотипах). Таким образом, промежуточное звено между линнеоном и биотипом, т. е. „жорданон“, здесь обычно выпадает» (Еленкин, 1936, стр. 438).

По поводу других внутривидовых таксономических единиц автор высказывает следующие соображения. Некоторые элементарные виды или физиологические расы, выделенные в чистые культуры, в современных сводках обозначаются в качестве форм. Таким образом, наряду с модификационными формами, в состав вида входят также и формы константные. В других случаях подобные же константные формы фигурируют в качестве разновидностей. По мнению автора, «это еще больше способствует путанице внутривидовых номенклатурных обозначений и лишней разговора в пользу того, что от неопределенного и нередко двусмысленного термина — „разновидность“ лучше всего совершенно отказаться в систематических работах по альгологии» (Еленкин, 1936, стр. 437). Мелкие константные формы, соответствующие элементарным видам или физиологическим расам, автор все же рекомендует помещать среди модификационных форм вида, «чтобы не нарушать принятого теперь принципа номенклатурно-таксономического обозначения таких мелких видов, которые в морфологическом отношении очень трудно, а иногда и совершенно невозможно отличить от близких, хорошо выраженных видовых единиц. Эти последние в таком оформлении по своему объему приближаются уже к видовой единице высших растений, известной теперь под названием „линнеон“» (Еленкин, 1936, стр. 437). Мне кажется, такая рекомендация

<sup>1</sup> Как видно из высказываний Еленкина (1936, стр. 412, 437), структуру вида у высших растений он представлял себе по известной схеме линнеон—жорданон—биотип.



еще более запутывает вопрос о таксономических единицах водорослей, так как в одних случаях полиморфные биотипы в понимании Еленкина фигурируют в качестве самостоятельных «видов» (например *Gloeocapsa alpina*, *Gl. magma*, *Tolypothrix Elenkinii*, см. Еленкин, 1936, стр. 438), а в других — входят в состав «линнеонов» в качестве формы среди модификационных форм данного «линнеона».

Хустедт (Hustedt, 1937), автор сводок по диатомовым (1927—1937 и 1930) в своей работе уточняет содержание понятия низших таксономических единиц у диатомовых водорослей. Исходя из признания космополитизма диатомовых, он считает невозможным решать вопросы таксономии на основании локальных данных. Только совместные усилия ряда исследователей, контролирующих и дополняющих друг друга, дают полную картину для систематического суждения. Вместе с тем необходимы точные ограничения таких понятий, как разновидность (*varietas*) и форма (*forma*), так как ни в одном из отделов описательной зоологии и ботаники так не злоупотребляли этими терминами, как в группе диатомовых.

Разновидностями автор считает мелкие систематические единицы, отличающиеся от видов, к циклу которых они принадлежат, только одним или немногими признаками, на наш взгляд незначительными, но наследственными. Они константны и не связаны промежуточными формами с видом (иногда встречаются ложные переходы или промежуточные мутации). При всех обстоятельствах, независимо от условий среды, разновидности сохраняют свои морфологические особенности, пока не наступает новая мутация.

Замечу, что такое понимание разновидностей в точности совпадает с объемом «вида» у чешского альголога Чурда (Czurda, 1932) и совершенно не соответствует дарвиновскому пониманию разновидности как зачинающегося вида.

Форма в представлении Хустедта не наследственна, не константна, это лишь стадия или форма роста, обусловленная внешней средой или же входящая закономерно в цикл развития организма. В том и другом случае они могут возвращаться к виду и вообще связаны с ним непрерывными переходами и практически неотделимы от вида. Большинство встречающихся в природе вариаций должны рассматриваться в качестве форм.

Автор отмечает наличие закономерных изменений в морфе клеток диатомовых, возникающих при делениях в последовательных поколениях, причем образуются формы более широкие, но с упрощенными очертаниями; при регенерации наблюдается возврат этих форм к исходному типу. Эти наблюдения в природе вполне совпадают с данными, полученными Гейтлером (1932) в культурах. Однако тождественные таким упрощенным формам клетки могут возникать и в результате воздействия экологических факторов, причем потомство их может сохранять характерные для них очертания. Поскольку допустимо существование постепенности в изменении экологических факторов, постольку может существовать в пределах вида непрерывный морфологический ряд экологических форм. Наиболее легко различимые крайние члены ряда могут быть отмечены как «пограничные вариации» (*Grenzvariationen*); их также следует квалифицировать в качестве форм. Хустедт (1937) подробно останавливается на уточнении понятия «тип» у диатомовых водорослей. Автор высказывается против признания «типом» первого описания организма. Обращая внимание на отмеченные выше случаи совершенно закономерного изменения в морфе последовательных делений, Хустедт считает единственно возможным признавать «типом» не отдельные инди-

видуумы, а всю совокупность поколений (до образования аукоспор) того ряда генераций, который развивался в оптимальных условиях среды.

Возвращаясь к вопросу об изменчивости диатомовых, Хустедт делит все кремнеземки на две группы. К первой относятся виды, у которых крайняя изменчивость является столь характерной, что уже в том же самом биотопе они развивают большое количество вариаций. Конечные члены такого ряда форм нередко значительно отличаются друг от друга, но постоянно связаны непрерывным рядом промежуточных форм; последняя, как правило, наблюдается в одном и том же материале. Вторую группу образуют виды, вариации которых возникают лишь как реакция на изменяющиеся экологические условия.

В связи с этим автор дает такое «правило» для разграничения видов:

1. Близко родственные формы, встречающиеся рядом друг с другом в одинаковых экологических условиях, не образуя непрерывных переходов, предположительно являются разными видами или, по крайней мере, должны быть отмечены как таковые до тех пор, пока возможное тождество их не будет очевидно доказано.

2. Различные формы, мнимо связанные друг с другом конвергентными рядами, но обитающие в разобщенных друг с другом географических областях, являются, вероятно, различными видами.

Замечу, что в этом случае Хустедт был вынужден отступить от признания космополитизма диатомовых. Географическим и экологическим методами автор рекомендует пользоваться также для выяснения систематического положения так называемых средних и минимальных (Kümmmerformen) форм диатомовых.

Соображения Хустедта имеют преимущественно систематическое значение, частью номенклатурный и чисто практический интерес. Вопросы систематического характера часто и нередко горячо дискутируются. Основной, принципиальный вопрос: что такое вид — остается не освещенным в литературе. Эке Берг (Berg, 1944), обращая внимание на крайнюю изменчивость диатомовых, считает современную таксономию мелких подразделений чисто субъективными представлениями. Названия видов являются довольно произвольно выбранными точками в сетке перекрещивающихся линий форм. Таксономические затруднения были бы несколько облегчены, если бы мы отказались от малоподвижных представлений деления живых существ на виды, подвиды и пр.

Подобно звездному небу, где наряду с солнцами, планетами и спутниками их имеются также туманности, так и у диатомовых мы имеем не только виды (в небольшом количестве), но и туманные скопления форм, из которых ни одна не занимает центрального положения, но которые местами слагаются в ясные линии и серии форм. Было бы неразумно пытаться втиснуть каждую частицу из этого «тумана» форм в старую схему «вида» и прочих таксономических подразделений: очертания их для этого недостаточно обрисованы. Таким образом, § 10 части II Интернациональных номенклатурных правил, гласящий: «каждое растение принадлежит, исключая помесей и химер, к какому-либо виду (species) . . .», действителен не во всех случаях.

Автор останавливается на примере типов *Eunotia praeurupta-monop* и *E. arcus*. Типы эти варьируют и связаны друг с другом даже не одной линией переходных форм, а целой широкой полосой линий, причем исходные точки каждой линии несколько отличаются друг от друга, также, как и конечные точки их. Таким образом, оба «вида», *E. praeurupta-monop* и *E. arcus*, состоят каждый из центрального скопления форм, входящих в состав каждого основного типа, и из скоплений вариантов, образующих

так называемые «формы». Сходные, более или менее ярко выраженные отношения можно подметить и в других случаях среди рода *Eunotia* (например *E. pectinalis* и др.). Такие группы форм никоим образом не могут быть названы видами в обычном понимании этого термина. Если признать правильным, что формы, входящие в состав скоплений, могут быть разного происхождения, то таковые скопления следовало бы рассматривать как группировки параллельных форм, причем родство их могло бы быть и недостаточно близким. Для таких скоплений автор предлагает применять «видовые» названия во множественном числе, например *E. arca*, *E. pectinales* и т. д., что должно отразить их разнотипное происхождение.

В заключение Берг считает не лишним подчеркнуть, что он не имел в виду отрицать существование настоящих видов у низших организмов: он хотел бы лишь предохранить представление о виде от безмерного субъективизма и наметить пути для объективного исследования.

Как я отметил уже в своей работе об изменчивости *Closterium* (Воронихин, 1926а), вопрос о значении изменчивости у десмидиевых неоднократно обсуждался в альгологической литературе. Особенного внимания заслуживает работа Клебса (Klebs, 1880). При изучении флоры десмидиевых Восточной Пруссии автор натолкнулся на факт исключительного многообразия форм в составе этого семейства водорослей и пришел к заключению о существовании у десмидиевых сравнительно небольшого количества основных форм, которые, благодаря исключительной им свойственной изменчивости, способны образовать большое количество разнотипностей. Формы, связанные между собой близким родством, Клебс группирует в крупные циклы, внутри которых эти формы располагаются в ряды: вариационные ряды Клебса. Представители рядов возникают один из другого, являя последовательное ступенчатое развитие того или иного морфологического признака. Отдельные ступени вариационных рядов могут стать исходными точками для новых рядов, образуя в общем с трудом распутываемый клубок различных вариаций. По мнению Клебса, вопрос о границе вида в сем. *Desmidiaceae* при современном ему состоянии знаний не может быть решен с полной точностью.

Противоположную позицию в этом вопросе занял Г. Вест (West G., 1898—1900), утверждавший, что большинство известных форм десмидиевых представляет хорошо очерченные, хотя иногда и близкие друг к другу виды, изредка образующие нестойкие вариации, обусловленные случайными переходящими причинами.

Во время изучения закавказских представителей рода *Closterium* я обратил внимание на три комплекса форм, которые группировались вокруг трех типов: *Closterium spetzbergense* Vorge, *Cl. lanceolatum* Ktz. и *Cl. moniliferum* Ehrb. (Воронихин, 1926а). Эти группы образовали трансгрессивные ряды, соединявшие один классический вид с другим, встречаясь нередко вместе в одном и том же водоеме. Отдельных представителей этих рядов я отождествлял с теми мелкими константными формами генетического родства, которые наблюдали Бахман (Bachman, 1906) у *Ceratium*, Кроу (Crow, 1923) у *Microcystis*, а Шода (Chodat, 1913) — в своих культурах *Scenedesmus*. Поскольку возможно было судить без применения эксперимента, я считал эти формы элементарными видами или расами, группирующимися в широких границах линнеевских видов. В моем представлении элементарные расы являлись самыми малыми наследственными таксономическими единицами, познаваемыми морфологическим методом изучения. Уже в то время я отметил некоторую зависимость их распространения от физико-химических условий водоемов

и предполагал возможным формирование различных комплексов рас в разных географических районах.

В. И. Полянский (1936, стр. 69) в своей большой и интересной работе, посвященной вопросу о таксономических единицах у низших водорослей, предлагает взамен принятого мною термина применение «нейтрального» термина «*microspecies*», в свое время предложенного Остенфельдом для всех этих мелких форм, характеризующихся константными различиями, каковы бы они ни были. По Полянскому, «„*microspecies*“ также является наименьшей различимой нами константной единицей, которая то равна „виду“, то только части его» (стр. 71). Многие виды синезеленых водорослей представляют собою подобные *microspecies*. Однако при наличии большого гиагуса появляется «новая единица», которая может охватить несколько *microspecies*. Эту единицу можно назвать «*macrospecies*». Некоторые виды синезеленых водорослей и являются такими *macrospecies*. Следуя Шода, Полянский отмечает моно- и поливалентность видов в зависимости от количества заключенных в них *microspecies*. В процессе эволюции вида *macrospecies* возникает на основе *microspecies*.

Останавливаясь на вопросе о группировках *microspecies*, автор отмечает три случая, причем в первом имеет место «постепенно-непрерывный ряд мелких *microspecies*, почти или совершенно без hiatus между ними. Здесь границы *macrospecies* крайне широки, иногда соответствуют границам рода, например у *Beggiatoa*). Следующий случай (тот, когда между *microspecies* наблюдается более или менее отчетливый морфологический hiatus... Здесь *microspecies* уже повысились в ранге до моновалентных *macrospecies*). И, наконец, третий случай — случай известного «сгущения» *microspecies*, причем каждое такое «сгущение» более или менее хорошо отграничивается от другого подобного же «сгущения». Здесь из массы неотдивергированных *microspecies* выделяются поливалентные *macrospecies*, hiatus увеличивается, вид повышается в ранге (стр. 71). Полянский отмечает, что познание вида у фанерогамов и у криптогамов часто шло обратными путями. У первых дело началось с линнеона, который впоследствии начал дифференцироваться на жорданоны. У криптогамов же во многих случаях, при малом количестве отличительных признаков и выискивании даже самых мелких различий, дело начиналось с *microspecies*, число которых возрастает с началом применения экспериментального метода в систематике водорослей. Однако дальнейшая задача систематики водорослей заключается не только в дифференцировании, но и в интегрировании. «Насущно необходимым является в этой работе внедрение географического принципа, а также экологический подход» (стр. 73). «В таком случае наши современные „виды“, т. е. *microspecies*, займут в пределах подобных больших истинных видов свое настоящее подobaющее им место в виде мелких внутривидовых константных единиц» (стр. 74).

Таким образом, в высказываниях Полянского мы находим подтверждение моей мысли о необходимости применения экологического и географического методов в изучении распространения элементарных рас и их комплексов (1926а, стр. 354—356). Некоторые расхождения во взглядах с Полянским отмечены в моей недавней работе о полиморфизме *Spirulina platensis* (Воронихин, 1946, стр. 242). Работу Полянского с призывом к синтезу в систематике приходится, конечно, относить к исследованиям «синтетического» направления в альгологии, как называл подобные работы Еленкин. Но параллельно указанным работам «синтетического» характера, обобщавшим данные прежних авторов методом морфологического изучения преимущественно гербарного или консервиро-

ванного материала, продолжало развиваться и другое, «аналитическое» направление, обогащенное новым методом исследования — изучением клонов в чистых культурах.

Бейеринк (Beyerinck, 1890) был первым, применившим метод чистых культур для целей систематики водорослей. Позже метод этот получил широкое развитие в работах Шода и его школы. Эти работы установили существование крайнего полиморфизма у одноклеточных зеленых водорослей. Так, в одной из ранних работ (Chodat et Malinesco, 1893, стр. 189) была отмечена изменчивость *Scenedesmus acutus*, обнаружившего наличие фаз *Dactylococcus*, *Raphidium* и *Pleurococcus*. Авторы пришли к следующему выводу: *Scenedesmus* и *Dactylococcus* — один и тот же вид, имеющий фазы *Pleurococcus*, *Gloeocystis* и *Raphidium*. Для *Scenedesmus obliquus* были указаны стадии *Dactylococcus* и *Protococcus* (Шода, 1902, стр. 211).

В другой работе Шода формулирует понятие полиморфизма как индивидуальной изменчивости в цикле развития организма (Шода, 1909, стр. 11). Наряду с этим, исследования Шода приводят его к убеждению в существовании у зеленых водорослей мелких видов, отличающихся друг от друга не только биологией, но и морфологическими признаками. Однако последние с трудом или вовсе не различимы при изучении материала в естественных условиях, где такие виды нередко обитают рядом (Шода, 1913, стр. 6). Различия между указанными мелкими видами проявляются в культурах на стандартной среде и выражаются не только в различной скорости роста, различиями в образовании хлорофилла или дополнительных пигментов, но и различием в морфологии колоний, их конфигурации, окраске, характере поверхности. Эти виды в большинстве случаев вполне отвечают обычно принятому представлению о виде.

Можно предположить, говорит Шода (1913, стр. 5), что количество таких видов в природе безгранично. Выделенные в чистую культуру бактериологическим методом такие «чистые линии», возникшие из одной клетки с их последующими поколениями образуют «позитивный вид» (Шода, 1914, стр. 734; 1926, стр. 97). Большая часть видов в природе, различаемых описательной ботаникой, является комплексами элементарных видов, а следовательно, смесью чистых линий (Шода, 1914, стр. 736).

Вид есть единица, определяемая разными методами: 1) вид линнеевский, познаваемый суждением и различаемый своей морфологией, и 2) виды позитивные, выделяемые в культурах. Наряду с морфологическими видами, существуют подчиненные формы: виды биологические, термические, физиологические и др. (Шода, 1914, стр. 84).

Подытоживая в докладе V Международному Конгрессу генетиков результаты своей свыше 30-летней деятельности, давшей автору более 300 видов в чистых культурах, Шода (1928) отмечает, что мелкие виды, группирующиеся вокруг вида, принятого за тип, отличаются от последнего постепенными переходами, связывающими крайние формы. Константность каждой чистой линии кажется очевидной, так как многие из них поддерживаются в культуре свыше 30 лет. За весь долгий период работы Шода никогда не наблюдал резко выраженных мутаций, однако существование серий элементарных видов указывает, по мнению Шода, на происхождение их путем мелких мутаций. Это предположение ему удалось подтвердить в культурах *Chlorella rubescens* Chod., полученных из одной клетки при помощи микроманипулятора (Шода, 1929, стр. 31).

Работы Шода по полиморфизму водорослей встретили, как известно, много возражений.<sup>1</sup> Отрицательно были встречены некоторыми альгологами и представления Шода об элементарных видах. Так, Вилле (Wille, 1911) считал преждевременным перенесение результатов экспериментальных исследований элементарных рас у высших растений в область альгологии. Изменения формы одноклетных зеленых водорослей в разных условиях культуры он был склонен считать скорее за инволюционные формы, чем за проявление полиморфизма (Вилле, 1919). Что касается стремления обозначать отдельным наименованием любую уклоняющуюся от типа форму, как это казалось Вилле, то это может повести, по его мнению, к еще большей путанице в систематике низших растений, чем это было в до-линнеевское время в систематике высших.

Несмотря на критическое отношение к работам Шода со стороны такого крупного авторитета в альгологии, каким был Вилле, метод чистых культур в применении к систематике водорослей получил дальнейшее развитие.

В 20-х годах текущего столетия пражский альголог Чурда (Czurda) предпринял пересмотр системы *Zygnemales*. Ранее существовавшие системы по мнению Чурда, были неудовлетворительными в связи с переоденкой или недооценкой ряда признаков; наряду с этим, некоторые признаки систематического значения вовсе не принимались во внимание прежними авторами. Исследования Чурда, проведенные в клональных культурах, выяснили систематическую значимость отдельных признаков, в результате чего им была проработана новая система *Zygnemales* (Чурда, 1932). В качестве «вида» Чурда (1931, 1932) принимает пробы, отличающиеся от других хотя бы в одном признаке. Так как, по мнению Чурда, не существует всеми принятых и во всех случаях применяемых критериев установления подчиненных виду таксономических единиц (разновидности, формы), автор совершенно отказывается от этих понятий в своей системе (Чурда, 1930, стр. 18; 1931, стр. 275; 1932, стр. 54). При таком понимании объема вида количество видовых единиц в системе Чурда значительно возросло по сравнению с обработкой *Zygnemales* в 1-м издании той же «Флоры» Папшера: мы имеем 227 видов у Чурда против 94 видов в обработке Борге (Borge, 1913). Однако далеко не все приведенные в «Флоре» виды были изучены автором в культурах. Можно сказать с полной уверенностью, что дальнейшие работы с клональными культурами значительно увеличат количество видов в смысле Чурда в порядке *Zygnemales*.

Возвращаясь к работам Шода, я должен отметить, что его работы содержат крупнейшие ошибки не только в методике постановки эксперимента, но и в более глубоком, принципиальном отношении. Одной из крупнейших ошибок Шода являлся фактический отрыв от природы отрицательное отношение Шода к той систематике, которая базируется на изучении организмов в природных условиях. Шода (1914, стр. 73) называл такую систематику «гадательной». Он был убежден, что флористические исследования, отмечающие распространение водорослей в разных странах, не подвигают вперед наших знаний; они служат лишь доказательством безмерно широкого распространения этих водных растений, которые являются квазиубиквистами (*quasi-ubiquistes*) (Шода, 1913, стр. 26).

Высказанные Шода взгляды, несомненно, являются результатом переоценки значения «позитивной» систематики и ее методов. «Опыт далеко

<sup>1</sup> Сводку литературы по этому вопросу см. в работах Рихтера (Richter, 1914, стр. 341). Критику работ Шода и его школы мы имеем также в работе Троицкой (1932, стр. 118 и след.).

покрывает наблюдения, — говорит Комаров в своей замечательной книге о виде, — хотя бы потому, что наблюдение может и должно охватывать массовый материал, мыслимый и в пространстве и во времени. Опыт всегда кратковременен, геологически мыслимый он даже мгновенен и поэтому дает более ограниченное понимание вида» (Комаров, 1944, стр. 90). Мне лично кажется, что в систематике водорослей эксперимент должен идти рука об руку с изучением материала в природных условиях; последнее, однако, является базой исследовательской деятельности.

Возвращаясь к вопросу о виде, я полагаю, что вид как этап эволюции по существу своему должен быть поливалентным, обнимая собой множество константных мелких форм разной степени выражения физиологических и морфологических различий (Воронихин, 1946, стр. 243). Эти формы представляют собой не «мелкие внутривидовые константные единицы», как, например, характеризует их Полянский (1936, стр. 74), но самое существо вида. Наиболее резко выраженные направления изменчивости внутри вида интересно и необходимо классифицировать, но вряд ли кто решится подойти к классификации всех возможных константных вариантов в пределах вида, ибо, как полагает Шода, количество элементарных видов, существование которых можно предположить, безгранично, «сияя им — легион» (Шода, 1913, стр. 5).

Мы рассмотрели в кратком и далеко неполном историческом аспекте представления о виде у крупнейших альгологов и последователей их. Эти представления очень разноречивы, некоторые — формальны, и очень многие оставляют в стороне основной вопрос — вопрос о сущности вида. Практически отсюда вытекают крайние затруднения в работе флористов, так как в разных специальных исследованиях и сводках материал трактуется разное, нередко на страницах одной и той же книги. Возникает необходимость выработки определенного представления о виде. Для нас, владеющих эволюционным учением Дарвина, ясно направление этих поисков. Я полагаю, что то общее определение вида, которое дано В. Л. Комаровым (1944, стр. 244), вполне приложимо к понятию вида у водорослей. На основе этого определения и детализации его в связи с особенностями эволюционного развития водорослей должны быть определены границы видов водорослей в монографиях и «Флорах».

Такова первая задача флористической альгологии водоемов континента. Но сравнительное изучение состава видов в разных районах выдвигает еще и другую проблему не меньшего теоретического значения и интереса — вопрос о распространении водорослей в водоемах различных географических областей, вопрос о географии водорослей континентальных водоемов. Как же обстоит дело с этой второй задачей — распространением водорослей в водоемах континента?

Выше мы видели, что по поводу зеленых водорослей Шода (1902) высказывался как о растениях наиболее вездесущих, насколько это можно себе представить. Такой знаток водорослей, каким был Шмидле (Schmidle, 1900, стр. 160), не находил нужным в своих систематических списках давать подробные указания мест нахождения водорослей на том основании, что для науки-де совершенно безразлично знать точные местонахождения подобных убиквистов. Буквально ту же мысль повторяет Шода через четверть века (1926). Гребнер (1914, стр. 124) полагал, что «для пресноводных водорослей, принимая во внимание почти полную однородность условий их существования на всей земле, более удивительным представляется существование видов с ограниченным распространением». По мнению Везенберга-Лунда (Wesenberg-Lund, 1910, стр. 32),

состав форм пресноводного планктона представляет пример невероятного космополитизма.

Из новейших авторов сторонником космополитизма пресноводных водорослей является Будде (Budde, 1928, стр. 500—503). Продолжает держаться своей точки зрения о повсеместном распространении зеленых водорослей и Шода в своей монографии *Scenedesmus* (Шода, 1926, стр. 76—103). Он определенно высказывается против возможности географии зеленых водорослей. Смит писал следующее по поводу географического распространения пресноводных водорослей: «одной из замечательных особенностей пресноводной альгологической флоры является ее космополитизм; многие виды были найдены во всех частях света, от тропиков до полярных областей в различных условиях обитания, другие виды ограничены особыми условиями обитания, но и такие формы могут быть найдены в местностях, отстоящих друг от друга на расстоянии тысяч миль» (Smith, 1933, стр. 11; см. также 1938, стр. 13). В некоторых работах и Шода делает уступку в своих крайних взглядах, называя зеленые водоросли квазиубиквистами (1913, стр. 26). По мнению Штокмайера (Stockmayer, 1909, стр. 82), большинство пресноводных водорослей — космополиты, что впрочем, не значит, что они встречаются всюду при всяких условиях. В руководствах и «Флорах», справедливо замечает Штокмайер, следует обращать больше внимания на характер обитания, чем обеспечится база для экологии и географии водорослей. Принц (Printz, 1927, стр. 40) дает в своей сводке краткие характеристики географического распространения отдельных семейств зеленых водорослей. Так, для *Volvocaceae* и *Chlorococcaceae* (*Protococcaceae*) он указывает, что многие роды были до сего времени отмечены только в Европе или внутри очень узкого района распространения, тогда как другие, чаще встречающиеся роды, являются космополитами. Такие же соотношения мы находим и в прочих семействах зеленых водорослей пресной воды. Известны только немногие исключения. Что касается десмидиевых, то, как отмечает Принц (стр. 347), прежнее представление о них как о космополитной группе нуждается в поправках. Ниже мы еще раз подробнее коснемся этой группы водорослей.

Но уже значительно раньше в некоторых работах замечается попытка различения сообществ пресноводных водорослей. Так, Лагергейм (Lagerheim, 1884, стр. 278) отмечал различие в составе населения водорослей северных и южных рек.

В дальнейшем исследования в области экологии, экологической географии и биоценологии получают широко развитие. Я не имею никакой возможности излагать подробно результаты исследований указанных направлений и ограничусь лишь кратким перечнем наиболее существенных и интересных работ. Здесь в первую очередь следует отметить исследования Боденского озера, проведенные Шререром и Кирхнером (С. Schröter u. O. Kirchner, 1896) и работу Л. Иванова (1901), изучавшего водную растительность озерной области. Работы Вестов (W. West u. G. West 1906, 1909 и 1911—1912) устанавливают довольно точную зависимость флоры десмидиевых Британских островов от распространения докембрийских и древнепалеозойских пород и с областями наибольших осадков. Остановлюсь на некоторых главнейших выводах работы Фрича (Fritsch, 1907, стр. 225) по изучению флоры водорослей тропиков. Во влажных тропиках наблюдается сильное развитие воздушных сообществ водорослей, в состав которых входят почти исключительно синезеленые. Из зеленых водорослей в тех же условиях преобладает род *Trentepohlia*. В водной флоре большую роль играют также синезеленые водоросли.



*Cladophora* и *Rhizoclonium* очень слабо представлены, так же как и *Vaucheria*, *Botrydium*, *Conferales* и *Zygnemales*, за исключением *Spirogyra*, которая развивается гораздо обильнее, чем у нас, притом большей частью характеризуется видами с широкими нитями, с простыми перегородками и несколькими лентами хроматофора. Род *Oedogonium* также изобилует, но представлен видами с малым диаметром клеток. Среди десмидиевых преобладают нитчатые формы. Важнейшим тропическим родом зеленых водорослей является род *Pithophora* из сем. *Cladophoraceae*.

Отмечу еще исследования Болохонцева (1911) по фитоб ологии Ладожского озера, Еленкина (1914) по сообществам водорослей Камчатки, Воронихина по Кавказу (1926) и Крыму (1932), его же и Порецкого (1931) многолетние исследования по фитопланктону р. Большой Невки (Воронихин, 1931).

Значительный интерес, интерес опыта в большом масштабе, поставленного самой природой, представляют наблюдения Порецкого (1926, стр. 182) над судьбой 22 форм водорослей невского планктона, занесенных наводнением 23 сентября 1924 г. в один из прудков на территории парка Ботанического института Академии Наук СССР в Ленинграде. Как показали наблюдения, все занесенные в прудок невские формы вскоре исчезли из него нацело, продолжая в то же время встречаться в планктоне Большой Невки. Случай этот демонстрирует крайнюю чувствительность водорослей к изменению экологических условий.

Громадное количество работ по фитопланктону дало возможность установить типы планктона в зависимости от состава его компонентов. Так, Болохонцев (1911, стр. 294—315) различал для лимнопланктона среднеевропейский тип озер, альпийский и северный. Ладожское озеро — тип комбинированный, совмещающий в себе признаки среднеевропейского и северного типов.

Шимпер (Schimper, 1935, стр. 1513) выделял планктон арктического, североευропейского, балтийского, предгорного и высокогорного типов. Арнольди (1925) намечал северный, среднеевропейский, альпийский, тропический. Тейлинг (Teiling, 1916) объединил планктон английских, горных шведских и норвежских озер в особый тип «каледонский». Впрочем, Науманн (Naumann, 1917, 1932) отрицал ботанико-географическое значение этих типов, относя их за счет большего или меньшего содержания в водоемах питательных солей.

Ряд авторов посвящают свои работы изучению влияния растворенных в воде солей на распространение водорослей. Упомяну исследования Успенского (1925) о значении железа и работы Кольбе (Kolbe, 1927, 1929) по распространению диатомовых водорослей в связи с содержанием в воде солей (преимущественно иона хлора), позволившие автору предложить свою систему галобионтов, получившую широкое признание среди диатомистов.

Воронихин (1930) в работе по водорослям Полярного и Северного Урала применил метод параллельного изучения ценозов водорослей в однотипных по экологии водоемах. Из 253 видов, обнаруженных в изученном материале, общими для Полярного и Северного Урала оказались всего 33 вида, принадлежащие к числу широко распространенных вулгарных форм. Отмеченные различия должны быть отнесены к различиям эдафического и климатического факторов. На той же точке зрения стоит и Ширшов (1933, стр. 77—78), изучавший ценозы реофильных водорослей р. Туломы. Углубляя это направление сравнительного эколого-географического исследования, Ширшов (1935) делает попытку наметить основные черты распределения водорослей Новой Земли и Земли Франца Иосифа.

По мнению А. Жузе, такие параллельные исследования «с очевидностью показывают, что распространение водорослей зависит не только от специальных условий их биотопов, но и от географических причин» (Жузе, 1939, стр. 12). Отмечая в своей работе значение диатомовых как прекрасных индикаторов физико-химических особенностей местообитания, автор устанавливает, что распространение современных диатомовых подчиняется закону географической зональности. Можно выделить комплексы диатомовых, присущих арктической, бореальной, умеренной и южным областям, а также альпийским и субальпийским водоемам. Применение диатомового анализа к палеогеографии водоемов позволяет восстановить характер условий местообитания, тип водоема, характер климатических условий, отражающихся на условиях местообитания (стр. 80—81).

Заканчивая обзор эколого-географических направлений в альгологии, я должен упомянуть работы Кольквитца и Марсона (Kolkwitz u. Marschall, 1902, и др.) о зонах сапробности, ставшие основой метода биологического анализа воды, имеющего широкое практическое применение. В русской литературе по этому вопросу известны работы Никитинского (1909, 1938, где указана литература) и руководства Вислоуха (1916), а также «Стандартные методы» десяти авторов (Барсов и др., 1927). Практика применения в СССР списков сапробных организмов внесла в них некоторые дополнения и перемещения (Долгов, 1926).

Характеризуя эколого-географическое направление работ в альгологии как ветвь углубленного флористического анализа, отмечу, что оно достигло довольно значительного развития. Многие обобщения мы находим уже в сводках и руководствах, каковыми являются, например, книги Веста (1916) и Арнольди (1925). Следует ожидать дальнейшего роста этого направления. Я позволил бы себе, однако, пожелать гидробиологам большей точности в изучении организмов, а альгологам — такой же точности в учете условий среды. Иными словами я приветствовал бы работы эколого-географического направления на основе комплексности их выполнения.

Экологические исследования разрушили представление о континентальных водорослях как об убиквистах. Что же можно противопоставить общепринятому признанию космополитизма этих организмов? Замечательно, что наземные водоросли, повидимому, в значительной мере подчиняются законам географического распространения растительных организмов. Так, например, по данным Кнебеля (Knebel, 1936), широко распространенная наземная *Prasiola crispa* (Lightf.) Mng. делится на два географических подвида: ssp. *eucrispa* Kneb., распространение которой ограничено Северным полушарием, и ssp. *antarctica* (Ktz.) Kneb. с ареалом распространения в Южном полушарии. Последний подвид подразделяется далее на две географические расы: f. *antarctica* (Ktz.) Kneb. — на Огненной земле и некоторых островах Антарктики и f. *georgica* (Reinsch) Kneb. — в Южной Георгии. Эти данные я хотел бы дополнить наблюдениями Ценковского (1881, стр. 184), который сообщал, что в пределах Европейской России *Prasiola crispa* не встречается на юге, на севере же, начиная с Ярославля и Петербурга, водоросль становится очень обыкновенной, а в Архангельске, Сумах и на Соловецких островах она уже встречается повсюду на влажной почве.

Род *Sephaleuros* Kunze, представленный видами, паразитирующими на листьях и ветвях магнолии, чая, рододендрона и других растений, в своем распространении ограничен тропиками и субтропиками. В тех же областях обитают виды рода *Phycopeltis* Mill., один из видов которого —

*Ph. epiphyton* Mill. — обнаружен в Европе и в Закавказье (Воронихин, 1923). Единственный вид рода *Phytophysa* W. van-B., *Ph. Treubii*, паразит на стеблях *Pilea* из сем. *Urticaceae*, известен только с острова Ява. *Scytonema myochrus* (Dillw.) Ag. var. *chorographicum* W. et G. West отмечена только из Анголы, где, разрастаясь пышно в период дождей, обуславливает явление так называемых черных скал (*pedras negras*).

По словам Фрича, большая часть водных синезеленых водорослей — космополиты, однако некоторые роды, как то: *Herpyzonema*, *Hormothamion* и ряд *Stigonematales* (*Stauromatonema*, *Nostochopsis*, *Pulvinariaceae*), повидимому, преимущественно или всецело распространены в жарких странах (Fritsch, 1945, стр. 863). Из водорослей, обитающих в водной среде, обращает на себя внимание род *Pithophora* Wittr., близкий к *Cladophora*, виды которого распространены преимущественно в тропических и субтропических областях. Впрочем, несколько видов этого рода были найдены в Соединенных Штатах Америки. Два вида были обнаружены также в Англии: *P. oedogonia* (Mont.) Wittr. v. *polyspora* — в Манчестере, куда она, несомненно, была занесена вместе с хлопком из Египта; *P. kewensis* Wittr. была найдена в аквариуме с тропическими растениями в Ботаническом саду в Кью, но затем исчезла.

Приблизительно те же соотношения мы имеем в роде *Compsopogon* Mont., распространенном в тропиках и субтропиках. Из видов этого рода *C. coeruleus* Mont. был обнаружен в Арканзасе, а также в Массачусетсе, в последнем случае как заносный, так как в последующих годах он более не встречался. В начале девятисотых годов один из видов *Compsopogon*, близкий к *C. chalybaeus* Ktz., был обнаружен Арнольди в заводи р. Северного Донца, недалеко от г. Чугуева, где он держался в течение трех лет; дальнейшая судьба этой водоросли не известна.

Одним из интереснейших в биологическом отношении водоемов является Байкал, отличающийся замечательным эндемизмом животного и растительного мира. Работами К. Мейера (1930, где указана литература) в нем установлены представители следующих новых родов водорослей: *Muxonemopsis* С. М., *Ireksokonia* С. М., *Chrysothallus* С. М. Эндемичными для Байкала, до сих пор нигде более не найденными, являются 9 видов рода *Draparnaldia*, «по величине и строению настолько отличных от других видов этого рода, что их можно было бы объединить в особый подрод». Род *Chaetomorpha*, преимущественно представленный в морской воде, дает в Байкале 3 эндемичных вида. Далее идут 4 эндемичных вида *Aegagropila* и 3 эндемичных *Cladophora*. Кроме того, отметим эндемичные виды родов *Tetrasporopsis*, *Epichrysis*, *Chlorophysema*, *Sykidion*, *Tetra pora*. Многочисленны новые виды, разновидности и формы диатомовых, изученные Скворцовым (Скворцов и Мейер, 1928). Позднейшие исследования внесли значительные дополнения во флору эндемичных форм Байкала. Отметим своеобразный род *Gemmiphora* и два новых вида *Chaetomorpha* (Скабичевский, 1931), к которым автор впоследствии присоединил еще один новый вид этого рода и две разновидности (эндемичные для Байкала) ранее описанных видов *Chaetomorpha* и *Cladophora* (Скабичевский, 1936). К числу эндемиков Скабичевский (1936а) и Яснитский (1936) добавляют, кроме того, около 50 видов и разновидностей диатомовых водорослей.

Оставляя в стороне дискуссию по поводу происхождения байкальского эндемизма (см. Берг, 1937 и Верещагин, 1940, где указана литература), замечу, что Байкал является не единственным районом на территории Азиатской части СССР, обращающим на себя внимание эндемизмом

водорослей. Следует отметить оз. Ханка, во флоре диатомовых которого Скворцов обнаружил около 50% новых форм из 245 найденных в озере (Скворцов, 1929). Два своеобразных рода *Lochmium* и *Eribolium*, вместе с несколькими новыми видами из других родов, описаны Принцем (1916) из Хакассии. Ряд новых видов и два новых рода установлены Воронихиным (1929; Воронихин и Хахина, 1929) для минерализованных водоемов Западной Сибири. Из них род *ochmiopsis* Woronich. et Porova широко распространен в водоемах Западной Сибири, Хакассии, Бурятии (Воронихин, 1929, 1933, 1934; Воронихин и Попова, 1929; Попова и Дегтерева, 1935; Попова, 1946). В минерализованных водоемах Европейской части СССР эта водоросль не встречается, но в 1929 г. была обнаружена в нескольких местностях в Калифорнии (Ruinen, 1933).

Целый ряд видов, установленных для Сибири, повидимому, имеет широкое распространение в Азиатской части Союза, так как были обнаружены в разных водоемах и различными авторами. Таковы, например, *Aphanocapsa salina* Woronich. (Воронихин, 1929; Воронихин и Хахина, 1929; Попова, 1930), *Anabaena pseudovariabilis* Woronich. (Воронихин, 1929, Попова, 1930), *Oscillatoria Dzeman-sor* Woronich. (Воронихин и Хахина, 1929; Попова и Дегтерева, 1935), *Anabaena Reverdattoana* Porova et Deger. (Попова и Дегтерева, 1935; Попова, 1946), *Oocystis salina* Porova (Попова, 1929, 1930; Попова и Дегтерева, 1935).

*Oscillatoria brevis* Ktz. v. *variabilis* Wille, установленная Вилле (1920) по материалам из Южного Тибета, неоднократно отмечена в водоемах Сибири (Воронихин, 1929; Попова, 1930).

Некоторые новые виды, указанные для Сибири, были обнаружены мною в период 1942—1944 гг. в водоемах поселка Боровое Кокчетавской области (Северный Казахстан): *Anabaena tenuis* (Porova) Woronich. вместе с вариантом ее var. *rotundospora* Woronich., *Oocystis salina* Porova, *Lyngbya Kryloviana* Porova et Deger. (Попова и Дегтерева, 1935). Своеобразная *Anabaenopsis Sturmiae* Woronich., впервые найденная в оз. Май-Балык (близ поселка Боровое, Кокчетавской обл.), *Scytonematopsis Woronichinii* E. Kiss., описанная с рисовых полей окрестностей Самарканда (Киселева, 1930) и интересная своей близостью с индийскими *Mastigocladus Hansgirgi* Schmidle и *Aulosira fertilissima* Ghose, повидимому, широко распространена в водоемах Средней Азии, судя по находке А. Музафарова (in herb.). Все перечисленные виды, распространенные (соответственно) в Сибири, Казахстане и Средней Азии, в Европейской части СССР и в Западной Европе до сих пор не были обнаружены. Названный выше *Scytonematopsis* является не единственным примером водоросли тропического родства в водоемах Средней Азии. Уже Киселев (1926), изучавший население водорослей в хаузах города Старой Бухары, отмечал некоторые сходные черты с водоемами Явы и африканских озер. В работе Киселевой (1931) в списке форм, указанных для рисовых полей (в числе 167), мы находим следующий перечень 14 форм, свойственных в большинстве случаев тропикам:

*Euastrum spinulosum* subsp. *africanum* v. *minus* Nordst. — форма, описанная из Африки.

*Euastrum spinulosum* subsp. *africanum* f. *italica* Racib. — форма, описанная из Италии.

*Penium australe* Racib. — форма, описанная из Австралии.

*Cosmarium alatum* v. *aequatoriense* Nordst. — форма, описанная из Центральной Африки.

*Cosmarium mamilliferum* Nordst. v. *punctatum* E. Kiss., указанный из Бразилии, Мадагаскара (var.), Венесуэлы.

*Closterium manschuricum* Sky. — форма, описанная из Манчжурии.

*Euastrum denticulatum* Gay, — форма, приближающаяся к *E. denticulatum* v. *strictum*, описанной из Бразилии.

*Cosmarium sublatere-undatum* West v. *dubium* E. Kiss., по форме ближе всего приближающаяся к индийским.

*Pleurataenium Ehrenbergii* DB. отвечает формам с Мадагаскара.

*Cosmarium reniforme* Arch. по размерам близка к формам из Австралии.

*Ankistrodesmus setigerum* f. *minor* описана из Египта.

*Cosmarium binum* Nordst. и *Cosmarium Quadrum* v. *sublatum* West, о которых Весты в своей монографии пишут как о формах, чаще встречаемых в тропиках.

*Scytonematopsis Woronichinii* E. Kiss., близкий к индийским *Aulosira* и *Mastigocladus*.

Для двух видов автор выделил еще и разновидности. Что же касается «близости ряда наших форм с формами тропическими или субтропическими, мы оставляем открытым вопрос об их полном тождестве» (Киселева, 1931, стр. 367). Весьма вероятно, что дальнейшие исследования обнаружат отличия среднеазиатских вариантов перечисленных видов, но близость их к видам тропиков можно считать вполне установленной, и в этом — заслуга автора.

Я не имею в виду дать в настоящей статье анализ флоры водорослей Сибири, Казахстана и Средней Азии, но хотел бы лишь отметить ее особенности, которыми она отличается от флоры Европейской части СССР и Западной Европы. Я уверен, что дальнейшие исследования флоры водорослей этих интереснейших районов углубят указанные мною различия и дадут основание наметить наличие флористических областей по ту сторону и к югу от Уральского хребта.

Характеризуя выше флору рисовых полей окрестностей Самарканда, мы обратили внимание на близость некоторых видов десмидиевых к тропическим представителям этого семейства. В применении к зеленым водорослям — этим признанным космополитам — термин «тропический» вызывает некоторое недоумение. В самом деле, еще во введении к своей известной монографии, посвященной *Desmidiaceae* Британских островов, начало издания которой относится к 1904 г., Весты воздерживаются от вопросов географического характера, увязывая распространение десмидиевых водорослей лишь с экологическими условиями (1904, I, стр. 12—15). Но уже в 1916 г. один из авторов этой монографии (1916, стр. 379) писал, что наше знание географического распространения десмидиевых водорослей, хотя и неполное, все же значительно подвинулось вперед в последнее время. Хотя многие виды десмидиевых являются убиквистами, но много и таких, которые населяют совершенно определенные районы. Таким образом, становится возможным различать типы десмидиевых: индомалайский, африканский, американский, арктический и др.

Принц (1927, стр. 347) отмечает, что прежнее представление о десмидиевых как о космополитной группе водорослей нуждается в поправках. По мнению этого автора, все же около 50% известных видов являются, повидимому, убиквистами, другие виды обнаруживают совершенно определенные границы распространения, развиваясь в водоемах, расположенных на определенных геологических породах или на определенной высоте над уровнем моря. Представляется возможным наметить ряд географических областей, как то: индомалайский, африканский, американский, арктический, каледонский типы. Некоторые роды показывают ограниченное распространение, например, *Phymatodocis* — в Америке и Новой Зеландии, *Streptonema* — в Остиндии.

Кригер (Krieger, 1932, стр. 156) различает уже 10 географических округов десмидиевых водорослей:

- 1) Европа,
- 2) Арктика (циркумполярный),
- 3) Восточная Азия,
- 4) Индомалайско - североавстралийский,
- 5) Новая Зеландия и Южная Австралия,
- 6) Южная Африка,
- 7) Экваториальная Африка,
- 8) Северная Америка,
- 9) Тропическая Америка,
- 10) Внегтропическая Южная Америка.

Еще ранее Донат (Donat, 1927) устанавливал для наилучше изученной части земного шара, Европы, следующие флористические элементы среди десмидиевых: атлантический, атлантически-субарктический, арктически-альпийский. Этому же автору принадлежит почин составления первых для водорослей карт ареалов их распространения (1927—1931). В связи с вопросом о географическом распространении десмидиевых водорослей невольно возникает недоумение, почему среди водорослей водоемов континента вообще весьма отзывчивых, как мы установили, на влияние среды, только десмидиевые (и как редкое исключение, некоторые представители других групп) подчиняются климатическому фактору. Отраженному окружающей их водной средой, прочие же водоросли из всех факторов среды остаются безразличными только к фактору климатическому.

Мне кажется, что причина этого явления лежит не в каких-то своеобразных особенностях физиологии большинства водорослей, а в неудовлетворительных приемах изучения, применяемых в флористических исследованиях. Что касается десмидиевых водорослей, то методы изучения их морфологии в работах флористического характера отличаются несколько большей точностью, чем это имеет место для других групп водорослей. В самом деле, списки десмидиевых обычно сопровождаются указанием измерений и, что особенно важно, рисунками. При этом зачастую зарисовываются не только новые виды и разновидности, но также и ранее известные виды, особенно, если они представляют какие-либо отклонения в очертаниях клетки. Необходимость изучения клеток десмидиевых с трех сторон также побуждает прибегать к карандашу, что облегчает технику определения. Однако и эта несколько уточненная методика изучения оказывается недостаточной для познания десмидиевых. Об этом пишет Кригер (1932, стр. 153) по поводу определения материала с Зондских островов и Гренблад (1945) в работе о бразильских десмидиевых. Десмидиевые, собранные в тропиках, отмечает последний автор, часто идентифицируются в литературе с ранее известными видами и формами, описанными для Европы. Изучение бразильских проб позволяет утверждать, что лишь незначительная часть видов и форм, найденных в Бразилии, совершенно тождественны формам европейским. Существовавший в прежних работах обычай обозначать тропические формы названиями ранее установленных европейских видов, морфологически к ним наиболее близких, объясняется, несомненно, справедливым желанием по возможности избегать установления «новых видов», не всегда хорошо обоснованных. Но, с другой стороны, объединение под одним наименованием целого ряда форм без внимания к мелким различиям их между собой также неправильно. Если подобные списки видов, говорит автор, будут исполнены другими исследователями для географических, экологических или иных целей, то выводы их будут более или менее ошибочными. Видно космополиты среди десмидиевых встречаются в действительности гораздо реже, чем это принято думать. Следовало бы все уклоняющиеся от «типа»

формы не только сопровождать описаниями, но постоянно снабжать точными рисунками или фотографиями.

В общем, новейшие авторы еще раз подтверждают необходимость применения тех приемов исследования, на которых я настаивал в свое время (Woronichin, 1926, стр. 356). На неточности в определениях во флористических исследованиях водорослей обращают внимание и другие авторы. «Как на одну из причин широко распространенных взглядов на диатомовые как на космополитную группу водорослей нужно указать на частые неточности при определениях. При установлении космополитизма нужна не меньшая осторожность, как и при установлении эндемизма и реликтовости» (Жузе, 1939, стр. 12). Особенно неприятны, конечно, ошибки, допускаемые в сводках, которые назначены служить для широкого пользования. Так, например, ошибочное указание Леммерманном (Lemmermann, 1910, стр. 497) размеров *Euglena oxyuris* Schmarida привело Свиренко к ошибочному же описанию нового вида *Euglena charkowiensis* Swir. (Свиренко, 1913, стр. 74; 1915, стр. 42). Занимаясь вместе с Т. Поповой эвгленами континентальных водоемов европейского севера СССР, я обратил внимание на то, что в оригинале Шмарда (Schmarida, 1846, стр. 17), очень редкого издания, размеры *E. oxyuris* значительно меньше указанных Леммерманном и очень близки к размерам *E. charkowiensis* Swir., который пришлось взять в синонимы к *E. oxyuris* Schm., а для данных Леммерманна установить особую форму var. *major* Woronich. При обработке *Zygnemales* для «Флоры водорослей континентальных водоемов европейского севера СССР» я часто сталкивался с полным несоответствием между первоначальными описаниями и диагнозами тех же видов у новейших авторов. Особенно поучительна в этом отношении история *Spirogyra gracilis* (Hass.) Ktz. Описание и рисунки Хассла (Hassal, 1852, стр. 148, табл. 30, рис. 5—6, sub *Zygnema*) дают представления о размерах этой водоросли. В кратком диагнозе Кютцинга (1849, стр. 438) ширина нитей показана в 12.5  $\mu$ . В более позднем диагнозе Рабенхорста (Rabenhorst, 1868, стр. 237) ширина клеток колеблется от 14 до 17.3  $\mu$ . Кирхнер (Kirchner, 1878, стр. 121) указывает ширину клеток типичной f. *genuina* в 13.5—16.5  $\mu$ . Пти (Petit, 1880, стр. 15) для окрестностей Парижа приводит данные в 18—21  $\mu$ . Хансгирг (1888, стр. 157) для той же типичной формы Кирхнера дает, по видимому, сводку данных Кирхнера и Пти, указывая ширину в 13.5—21  $\mu$ . Здесь впервые появляется указание на размеры зигот. Борге (1913, стр. 23) уменьшает пределы колебания ширины клеток и вводит дополнительные данные по размерам зигот. В работах Чурда (1930, стр. 29, рис. 4; 1932, стр. 174, 176), культивировавшего ряд клонов из Праги, Лунца, из стариц Эльбы, под именем *Sp. gracilis* (Ktz.) Cz. comb. nov. приводится водоросль с вегетативными клетками в 21—24  $\mu$  и с зиготами в 40—75  $\times$  27—34  $\mu$ . Как бы то ни было, за 100 лет существования диагноза *Sp. gracilis* (Hass.) Ktz. признак ширины клеток изменился ровно на 100%. Подобные, быть может, не всегда очень резко выраженные колебания отмечены мною и в диагнозах других спирогиры: *Sp. inflata* Rbh., *Sp. jugalis* Ktz., *Sp. lutetiana* Petit, *Sp. mirabilis* Ktz., и ряда других.

Мне неясны причины, побудившие Чурда изменить диагноз *Sp. gracilis* Кютцинга в признаке ширины клеток, но я вполне согласен с этим автором, что в других случаях расширение пределов первоначального диагноза вида заставляет предполагать существование группы клонов, сходных в ряде признаков, различавшихся прежними авторами, и различных в признаках иных, не принимавшихся во внимание старой систематики (Чурда, 1930, стр. 17). Ряд примеров, подтверждающих это

положение, мы находим в указанных работах Чурда. Но еще раньше Вилле (1900, стр. 16), сравнивая признаки *Spirogyra fallax* (Hansg.) Willd. из Швеции (f. *scanica* по Нордштедту), Богемии (Хансгирг) и окрестности Берлина (образцы Вилле), нашел между ними ряд различий, которые он приводит в следующей таблице.

	<i>F. bohémica</i>	<i>F. scanica</i>	<i>F. berolinensis</i>
Ширина вегетативных клеток . . .	36—45 $\mu$	34—40 $\mu$	33—36 $\mu$
Длина их . . . . .	2—8 раз >	$3\frac{1}{2}$ —8 раз >	$3\frac{1}{2}$ —8 раз >
Ширина восприим. клеток . . . .	48—75 $\mu$	40—65 $\mu$	72—75 $\mu$
Длина их . . . . .	80—105 $\mu$	120—155 $\mu$	148—353 $\mu$
Ширина зигот . . . . .	45—60 $\mu$	45—66 $\mu$	60—81 $\mu$
Длина их . . . . .	75—120 $\mu$	82—140 $\mu$	80—125 $\mu$

Добавлю, что у берлинской формы Вилле наблюдал явственное различие полов. Вилле считал, что указанные различия не так велики, чтобы на основании их устанавливать виды. Он отмечал их как формы; мне кажется, однако, что здесь дело идет о вариантах вида, географически обособленных. В сущности, здесь мы встречаемся с тем же явлением, которое наблюдал Тейлор (Taylor, 1932, стр. 461) для *Anabaenopsis Arnoldii* Apt., в составе которого автор различает 4 географические формы: русскую, яванскую, африканскую и филиппинскую. Сюда следует присоединить еще индийскую форму var. *indica* Raman., установленную в 1938 г. (Ramanathan, 1938, стр. 325). Известный интерес в географическом отношении представляет *Woronichinia Naegelianae* (Ung.) Elenkin (1938, стр. 316—317), подробно изучивший этот вид, сообщает, что типичная форма его (размер клеточек  $5-7 \times 3.5-5 \mu$ ), повидимому широко распространена на севере (у нас и в Швеции), в Германии и, возможно, в Средней Европе — f. *Lemmertmannii* (размер клеток  $4.5 \times 1.5-2.5 \mu$ ; американские образцы занимают по размерам клеток среднее положение ( $3.5-5.2 \times 2.3-3.5 \mu$ ). Близкую, но отличающуюся строением студенистого покрова колонии и несколько размерами клеточек ( $3.2-6.5 \times 3.1-4.8 \mu$ ), форму описал под названием *Woronichinia hungarica* Хортобагьи (Hortobagyi, 1939, стр. 165) из Венгрии. Рассматривая распространение этой водоросли в пределах СССР, Еленкин (1938, стр. 319) отмечает интенсивное и широкое распространение ее в северных и центральных областях Европейской части СССР, одно местонахождение для Украины и отсутствие — для Закавказья. Весьма вероятно (на основании имеющихся в литературе сведений) интенсивное распространение этого вида в Сибири, но для Дальнего Востока мы имеем пока лишь одно местонахождение, указанное Скворцовым для оз. Чля в Приамурье (Скворцов, 1917). Однако в озерах Камчатки эта водоросль не была обнаружена (Еленкин, 1914). Что касается Казахстана, то для многих озер его *Woronichinia Naegelianae* указывается Усачевым (1933) в значительном количестве. Однако в течение  $2\frac{1}{2}$  лет тщательного круглогодичного изучения флоры водорослей в многочисленных водоемах Боровоего Государственного заповедника (Кокчетавской обл., Казахстан) мне удалось видеть всего две колонии этого вида в планктоне оз. Боровое. Несколько чаще встречался другой вид этого рода, *Woronichinia Elenkinii*, sp. nov. ad inter., с клетками, размеры которых в различных водое



емах несколько отличались друг от друга ( $4 \times 3 \mu$  — в оз. Боровом и оз. Мал. Карасьем;  $5.5-5.7 \times 3 \mu$  — в оз. Лебяжьем), и близкий к *W. Naegelianae*, но без псевдовакуолей и совершенно иной экологии.

Интересный пример географически очерченных вариантов представляет *Fischerella caucasica* Woronich., впервые указанная мною для Закавказья (Воронихин, 1926, стр. 85) в сфагновом озере. В сходных экологических условиях вариант этой водоросли (*var. tenuis* Woronich.), отличающийся от «типа» главным образом меньшими размерами главной нити, а также вегетативных клеточек, был обнаружен мною в сборах из Сев. Карелии (Воронихин, 1945, стр. 156). В лесных озерах Боровского Государственного заповедника, частью расположенных среди сфагнов, я находил водоросль, очень близкую к только что упомянутой, которую, впрочем, я считал необходимым выделить в самостоятельный вид *Fischerella ramosa* Woronich., так как однорядные веточки — гормогонии этой водоросли способны в некоторой своей части прорасти, не отделяясь от материнской нити, в многорядные ветви и в свою очередь иногда дают короткие веточки. Главная нить этого вида достигает длины свыше 2 мм, но по ширине занимает промежуточное положение между *F. caucasica* и *var. tenuis*. Другие отличия казахстанского вида: большие размеры вегетативных клеточек, большая ширина гормогониев [ $17-42.7 \mu$  с чехлом и ( $8.5-11.4-14 \mu$  без чехла)].

Еще больший интерес представляют группы близких вариантов одного и того же вида, встречающиеся в разных географических районах. Одним из примеров подобных групп является *Closterium spetzbergense* Borge. Этот вид был установлен Борге (1911) из Шпицбергена. Для Финляндии Гренбладом (1921) была указана разновидность, *var. laticeps* Grönbl., отличающаяся от типа значительно большим отношением длины к ширине клетки ( $9-10.8$  раза) и, соответственно, большей длиной клетки (до  $456 \times 44 \mu$ ), вдвое большим количеством пиреноидов, доходящим до  $8-10$  в полуклетке, и большей шириной концов ( $9-11 \mu$ ). В. И. Полянский, изучавший в 1936 г. водоросли Ленинградской области в связи с составлением «Флоры водорослей континентальных водоемов европейского севера СССР», дал описание форма *longius* W. Pol. из Вологодской области, занимающей промежуточное положение между «типом» и *var. laticeps* Grönbl. (Полянский, 1941, стр. 106). Близкая к типу по размерам и другим признакам форма, но отличающаяся широкими ( $10-13 \mu$ ) и закругленными концами, указана Роллом (1915, стр. 195) для Калининской области.

Этой «северной» группе вариантов *Cl. spetzbergense* Borge следует противопоставить «южную» группу, распространенную в районах Северного Кавказа и Закавказья.

«Типичные» образцы этого вида, обнаруженные в Закавказье, все же несколько отличались от описания несколько большим отношением длины к ширине клетки, несколько большим числом пиреноидов ( $6-8$ ) и почти прямым брюшным краем. Значительно чаще «типа» встречалась форма, выделенная мною в свое время в особый вид, *Cl. subspetzbergense* Woronich., отличающийся от *Cl. spetzbergense* Borge более выпуклым брюшным краем, большими размерами клетки, большим отношением длины к ширине клетки ( $6.4-8.1$ ), большим количеством пиреноидов ( $6-7-12$ ). Закавказские экземпляры имели гладкую бесцветную оболочку, тогда как на Северном Кавказе были встречены клетки с окрашенной оболочкой, гладкой или точечно-птриховатой (Воронихин, 1926а, стр. 58-60). Наконец, для Африки известна разновидность, *var. africanum* Fr. et Rich. Этот вариант отличается крупными размерами клеток,

достигающих  $440-555 \times 54-75 \mu$ , отношением длины к ширине в  $7\frac{1}{2} : 8 \times 1$  и бóльшим числом пиреноидов, в количестве 10—12, расположенных в один ряд или же рассыпанных по хроматофору. Общим обликом и характером оболочки отвечает «типу» (Fritsch a. Rich, 1929, стр. 57, рис. 16).

Таким образом, в состав *Cl. spetzbergense* Borge, повидимому, входят две группы вариантов; назовем их: «северная» и «южная». Что касается африканской формы, то она вполне заслуживает быть выделенной в *variety*, приближаясь в некоторых признаках к *Closterium sublancoelatum* Woronich. (Воронихин, 1926а, стр. 62) и к *Closterium affine* Gay.

Интересны комплексы форм, группирующихся вокруг *Closterium malinvernianum* De Not. в Финляндии и в Закавказье. В финляндских сборах Гренблад (1920) отмечал три формы *Cl. malinvernianum* и новый вид, близкий к названному, *C. malinvernianiforme* Grönbl., размеры в наиболее крупных экземплярах в  $380 \times 68 \mu$ , с 5 пиреноидами (судя по рисунку), расположенными в один ряд по осевой линии, с темно окрашенной нежноштриховатой оболочкой, со швом. Автор указывает, что этот вид по форме клеток и характеру оболочек близок к *Cl. malinvernianum* De Not., от которого, впрочем, хорошо отличается расположением пиреноидов.

Группировки вариантов того же родства в водоемах Закавказья значительно отличаются от только что рассмотренной. Типичный *Cl. malinvernianum* De Not. здесь не был обнаружен, но мною отмечена форма крайне близкая к нему, сходных размеров и отношений длины к ширине с окрашенной и очень нежно штриховатой оболочкой, со швом, с большим или меньшим количеством пиреноидов, рассыпанных по хроматофору, среди которых, однако, постоянно сохраняется осевой ряд в 6—7 пиреноидов. От типичного *Cl. malinvernianum* De Not. наша форма названная мною *Cl. submalinvernianum*, едва отличается очертаниями клетки, более нежной штриховкой и постоянным присутствием осевого ряда пиреноидов.

Другой закавказский вид, установленный мною, *Cl. submoniliferum* в некоторых своих вариантах приближается к *Cl. submalinvernianum* Woronich., в других — к *Cl. moniliferum* Ehrb. Мы имеем водоросль совпадающую размерами с *Cl. moniliferum*, но нередко несколько шире последней, почему отношение длины к ширине в среднем несколько падает (до  $4.2-4.7 : 1$ ), а концы клеток несколько шире ( $6.6-9.9 \mu$ , вместо  $6.6-7 \mu$  у закавказских *Cl. moniliferum*). Увеличивается и число пиреноидов до (6) 8—11. Последние расположены в один ряд по осевой линии, «некоторые из них местами выходят из осевого ряда или же к последнему присоединяются добавочные, более мелкие пиреноиды, рассыпанные по хроматофору»; оболочка со швом. Были отмечены формы с безцветной гладкой оболочкой, с такой же, но исчерченной и, наконец, с бледно-соломенно-буроватой, штриховатой. Последний вариант близок к *Cl. malinvernianiforme* Grönbl., который, однако, отличается иногда несколькими более удлиненными клетками, темно окрашенной оболочкой, а главным образом меньшим количеством пиреноидов, расположенных точно в один ряд по осевой линии.

*Cl. malinvernianiforme* Gr. и *Cl. submoniliferum* Woronich. были указаны совместно Дефландром (1925, стр. 378) из одного местонахождения во французских Альпах. К сожалению, этот интересный случай не был достаточно проанализирован автором, чтобы иметь суждение о взаимоотношениях этих двух форм и о полном тождестве их с «типами», установленными для других географических районов.

Интересно отметить, что среди десмидиевых Восточной Пруссии, изменчивость которых детально изучалась Клебсом (1880), не указывается ни *Cl. malinvernianum* De Not., который должен был быть известным Клебсу, ни вообще какие-либо формы, входящие в круг этого вида. Замечу, что и среди формы восточно-пруссских *Cl. moniliferum* Ehrb. мы не находим вариантов, напоминающих закавказские *Cl. submoniliferum* Woronich., и даже типичные представители *Cl. moniliferum* Ehrb. В Восточной Пруссии отличаются от закавказских вариантов этого вида более узкими клетками, а потому и большим отношением длины к ширине, выраженным цифрой 6.21—7.43  $\mu$  против 4.7—5.8  $\mu$  (— 6.4) у закавказских вариантов.

В заключение мне хотелось бы сравнить состав вариантов *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Woronich. emend. в планктоне озер Валдайского и Демянского районов Ленинградской области с таковыми планктона озер Боровского Государственного заповедника.

В водоемах Ленинградской области, наряду с var. *typica*, преобладали крупные и частью своеобразные формы, объединенные мною в «направление» (*directio*) *maxima*, *Chodatii*, и разновидность *valdaica* (Воронихин, 1946а, стр. 13). В Боровских озерах типичные формы образовали особый ряд *directio typica*, заключавший в себе несколько вариантов (*variatio*): *v. typica*, *v. setosa*, *v. bicaudata* и *v. horrida*. В том и другом районах была встречена *v. quadrispina*, но в Боровских озерах к этому варианту присоединялась *v. setosa*, образуя вместе новое направление, *directio quadrispina*. Для Боровских озер были установлены, кроме того, варианты *v. microspina* и *v. parva*.

Все перечисленные варианты характеризовались сравнительно мелкими клетками, только в некоторых озерах Боровского района представители *v. typica* и *v. quadrispina* достигали длины 17—18  $\mu$ , допускаемой соответствующими диагнозами. Крупных вариантов *Sc. quadricauda* в планктоне Боровских озер обнаружено не было за исключением представителей нового направления *directio tenuicauda* с двумя вариантами: *v. tenuicauda* и *v. setosa*. По размерам и облику они отвечали варианту *Westii* из *directio maxima* Ленинградской области, но отличались характером своих прямых, очень тонких, нитевидных шипов и обитанием в водоемах небольшой солености (озера Кара-куль и Аккуль).

Интересно сравнить эти данные со сведениями Дедусенко (1925) о видах *Scenedesmus* в Харьковской области. Здесь также были обнаружены *Sc. quadricauda v. typicus* Brun., но, кроме того, и *v. maximus* West, не встреченный в Боровских озерах. Замечу, что крупные формы были обнаружены в мелких водоемах окрестностей Северо-Донецкой биологической станции, они отличались от валдайских и своей экологией. Для *S. quadricauda* было установлено 5 новых вариантов; кроме того, отмечены частые var. *multisetata* Swir. и var. *abundans* Kirchn. В Харьковской обл. часто встречался также *Sc. bicaudata* Ded., nov. sp. (повидимому, *Sc. quadricauda v. bicaudatus* авторов = *v. bicaudata* mihi); от этого вида автор устанавливает 5 новых вариантов, из которых некоторые нередко встречаются на Украине. К вариантам *Sc. quadricauda* в украинских водоемах следует прибавить еще 4, установленные Прошкиной-Лавренко (1925, стр. 34—37), а также 4, установленные Свиренко (1924, стр. 175—177).

За исключением типичного *S. quadricauda*, встречавшегося часто, и крайне редких *S. abundans* (Kirchn.) Chod. и *Sc. quadricauda v. bicaudata* Woronich., прочие, только что упомянутые многочисленные разно-

видности *Sc. quadricauda*, установленные для Украины, ни в Ленинградской обл., ни в Боровских озерах не встречались.

Я вынужден ограничиться приведенными примерами, которые дают основание думать, что в детальном сравнительном изучении морфологии водорослей континентальных водоемов, в изучении состава вариативных форм и их группировок в разных географических районах мы найдем ключ к решению вопроса распределения их по водоемам земной поверхности. Вместе с тем такая детализация позволит подойти к вопросу о происхождении водорослей водоемов континента (хотя бы для агамных групп), подвести к «неподвижной формуле» «вечно изменчивую сущность вида» и переоценить таксономическое значение известных нам форм водорослей на основе морфолого-эко-географического принципа (Воронихин, 1929, 1941, 1946).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Арнольди В. М., 1910. Альгологические наблюдения. *Compsopogon chalybaeus* Gr. Общ. испыт. прир. Харьк. унив., 43, 1909.
- Арнольди В. М., 1925. Введение в изучение низших организмов. М.—Л.
- Арнольди В. М., 1928. Материалы к флоре водорослей Кубанской области. Первые сведения о флоре водорослей степных рек. Сб. им. С. Г. Павшина. М. вод. М.
- Барсов К. К. и др., 1927. Стандартные методы исследования питьевых и сточных вод. М.
- Берг Л. С., 1937. Южные элементы в фауне Байкала. Уч. зап. Лен. унив., 1, 1937.
- Болохонцев Е. Н., 1911. Ботанико-биологические исследования Ладожского озера как источника водоснабжения г. С.-Петербурга. Часть санитарная. СПб.
- Верещагин Г. Ю., 1940. Теоретические вопросы, связанные с разработкой проблемы происхождения и истории Байкала. Тр. Байкал. лимн. станц., 10.
- Вислоух С. М., 1916. Биологический анализ воды. Глава в кн.: С. Златогорова. Учение о микроорганизмах, 2, II.
- Воронихин Н. Н., 1923. Эпифильные водоросли Закавказья. Изв. Гл. бот. сада, 22.
- Воронихин Н. Н., 1926. Материалы для флоры пресноводных водорослей Кавказа. 1. *Schizophyceae* (окончание). Тр. Лен. общ. естеств., 56.
- Воронихин Н. Н., 1926а. Материалы для флоры пресноводных водорослей Кавказа. VII. *Desmidiaceae*. Журн. Русск. бот. общ., 11.
- Воронихин Н. Н., 1929. Материалы к изучению альгологической растительности озер Кулундинской степи. Изв. Гл. бот. сада.
- Воронихин Н. Н., 1930. Водоросли Полярного и Северного Урала. Тр. Лен. общ. естеств., 60.
- Воронихин Н. Н., 1931. Фитопланктон (excl. *Bacillariales*) р. Большой Невы в период 1923—1926 гг. Тр. Бот. сада АН СССР, 44.
- Воронихин Н. Н., 1932. К познанию флоры и растительности водорослей пресноводных водоемов Крыма. Бот. журн. СССР, 17.
- Воронихин Н. Н., 1933. К биологии соляных озер Сибири. Тр. Бот. музея АН СССР, 25.
- Воронихин Н. Н., 1934. К биологии минерализованных водоемов Кулундинской степи. Тр. СОПС АН СССР, сер. сибирская, 8.
- Воронихин Н. Н., 1934а. К флоре водорослей Ала-куля. Тр. Сапропел. инст., 1.
- Воронихин Н. Н., 1941. Флора водорослей континентальных водоемов европейского севера СССР. Рефер. работ учр. Отд. биол. наук АН СССР за 1940 г. М.—Л.
- Воронихин Н. Н., 1945. Несколько новых и интересных водорослей Карелии Финской ССР. Бот. мат. Отд. спор. раст. Бот. инст. АН СССР, 5, 10—12.
- Воронихин Н. Н., 1946. О полиморфизме *Spirulina platensis* (Nordst.) Geitl. в связи с вопросом о виде у синезеленых водорослей. Сов. бот., 14.
- Воронихин Н. Н., 1946а. Опыт классификации внутривидовых вариантов *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Gréb. в водоемах Валдайского и Демянского районов Ленинградской области. Бот. журн. СССР, 31, 5.
- Воронихин Н. Н. и Т. Г. Попова, 1929. *Lochmiopsis* — новый род водорослей из сем. *Leptosireae*. Изв. Томск. отд. Русск. бот. общ., 3.
- Воронихин Н. Н. и А. Г. Халина, 1929. К биологии соляных озер Кулундинской степи. Изв. Гл. бот. сада, 28.
- Гребнер П., 1914. География растений. М.

- Гобин Х. Л., 1895. Об истории развития пресноводной водоросли *Gloeochara* (*Cyanochara*) *Wittrockiana*. Дневн. 9 съезда русск. естеств. и врачей в Москве в 1894 г., стр. 5.
- Дедусенко Н. П., 1925. Параллелизм у некоторых видов и разновидностей р. *Scenedesmus* Meyen. Тр. Харьк. общ. исп. прир., 50.
- Долгов Г. И., 1926. Изменения и дополнения к списку сапробных организмов Кольквитца и Марссона. Русск. гидробиол. журн., 5.
- Еленкин А. А., 1914. Пресноводные водоросли Камчатки. Камчатская экспедиция Ф. П. Рябушинского. Ботан. отдел, 2. СПб.
- Еленкин А. А., 1936. Синезеленые водоросли СССР. Общая часть. М.—Л.
- Еленкин А. А., 1938. Синезеленые водоросли СССР. Специальная часть. 1. М.—Л.
- Еленкин А. А. и М. М. Голлербах, 1930. О положении в системе слизистых лишайников *Leptogium Issatschenkoii* Elenk. в связи с вопросом о значении индивидуальных (обратимых) и наследственных (необратимых) вариаций. Журн. Русск. бот. общ., 15, 3.
- Жузе А. П., 1939. Палеогеография водоемов на основе диатомового анализа. Тр. Верхневолж. эксп., 4.
- Иванов Л. А., 1901. Наблюдения над водной растительностью Озерной области. Тр. Пресновод. биол. ст. СПб. общ. естеств., 1.
- Киселев И. А., 1926. К вопросу об альгологическом населении хаузов г. Старой Бухары. Русск. журн. тропич. мед., 3.
- Киселева Е. И., 1930. О новой синезеленой водоросли *Scytonematopsis Woronichinii* mihi. Журн. Русск. бот. общ., 15.
- Киселева Е. И., 1931. Материалы к изучению микрофлоры рисовых полей окрестностей г. Самарканда. Журн. Русск. Бот. Общ., 16.
- Комаров В. Л., 1934. Флора СССР, 1. М.—Л.
- Комаров В. Л., 1944. Учение о виде у растений. М.—Л.
- Мейер К. И., 1930. Введение во флору водорослей озера Байкала. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., отд. биол., н. сер., 39.
- Никитинский Я. Я., 1909. Биологическое обследование р. Москвы на протяжении от д. Рублева до с. Коловец осенью 1907 г. 2-й Отчет Комисс. по произв. опытов биол. очистки сточн. вод на полях орошения г. Москвы. Отд. 1, 3.
- Никитинский Я. Я., 1938. Некоторые итоги в области санитарно-технической гидробиологии. Микробиология, 7.
- Полянский В. И., 1936. К вопросу о значении таксономических единиц у низших водорослей. Тр. Бот. инст. АН СССР, 2, спорные растения, 3.
- Полянский В. И., 1941. Новые формы пресноводных водорослей из окрестностей г. Череповца Вологодской области. Бот. мат. Отд. спор. раст. Бот. инст. АН СССР, 5.
- Попова Т. Г., 1929. О двух новых формах водорослей из Западной Сибири. Сист. заметки по мат. герб. Томск. унив., 4—5.
- Попова Т. Г., 1930. К флоре водорослей минеральных водоемов Западной Сибири. Изв. Гл. бот. сада.
- Попова Т. Г., 1946. К познанию альгофлоры водоемов Северной Хакасии. Изв. Зап.-Сиб. филиала АН СССР, сер. биол., 1.
- Попова Т. Г. и М. Дегтерева, 1935. Оз. Учум. Тр. Биолог. научно-исслед. инст., 1. Томск.
- Порецкий В. С., 1926. Некоторые наблюдения над жизнью пруда в парке Главного ботанического сада в связи с наводнением 23 сентября 1924 г. Русск. гидробиол. журн., 5, 7—9.
- Порецкий В. С., 1931. Наблюдения над диатомовыми планктона р. Б. Невки в 1923—1926 гг. Тр. Бот. сада АН СССР, 44.
- Прошкина-Лавренко А. И., 1925. Новый вид и формы *Scenedesmus* Meyen и новый вид *Trachelomonas* Ehrb. из Украины. Тр. Харьк. общ. испыт. прир., 50.
- Ролл Я. В., 1914. Материалы к флоре водорослей России. Род *Closterium* Nitzsch. Тр. общ. испыт. прир. при Харьк. унив., 47, 2.
- Свиренко Д. О., 1913. Первые сведения о флоре окрашенных *Flagellata* окрестностей Харькова. Тр. общ. испыт. прир. при Харьк. унив., 46.
- Свиренко Д. О., 1915. Материалы к флоре водорослей России. Некоторые данные к систематике и географии *Euglenaceae*. Тр. общ. испыт. прир. при Харьк. унив., 48.
- Свиренко Д. О., 1924. Альгологические наблюдения. 1. Заметка о новых и редких формах рода *Scenedesmus* Meyen. Русск. арх. протист., 3.
- Скабичевский А. П., 1931. О новых зеленых водорослях из оз. Байкала. Изв. Биол.-геогр. научно-исслед. инст., 5. Иркутск.

- Скабичевский А. П., 1936. Заметки по альгологии Байкала. 1. О некоторых представителях семейства *Cladophoraceae*. Изв. Биол.-геогр. научно-исслед. инст., 7. Иркутск.
- Скабичевский А. П., 1936а. Новые и интересные диатомовые водоросли из северного Байкала. Бот. журн. СССР, 21.
- Скворцов Б. В., 1917. Материалы по флоре водорослей Азиатской России. III. О фитопланктоне озера Чля Амурской области. Журн. Русск. бот. общ., 1, 5.
- Скворцов Б. В. и К. И. Мейер, 1928. A contribution to the Diatoms of Baikal lake. Тр. Сулгар. речн. биолог. ст., 1, 5.
- Скворцов Б. В., 1929. Материалы по изучению водорослей Приморской губернии. Диатомовые водоросли озера Ханка. Зап. Юж.-Уссур. отд. Русск. геогр. общ.
- Троицкая О. В., 1933. К морфологии и систематике протококковых водорослей. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 2, споровые растения, 1.
- Усачев П. И. и Н. Н. Воронихин, 1933. Фитопланктон в главе IV Справочника по водным ресурсам СССР, 13, Северный Казахстан. Л.
- Успенский Е. Е., 1925. Железо как фактор распределения водорослей. Тр. Бот. инст. ассоц. научно-исслед. инст. 1-го Моск. унив.
- Ценковский Л. С., 1881. Отчет о беломорской экскурсии 1880 г. Тр. СПб. общ. естеств., 12, 2.
- Ширшов П. П., 1933. Сравнительный очерк ценозов реофильных водорослей р. Туломы и некоторых других водоемов. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. споровые растения, 1.
- Ширшов П. П., 1935. Эколого-географический очерк пресноводных водорослей Новой Земли и Земли Франца Иосифа. Тр. Аркт. инст., 14.
- Яшицкий В., 1936. Новые и интересные виды диатомовых водорослей из озера Байкала. Бот. журн. СССР, 21.

## О НЕКОТОРЫХ АКТУАЛЬНЫХ ВОПРОСАХ МИКОЛОГИИ

Н. А. Наумов

Весьма трудно было бы перечислить все успешно развивающиеся в наше время направления в микологии. В ответ на практические требования жизни возникают новые проблемы, требующие разрешения, но наряду с ними насчитывается немало таких вопросов, которые решаются изподволь. Здесь мы коснемся преимущественно некоторых вопросов из области систематики и соприкасающихся с ней. Выдвигая их в данном случае на первое место, мы нисколько не думаем умалить значения биологических и других проблем. Но легко видеть, что остановка в совершенствовании систематики могла бы отрицательно отозваться на развитии наших знаний в других областях науки. Нет, пожалуй, более наглядного примера для подтверждения этой мысли, нежели то положение, которое создалось с изучением антибиотиков, где в первую очередь требуется точная систематическая характеристика каждого вида, а нередко подвидов или разновидности организма, способного продуцировать антибиотик. Если систематика грибов по справедливости считается трудной областью знания, то систематика видов, образующих большинство веществ подобного рода, представляется делом труднейшим. Между тем, работа с антибиотиками требует максимума точности от миколога, занятого изучением и определением практически важных организмов.

Успехи систематики грибов за последнее время совершенно бесспорны, но любой специалист согласится с тем, что они далеко недостаточны. Здесь было бы очень легко перечислить те вопросы или даже целые направления, в которых много недоработанного. Сюда могут быть отнесены: критерий вида у грибов, вопросы систематики единиц, подчиненных виду, таксономическая оценка признаков в различных группах и т. д. Особенно недостаточно разрабатываются теоретические вопросы микологии. Из числа немногих работ в этом направлении назовем работу Л. И. Курсанова (1945).

Устранение имеющихся в систематике недочетов тормозится изобилием спорных вопросов, свойственных микологии. Они в известной мере характерны и для других разделов описательной ботаники, но особо специфичны для микологии с ее обилием и огромным разнообразием объектов, что находится в непосредственной связи с их исключительной изменчивостью.

Вопросы, относящиеся к категории спорных, могут быть двоякого рода: одни из них имеют как бы частное значение, касаясь положения в системе вида, рода или иной таксономической категории, другие обладают более широким значением; к ним можно отнести все то, что относится к принципам классификации.

Ясно, что углубленная и кропотливая работа по установлению места в системе для того или иного организма не может протекать без

частичной ломки или перемещений во всей системе; при этом всегда возможны расхождения в точках зрения, зависящих от индивидуальных взглядов. Степень знакомства с объектом, количество уделенного ему внимания и многое другое могут глубоко повлиять на точку зрения отдельного лица и вызвать свое собственное мнение, а тем самым обусловить неприемлемость чужих взглядов. Причина таких разногласий слишком глубока, чтобы можно было надеяться на предложения, устраивающие, если не всех, то хотя бы большинство. Таких частных вопросов, понятных и близких узкому кругу углубившихся в эту область специалистов, очень много. Работа по устранению (хотя бы в известных пределах) разногласий может все же считаться перспективной, а следовательно, — полезной. Убедительность доводов будет зависеть не только от умелой аргументации, но от фактической базы такой аргументации.

В данном случае мы полагаем правильным остановиться не на этих, хотя и весьма интересных для специалистов вопросах, но на обстоятельствах гораздо более широкого, принципиального значения, касающихся не частной систематики отдельных групп, а в равной мере свойственных всей систематике грибов в целом.

Конечной целью работы миколога-систематика является создание хорошей системы грибов, в которой находили бы себе определенное место все известные до данного момента формы и в которую помещались бы без особой ломки также и могущие быть найденными новые представители соответствующей группы. Говоря о системе, можно подразумевать как систему в целом, отражающую взаимное расположение отдельных групп, так, в особенности, систему в частном значении слова для тех или иных отдельных порядков, семейств и т. д. Вторая задача особенно актуальна и трудоемка. Над этой задачей работали и работают поколения микологов, и в результате созданы то более, то менее удовлетворительные системы грибов.

Нет сомнения в том, что если подразумевать под системой просто любую более или менее удачную группировку, то задача эта могла бы считаться много раз уже разрешенной, так как почти во всякой флоре или в систематической работе такие группировки имеются. Однако между группировкой (хотя бы и очень удачной) и системой мы видим существенную разницу, о чем подробнее будет сказано далее. Тут же заметим, что к системе, как и ко всякой искусственной группировке, можно предъявить одно общее требование чисто утилитарного характера: чтобы, пользуясь ею, можно было определять те или иные организмы. Вести определение можно в равной мере и по системе, и по самым искусственным таблицам, лишь бы последние были удачно составлены, но созданные системы и создание определителя — две вещи совершенно различные. К определителю предъявляется одно требование: чтобы, пользуясь им, удалось бы прийти к правильному результату. Едва ли поэтому кто-нибудь счел бы правильным и разумным адресовать претензии к определителю по поводу его искусственности: здесь допустимы любые средства и пути, и нередко самые искусственные группировки могут оказаться наиболее удачными, если только они быстро и просто приводят работающего с ними к точному результату. К сожалению, по тем или иным причинам авторы или слишком много вносят «системы» в определитель, или уродуют систему ради простоты или других практических целей. То и другое одинаково неверно. Кроме того, хорошо известно, что наилучшие, наиболее «естественные» системы из числа до сих пор обнаруженных, включают в себе немало искусственного, и причиной этого чаще всего является стремление обеспечить практическое достоинство прод



лагаемой системы. Несомненно, трудность в пользовании — невысокая аттестация для определителя, так же как и искусственность — для системы. Чтобы они были по возможности свободны от нареканий, прежде всего следует стараться не соединять воедино две столь разные вещи. К системе предъявляются требования совершенно иного порядка, в ней должно быть отражено много такого, от чего может быть совершенно свободен определитель, в первую очередь филогенетические отношения.

В определительных материалах и в системе мы в одинаковой мере базируемся на признаках организмов. Использование их может быть различным в зависимости от группы грибов, являющихся объектом обработки: признаки, очень ценные в одной систематической группе, могут не иметь никакого значения в другой. Свойства организмов, с которыми имеет дело миколог, таковы, что невзирая на простоту их строения, они обладают весьма большим числом признаков, отсюда еще большее число возможных комбинаций этих признаков. Это причина практических трудностей, наблюдающихся при изучении грибов.

Если иметь в виду даже не весь организм гриба в целом, а только одну какую-нибудь фазу в его развитии, например его споры, то и здесь не окажется недостатка в признаках. Мы потому столь охотно пользуемся признаками спор, что они включают достаточно таксономических элементов для познания самого гриба; являясь лучшей характеристикой данного организма, споры считаются альфой и омегой изучения какого-либо гриба или некоторой их совокупности. Но нетрудно видеть, что признаки спор, взятые оторванно от других признаков интересующего нас организма, могут не только не руководить нами в деле отыскания связей между организмами и в деле построения системы грибов, но могут весьма часто служить источником ошибок и приводить даже к разрушению продуманных и хорошо обоснованных систем. Лучшим примером, доказывающим правильность такого утверждения, может служить принцип, примененный Саккардо (Saccardo, 1882) при создании его знаменитой «споровой системы» грибов. Достоинства этой системы для быстрой и легкой ориентации в огромной массе существующих и существовавших грибов очевидны, и во многих случаях, как, например, в деле временной классификации несовершенных грибов, она нас очень выручает. Вместе с тем, взятые изолированно признаки спор не только становятся недостаточными для дальнейшего использования с систематической целью, но они явно служат причиной умаления значения стройных и продуманных на основании всей совокупности признаков (а потому и несомненно более достоверных) систематических построений. Для доказательства правильности этого стоит только сравнить то, что дано в смысле систематики у Энглера и Прантля (Engler und Prantl, 1897, 1900) или у Рабенгорста (Rabenhorst, 1884—1910), по крайней мере в первых пяти томах, с одной стороны, с тем, что находим у Саккардо или у Клементса и Шира (Clements and Shear, 1931), — с другой. Нельзя не признать, что во втором случае мы наблюдаем шаг назад: все живые, интересные систематические построения семейств и входящих в состав их родов рунатся, а вместо них остаются сухие и безжизненные, почти лишенные всякого систематического содержания группировки. Причина порочности этих последних ясна: в их основе лежит одна взятая изолированно группа признаков, или почти один признак, чаще всего — признак спор.

В микологии, как мы заметили выше, нет недостатка в признаках. Систематик в своей практической работе над грибами должен стремиться использовать максимум их, суметь их оценивать, сопоставлять, комбинировать. Хотя уже и само по себе очевидно, что большое количество

используемых в систематике признаков является преимуществом, это можно легко пояснить математическим расчетом: если каждая таксономическая единица характеризуется определенным сочетанием признаков, то чем большее число последних используется, тем большее число таксономических единиц удастся систематику выявить, тем точнее его работа [числовой материал, поясняющий это, касающийся одного конкретного случая — выявления числа возможных биотипов ржавчины, — представлен нами ранее (Наумов, 1939)].

Если в некоторых отдельных случаях число доступных исследователю признаков почему-либо недостаточно, имеет смысл пополнить количество за счет всех доступных, обычно неиспользуемых признаков. У дрожжей, у многих дрожжеподобных *Fungi imperfecti*, у *Micorales*, видов *Fusarium*, морфология бывает крайне бедна и однообразна: тогда иные признаки, помимо морфологических, могут оказать пользу: стоит вспомнить, какую неоценимую услугу оказало микологам применение иодной реакции при изучении дискомицетов. Позже иод стал применяться при определении трутовиков, и также не без пользы, но подобных биохимических реакций существует, очевидно, весьма много, и, кроме иода, можно было бы использовать много других веществ в качестве удобных и ценных реактивов.

Нам думается, что использование опыта биохимии и привлечение ее к решению микологических вопросов является очередной задачей, равно интересной для обеих этих дисциплин. Широкое использование химических особенностей наших объектов путем применения тех или иных реактивов не ограничено почти никакими пределами, кроме, пожалуй, доступности метода такой работы для рядового миколога. Равным образом, достаточно перспективным направлением в деле тонкой диагностики видов у грибов является применение поляризованного света и люминисцентного метода, уже использованного при изучении мицелия пыльной головки в зерне пшеницы, а также и освоение других новейших физических методов.

При разграничении видов в микологии часто пользуются таким самым пространнейшим методом: каждый вновь найденный гриб считается за особый (обычно — за новый) вид, если только он обнаружен на каком-то новом питающем растении. В основе этого лежит правильная по существу мысль о строгой специализации не только паразитных, но и большинства сапрофитных грибов (за исключением банальных сапрофитных форм, куда относятся значительная часть муковок, почти все виды *Penicillium* и *Aspergillus* и некоторые другие). Но при этом, во-первых, как бы не принимается во внимание существование олигофагов, а, во-вторых, во всех случаях отсутствует экспериментальная проверка принятого утверждения, что данный гриб не может развиваться на каком-нибудь близком или отдаленном виде растения-хозяина. Так как последнее вполне возможно, то ценность описываемого «нового» вида может быть поставлена под сомнение. При отсутствии морфологических различий с уже известными видами такое сомнение может явиться очень реальным, при наличии различий — сомнения могут остаться, так как чаще всего неизвестно, в каких границах гриб может вариировать при переходе с одного субстрата на другой. Это совершенно настоятельно требует проведения специальных исследований по изменчивости грибов и по их специализации.

Можно ли стремиться к созданию такой системы, которая считалась бы сколько-нибудь окончательной? Нам кажется, что на этот вопрос надо ответить вполне утвердительно. Нет сомнения в том, что по мере

расширения и углубления наших знаний, мы все время будем приближаться к моменту, когда задача эта будет все более и более выполнимой, и для многих групп грибов, как нам кажется (несколько не преувеличивая заслуг микологов), такой момент уже наступил (ржавчинные, головневые, паразитные голосумчатые, мучнисто-росяные и некоторые другие). Но для большого ряда групп те системы, которые имеются сейчас, могут считаться только очень приближенными и провизорными, для дальнейшей разработки их требуется еще очень много усилий. Одним из обстоятельств, отодвигающих момент создания сколько-нибудь удовлетворительных систем, несомненно является отсутствие ясности в самом фундаментальном вопросе — в четком представлении о виде, без ясного представления о том, что такое вид (например у многих дискомицетов, мукооровых, в особенности у сапрофитных гифомицетов и пикнидиальных — почти без исключения) весьма трудно закладывать основу, системы родов, а следовательно, и более крупных таксономических категорий.

Что касается крупных систематических групп, которые должны считаться недостаточно доработанными в систематическом отношении, то их особенно много, и в числе таковых на первом месте стоят сумчатые грибы, и в особенности несовершенные. Для самих микологов эти группы представляются труднейшими, изобилующими явными и скрытыми препятствиями, тормозящими их систематизацию и дальнейшее изучение. В работе над антибиотиками (пенициллин и прочие) участвует огромное количество специалистов, хорошо эрудированных в микологии и владеющих всеми тонкостями исследовательских методов над грибами. Однако много ли на всем земном шаре найдется лиц, для которых определение гриба из рода *Penicillium* или *Aspergillus* не представилось бы почти непосильной задачей? Мы убеждены, что таких специалистов нашлось бы более десятка. Особенно трудна и вызывает много спорных вопросов систематика группы *Hyphales* в целом. Наряду с различной сложностью конидиеносного аппарата и степенью его дифференциации в окончательных фазах развития, здесь приходится постоянно сталкиваться с упрощенными формами развития органов спороношения, со случаями адаптивной деградации различной степени, глубины и значения, приводящими нередко к образованию конвергентных форм, о систематическом положении которых очень трудно высказываться. Онтогенетический элемент в развитии у многих гифомицетов, зависящий от условий среды, настолько маскирует собой идеальный тип строения, что часто ни о каких филогенетических построениях не может быть и речи. Для ослабления случайных влияний со стороны среды стал обычным метод культивирования гифомицетов (а также и других грибов) на стандартных средах, при определенных условиях температуры, влажности и т. д., что оказалось очень полезным нововведением, без которого нелегко обойтись, но которое не устраняет окончательно основной трудности, зависящей от большой пластичности этих и многих других грибов и их широкой изменчивости во времени, даже при одних и тех же условиях питания и водного баланса. Все это ведет к расплывчатости границ между видами и нечеткости более крупных систематических категорий. Поэтому одной из важнейших задач микологов настоящего времени является развертывание большой и продуманной работы вокруг вопроса об изменчивости грибов, об изменчивости их конкретных видов и об ее амплитуде, зависящей не только от факторов окружающей неорганизованной среды, но и от живого (или уже отмершего) субстрата. Таким образом, и отсюда получает подкрепление приведенная выше мысль об актуальности изучения изменчивости грибов, параллельно с изучением их специализации.

Среди сумчатых и шикнидиальных грибов, характеризующихся несколько большей стабильностью в строении органов спороношения по сравнению с гифомицетами, должны были бы наблюдаться, казалось бы, более четкие границы рода. В качестве самого широкого утверждения это в общем верно, но тем не менее имеется весьма много случаев, где обнаруживаются очень мягкие, как бы размытые границы родов. В качестве примера достаточно привести всего лишь несколько фактов. Первым примером могут служить два рода — *Metasphaeria* и *Leptosphaeria*. Различие между ними заключается в бесцветности спор у первого и в окрашенности у второго; но так как если не все, то по крайней мере многие представители *Leptosphaeria* в процессе своего развития как бы проходят через стадию *Metasphaeria*, то отнесение гриба к тому или другому роду представляется делом достаточно трудным (точное решение вопроса в каждом отдельном случае мыслимо только при наличии гриба на разных ступенях зрелости). Такое обстоятельство привело некоторых исследователей, в том числе знатока пиреномицетов Винтера (Winter, 1887) к мысли о желательности слияния обоих родов в один. Но правильно ли поступать таким образом и как бы игнорировать существование даваемого самой природой признака? Можно ли при этом руководствоваться тем, что если признак обладает лабильностью и не каждый раз бывает четко выражен, то его не следует вовсе принимать во внимание? Это, по нашему мнению, ошибочное решение вопроса, ошибочное не только с практической точки зрения (так как приводит к необходимости либо помещать все окрашенные формы в один род с бесцветными, либо наоборот), но и принципиально неправильное, так как став на эту точку зрения мы, устраняя те или иные признаки из числа «систематически активных», оказались бы перед фактом обеднения и упрощения принципов систематики.

В качестве второго примера целесообразно взять несколько во взаимных отношениях сходных и между собой близких родов, отличающихся не только окрашенностью, но и числом и расположением перегородок: *Guignardia* — *Mycosphaerella* — *Sphaerulina* — *Leptosphaerulina* — *Pleosphaerulina*. Здесь также высшие члены ряда как бы проходят в своем онтогенезе состояния, сближающие их с низшими членами. Наблюдается как бы нарастание значения признака, когда вслед за заложением одной клеточной споры в ней образуется одна, а затем несколько поперечных перегородок, к которым позже присоединяются и продольные. Как хорошо известно всем микологам, такое явление повторяется почти в любом семействе пиреномицетов, а также у очень многих *Fungi imperfecti* из различных групп. Так как каждому такому случаю мы приписываем название отдельного рода, то получается, что каждый род, представленный грибом во вполне зрелой стадии развития, охарактеризован очень четкими признаками, и что начальные стадии развития, отличающиеся неполным набором признаков, могут последовательно проходить через состояния, соответствующие последовательно расположенным родам. Однако наблюдается все же то, что чем выше в данном ряду находится род, тем быстрее протекают формирование его спор самые начальные стадии развития, и, таким образом, весьма трудно обнаружить «стадию» одноклеточных спор у *Pleosphaerulina*, тогда как найти ее у *Mycosphaerella* гораздо легче. Это лишь один раз показывает, что в каждом семействе высшие члены ряда характеризуются не только той суммой признаков, которые типичны для низших членов ряда (а применительно к онтогенетическому развитию — для низших стадий развития), но и своими, только им присущими «высшими» признаками. Отсюда вытекает и особое значение, которое прихо-

дится придавать этим «высшим» признакам: наличию нескольких поперечных перегородок по сравнению с одной, наличию продольных перегородок по сравнению с поперечными, наличию окраски по сравнению с ее отсутствием и т. д. Вместе с тем видно, что характеристика родов по наивысшему проявлению признака является наиболее надежной.

Возрастание значения одного и того же признака у представителей группы грибов является очень распространенным обстоятельством. Количественные изменения признака чисто эмпирически были положены в основу классификации грибов Саккардо (1899, XIV) и в дальнейшем неоднократно использовались последующими исследователями. Это несомненно одно из проявлений общего закона, присущего всему живому и неживому (периодическая система элементов Д. И. Менделеева, классификация органических соединений и т. д.). Едва ли, однако, в пределах мира живых существ он проявляется где-нибудь более наглядно, чем у грибов. Признаками, способными изменяться столь же плавно и последовательно, помимо числа перегородок у спор и их окраски, могут быть очень многие: число спор в сумке, наличие стромы, характер устьица у пиреномицетов и пикнидиальных грибов и многие другие.

Наиболее просто охарактеризованные роды в пределах семейства или группы занимают как бы основное или центральное положение, они обычно представлены наибольшим числом видов, от них дивергируют все остальные, отличаясь или новыми признаками, или интенсивностью ранее имевшихся признаков.

Итак, основой систематизации грибов служат не столько признаки, сколько различные их комбинации. У представителей этой огромной группы низших растений наблюдается исключительно широкая способность к сочетанию признаков, чему мы склонны приписывать значение общей закономерности, которая, как мы в этом уверены, нигде в других группах низших организмов столь наглядно не проявляется.

Сочетания признаков наблюдаются самые разнообразные, почти любые мыслимые комбинации их осуществляются в природе. Вытянутое в виде хоботка устьице может наблюдаться у форм с любым числом спор в сумке, со всякой окраской спор, с любым числом перегородок и т. д. Наличие стромы комбинируется любым образом со свойствами спор, с различным морфологическим отношением к субстрату и пр. Форма спор (за редкими исключениями) не зависит ни в какой мере от окраски их: только такие сочетания, как нитевидность спор и их окрашенность, затем — муральность (наличие поперечных и продольных перегородок) и бесцветность их — встречаются значительно реже, чем всякие остальные сочетания (первое наблюдается у мало распространенных родов *Phaeophleospora*, *Phaeoseptoria*, второе — у *Hyalothyridium* (из числа всех пикнидиальных; из числа пиреномицетов их несколько больше, в том числе *Pseudoplea*, *Berlesiella*, *Pringsheimia* и т. д.).

У базидиальных грибов (где впрочем нет разнообразия в строении спор, изменяется лишь степень окраски) наблюдаются различные сочетания общего покрывала, колечка, разного типа гименофора и пр. между собой, а также и окраски спор (*Amanita*, *Volvaria*, *Volvoboletus*, *Boletus luteus*, *Polyporus volvatus*, и т. д.).

В результате приходится констатировать, что каждый из признаков у грибов в очень широкой степени может сочетаться с любым другим. Еще Лукреций склонен был признавать возможность сочетаний в очень широких пределах, но с некоторыми ограничениями: «Думать однако нельзя, что всему можно сочетаться всячески», и далее: «ясно, что это должно по известным законам свершаться» (Лукреций. О природе вещей,

книга II, изд. АН СССР, 1946, стр. 113—117). Однако характерно, что Лукреций допускал исключение из этого правила для цвета: «всякий ведь цвет перейти, изменившись, способен во всякий...».

Выражением легкой сочетаемости признаков у грибов может служить обилие родов, сами названия которых отражают сходство между различными типами, иными словами названия которых прямо указывают на наличие сочетания ведущих признаков, например *Massariovalsa*, *Ophiomassaria*, *Ophiognomonina*, *Sphaerognomonina*, *Valsonectria*.

Любопытно отметить, что значительный процент родов, описанных в последнее время в качестве новых, приходится именно на такие случаи родов с комбинацией (часто неожиданной) ведущих признаков. Изучая грибы, паразитирующие и сапрофитирующие на *Caragana arborescens* в Алтайском крае и в других местах, нам пришлось наблюдать организм, промежуточный между *Libertella* и *Phomopsis*, с длинными нитевидными спорами, среди которых, в отдельных только вместилищах наблюдались типичные для *Phomopsis* эллиптически-веретеновидные споры.

Такая особенность широкого сочетания признаков весьма характерна для грибов. В других группах растительных организмов можно наблюдать нечто подобное, например у высших растений, но там признаки, сочетающиеся с любыми другими, и не принимаемые обычно за систематические, менее многочисленны (лазающее строение стебля, наличие шипов на ветвях, хохолка на семени, особые типы опушения и т. д.).

Этим свойством грибов и объясняется обилие и разнообразие типов их. Если для наглядной демонстрации этого пришлось бы прибегнуть к схеме-модели, то обилие типов грибов в работе миколога, ставящего себе целью обнаружить порядок в природном их многообразии, можно было бы представить в виде большого количества геометрических тел той или иной формы (шарики, кубики и пр.), причем они могут быть различного цвета, различной величины, различного веса, различного материала и т. д. Это одно дает уже огромную массу сочетаний. Если же допустить, что объектами могут служить не только кубики и шарики, но тетраэдры, цилиндры, призмы, конусы, многогранники и другие, то число сочетаний получается поистине грандиозным. Для грибов-паразитов, приуроченных к тому или иному питающему растению, нашу схему-модель пришлось бы усложнить, например, таким образом, что представить все эти разноцветные, разного веса и формы и прочих свойств тела не в одной плоскости, а во многих, сообразно числу питающих растений. Все ли мыслимо-возможные случаи сочетания признаков осуществятся в природе — это особый вопрос, касаться которого мы здесь не будем.

В свете всего сказанного становятся ясными два важные обстоятельства: 1) характеристика того или другого организма является во многих случаях продуктом индивидуальных воззрений автора, занимающегося его изучением, 2) следствием такого положения вещей неминуемо является рост синонимии. Действительно, при всем стремлении избежать опасностей впасть в формализм, автор, добросовестно описывающий какой-либо гриб, должен прежде всего дать себе отчет о сумме признаков этого гриба, а затем дать оценку каждому из признаков. Здесь также нужна система, нужно из всех признаков выдвинуть ведущие. Но какие из них следует считать за главные, какие за второстепенные или третьестепенные и т. д.? Здесь как раз и открывается широкий простор для личных взглядов. Если взять в качестве примера какой-нибудь вид *Nectria*, то основываясь на яркой (чаще всего) окраске и относительно мягкой

консистенции ткани плодового тела в молодом состоянии, несомненно, придется поместить его где-то поблизости к представителям родов *Poly-stigma*, *Claviceps* или еще лучше — *Hypomyces*, *Hypocrea*, но стоит только обратить внимание на темную окраску и плотную консистенцию ткани стромы во вполне развитом состоянии или к концу развития, как связи с типичными *Nectriaceae* обрываются, и гриб можно при желании отнести к *Sphaeriaceae* (*Sordaria* с ее большим сходством с *Rosellinia*. Основываясь на характере оболочки ее перитеция, можно было бы вполне сблизить ее с *Melanospora*, которая всеми авторитетами относится к *Hypocreales*).

Недавно описанный род *Lazarenkoa* помещен автором (М. Я. Зеровой) в группу *Dothideales*, но нельзя не признать, что по строению плодового тела она представляется типичным членом сем. *Cucurbitariaceae*, с которым его связывает и характер спор. Далее если основываться только на морфологических признаках, то *Megalospora* непременно найдет себе место среди представителей сем. *Cucurbitariaceae*, но если обратить внимание на его пикнидиальную стадию с ее типичными крупными вместилищами и нитевидными спорами, то за отсутствием аналогий пришлось бы искать для нее совершенно иное положение в системе. Род *Nitschkia* помещается обычно также в сем. *Cucurbitariaceae*, но если решающее значение для *Valsaceae* и встречающейся почти исключительно здесь, то поместить его следовало бы недалеко от рода *Valsa* как новый член семейства, отличающийся выступающими плодовыми телами. Обрато этому, род *Fenestella*, имеющий весьма типичные стромы, как у *Valsa*, но споры, характерные для *Cucurbitaria*, помещен А. А. Ячевским (1913), по призыву некоторых микологов, в сем. *Cucurbitariaceae* (следовательно, по признаку спор), в то время как если основное значение придать признакам стромы, то наиболее подходящее место в системе для него было бы, несомненно, в сем. *Valsaceae*. Обычным представителем этого последнего семейства считается часто род *Endothia*, именно по признаку стромы (строма здесь погруженная, как у *Valsaceae*), но с таким же основанием, подчеркивая свойства окраски (светлую, желтую, а не черную) ткани, следовало бы поместить этот род в состав сем. *Nectriaceae*. Признаки субстрата, в котором гриб развивается, выдвигаются нередко на первый план, и таким образом, некоторые из пиреномицетов, паразитирующие на лишайниках, выделяются по этому признаку в особые роды (например *Pharacidia*, *Trichothecium*), несмотря на то что морфологически тождественные им виды, живущие не на лишайниках, а на любых других субстратах, занимают положение в роду *Phaeosphaerella* или *Mycosphaerella*. В других случаях ведущее значение приписывают свойствам принадлежащей грибу несовершенной стадии: один из этих примеров был уже упомянут выше (*Megalospora* и *Megaloseptoria*), на этом же основании настолько же правильно сумчатая стадия *Camptoum curvatum* была помещена не в состав рода *Guignardia*, а в особый близкий род *Pseudo-guignardia*.

Другим, не менее интересным примером этого может послужить гриб, найденный нами летом 1947 г. и еще не описанный, из пиреномицетов, с крупными макро-аллантаидными спорами, как у *Cryptospora*, но снабженный одной поперечной перегородкой, и что самое неожиданное — пикнидиальной стадией типа *Cytospora*, тогда как все до сих пор известные грибы этого рода имеют сумчатую стадию из представителей рода *Valsa* (sensu lato). Обычным же методом работы систематиков-микологов является создание параллельных, но, следовательно, разных родов для видов с бесцветными, resp. с окрашенными спорами; не возвращаясь

к ранее упоминавшимся примерам, можно вспомнить о произведении Карстеном (Karsten, 1873) выделении бесцветных форм рода *Melogramma* в особый род *Sillia*, в чем с ним необходимо согласиться (несмотря на то что приходится иногда наблюдать у *Sillia ferruginea* споры со слабой желтоватой окраской).

В связи с отмечаемой здесь «способностью» признаков сочетаться самым различным образом со всякими другими, становится понятным, что тот или иной признак как бы неожиданно для нас обнаруживается в такой группе грибов, где ни один из представителей ее не обладает. Так, у *Hypospila pustula* и у рода *Anthostomeilina* сем. *Clypeosphaeriaceae* имеется признак, свойственный всему сем. *Gnomoniaceae*, с которым эти два гриба не имеют ничего общего в смысле габитуса, ни в смысле строения, — именно, наличие канальца на вершине сумки.

Но при внимательном отношении к изучаемому материалу такие «неожиданные» свойства могут оказаться полезными указаниями, приводящими к возможности установления родственных связей. Так, для рода — *Barya* и *Oomyces* помещенные (Винтер, 1887) весьма далеко друг от друга, несомненно, требуют сближения на основе общего характера сумок и спор, что нами и сделано в нашей новой обработке сумчатых грибов.

Тем не менее, никто не станет отрицать, что некоторые из групп грибов, например семейств пиреномицетов, а тем более дискосмицетов, отличаются четким комплексом признаков, с однородным составом родов, куда не проникают элементы с «чуждыми» признаками. К числу таких семейств относятся, например, *Amphisphaeriaceae*, *Lophiostomaceae*, *Melogrammatidaceae* и т. д.

Из всего до сих пор сказанного следует, что миколог-систематик в своей работе должен не просто регистрировать любые или все признаки интересующих его организмов и объективно воспроизводить их в своих систематических трудах, но что анализ признаков должен сопровождаться оценкой значения последних. Чисто регистрационный метод допустим только в описательных разделах его работы и приводит к накоплению ненужного балласта во всех других случаях. Аналитический же метод работы, сопровождаемый оценкой и целеустремленным использованием признаков, должен применяться различно в зависимости от конечной цели его работы: будет ли это в одном случае исследование систематического характера — или создание ключа для определения, подход автора должен быть соответствующим цели.

Отсюда можно получить некоторые указания на то, чем должно характеризоваться понятие рода у грибов: род должен характеризоваться вполне определенным сочетанием признаков, присущих семейству, с известными ограничениями, зависящими от природы входящих в состав родов видов.

В качестве иллюстрации приведем здесь некоторые данные, касающиеся нескольких семейств из пиреномицетов.

Сем. *Valsaceae* до последнего времени принималось с той характеристикой и в том объеме, какие дал в своей классической обработке пиреномицетов Винтер (1884). Наряду со многими ценными мыслями, положенными в основу разработки этой группы им и предшествующими исследователями, в особенности Нитшке (Nitschke, 1867—1870), Де-Нотари (De Notaris, 1863) и братьями Тюлан (Tulasne, 1861—1865), здесь наблюдаются несомненно отжившие установки, преимущественно по следующим линиям: 1) объем родов и входящих в состав их подро́дов, 2) харак-



характеристика и объем семейства. В отношении первого вопроса обнаруживается то, что наблюдается нередко применительно к другим группам грибов, именно, принятый в известных рамках род представляется весьма гетерогенным; тогда, чтобы выйти из затруднения, соответствующий автор разбивает род на подроды, что, во-первых, нисколько не помогает делу, а во-вторых, приводит к тому, что характеристика подрода уже перестает укладываться в характеристику рода. Чтобы убедиться в этом, стоит просмотреть описание рода *Valsa* и его восьми подродов. Последние несомненно имеют общие признаки: отсутствие парафиз и аллантаидные бесцветные или едва окрашенные споры, по остальным же признакам (особенностям стромы, сумок, отношению к поверхности питающего субстрата) у них больше различий, чем сходства. Такое положение явно противоречит всем требованиям систематики, и приходится только удивляться, как мало было сделано попыток для исправления столь непоправимого положения; повторяем, это далеко не единственный случай. Допущенная в систематике ошибка в течение десятков лет переписывалась добросовестно многими последующими авторами и перманентно затрудняла изучение и определение соответствующих грибов. Наша концепция семейства совсем иная: прежде всего мы считаем нужным удалить отсюда то, что обладает не свойственными семейству признаками, именно — род *Mamiania*, с его филлогенной стромой, неаллантаидными спорами и сумками с каналом. Ядром семейства, как нам кажется, должна служить группа восьми родов (тех, которые раньше считались за подроды рода *Valsa*), с аллантаидными одноклеточными спорами: *Euvalsa*, *Valsella*, *Leucostoma*, *Eutypella*, затем *Eutypa*, *Endoxyla*, *Cryptosphaeria*, *Cryptovalsa*, *Cryptosphaerella*. К ним примыкают *Euporthe*, *Chorostate*, *Tetrastagon* с неаллантаидными, двухклеточными спорами, но совершенно параллельные (по строению стромы и ее расположению) трем из ранее перечисленных родов. Этим мы достигаем того, что весьма четко охарактеризованные прежние подроды стали не менее четко охарактеризованными, притом совершенно самостоятельными родами; кроме того, избегаем ничем не оправданного логически положения, когда в состав родовой систематической единицы входят не отвечающие ей по существу и притом разнородные элементы. Кроме того, и с практической стороны, при работе над определением вида из родов *Leucostoma*, *Valsella*, *Cryptosphaeria* или любого другого, будет вполне достаточно считаться с признаками его как такового, а не стараться, только что выяснив родовое положение изучаемого гриба, тотчас искать ему какую-то иную характеристику для приведения к подроду. Одним словом, легче согласиться с наличием хотя бы большого числа, но четко очерченных родов, чем с меньшим числом их, но с запутанной характеристикой. То же самое относится и к родам *Euporthe*, *Chorostate*, *Tetrastagon*, как имеющим полное право на самостоятельное место в системе, вместо слишком широкого и нечетко описываемого рода *Diaporthe* s. lato, или к родам *Plicaria*, *Humaria*, *Pyronea*, *Macropodia*, и т. д. из широкого и гетерогенного рода *Peziza*. Возвращаясь к сем. *Valsaceae*, мы склонны выделить из него на правах параллельного семейства сем. *Anthostomaceae* с родами *Anthostoma*, *Lopadostoma*, *Endoxylina*, *Caudospora*, *Rhynchostoma*, *Kalmusia*, *Fenesella*, представители которого отличаются неаллантаидными, но окрашенными спорами и стромой, аналогичной таковой у *Valsaceae*.

Равным образом мы видим необходимость, основываясь на сочетаниях признаков, иметь два других, близких семейства, *Melanconidaceae* (с родами *Cryptospora*, *Pseudovalsa*, *Melanconis*, *Hyalomelanconis*, *Cercospora*) и сем. *Melogrammataceae* (с родами *Botryosphaeria*, *Valsaria*, *Sillia*,

*Melogramma*). Такая же переработка необходима и частью уже осуществлена применительно к другим группам.

Подходим к некоторым выводам. Из всего сказанного выше можно сделать заключение, что только группировку, основанную на комплексе морфологических признаков в их определенном сочетании, с учетом данных истории развития и филогении можно и нужно называть системой. Кроме такой системы, которая только одна и может претендовать на эпитет «естественной», могут создаваться для тех или иных чаще всего практических целей любые и многочисленные группировки.

В отношении же создания естественной системы, нам кажется, что вполне можно предполагать, что при едином теоретическом фундаменте она может иметь несколько вполне равноценных вариантов, в равной мере приемлемых; поскольку дело зависит от многих определяющих моментов, задача создания такой системы может допускать не одно, а несколько решений, и если различные авторы предложат каждый свою систему, отличающуюся от смежных (практически это уже осуществлено для ряда случаев), то оправдывает себя и получит всеобщее признание не та из них, которая проще или доступнее, а та, которая лучше отражает природные свойства объектов и их отношения между собой.

Кроме многих неясных, недоработанных или спорных вопросов из области систематики, в микологии немало крупных проблем теоретического значения, которые еще ждут своей разработки. Много ли внимания уделяют морфологии органов спороношения у грибов? Была ли у нас хоть одна попытка дать оценку тем морфологическим структурам, которые сопровождают органы спороношения у пикнидиальных грибов? Что известно по части аналогий или гомологий конидиального аппарата у гифомицетов, столь обильных различными типами конидиального спороношения? На все эти и сходные с ними вопросы мы чаще всего не найдем никакого ответа во всей мировой литературе. Как ни странно сказать, эти вопросы в науке находятся в первобытном состоянии. Между тем необходимость в тщательном их исследовании большая: можно ли ждать создания хорошей системы несовершенных или некоторых других грибов, когда морфологический фундамент классификации их сам по себе шаток? Систематика родов *Penicillium* и *Aspergillus* только тогда сделала успехи, когда была детально разработана морфология колоний и конидиального спороношения у этих двух родов. Но эти два рода являются исключением из десятков и сотен подобных случаев. При описании споровместилиц у пикнидиальных грибов применяют обычно термины пикнидиальная камера, локулюс (*loculus*) и т. д., но применяют их обычно без всякой системы, у разных авторов одни и те же образования именуется различно. Локулюс у *Myriangiales* — вполне понятно, «перитеций» у *Dothideales*, *Pyrenomycetales* — тоже локулюс. Но какие же локулюсы у *Leptosphaeria*, *Pleospora*, *Pyrenophora*, *Metasphaeria*? Что имеется общего между локулюсом сумчатых и несовершенных грибов? Часть лопастной камеры у *Cytospora*? Одна камера у *Botryodiplodia* или *Dichomera*? Вся внутренность вместилища у *Fusicoccum*, *Sphaeropsis* или *Phoma*?

Совершенно необходимы для разъяснения многих подобных вопросов сравнительно-морфологические исследования, каковых пока было очень мало, и известным образцом которых могут служить работы Миллера (J. Miller, 1928).

Но много полемического, необоснованного в суждениях Тейссена (Theissen, 1916), Петрака (Petrak, 1910—1924) и даже отчасти Хенеля (Höhnelt, 1902—1923) — наиболее глубокого из школы западноевропейской микологии последнего времени. Не будем умножать числа примеров.

утверждающих необходимость критического отношения ко всякого рода старым и новым морфологическим терминам, но отметим, что почти каждый из них, как строма, аскострома, *ostiolum* и *porus*, парафизы и псевдопарафизы, требует применения в соответствии с приписываемым термины смыслом, а часто и теоретической разработки.

Микология очень нуждается в серьезной, осторожной и спокойной работе в области сравнительной морфологии грибов, области, которая за большой ряд лет была предана полному забвению, особенно в отношении микроскопически-мелких форм.

Наконец, должное внимание в микологии следует уделить и вопросам номенклатуры, главным образом систематической, так как в этом отношении у нас далеко не все благополучно. Микологи должны иметь наготове материал для пересмотра и улучшения существующих международных правил, которые во многом нас не удовлетворяют, с тем, чтобы успеть вынести обсуждение этого вопроса на предстоящий Всесоюзный Съезд ботаников, который, нужно надеяться, подготовит проект изменений этих правил.

Из всего сообщенного выше видно, что в микологии имеются наряду с хорошо изученными вопросами, также и слабее проработанные и даже едва затронутые, ждущие своего разрешения. Это особенность всякой развивающейся науки, признак ее роста: легче, а главное, много скорее и проще поднять вопрос, выдвинуть проблему, чем ее разрешить. Чем больше возникает таких вопросов, тем нагляднее демонстрируется развитие данной науки. Эти постепенно назревающие, но еще не решенные разрешения вопросы могут считаться как бы внутренними запасами энергии самой науки, а их обилие — доказательством ее способности развиваться и идти по пути прогресса.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Зорова М. Я., 1938. Новый род гриба из ДВК. Журн. Инст. бот. УРСР, 18—19 (26—27).
- Курсанов Л. И., 1945. Понятие о виде у низших растений. Микробиология, 14, 4.
- Наумов Н. А., 1939. Ржавчина хлебных злаков в СССР. М.—Л.
- Ячевский А. А., 1913. Определитель грибов, I. СПб.
- Clements F. E. and C. L. Shear. 1931. The Genera of Fungi. N. Y.
- De Notaris, 1863. Sferiacei Italici. Genova.
- Engler A. und K. Prantl, 1897, 1900. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Berlin.
- von Höhnell F., 1902—1923. Fragmente zur Mycologie. Sitzungsber. Akad. Wissen. Wien.
- Karsten, 1873. Mycologia Fennica, II. Helsinki.
- Miller J. H., 1928. Biological studies in the Sphaeriales, 1, II. Mycologia.
- Witschke, 1867, 1870. Pyrenomycetes germanici. 1—2. Breslau.
- Petrak F., 1920—1921. Mycologische Notizen, 1, II.
- Rabenhorst's, 1884—1910. Kryptogamenflora von Deutschland, Oesterreich und der Schweiz, II Aufl.
- Saccardo P. A., 1882—1931. Sylloge Fungorum. Padua.
- Rehm F. und H. Sydow, 1916. Einige nachträgliche Mitteilungen über Doontheiden. Berlin.
- Tulasne L. et R., 1861—1864. Selecta Fungorum Carpologia. Paris.
- Winter G., 1887. Ascomyceten. In Rabenhorst's Kryptogamenflora, 2 Abt.

## ТЕОРИЯ ФИЛЭМБРИОГЕНЕЗА А. Н. СЕВЕРЦОВА И ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

А. Л. Тахтаджян

Замечательными исследованиями русского морфолога-эволюциониста А. Н. Северцова, начатыми им еще в 1910 г., с убедительностью доказана мысль, что эволюция животных происходит не суммированием наследственных индивидуальных вариаций взрослых организмов, как думал Вейсман и его последователи, но путем изменения всего хода эмбрионального развития (Северцов, 1935). Хотя аналогичные взгляды высказывались и раньше, но они носили чаще всего натурфилософский характер и никем еще до Северцова не были развиты в стройную теорию, обоснованную многочисленными специальными исследованиями.

Уже в 1912 г. Северцов печатает свои замечательные «Этюды по теории эволюции», в которых обосновывает теорию филэмбриогенеза, используя для этого обширный фактический материал, а затем вплоть до 1935 г. неоднократно возвращается в своих исследованиях к разработке этой проблемы. Большую роль в дальнейшей разработке теории филэмбриогенеза играют также некоторые ученики и последователи Северцова (Матвеев и др.).

Теория филэмбриогенеза Северцова в настоящее время все глубже проникает в эволюционную морфологию животных. В ботанике же она долгое время никем систематически не применялась, хотя отдельные идеи в духе теории филэмбриогенеза и здесь неоднократно высказывались исследователями в различных областях морфологии. Объясняется это той общей теоретической отсталостью эволюционной морфологии растений по сравнению с эволюционной морфологией животных, которая была особенно сильно выражена в начале нашего столетия. Очень многие общие идеи, высказанные в зоологии, оказались впоследствии приложимыми и к растениям и приобрели, таким образом, общебиологическое значение. Идея эволюции признаков посредством изменения хода индивидуального развития не является в этом отношении исключением, и если она была высказана и разработана в зоологии, то из этого еще не следует, что она не может стать общебиологической теорией. В 1943 г. нами была сделана попытка доказать применимость теории филэмбриогенеза также к объяснению морфологической эволюции растительных организмов (Тахтаджян, 1943). Дальнейшие исследования в этой области, произведенные в отделе эволюционной морфологии и палеоботаники Ботанического института Академии наук Армянской ССР, показали, что в морфологии растений применение теории Северцова является не менее плодотворным, чем в морфологии животных. С точки зрения теории филэмбриогенеза становится понятным многое в эволюции веге-

тивных листьев и спорофиллов, проводящей системы и ее элементов, зародыша, микроспор и пр.

По Северцову, чем на более ранней стадии развития изменяется данный орган, тем более общий характер носит это изменение. Наоборот, чем на более поздней стадии он изменяется, тем более специально это изменение. В то время как первый тип изменения отражается на всей структуре, на всех дериватах зачатка, второй тип может затрагивать лишь ту или иную ее ограниченную часть и ведет к дифференциации отдельных структур. Посредством раннего онтогенетического изменения достигается одинаковое направление эволюции целого ряда структур, развивающихся из одного и того же зачатка. Первый способ приводит обычно к эволюционному изменению более древних признаков, второй — более новых. Все эти положения Северцова целиком применимы к растительным организмам.

У растений, как и у животных, эволюционное изменение онтогенеза может происходить на самых разных стадиях развития. Изменения, возникающие на последних стадиях развития, приводят к наименьшим отклонениям. Поэтому чем менее значительно новообразование, тем на более поздних стадиях оно происходит. Относительно небольшие изменения происходят обычно на конечных стадиях морфогенеза. Конечные стадии наиболее дифференцированы и вследствие этого они способны лишь на мелкие, относительно малозаметные изменения. На поздних стадиях морфогенеза могут изменяться взаимное расположение и относительные размеры частей какого-нибудь органа, образоваться всякого рода выросты и т. д. Асимметрия листа, зигоморфия цветка, увеличение или уменьшение органов, расщепление веерных и перистых листьев многих пальм, изменение ряда признаков формы и строения плода и семян и очень многие другие изменения происходят на последних фазах, а иногда даже на конечной фазе морфогенеза. Путем изменения конечных стадий развития начинаются также всякого рода регрессивные явления, например недоразвитие органов.

Начавшись с последних стадий морфогенеза, изменение может постепенно захватить все более и более ранние стадии развития. Таким именно путем происходят обычно многие крупные эволюционные превращения органов. Замечательные примеры подобного рода мы находим в эволюции листовых органов *Pteropsida*, т. е. у папоротников, голосеменных и покрытосеменных. В эволюции листьев папоротников, например, простые цельные листья возникли из расчлененных (разветвленных) листьев. Этот процесс постепенного перехода от расчлененных листьев к цельным можно представить себе, однако, лишь как постепенное наследственное изменение все более и более ранних (и, следовательно, все менее расчлененных) стадий листа, пока не будет «зафиксирована» та стадия его развития, на которой нет еще расчленения цельного листового зачатка. С этой точки зрения цельный лист представляет собой как бы сильно видоизмененную (а не просто задержанную) «юношескую» стадию расчлененного листа. Начиная с этой стадии, развитие цельного листа пошло совершенно иным путем, произошла «девиация» (в широком понимании этого термина). Подобным же образом нужно объяснить происхождение цельных листьев у голосеменных и покрытосеменных. Примитивные голосеменные имеют расчлененные листья, более подвинутые же порядки обладают цельными листьями. С точки зрения теории филэмбриогенеза листья кордаитов и хвойных возникли из недифференцированной еще на черешок и пластинку стадии развития анцестральных расчлененных листьев. Аналогичным образом можно объяснить мно-

гие эволюционные изменения листьев покрытосеменных. Особый интерес представляет с этой точки зрения проблема происхождения листьев однодольных растений.

Листья однодольных произошли, несомненно, из листьев двудольных. Скорее всего они произошли из пальчатонервных листьев древних двудольных, т. е. из наиболее примитивного типа листа покрытосеменных. Но гомологичен ли лист однодольного целому листу двудольного или только его части? Согласно «филлодийной» гипотезе де-Кандолля (De Candolle, 1827), лист однодольных соответствует не целому листу двудольного, а только листовому основанию и черешку. Впоследствии эту гипотезу развивали многие другие авторы (Генслоу, Арбер и др.). Особенно подробно разработала и аргументировала ее Аггесса Арбер, взгляды которой впоследствии, однако, резко изменились. Новейшие исследования по гистогенезу листа покрытосеменных (работы Фостера и др.) заставили Арбер (1941) отказаться от филлодийной теории и выдвинуть новую интерпретацию природы листьев однодольных. Она считает, что в свете новых исследований лучше рассматривать их как результат более или менее модифицированной фиксации целого филлома на его «преламинарной» стадии. Эту мысль Арбер высказала как бы вскользь в статье, посвященной вопросу морфологической интерпретации листа и корня покрытосеменных, но она не получила у нее дальнейшего развития. Более того, в письме к автору этой статьи она пишет, что прониклась полным скептицизмом в отношении филогенеза и не считает, в частности, что была какая-либо филогенетическая связь между однодольными и двудольными, которые являются, с ее точки зрения, лишь параллельными группами. Однако, если идею модифицированной фиксации преламинарной стадии мы интерпретируем именно филогенетически и примем, что листья однодольных произошли из пальчатонервных листьев древних двудольных (при этом скорее всего от таких, которые отличались влагалищным основанием), то будем иметь по существу совершенно новый подход к решению этой труднейшей, казалось, проблемы происхождения листьев однодольных. Такое превращение пальчатонервного листа в характерный для однодольных тип листа могло произойти в результате филэмбриогенетического его упрощения. Пальчатая нервация сохранилась еще в стреловидных листьях примитивного для однодольных семейства *Aizoidataceae*. Среди частуховых мы находим все переходы от почти явственно трехлопастных листьев с почти еще пальчатым жилкованием к вполне типичным дугонервным и совершенно цельным листьям. Более примитивный тип цельных листьев имеет сердцевидное основание, но у более продвинутых типов основание клиновидное. Подобная же эволюция от стреловидного типа к лентовидному имела место у *Pontederiaceae*. Листья у частуховых и многих других примитивных однодольных еще более или менее дифференцированы на черешок и пластинку. Однако в процессе возрастающего филэмбриогенетического упрощения листа взрослая его форма все более приближается к фиксированной преламинарной стадии и в конце концов возникает недифференцированный на черешок и пластинку типичный лист однодольного растения с его характерным «параллельным» жилкованием.

Точно таким же образом можно объяснить происхождение семедольных и всякого рода упрощенных и редуцированных листьев. Из преламинарной стадии листа в результате изменения хода всего дальнейшего его онтогенетического развития возникли, например, почечные чешуйки. На почках конского каштана и многих других растений можно видеть все переходы от защитных чешуй к нормально дифференцированным

листьям. Все эти переходы представляют собой не что иное, как локализованные в пространстве стадии филэмбриогенеза, благодаря которым филэмбриогенетические изменения демонстрируются здесь в очень наглядной форме. Они с несомненностью говорят о том, что почечные чешуйки возникли из обычных вегетативных листьев в результате наследственного изменения листа на самой ранней стадии его онтогенеза, гораздо раньше той стадии, когда происходит дифференциация на черешок и пластинку, что выражается в очень ранней детерминации онтогенеза. При этом в почечную чешуйку превращается главным образом основание листа. В тех, однако, случаях, когда это превращение осуществляется на несколько более поздней стадии, на вершине чешуйки можно заметить рудиментарную пластинку. Почечные чешуи *Fraxinus* имеют, например, обычно на вершине рудиментарные листочки. У *Rosa* чешуйки несут на верхушке три более или менее ясно обозначенных придатка, представляющих собой рудименты прилистников и пластинки. Чем более специализированы почечные чешуйки, тем на более ранней стадии осуществляется изменение хода онтогенеза и тем меньше локализованных в пространстве промежуточных образований.

Филэмбриогенетически можно интерпретировать не только происхождение листьев однодольных или почечных чешуй, но и все известные нам виды «метаморфоза» органов. Путем изменения хода эмбрионального развития возникли, например, клубни и луковицы. Оба эти образования произошли не из взрослого побега, а из его эмбриональной стадии или почки. Когда осевая часть почки сильно разрастается, а листовые зачатки рудиментируются, получается клубень, когда же преламинарная стадия листа превращается в специализированные чешуйки, а ось недо- развивается, возникает луковица. Филэмбриогенетическим же путем можно объяснить происхождение колючек барбариса из ранних стадий развития листьев этого растения и многие другие случаи метаморфоза. Филэмбриогенетическая точка зрения применима и к эволюции споро- филитов от расчлененных к цельным и даже к возникновению стробилитов голосеменных и цветка покрытосеменных.

С точки зрения теории филэмбриогенеза можно истолковать также происхождение загадочного по своему строению женского гаметофита, или «зародышевого мешка» покрытосеменных (а также женского гаметофита высоко специализированных голосеменных родов *Gnetum* и *Welwitschia*). Разрыв между женскими гаметофитами покрытосеменных, гнетума и вельвичии и женскими гаметофитами их вероятных общих предков — низших голосеменных настолько велик, что очень трудно представить себе ту цепь превращений, которая привела в конечном счете к возникновению гаметофитов, лишенных архегониев. Но разрыв этот кажется столь большим и необъяснимым лишь тогда, когда мы сравниваем между собой уже вполне оформившиеся взрослые гаметофиты этих растений. Женские гаметофиты как покрытосеменных, так и гнетума и вельвичии напоминают раннюю стадию развития женского гаметофита «архегониальных» голосеменных с периферическим слоем свободных ядер, расположенных вокруг большой центральной вакуоли. Путем наследственной «неотенической» задержки развития из этой начальной стадии развития могли возникнуть гаметофиты как гнетума и вельвичии, так и покрытосеменных. Однако возникновение этих последних нельзя считать себе как простую наследственную фиксацию начальной стадии развития. Произошла не простая задержка стадии, но изменение всего хода развития женского гаметофита. Благодаря такому коренному изменению всего хода онтогенеза возникли совершенно новые типы гамето-

фитов, резко отличающиеся от взрослых женских гаметофитов всех остальных голосеменных и сохранившие лишь некоторые черты их ранних стадий развития. Интересно при этом, что женские гаметофиты гнетума и величии обнаруживают даже более «инфантильный» характер, чем гаметофиты покрытосеменных. У первых наследственное превращение осуществилось на более ранней стадии развития гаметофита, чем у покрытосеменных, и у них не сохранилось поэтому даже следов архегониев.

Путем наследственного изменения ранних онтогенетических фаз происходит также эволюция многих гистологических структур. Так, например, происходящее в процессе эволюции древесины покрытосеменных растений уменьшение длины члеников сосудов осуществляется благодаря уменьшению длины инициальных клеток (камбиальных элементов) (Бэйли, 1920). Аналогичным же путем осуществляется эволюция и целого ряда элементов древесины, в частности, эволюция лучей.

Чем крупнее наследственная вариация, тем на более ранней стадии морфогенеза она должна проявиться. Для ранних стадий особенно характерны всякого рода резкие, прерывистые изменения органов. Не иначе как посредством резкого изменения на ранних стадиях могло увеличиться у растений число всякого рода симметрично расположенных структур, например число листьев в мутовке или число тычинок в циклическом андроеце. Одним из наиболее интересных случаев резкого, прерывистого изменения органов является возникновение зародыша одностороннего.

По вопросу о происхождении однодольного зародыша еще нет до настоящего времени единого мнения. Многие авторы считают, что моноктилия возникла вследствие слияния двух семядолей. Особенно настойчиво защищала эту точку зрения Сарджэнт (Sargent, 1902, 1903), которая на основании исследования анатомии проростков у ряда видов высказывалась за синкотильную природу семядоли однодольных. Однако, как показали позднейшие исследования, Сарджэнт имела дело со случайными фактами и неверно их истолковала. Поэтому гипотеза синкотильного происхождения семядоли однодольных представляет в настоящее время лишь исторический интерес. Большой популярностью пользуется в наши дни гипотеза, высказанная давно Хегельмейером. Согласно этой гипотезе, однодольность возникла в результате недоразвития одной из семядолей. Позднее сходные же мысли развивали Генслоу, Меткаф и др. С резкой критикой «теории недоразвития» выступил фитоэмбриолог Джохансен (Johansen, 1945). Он указал на то обстоятельство, что встречающийся у большинства двудольных две симметрично расположенные по отношению к оси зародыша точки роста не имеют своих аналогов среди однодольных растений ни на одной стадии эмбрионального развития. Точка роста единственной семядоли однодольных растений расположена точно на оси зародыша и никакой другой симметричной точки здесь нет. Из этого автор заключает, что недоразвития второй точки роста не могло быть по простой причине, что такой точки роста никогда и не было. Правда, недоразвитие одной из двух семядолей наблюдается у ряда двудольных растений (например, у *Ficaria*), но развивающаяся семядоля явно отклоняется у таких «ложнооднодольных» растений всегда латеральной по отношению к эмбриональной оси и никогда не бывает истинно терминальной, как у настоящих однодольных. Кроме того, в отличие от настоящих однодольных, на ранней стадии развития зародыша здесь обнаруживаются обычно следы недоразвития семядоли.



Таким образом, ни одна из существующих гипотез не в состоянии дать удовлетворительного объяснения происхождения зародыша однодольных растений. Главным недостатком всех этих гипотез является, с нашей точки зрения, отсутствие филэмбриогенетического подхода к объяснению эволюции зародыша. Между тем превращение двудольного зародыша в однодольный относится к такого рода изменениям, которые могли осуществиться лишь на самых ранних стадиях онтогенеза (Тухтаджян, 1945). Переход двудольного зародыша в однодольный является частным случаем изменения числа симметрично расположенных, или меристемных структур. Число таких структур, например, листьев в мутовке или тычинок в андроеце зависит от числа зачатков и их первоначальной дифференциации. Поэтому их число может уменьшиться или путем уменьшения числа зачатков, или же в результате срастания самих структур. В последнем случае природа структуры обычно легко выясняется изучением проводящей системы и истории развития. Детальное же исследование проводящей системы и истории развития семядолей однодольных ясно показывает, что они не имеют «двойной» природы, т. е. не являются результатом срастания двух семядолей, как это предполагал Сарджанг. Отсюда естественно сделать вывод, что подобно тому, как число листьев в мутовке может измениться лишь посредством резкого изменения на ранних стадиях, так и превращение зародыша с двумя латеральными семядолями в зародыш с одной терминальной семядолей могло осуществиться лишь на начальных фазах дифференциации. Иначе говоря, превращение двудольного зародыша в однодольный могло произойти лишь в результате наследственного изменения всего хода онтогенетического развития зародыша.

Как известно, первые фазы развития зародыша у двудольных и однодольных совершенно одинаковы. У обоих путем последовательных делений возникают предзародыш и подвесок. Предзародыш дает начало зародышу, развитие которого у двудольных и однодольных идет неодинаково. У двудольных семядоли закладываются по бокам зачатка стебля, т. е. латерально, у однодольных же семядоля закладывается терминально, а зачаток стебля возникает сбоку. Отсюда можно сделать вывод, что превращение двудольного зародыша в однодольный произошло в результате замены двух боковых точек роста одной верхушечной, т. е. не постепенно, а скачкообразно. Переход от двудольного зародыша к однодольному совершается путем заложения одной единственной точки роста, дающей начало лишь одной семядоле. Таким образом, весь процесс превращения двудольного зародыша в однодольный определяется с нашей точки зрения теми изменениями, которые происходят в стадии предзародыша. Что же касается происхождения зародышей «ложнооднодольных» растений типа *Ficaria*, то здесь вполне применима, по видимому, «теория недоразвития». В пользу такого предположения говорит то обстоятельство, что единственная семядоля ложнооднодольных растений является латеральной по отношению к оси зародыша.

Другие не менее убедительные примеры резких, прерывистых изменений, осуществляющихся на самых ранних стадиях развития, мы находим в эволюции микроспор покрытосеменных. У некоторых семейств двудольных (главным образом из порядка *Ranales*) и у большинства однодольных встречаются примитивные однобороздчатые микроспоры, которые характерны также для ряда примитивных голосеменных. В процессе эволюции из однобороздчатых микроспор возникли трехбороздчатые микроспоры и их дериваты. В то время как единственная бороздка однобороздчатого типа расположена на дистальном полюсе, бороздки

трехбороздчатого типа являются меридиональными. Каким же образом из однобороздчатой микроспоры возникла трехбороздчатая, если ни одна из бороздок последнего типа не гомологична бороздке первой? Как было показано нами (Тахтаджян и Яценко-Хмелевский, 1945), это превращение можно объяснить лишь исходя из теории филэмбриогенеза. С нашей точки зрения наследственное превращение однобороздчатой микроспоры в трехбороздчатую могло осуществиться лишь на самой ранней стадии ее онтогенетического развития, когда еще нет следов дифференциации бороздки. Оно могло произойти лишь в результате того, что вместо одной дистальной бороздки заложились три меридиональные. Что этот переход от однобороздчатой микроспоры в трехбороздчатую может совершаться относительно легко, видно хотя бы из того, что в то время как *Nelumbium* имеет трехбороздчатые микроспоры, у всех родов семейства *Nymphaeaceae* микроспоры однобороздчатые. Подобным же образом можно представить себе превращение трехбороздчатой микроспоры в многобороздчатую. В сем. *Eupteleaceae* мы встречаем как трехбороздчатые микроспоры, так и разные типы многобороздчатых микроспор (чаще всего шестибороздчатые).

Все эти примеры являются наиболее яркими по своей несомненности случаями такого способа эволюции. Не может быть, однако, сомнения в том, что наследственное изменение ранних стадий должно быть широко распространено в эволюции органов растений, причем у растений значительно больше, чем у животных. Путем эмбрионального изменения можно эволюировать не только число каких-нибудь структур, но и их форма, расположение и строение. Этим путем изменяются обычно такие признаки, которые относятся к целому ряду развивающихся из данного зачатка структур, из которых каждый (обладая данным признаком) должен пройти последующий ряд изменений. Важно также отметить, что указанным способом происходит не только возникновение и развитие структур, но и их исчезновение. Весь эволюционно-биологический смысл наследственного изменения зачатков сводится к тому, что морфогенез данной структуры оказывается измененным с его старта. Такое объяснение происхождения многих резких, внезапных изменений устраняет целый ряд весьма серьезных на первый взгляд возражений против дарвинизма (например в работах Уиллиса).

В процессе эволюции возникают всевозможные отклонения от прежнего хода эмбрионального развития не только отдельных органов, но и всего организма. При этом, чем менее специализированы отдельные орган или весь организм, тем на более поздней стадии их развития могут осуществиться крупные наследственные изменения. Если организм является очень специализированным, то дифференциация наступает в онтогенезе очень рано, и возможности возникновения крупных новообразований сводятся к минимуму. Но если специализация организма менее узкая, то его дифференциация наступает более поздно, и тем самым эволюционная пластичность сохраняется в онтогенезе дольше. Более ранняя и, следовательно, менее дифференцированная стадия развития организма может стать началом для его дифференциации в другом направлении и, таким образом, привести иногда к крупным новообразованиям. Во многих случаях вытеснение конечных фаз начальными и промежуточными приводит постепенно как бы к преждевременному завершению онтогенеза, когда более примитивная, предшествующая стадия превращается в дефинитивную или взрослую. Такие «обрывающиеся онтогенезы», или «неотении», распространены как среди животных, так и среди растений. В тех случаях, когда преждевременное завершение онтогенеза

приводит в дальнейшем к продолжению онтогенетического развития в новом направлении, или когда организм с самого же начала отклоняется более или менее резко от прежнего хода онтогенеза, могут возникнуть крупные эволюционные новообразования. Способ эволюции путем неотении и девиации был назван Гарстэнгом «педоморфозом».

Педоморфозу особенно способствует дегенерация. Одним из лучших примеров этого рода являются водные покрытосеменные растения. В воде многие органы и ткани этих растений более или менее задерживаются в своем развитии, исчезают все ненужные здесь признаки специализации, возникают часто простые лентовидные листья, подавляется развитие главного корня, сильно редуцируется проводящая система и происходит общее упрощение всей организации вегетативной сферы. По строению своих вегетативных органов многие водные растения представляют собой как бы видоизмененную фиксацию ранних стадий, или как бы «неотеническую» форму наземных двудольных. Но в то же время неотенические формы водных растений являются, в известных отношениях, эволюционно более пластичными типами, чем более сложно дифференцированные их наземные предки. Еще Генслоу выводил однодольные из водных двудольных. Наблюдения над водно-болотными двудольными привели его к выводу, что водная среда индуцирует у них определенные признаки однодольных растений. Но в свете теории филэмбриогенеза эта идея приобретает новый смысл и особую убедительность. К аналогичному выводу приводят нас данные по филогении самих однодольных (родство *Alismatales* с нимфейными). Очень интересным примером педоморфоза в растительном мире является вторичное приспособление к воде и в связи с этим крайняя редукция и упрощение сем. *Lemnaceae*. Ботаниками вполне установлена родственная связь рясковых с сем. *Araceae* (Энглер, Ростовцев, Арбер и др.). Рясковые представляют собой конечное звено редукционного ряда, в начале которого стоят *Aroideae*, а в промежутке — *Pistioideae* с единственным ныне живым мопотипным родом *Pistia*. Это небольшое, плавающее на воде тропическое растение, которое, хотя и не похоже во взрослом состоянии на ряски, но в строении семян, в способе их прорастания и в молодом зародышевом состоянии имеет много общего с ними. Имеется также большое сходство в строении соцветий. По мнению большинства авторов, сходство рясок с *Pistia* является настолько большим, что они предполагают, что ряска произошла через редукцию именно *Pistioideae*. Каким же образом могло произойти превращение листостебельного тела типа *Pistia* в простое тело ряски? Очевидно, лишь путем фиксации одной из самых ранних онтогенетических стадий развития. В то время как зародыш *Pistia* дает начало довольно сложно организованному растению, дифференцированному на типичные листья и стебли, ряски как бы остановились на зародышевой стадии. С точки зрения теории филэмбриогенеза ряска произошла не от взрослой *Pistia*, а от ее зародыша. Неотения, как следствие дегенерации, характерна также для целого ряда геофитов. Одним из наиболее ярких примеров является замечательный мопотипный род *Phylloglossum*, единственный вид которого — *Ph. Drummondii* — растет в Австралии, Тасмании и Новой Зеландии. Это маленькое, родственное плаунам растение с очень короткой осью, вырастающей из однолетнего мясистого подземного клубенька. Сравнение филлоглоссума с плауном привело еще Бауэра к выводу, что это растение представляет собой «перманентную эмбриональную форму плауна», т. е. имеет неотеническое происхождение.

Всякая фиксация «эмбриональной» или вообще ранней фазы развития означает для высшего растения фиксацию нижних ярусов и элиминацию верхних. Типичная растительная неотения является поэтому «ярусной неотенией».

Ярусная неотения очень хорошо выражена у некоторых мохообразных, где она приводит к образованию новых и иногда очень оригинальных форм. У некоторых *Bryales* вегетативное тело представлено одной телью протонемой. Новообразования, возникшие на основе ярусной неотении, известны также у многих семенных растений (туберозные формы *Zamia Welwitschia*, многие водные растения). Путем ярусной же неотении должна была идти эволюция от древесных покрытосеменных к травянистым. Траву с этой точки зрения можно рассматривать как фиксированную юношескую фазу дерева. Многочисленные анатомические исследования показывают, что весь процесс редукции от древесного типа к травянистому сводится по существу к постепенной фиксации «травянистых» структур древесного стебля. Ярусная неотения может быть вызвана также чисто экспериментальным путем. Таковы фиксированные садоводами юношеские формы некоторых хвойных.

Таким образом, мы приходим к выводу о крупном значении неотении в эволюции растительного мира. Здесь, как и в животном мире, она служит основой педоморфоза, создающего перерывы в эволюции крупных групп. Благодаря неотении специализированная группа может вновь филогенетически «омолодиться» и дать начало совершенно новой линии развития. Но в то же время в неотении нет никакого возврата к пройденным стадиям эволюции. При неотении имеется лишь вторичное упрощение строения, основанное на «модифицированной фиксации» одной из стадий индивидуального развития. Этим, конечно, не достигается возврат к исходным формам.

На основании всего изложенного выше, мы не можем не прийти к выводу, что приложение теории филэмбриогенеза А. Н. Северцова к пониманию структурной эволюции растений имеет исключительно большое значение для современной морфологии растений. Оно должно привести к полной перестройке теоретических основ эволюционной морфологии растений, которая станет, таким образом, в один уровень со значительно опередившей ее морфологией животных. Однако этот гигантский труд полной реформы ботанической морфологии может быть осуществлен лишь целым коллективом исследователей и требует как планомерного накопления нового фактического материала, так и критического пересмотра всех теоретических построений старой морфологии.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Мюллер Ф. 1940. За Дарвина. М.  
 Росговцев С. И., 1905. Биолого-морфологический очерк рясок. М.  
 Северцов А. Н., 1910. Эволюция и эмбриология. Дневн. 12 съезда русск. естество- и врачей. М.  
 Северцов А. Н., 1912. Этюды по теории эволюции. Киев.  
 Северцов А. Н., 1935. Модусы филэмбриогенеза. Зоол. журн., 14.  
 Северцов А. Н., 1939. Морфологические закономерности эволюции. М.—Л.  
 Тахтаджян А. Л., 1943. Соотношения онтогенеза и филогенеза у высших растений. Тр. Ереван. унив., 22.  
 Тахтаджян А. Л., 1945. Опыт применения теории филэмбриогенеза к объяснению происхождения зародыша однодольных. Докл. АН Арм. ССР, 14.  
 Тахтаджян А. Л. и А. А. Яценко-Хмелевский, 1945. Palynologia caucasica. I. Опыт стандартизации палинологической терминологии. Изв. АН Арм. ССР, 5—6.

- Arber A., 1941. The interpretation of leaf and root in angiosperms. *Biol. Rev.*, 16.
- Bailey L. W., 1920. The cambium and its derivative tissue. II. Size variations of cambial initials in gymnosperms and angiosperms. *Am. Journ. Bot.*, 7.
- De Candolle A. P., 1927. *Organographie végétales*. Paris.
- Johansen D. A., 1946. A critical survey of the present status of plant embryology. *Bot. Rev.*, 11.
- Sargant E., 1902. The origin of the seed-leaf in Monocotyledons. *New Phytol.*, 1.
- Sargant E., 1903. A theory of the origin of Monocotyledons, founded on the structure of their seedlings. *Ann. Bot.*, 17.
- Sinnott E. N. a. I. W. Bailey, 1914. Investigations on the phylogeny of the angiosperms. IV. The origin and dispersal of herbaceous Angiosperms. *Ann. Bot.*, 28.

Ереван  
1947 г.

## ПОЛИКАМБИАЛЬНОСТЬ И ЭВОЛЮЦИЯ

М. М. И л ь и н

Около полвека тому назад известный французский ботаник Ван-Тигем (Van Tieghem, 1900), главным образом на основании изучения анатомии древесины, пришел к заключению, что среди двудольных растений есть небольшая родственная группа организмов, входящая в состав магнолиевых, которая по строению вторичной ксилемы резко отличается от всех других. Она характеризуется так называемой „араукароидной“ или дримитической, древесиной, выделяющейся тем, что, во-первых, она сложена исключительно трахеидами, а во-вторых, окаймленные поры последних имеют несколько многогранный абрис и расположены плотно друг к другу в шахматном порядке. Между тем, как известно, у всех остальных двудольных окаймленные поры в очертании округлы или овальны и расположены не плотно, противолежа друг другу. К указанной группе растений оказались принадлежащими роды (*Drimys*, *Tetracentron*, *Wintera*, *Trochodendron*, *Bubbia*, *Bellium*, *Exospermum*, *Zygogynum* и др.), составляющие ныне особые семейства, выделенные из семейства магнолиевых самим Ван-Тигемом на основании его анатомических работ и в соответствии с морфологическими признаками. Таковы установленные Ван-Тигемом сем. *Drimytaceae* (теперь *Winteraceae*) и *Tetracentraceae*. Что же касается сем. *Trochodendraceae*, то выделенное еще ранее, оно было вновь подтверждено как самостоятельное.

Араукароидная древесина из ныне живущих растений, кроме упомянутых, присуща еще араукариям. Наряду с этим, она характеризует все палеозойские древесные породы: птеридоспермы, кордаиты, из хвощевых араукариевые, в том числе и *Walchia*, а кроме того, и *Voltzia* из подсем. *Taxodiaceae*. Возможно, что сюда же относятся псилофиты, например *Archaeoxylon* (Криштофович, 1941). Эндриус (Andrews, 1940) в работе, посвященной анатомии вторичной древесины птеридосперм, дал прекрасные рисунки и микрофотографии араукароидной ксилемы (вторичной) ряда родов (*Cycadoxylon*, *Rhetinangium*, *Calamopitys*, *Stenomylon*, *Dadoxylon*, *Poroxylo* и др.). Таким образом, встречаемость у некоторых двудольных араукароидной древесины есть факт большого филогенетического значения, доказывающий большую примитивность указанных выше семейств, впоследствии подтвержденную морфологами и систематиками. Явление это получило название гомоксиллии. Ван-Тигем разделил класс двудольных на два подкласса: *Homoxyleae* — наиболее примитивный, всего с тремя семействами (*Drimytaceae*, *Tetracentraceae* и *Trochodendraceae*), и *Heteroxyleae* — все остальные семейства двудольных, для которых характерна гетероксиллиальная древесина.

Таким образом, Ван-Тигем показал крупное значение анатомического метода в решении филогенетических вопросов. С тех пор в этой

области имеются большие достижения, перечисление которых не является целью данной статьи, тем более, что недавно опубликованы интересные работы Яценко-Хмелевского (1946) и Типпо (Tippo, 1946).

Но, несмотря на это, остается нерешенным еще ряд важных моментов, касающихся анатомического строения и ожидающих своей наиболее вероятной филогенетической интерпретации. В ряду их так называемое «аномальное» строение вторичного цилиндра *Chenopodiaceae* и близких к нему семейств, занимает одно из особенно выдающихся мест (рис. 1, 2 и 3). Как известно, вторичные изменения в сем. *Chenopodiaceae*, *Amaranthaceae*, *Aizoaceae*, *Nyctaginaceae* и других из этого порядка состоят в том, что вскоре после заложения первичной структуры стебля, снаруж

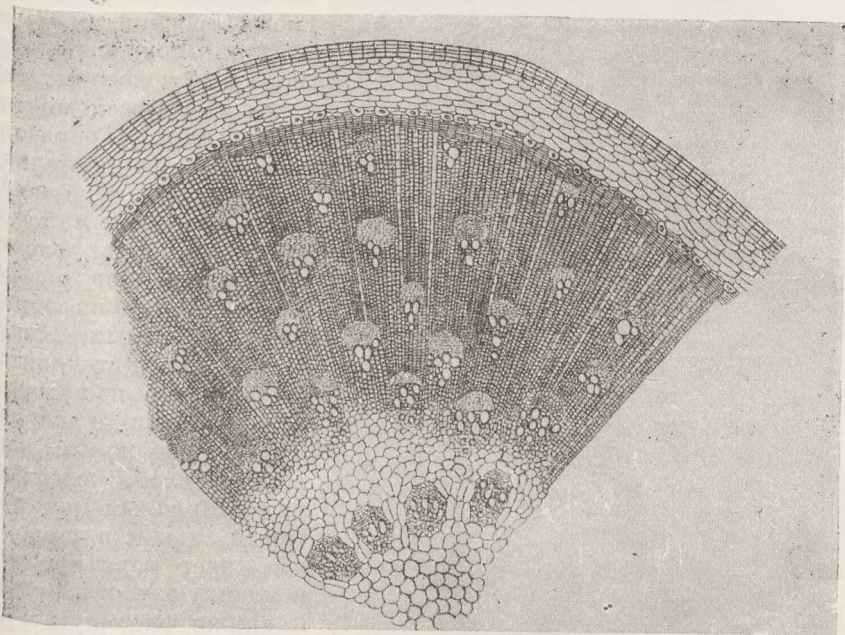


Рис. 1. Поперечный разрез через стебель *Pisonia nigricans* из сем. *Nyctaginaceae* (по Солереду).

от нормально расположенных пучков в периклике развивается деятельная ткань, кольцо утолщения, которое отделяет конутри значительное количество основной ткани — паренхимы — или даже носящей прозенхимного характер, обычно быстро одревесневающей (рис. 4 и 5), а кроме того, в разных местах участки ксилемы с соответствующими участками флоэмы в виде замкнутых сосудистых пучков, расположенных рассеянно, как это имеет место в однодольных растениях, или чаще всего в круговом порядке. Вскоре замирает деятельность и этого камбиального кольца, а если оно неполное, то ряда камбиальных дуг, на смену которым в наружной части новых флоэмных участков в периклике закладывается новое кольцо или дуги утолщения (камбия), и картина вновь повторяется, так что старый стебель может состоять из целого ряда как бы «годовых» колец, обычно не совпадающих с сезонами года.

Анатомическому изучению сем. *Chenopodiaceae* уделили внимание уже многие исследователи. В работе В. М. Арциховского (1928), посвященной белому саксаулу, дан обзор истории этого изучения и рассмотрены

критически некоторые взгляды на особенности анатомии семейства. Одновременно и после него ряд авторов, как Вильсон (Wilson, 1924) Джоши (Joshi, 1937) и другие, продолжили исследования в этой области. Но из всех этих публикаций особенно выделяется по глубине анализа и широте обобщений работа русского ботаника В. М. Арпиховского. Он не только констатирует наличие определенных анатомических структур

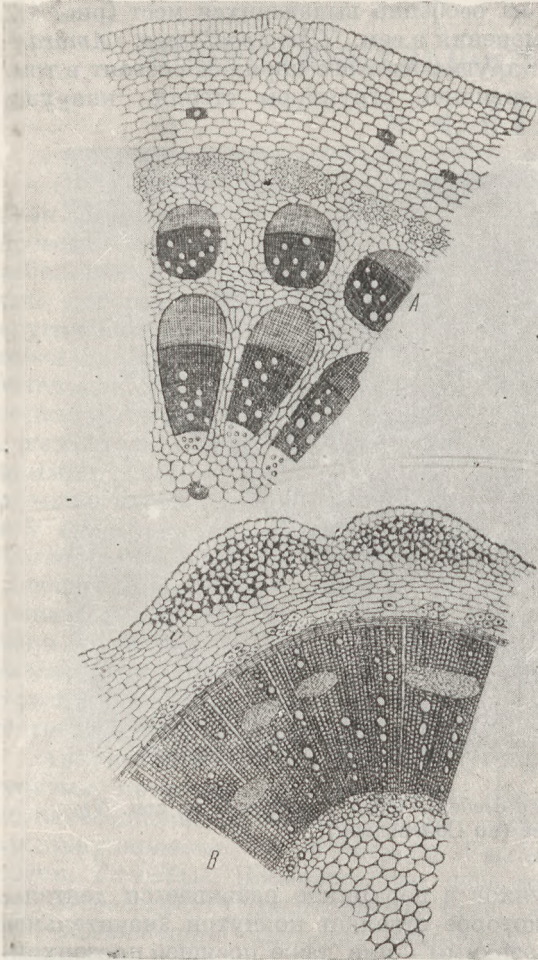


Рис. 2. Поперечный разрез через стебель: А — *Bosia zeruamora*; В — *Aerva scandens* из сем. *Amaranthaceae* (по Солередеру).

С. П. Костычеву (1921) утверждать, что камбий у *Chenopodium album* окружает флоэмный участок сонутри и снаружи. Эта картина повторяется в саксауле в течение всего периода роста его ствола в толщину, т. е. последующие кольца камбия появляются еще тогда, когда не успевают прекратить свою работу ранее заложенные, хотя наиболее старые уже прекращают свою деятельность. Следовательно, одновременно работают несколько колец камбия (у саксаула около пяти), за счет которых и происходит сложное утолщение его ствола (рис. 6). Как мы видим, Арпиховский отвергает (на примере саксаула) прежний взгляд, утверждаемый

но и структуру эту рассматривает в корреляции с образом жизни изучаемого растения (саксаула). Для того чтобы более ясно представить своеобразие анатомического строения сем. маревых следует подробнее остановиться на некоторых результатах этого исследования. Прежде всего, на образовании камбия и его деятельности. Первичный камбий, по Арпиховскому, очень малоощетинен между отделами флоэмы и ксилемы пучков он быстро исчерпывается на образование постоянных тканей. В пучок вскоре становится закрытым. Но над пучками между ними в перидерме появляется новый камбий — родной слой, выделяющий уже вторичный камбий, который, как и в первом случае, дает конутри только ксилемную часть пучка, снаружи флоэмную и между пучками — основную стеночную ткань. Еще до завершения деятельности этого вторичного камбия появляется в перидерме опять как раз над самыми вторичными пучками, следующий слой камбиальных клеток в последствии сливающийся в кольцо. Очевидно это обстоятельство дало повод



примере других объектов и после него, что камбий *Chenopodiaceae* работает только (в смысле проводящих тканей) униполярно. Является ли это общей закономерностью для семейства, сказать еще нельзя, и окончательный вывод может быть представлен только после анатомического изучения большинства родов. Принимая все вышесказанное, он назвал саксаула поликамбиальным. Явление поликамбиальности свойственно, конечно, не только саксаулу, но вообще сем. *Chenopodiaceae* и всем смежным семействам, упомянутым выше. Арциховский подчеркивает, что каждый слой саксаула (ростовое кольцо) образован особым камбиальным кольцом. Кроме того, он выдвигает еще один новый термин, в частности приложимый и к сем.

*Chenopodiaceae*, — синдесма. Им определяется иной тип древесины, чем тот, который характерен для большинства стволов двудольных и хвойных. Древесный цилиндр последних сложен только ксилемой. А ствол представителей сем. *Chenopodiaceae*, *Amaranthaceae*, *Phytolaccaceae* и др. — как флоэмой, так и ксилемой; он весь состоит из полных сосудистых пучков, и их рост в толщину объясняется увеличением их числа. Значит ствол названных семейств так же, как и древовидных однодольных, есть, по Арциховскому, синдесма. Следовательно, с этой точки зрения и целый ряд так называемых «аномальных» структур с интраксиллярной флоэмой, зарегистрированной у многих

представителей, особенно лиан, разнообразных семейств двудольных, должен быть обозначен как синдесма. Но это понятие, формальное по существу, объединяющее генетически различные по природе своей явления, выходящее за пределы филогенетического значения структур, которое им действительно присуще. Для таких стеблей, как увидим ниже, еще ранее на примере гнетовых Чемберленом (Chamberlain, 1945) введено понятие полидемии, такое же формальное, как и синдесмии. Еще менее правильным было бы приложение термина поликсиллии, часто употребляемого в таких случаях, хотя бы тем же Джеффри (Jeffrey, 1930) и другими, а также термина диоксилии (т. е. удвоение ксилемы), предложенного Потоиье (Potonié, 1912) для цикадофитов, так как ростовые кольца содержат не только ксилему, но и флоэму. Во всяком случае для сем. *Chenopodiaceae* и филогенетически близких с ним семейств наиболее подходило бы понятие поликамбиальности, подчеркивающее образование последовательно сменяющихся камбиев, обуславливающих нарастание каждый раз ростовых колец, обычно нескольких в течение одного года. Этот термин может быть

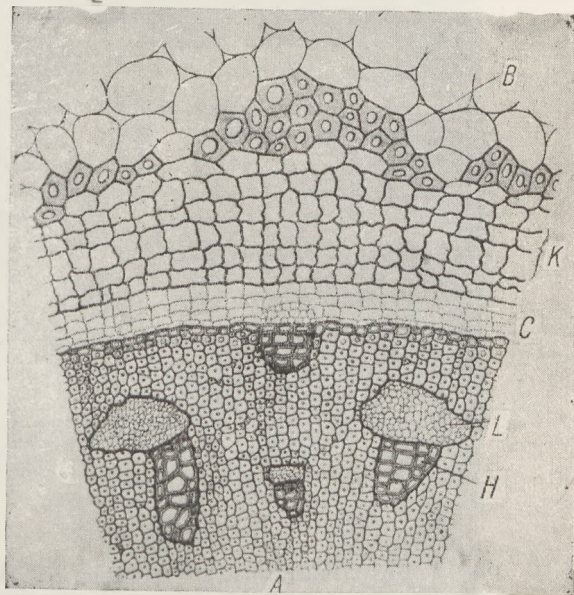


Рис. 3. Поперечный разрез через стебель *Eurotia ceratoides* из сем. *Chenopodiaceae*.

В — лубяные волокна; К — корковая паренхима; С — кольцо утолщения (камбий); L — флоэма пучка; H — ксилема пучка; А — одревесневшая паренхима (по Фолькенсу).

приложим и к случаям с саговниками, гнетовыми и даже птеридоспермами. Несколько особое, хотя и близкое в этом отношении положение, занимают однодольные. Попутно только отметим, что В. Г. Александров (1928) связывает явления увеличения ростовых колец на примере корня свеклы с количеством листьев розетки. Более полно связь вторичных «аномальных» изменений осевых органов в расположении и количестве проводящих пучков с характером расположения и работой листьев можно найти

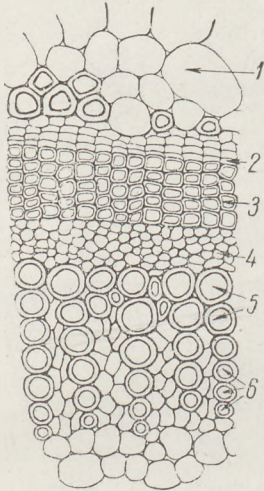


Рис. 4. Поперечный разрез через верхнюю часть междоузлия однолетнего побега *Anabasis Pelliotii*; изображена часть центрального цилиндра.

1 — водоносная ткань; 2 — камбий; 3 — одревесневшая соединительная (основная) ткань (вторичная); 4 — первичная флоэма; 5 — лестничные сосуды первичной ксилемы; 6 — спиральные сосуды первичной ксилемы (ориг.).

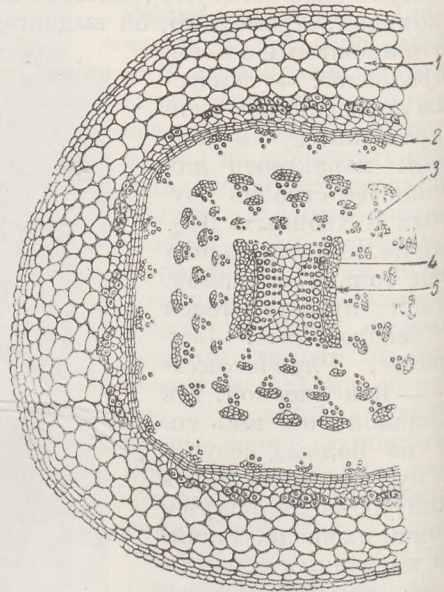


Рис. 5. Поперечный разрез молодого междоузлия *Anabasis micradena*.

1 — водоносная ткань; 2 — камбий; 3 — одревесневшая соединительная (основная) ткань (вторичная); 4 — первичная ксилема; 5 — первичная флоэма (ориг.).

хотя и не на примерах центроспермовых, в весьма интересной по постановке и теоретической постановке вопросе работе О. Н. Радкевич (1934)

Уже тот факт, что приведенные анатомические картины составляют неотъемлемую характерную особенность такого крупного семейства, как маревые, и ряда других, систематически наиболее близко с ним связанных семейств (*Amaranthaceae*, *Aizoaceae*, *Nyctaginaceae*, *Phytolaccaceae*, *Dysphaniaceae*, некоторых *Caryophyllaceae*, как *Paronychiaceae*), является вполне достаточным, чтобы признать в этом большое филогенетическое предвидение. Оно может быть расшифровано (как увидим далее и как это следует с позиций систематики и ботанической географии, здесь не развиваемых) только как признак глубокого геологического прошлого, структуры анцестральных, исчезающих или вернее почти исчезнувших двудольных

Интересна в этом отношении статья Джоши (1937), который, рассматривая анатомическое строение некоторых маревых и амарантовых, пришел



Рис. 6. Шлиф через ветку белого саксаула (*Haloxylon persicum*).

А — первичные сосудисто-волокнистые пучки; Б — граница первого годичного слоя; В — срастание пучков, принадлежащих к разным зонам; Г — пробка; Д — выклинивающаяся зона, не образующая замкнутого кольца (по Арциховскому).

к заключению, что «наличие вторичного утолщения сменами вторичных камбиев есть анцестральный признак в этих семействах» (стр. 9).

Близкие картины вторичного утолщения стебля свойственны, как известно, и однодольным растениям, главным образом деревянистым,

таким, как *Aloë*, *Yucca*, *Dasylyrion*, *Dracaena*, *Nolina*, *Cordyline* и другие а также отчасти некоторым пальмам, т. е. тем древним однодольным растениям, которые известны еще с мела и по своему геологическому возрасту не уступают примитивнейшим покрытосеменным, как магнолиевые или любым другим. Факт сходства вторичных изменений стебля между выше описанными семействами из порядка *Centrospermae* и деревянистыми однодольными, поразителен. У однодольных сосудистые пучки замкнуты и поэтому исключают возможность вторичного роста стебля, но ниже точки роста, кнаружи от первичных пучков в меристеме, именно в периферии, закладывается новое деятельное кольцо утолщения (рис. 7). Беркли (Barkley, 1924), который детально изучал последний вопрос на *Yucca aloifolia*, говорит, что камбий возникает в периферии около 1.5 см от конца стебля и что возникающий камбий есть зона меристематической ткани. Это кольцо утолщения проявляет деятельность так же главным образом, конутри, т. е. отделяет и ксилему, и флоэму униполярно, причем сосудистые вторичные пучки, происходящие, как показал тот же Беркли, из одной-двух клеток кольца, развиваются или в закрытые коллатеральные (например в юкках) или в амфиазальные (например в драценах) с ксилемой, окружающей флоэму. Иногда кольцо утолщения функционирует как камбиальное кольцо, выделяя кнаружи паренхимную ткань (вторичную кору), т. е. так же, как это имеет место и у некоторых маревых, например у саксаула по данным Арциховского. Скотт и Бребнер (Scott and Brebner, 1933), работая с видами юкк и драцен, нашли, что на глубине 5 мм от точки роста стебля первичное меристематическое деление клеток прекращается и дальше идет только формирование уже заложенных элементов первичных тканей. Первые деления вновь возникающего в периферии камбия появляются только на глубине 23 мм от верхушки стебля, а образование полного камбиального кольца — даже около 31 мм, в момент, когда первичные ткани уже вполне сформированы. Первое появление вторичных тканей относится уже к глубине в 47 мм. Эти авторы подчеркивают, что между первым меристематическим делением и возникновением камбиального кольца, как заново ожидающегося образования, всегда наблюдается известный интервал. Кроме того, камбий или, правильнее, кольцо утолщения не работает равномерно. Оно попеременно откладывает элементы вторичных тканей конутри и паренхимную ткань кнаружи, то прекращая, то возобновляя свою деятельность на разных сторонах кольца утолщения, отчего не так правильно радиально расположенных клеток во внутреннем цилиндре этих однодольных растений. Это обстоятельство дает повод авторам сомневаться, является ли кольцо камбием, а откладываемые элементы конутри от него вторичными тканями. Второй особенностью рассматриваемых однодольных является обилие вторичной соединительной ткани, большей частью быстро одревесневающей и, по существу, объясняющей прочный древесинный характер однодольных деревьев, причем эта ткань составляет основу вторичного цилиндра, в которую погружены сосудистые пучки, не проявляя группового расположения по отношению к последним, т. е. повторяется та же картина, которую мы наблюдали в семени маревых и других близких семействах этого порядка. Укажем также, что как в стеблях сем. *Chenopodiaceae* и других, так и в деревянистых однодольных мы можем видеть ростовые кольца, имитирующие годичные кольца хвойных и большинства двудольных. Они зависят в различных случаях то от того, что на границе кольца скопляется главная масса сосудистых пучков, то от того, что переход между кольцами резко обозначается пограничными толстостенной и более тонкостенной соединитель-

ной тканью и т. д. Кольца роста однодольных не соответствуют годичным приростам — признак, свойственный всем поликсилическим образованиям. Следовательно, основное отличие в образовании вторичных тканей между однодольными и центроспермами заключается в том, что в первом случае кольцо утолщения, раз возникнув в перицикле, продолжает свою работу в качестве постоянного образования, хотя и не действующего равномерно, во втором — кольцо утолщения, заложившееся также в перицикле, после краткого периода своей деятельности сменяется последовательным рядом других колец. Поэтому стебель однодольных может быть назван поли- и синдесмическим, но не поликамбиальным, а стебель центросперм — и тем и другим. Однодольные, таким образом, можно рассматривать в аспекте эволюционного развития поликамбиальности как стадию начального перехода кольца утолщения к истинному, постоянно действующему камбию. Наиболее полно процесс вторичного утолщения стебля однодольных представлен в работе Чидла (Chedale, 1937). Нам важно указать не только на поразительную схожесть этих процессов у таких, казалось бы, исключительно далеких филогенетически группы, но и на филогенетическую древность процесса вторичного роста. Но для этого мы должны установить и геологическую древность однодольных, не меньшую, чем двудольных. Это на основе палеоботанических фактов давно известно, но почему-то игнорируется, и филогенетическая линия однодольных в системах Галлира — Бесси искажена, представлена как вторичная ветвь двудольных и даже разбивается на ряд отдельных самостоятельно возникших ветвей от разных двудольных.

Можно только приветствовать, что наш известный морфогенетик Б. М. Козо-Полянский в своей новейшей системе (1947) изобразил однодольные как развитие целостной независимой филы параллельно с двудольными. Это доказывает палеоботанически, ботанико-географически, а также анатомо-морфологически. В частности, Чидл (1943а) указывает, что виды родов *Dracaena* и *Cordyline* вообще не имеют в стеблях сосудов, а проводящие ксилемные элементы представлены только трахеидами, причем он доказывает на фактическом материале, что отсутствие сосудов — не результат исторической редукции, а следствие примитивности организации, т. е. в этом отношении мы имеем как бы уподобление филогенетически примитивным гомоксилемным представителям сем. *Winteraceae*, *Trochodendraceae* и др. (рис. 7). В другой своей статье Чидл (1943б), на основании изучения большого материала, приходит к выводу, что происхождение и линия специализации сосудов в первичной ксилеме однодольных в существенных чертах параллельны тем же картинам во вторичной ксилеме двудольных. Отсюда, по его мнению, ясно, что сосудистые элементы однодольных произошли совершенно независимо от двудольных. Поэтому не может быть и речи о вторичности однодольных как боковой ветви в линии развития двудольных ангиосперм. Бэйли (Bailey, 1944), основываясь на этих исследованиях и, исходя из развитой им совместно с Синнотом (Sinnott and Bailey, 1914) в свое время концепции вегетативной эволюции, резонно заключает, что, кроме того, если бы однодольные были вторичной ветвью в развитии двудольных, то в таком случае, в противовес ранее высказанному взгляду, пришлось бы признать, что линия их развития проходила от травянистых к древеснистым формам. Мы знаем, что Гэтчинсон это должен был, как исключение, невольно допускать в своей искусственно построенной системе с двумя линиями развития: древесной и травянистой.

Конечно, на это сходство в развитии вторичных изменений не могли не обратить внимания в свое время исследователи, но большинство из

лих не старалось раскрыть причины подобия, поскольку эти порядки растений в существующих системах стояли очень далеко друг от друга и филогенетические сопоставления казались излишними.

В. М. Арциховский (1928) в своем обзоре работ, посвященных анатомии сем. *Chenopodiaceae*, упоминает и те места в публикациях ряда авторов, в которых обращалось внимание последних на сходство анатомического строения между этим семейством и деревянистыми однодольными. Кроме того, он сам говорит в нескольких местах о близости этих структур. В конце работы заключает: «если вспомнить к тому же, что имеется ряд

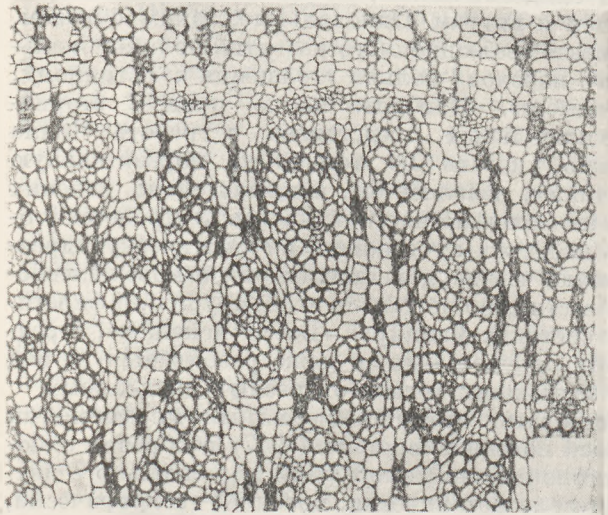


Рис. 7. Поперечный разрез стебля *Cordyline terminalis* из сем. *Agavaceae*; сверху видна часть коровой паренхимы, за которой книзу следует кольцо утолщения (камбий), и вторичная ткань из паренхимы, в которую погружены сосудистые пучки (по Чидлу).

однодольных растений, в пучках которых обнаружен камбий, это сходство пучков саксауды и других *Chenopodiaceae* с пучками однодольных растений приобретает особый интерес» (стр. 351). Вильсон (Wilson, 1924), опубликовавший большую статью по прохождению медуллярных сосудистых пучков в сем. *Chenopodiaceae* и *Amaranthaceae*, не мог не поразиться рельефно выраженным сходством в анатомическом строении и в протекающих процессах, приводящих к данной организации. Он говорит, что анатомическое строение этих семейств чрезвычайно напоминает тако-  
вое же *Dioscoreaceae* и многих представителей *Liliaceae*, оно «почти точно параллельно по особенностям типа камбиальной деятельности», и «общий вид тканей и способ, при котором они возникают, фундаментально схожи в обеих группах» (стр. 195). Но Вильсон не делает из этого необходимых выводов, ибо такова сила инерции, тормозящая часто новые идеи под влиянием господствующих филогенетических мировоззрений. Поэтому он заявляет, что «в настоящее время появление особенностей, трактуемых в работе и присутствующих как в однодольных, так и двудольных, лучше рассматривать как параллельное и независимое развитие», по крайней мере до тех пор, пока не будет детально и более углубленно изучена первичная система растений вообще. Во всяком случае Вильсон признает, что своеобразие внутреннего строения стеблей этих семейств, являющееся для них характерным систематическим признаком, есть фактор филогенетического значения.

Впрочем следует указать, что несколько сходные структуры в анатомии вторичных тканей с сукцессивным камбием встречаются рассеянно и у ряда видов других семейств двудольных, филогенетически вовсе не связанных с указанными выше порядками и между собой. Солередер (Solereeder, 1898) приводит такие случаи для сем. *Menispermaceae*, *Dilleniaceae*

однодольных растений, в пучках которых обнаружен камбий, это сходство пучков саксауды и других *Chenopodiaceae* с пучками однодольных растений приобретает особый интерес» (стр. 351). Вильсон (Wilson, 1924), опубликовавший большую статью по прохождению медуллярных сосудистых пучков в сем. *Chenopodiaceae* и *Amaranthaceae*, не мог не поразиться рельефно выраженным сходством в анатомическом строении и в протекающих процессах, приводящих к данной организации. Он говорит, что анатомическое строение этих семейств чрезвычайно напоминает тако-

еae, *Capparidaceae*, *Vitaceae*, *Sapindaceae*, *Caesalpiniaceae*, *Leguminosae*, *Convolvulaceae*, *Bignoniaceae*, *Compositae* и др., всего около 15 семейств. Но все это — случаи «истинной» аномалии, связанной часто с представителями лиан в этих семействах и не характерных для систематического облика последних. Здесь уместно указать, что наш крупнейший ботаник С. П. Костычев (1921) в своей оригинальной работе об утолщении стебля двудольных, давшей совершенно новое толкование так называемым вторичным анатомическим изменениям и опровергнувшей давно установленные де-Бари и Саксом каноны этапов этих последовательных изменений, рассматривает такие «аномальные случаи» строения стеблей с совершенно новыми позициями. Он по отношению, например, к *Chenopodiaceae* также не считает их аномальными, но определяет в ряду с некоторыми губоцветными и гречишными лишь как незначительные отклонения от обычного типа двудольных со сплошным «прокамбиальным кольцом», у которых, однако, образовавшийся камбий окружает флоэму как снаружи, так и внутри, отчего проводящая ткань оказывается расположенной только внутри от деятельного кольца. Костычев при этом не упоминает и тем самым и не принимает во внимание целый ряд важных моментов, а именно: сукцессивность камбия или поликамбиальность стебля, а отсюда и поликсильность последнего, характер древесной паренхимы и так далее, а поэтому он связал анатомические картины, разнородные генетически, а также и филогенетически.

Далее оказывается, что полидесмия описанного типа, связанная с поликамбиальностью, присуща также некоторым древнейшим голосеменным, из ныне живущих — саговникам и гнетовым. В первом классе (*Cycadales*) она характеризует роды *Cycas*, *Macrozamia*, *Encephalartos* и *Bowenia*. На поперечном разрезе стволов саговников прежде всего выделяется обширная сердцевина и коровая часть и сравнительно узкий круг проводящих тканей, состоящий из концентрических последовательных наслоений древесины и луба (рис. 8). Самый внутренний круг, «нормальный», несет протоксилему из спиральных и лестничных трахеид, причем последние постепенно переходят в трахеиды с окаймленными порами метаксилемы. В следующих более внешних циклах «вторичной» ксилемы, в которой протоксилема отсутствует, все трахеиды с окаймленными порами. По Джеффри (1930), эти кольца роста закладываются, как и у однодольных и у семейств порядка *Centrospermae*, в перичикле, причем эта картина может повторяться несколько раз, хотя другие ученые называют этот процесс с эндодермисом (Miller по Chamberlain, 1945). Чемберлен приводит интересные данные относительно возраста этих «колец» у саговников. Так, ствол *Cycas revoluta*, имевший 3 м в высоту, показывал у основания только три зоны роста, а кусок стебля *Cycas revoluta* около 20 см диаметром насчитывал 14 зон роста. Чемберлен пишет, что некоторые саговники могут каждый год откладывать по такому кольцу роста, т. е. последние превращаются по существу в годовичные кольца, другие же выделяют каждое кольцо роста с интервалом в 20 лет. Таким образом, за периодом активности следует большой период покоя. У маревых же, наоборот, кольца роста в течение одного года могут откладываться в числе нескольких, даже до 20. Чапмен (Chapman, 1947) нашел, что у мангрового вида *Avicennia nitida*, обладающего сукцессивным камбием, ростовые кольца являются годовичными. Эта поликсилья, или точнее полидесмия, у саговников была обозначена Потонье (1912) как диплоксилема, т. е. удвоение ксилемы. Что же касается беннеттитовых, то здесь вопрос о вторичном утолщении еще недостаточно ясен. Если в большинстве случаев ствол беннеттитовых может рассматриваться как моноксильный,

то имеются указания, хотя и не совсем еще твердо установленные, как говорит Скотт (Scott, 1909), что у *Cycadeoidea Yenneyana* присутствовали многочисленные суккесивные зоны древесины и луба, как у саговниковых родов *Cycas* и *Macrozamia*.

Переходя к гнетовым (*Gnetales*), у которых известно только три рода *Ephedra*, *Gnetum* и *Tumboa* (*Wulwitschia*), относящиеся к трем особым семействам, было бы лучше рассматривать их, как это сделал совершенно справедливо в своей последней системе растений Б. М. Козо-Полянский (1947), в качестве двух филогенетически независимых классов, с одной стороны, собственно хвойниковых с родом *Ephedra*, относящихся к голо-



Рис. 8. Поперечный разрез ствола *Cycas revoluta*: снаружи толстый слой коры, затем идет центральный цилиндр, состоящий из чередования узких полос флоэмы (*ph*) и более широких полос ксилемы (*hx*); в центре сердцевина (*sp*) (по Потошье).

паренхиме (меристеме) сразу же кнаружи от предыдущих отложений проводящих колец (рис. 9). В результате получается ряд вторичных концентрических колец, следующих друг за другом, содержащих как ксилему, так и флоэму. Прямостояльный вид *Gnetum gnetum* содержит моноксилый центральный цилиндр. Если перейти к роду *Tumboa*, относящемуся к семейству, включающему только единственный вид *T. mirabilis*, как известно, ксерофиту и не лиане, то полидесмический характер строения осевых органов, особенно хорошо заметный в более молодых стеблях, а также корнях, весьма знаменательный. Чемберлен (1945) высказывает большое сомнение, чтобы эти вторичные кольца были годичными, по всей вероятности, они связаны с определенными годовыми периодами.

Прежде чем коснуться существующих воззрений на явление полидесмичности и причин его, постараемся подойти к палеоботаническому объяснению этого замечательного феномена. Как показали ныне уже достаточно точно многочисленные исследования по птеридоспермам, зародыш

семенным и нас в данном случае не интересующим, поскольку им присущ моноксилый центральный цилиндр, с другой, — филогенетически близко связанные сем. *Tumboaceae* и *Cycadaceae*, которые он включает уже в класс двудольных растений. Последние, как бы мы ни трактовали их филогенетически, в качестве ли двудольных или особого класса, но отличающегося от *Ephedraceae*, заслуживают нашего внимания своим полидесмическим центральным цилиндром.

Род *Gnetum*, наиболее обширный, содержит около 30 видов, большей частью лиан, но есть и прямостоящие виды. В большинстве случаев встречается вторичным утолщением стебля за счет вторичных ростовых колец, закладывающихся в короне



описанных явлений был обнаружен у некоторых родов семенных первичцев. Птеридоспермы принадлежали к различным семействам и имели как моно-, так и полистеличную стеблевую структуру, но в том и другом случае была обнаружена поликамбиальность. Последняя в особой форме была засвидетельствована, по Скотту, (1909), у экземпляров моностеличного рода *Lyginodendron oldhamium* из *Lyginodendraceae*, на поперечном разрезе их ковшутри от нормального кольца древесины и луба образовались камбий, окружающий отдельные сегменты древесины, которые уже

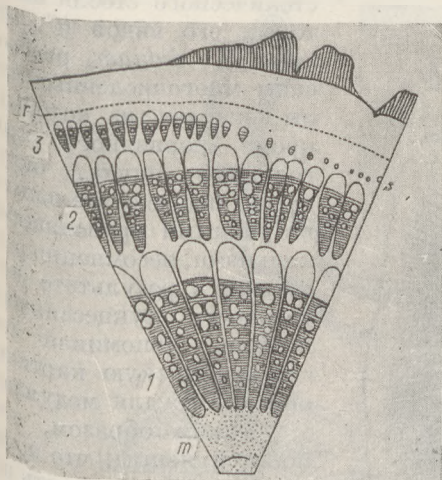


Рис. 9. Поперечный разрез через ствол *Cinetum scandens*.

1, 2, 3 — кольца сосудистых пучков, отложенных сукцессивным камбием; m — сердцевина; G — склеренхимное кольцо (по Дебари, из Маркграфа).

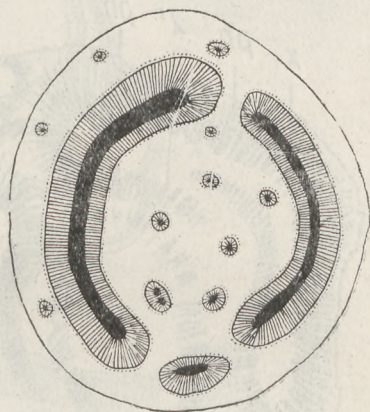


Рис. 10. Поперечный разрез через полистеличный стебель *Medullosa stellata* из птеридосперм. По периферии расположены крупные вытянутые стелы, остальные мелкие округлые; черной сплошной окраской изображена первичная ткань стелы: радиальными линиями — вторичная ксилема, а пунктиром вокруг последней — вторичная флоэма (по Циммерману).

ности каждый за свой счет, давая, таким образом, картину ложной полистеличности. Гораздо рельефнее это явление наблюдалось у полистеличного сем. *Medullosaceae*, именно у *Medullosa stellata* var. *gigantea*, у которой отдельные крупные стелы с нормальной первичной и вторичной ксилемой были окружены тремя концентрическими, последовательно сменяющимися друг друга слоями древесины и луба за счет образующего сукцессивного камбия, т. е. иными словами каждая стела этого вида медуллозы соответствовала вторичному анатомическому строению современных саговников, таких, как *Cycas*, *Macrozamia*, *Encephalartos* (рис. 10). Сем. *Cycadoxyleaceae* также дает интересный пример с сукцессивным камбием: вид *Cycadoxylon robustum*, как это видно не только из детального описания, но и из приложенного в работе Скотта рисунка поперечного разреза, показывает, что ковшутри от нормальной центробежной древесины были развиты ближе к сердцевине концентрические инвертированные слои древесины и луба, обращенные флоэмной к центру стебля с центрипетальной ксилемой, или криптогамным камбием. Еще более замечательно строение другого рода этого семей-

ства — *Ptychoxylon* (рис. 11). На поперечном срезе стебля развито внешнее кольцо древесины и луба с центробежной ксилемой, а внутри него, окружая сердцевину, расположилось второе кольцо, но уже с центрипетальной ксилемой. Таких внутренних колец или дуг с центрипетальной ксилемой может быть два или даже три, связанных на разных уровнях стебля с внешним кольцом. В местах отхода ветвей кольца прерваны. Можем указать еще на девонский род *Cladoxylon* из сем. *Cladoxyleaceae*. На

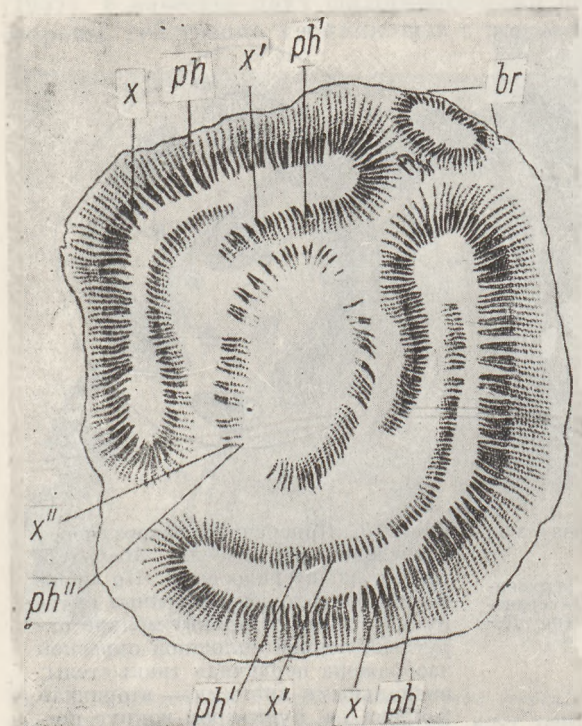


Рис. 11. Поперечный разрез через полистебельный стебель *Ptychoxylon Levyi* из птеридосперм.

$x$  и  $ph$  — центрифугальная ксилема и флоэма;  $x'$  и  $ph'$  — центрипетальная ксилема и флоэма;  $x''$  и  $ph''$  — внутреннее кольцо центрипетальной ксилемы и флоэмы;  $br$  — листовая рубцовая линия (по Скотту).

в некоторых семействах центросперм. Однодольные стоят на границе поликамбиальности.

Прежде чем высказать более определенно свою точку зрения на значение поликамбиальности в растительном мире, следует познаться с существующими воззрениями на это явление. Связь между птеридоспермами, а особенно медуллозами и видами *Cladoxylon*, с одной стороны, и саговниками, — с другой, настолько разительна, что на это давно обращено внимание, и она довольно согласно и правильно трактуется рядом исследователей (Ворсделл, Скотт, Сьюорд, Готан, Пильтер, Потонье и др.) как преемственное развитие от полистелии к сифоностелии с потерей значения и окончательным выключением центрипетальной ксилемы за счет все более мощного развертывания вторичных центробежных тканей. Саговники в этом отношении являются еще переходными стадией, так как следы полистеличности и следы центрипетальной ксилемы

поперечном разрезе полистебельного стебля некоторых его видов (*C. mirabile*, *C. dubium*) разбросаны многочисленные стели, каждая из которых, кроме первичного проводящего пучка, окружена последовательными вторичными проводящими кольцами, несомненно развитыми в результате деятельности сукцессивного камбия, напоминая тем самым близкую картину, описанную для медуллоз.

Таким образом, становится ясным, что поликамбиальность не есть ненормальность, как это обычно трактуется в литературе, это явление глубокого филогенетического значения, корни которого прослеживаются в девонских птеридоспермах, явно регистрируемых как у вымерших, так и у современных саговников, возможно отчасти беннеттитовых, затем птеридовых, и из двудольных

явно еще заметны даже в ныне живущих представителях, в их черешках и листьях, а также проростках и ножках плодущих стробилов, часто почти точно воспроизводя строение стеблей медуллоз, между тем как стебли саговников, как это нами описано выше, являют собою уже типичный пример истинной сифоностелы (эвстелы), но полидесмичной. Работа Ворсделла (Worsdell, 1906) дает много примеров и сравнений в помещенных рисунках между саговниками и медуллозами в отношении указанной эволюции. Следовательно, в данном случае мы видим проявление

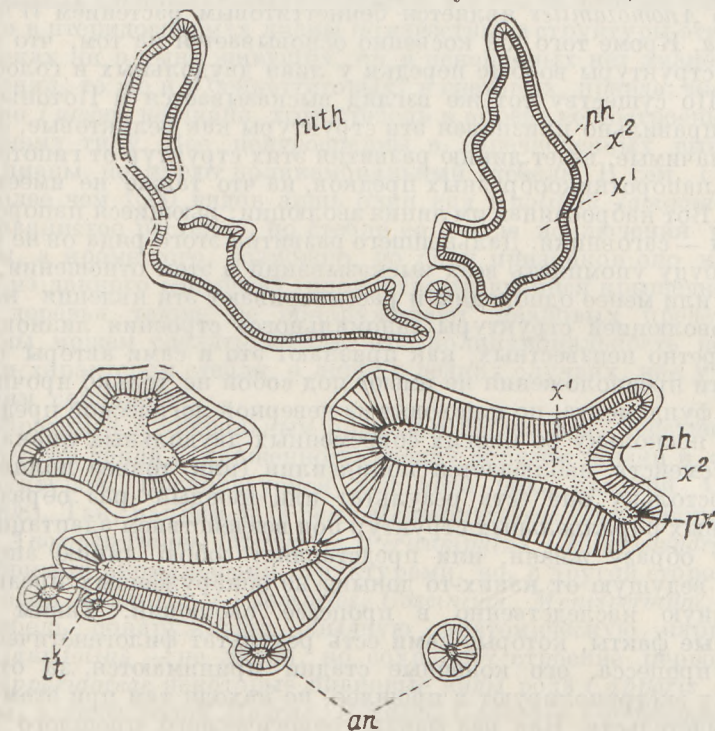


Рис. 12. Вверху схема поперечного разреза полистеличной стеблевой части проростка *Encephalartos Barteri* в области подсеменодольного узла, показывающего медуллозоподобное строение. Внизу схематическое изображение стел на поперечном разрезе стебля *Medullosa anglica*.

*pith* — сердцевина; *ph* — флоэма; *x1* — центральная первичная ксилема; *x2* — вторичная ксилема; *px* — протоксилема; *ap* — дополнительные стелы; *lt* — листовые следы (по Ворсделлу).

основного биогенетического закона, подтверждающего филогенетическую интерпретацию поликамбиальности на основе онтогенетических картин в проростках саговников.

Что касается гнетовых, то эти явления скорей сопоставляют как схожие, чем представляют их как эволюционно единый процесс, и объясняют, как увидим позже, теми же самыми причинами. Джеффри (1930), например, расшифровывает поликамбиальное строение *Tumboa* как консервативную филогенетически структуру, обусловленную проявлением свойств «аномального» строения гнетумов как лиановых растений. Иными словами, он считает род *Tumboa* генетически более молодым, поскольку он ксерофит; его корни в лесных лиановых предках, что не может быть принято по целому ряду фактов, которые в данной статье не приводятся. На возможность развития примитивных двудольных, отображенных

и в ныне существующих семействах, в условиях аридного климатического режима и литоральных полос я уже указывал (Ильин, 1946 и 1947). Свой взгляд Джефри повторяет и в отношении саговников, т. е. что развитие поликамбиального стебля или, как он говорит, полидесмического, есть результат существования у саговников каких-то предков в виде лиан, хотя никаких доказательств этого нет. Он лишь предполагает, что вымерший род *Anomozamites*, имеющий сравнительно тонкий и ветвистый стебель, мог быть лианой. Как известно, в настоящее время известно, что *Anomozamites* является беннеттитовым растением *Wielandiella angustifolia*. Кроме того, он косвенно основывается на том, что поликамбиальные структуры вообще нередки у лиан двудольных и голосеменных (гнетум). Но существу тот же взгляд высказывается и Потонье (1942) когда он, правильно признавая эти структуры как реликтовые, филогенетически значимые, ведет линию развития этих структур от гипотетических лиановых папоротникообразных предков, на что также не имеется доказательств. Вот набросанная им линия эволюции: выходящие папоротники — медуллозы — саговники. Дальнейшего развития этого ряда он не касается.

Я не буду упоминать всех высказываний в этом отношении, так как они более или менее однородны и рассматривают эти явления как закрепленные эволюцией структуры «аномального» строения лиановых предков, конкретно неизвестных, как признают это и сами авторы гипотезы.

Все эти предположения не имеют под собой не только прочного фактического фундамента, но и исходят из неверной логической предпосылки, а именно: поскольку во многих современных двудольных лианах из различных семейств наблюдается поликсилия (или точнее поликамбиальность), постольку она есть результат или каждый раз образующихся сходственных параллельных структур под воздействием адаптации к своему образному образу жизни, или представляет собою линию аномальных структур, ведущую от каких-то доньше не обнаруженных предков лиан, закрепленную наследственно в процессе эволюции. Таким образом, современные факты, которые сами есть результат филогенетически затянувшегося процесса, его конечные стадии принимаются за отправные, от которых экстраполируют в прошлое, не находя там при этом необходимых свидетельств. Как раз факты геологического прошлого везде согласно утверждают обратное, что поликамбиальные структуры в палеозойских птеридоспермах действительно нередки и дают даже общие анатомические картины, очень схожие с тем строением стебля, которым надлены многие лианы двудольных. Но есть одно обстоятельство, которое перевертывает все вышеупомянутые утверждения зарубежных авторов: все известные «аномальные» структуры птеридосперм не принадлежат лианам. В этом отношении разителен пример с *Rhexoxylon*, птеридоспермного рода из триаса, относящегося, по всей вероятности, к сем. *Medullosaceae* и достигающего в толщину до 25 см. На поперечном разрезе его виден внутренний круг, разделенный на отдельные участки древесины, окружающий сердцевину, а снаружи от него более мощный круг отдельных древесинных участков, напоминая почти в точности картины бигнониевых и других двудольных лиан. Сьюорд (1936) утверждает, что, несмотря на этот поразительный параллелизм, *Rhexoxylon* не был лианой. Мало того, он высказывает интересную мысль, что этот род как бы предвосхищал в своей анатомической структуре «тип, который в более поздние периоды ассоциировался со стволами, принадлежащими другому классу растений» (стр. 285). В конце своей интересной книги он подчеркивает еще раз, что все наблюдаемые у птеридосперм структуры (*Medullosa*, *Cladoxylon* и др.), хотя и напоминают таковые же строения стеблей мно

гих двудольных лиан, однако не принадлежали ископаемым лианам. Он говорит, что «доказательств такой корреляции лозящего образа жизни растений с обособлением проводящей ткани в независимые пучки в палеозойских стеблях не наблюдается» (стр. 471). Таким образом, факты утверждают, что лиановые структуры возникли ранее, чем сами лианы в филлах семенных растений. Мало того, просмотр поликамбиальных стеблей в классах и порядках, где они являются филогенетически закономерными, также заставляет нас отвергнуть вышеприведенное мнение о развитии так называемых «ненормальных» структур. На самом деле мы уже привели факты, что в птеридоспермах лианы не известны, а структуры эти обычны.<sup>1</sup> В саговниках ни в ныне живущих, ни в ископаемых нет лиановых лозящих растений; то же и в беннеттитовых; в гнетовых, правда, много в роде *Gnetum*, но *Tumboa* не лиана, хотя стебель и корень ее построены по поликамбиальному типу. Все центроспермы в исчерченных выше семействах не лианы, но имеют поликамбиальный стебель. В сем. *Chenopodiaceae* из более чем 1500 видов лишь один вид *Hablitzia tamnoides* — вьющееся травянистое растение, но стебли ее в виде исключения нормально построены, а кроме того, возможно, по ряду признаков оно может быть вынесено из данного семейства (плод, открывающийся крышечкой). Однодольные деревья также не обнаруживают лиановых представителей. Значит, мы можем сделать вывод, что поликамбиальность не связана с лозящим характером стебля, а лишь в редких случаях, как у рода *Gnetum*, с ним совпадает.

Но обратимся к двудольным лианам и посмотрим, действительно ли существует там такая сопряженность между образом жизни и анатомической структурой. Воспользуемся для этой цели сводкой Солередера (1898—1908). Так, например, в сем. *Menispermaceae* есть лианы из родов *Cocculus*, *Anomospermum*, *Pachygone*, *Pericampylus*, *Chondrodendron*, *Abuta*, с характерными аномальными структурами, но, с другой стороны, в лианах из родов *Anamirta*, *Cissampelos*, *Coscinium*, *Menispermum*, *Tinospermum*, стебель обнаруживает обычную анатомическую картину. Вид *Cocculus laurifolius* — не лиана, но сохраняет строение первой группы. В сем. *Capparidaceae* некоторые лиановые виды рода *Capparis* нормально построены, а виды родов *Maerua*, *Roydsia*, *Cadaba* и *Forchhammeria* снабжены сукцессивным камбием. В сем. *Olcaceae* толстые лианы *Olex scandens* и *Cansjera Rheedii* не обнаруживают никаких аномалий, а *Phytocrene* их проявляет. В сем. *Icacinaceae* большинство лиан обладает обычной структурой. В сем. *Vitaceae* все лианы, за исключением единственного рода *Tetrastigma*, построены по характерному типу двудольных. В сем. *Leguminosae* лианы имеют сукцессивный камбий, приводящий к аномалиям (*Wistaria*, *Mucuna*, *Pueraria*, *Dalbergia*, *Machaerium* и др.), а, с другой стороны, такие лианы этого семейства, как *Canavalia gladiata*, *Hardenbergia monophylla*, *Dalbergia stipulacea* и др., — с нормальным анатомическим строением. В сем. *Caesalpinaceae* одни виды *Bauhinia* аномальны, другие нормальны. Сем. *Mimosaceae* дает очень немногие случаи действительной аномалии у лиан (род *Entada*), но большинство последних обычного двудольного строения, например *Acacia lacerans*, *Piptadenia trisperma* и др. Все лианы сем. *Passifloraceae* нормально построены. В корнях некоторых *Cucurbitaceae*, например *Ecballium elaterium* (не лиана) наблюдается аномалия в связи с деятельностью сукцессивного камбия.

<sup>1</sup> Однако в новейшей своей работе на том основании, что установлено несоответствие между тонким стеблем и относительно широкими черешками. Эндрюкс (1948) утверждает, что многие птеридоспермы имели лиановый характер.

В сем. *Rubiaceae* многочисленные виды лиан обнаруживают нормальное строение стебля (*Chiococca*, *Hillia*, *Uncaria*, *Amajoua*); исключение составляет *Chiococca racemosa*. Лианы в сем. *Compositae* обычно нормально построены. Лианы рода *Jasminum* (сем. *Oleaceae*) также нормально построены. В сем. *Aprocynaceae* одни лианы обладают стеблем, отличным от обычного строения, другие, например *Forestiera brasiliensis*, не отступают от типичного анатомического плана. Лианы в сем. *Verbenaceae* часто развивают нормальные анатомические структуры (*Petraea volubilis*, виды рода *Lantana*). В сем. *Aristolochiaceae* почти все лианы не отступают от трафаретной двудольной схемы (исключение *Aristolochia triangularis*). Большинство лиан из сем. *Euphorbiaceae* нормально построены (*Bridelia*, *Croton*, *Phyllanthus*, *Omphalea* и др.). В добавление приведен интересный, указываемый Баргурном (Barghoorn, 1941) факт, зафиксированный им на микрофотографии, устанавливающий у *Frankenia grandiflora* (не лианы) на поперечном разрезе корня сукцессивный камбий и полидесмическое строение.

Не буду больше умножать этих примеров. Они достаточно рельефно подчеркивают, что нет неотъемлемой связи между «аномальными» структурами с сукцессивным камбием или даже без него и характером лианового образа жизни. Лианы могут иметь или не иметь полидесмическое строение стебля, а с другой стороны, им могут обладать и не лианы. Прежде всего, здесь становится ясным несвязанность этих анатомических структур с какой-то филогенетической линией развития. Обнаруживается «случайность» в свете эволюционного развития двудольных, а возможно только проявление их в виде возврата атактистического признака в условиях известной адаптации к образу жизни. Но, кроме того, как это показала О. Н. Радкевич (1947), детальное изучение этих аномальных структур в последнее время выявило их вторичность, они — отход от уже закрепленного эволюцией для двудольных нормального утолщения стебля.

В другой более ранней своей работе, посвященной изучению тау-сагыза, Радкевич (1934) приходит к выводу, что такие структуры могут возникать у различных двудольных как у лиан, так и у не лиан. Строение корня тау-сагыза в одной из поздних стадий его развития дает картину полного тождества со строением стебля лианы *Serjania Laroutteana* (сем. *Sapindaceae*), который, как известно, состоит из отдельных участков древесины, причем в каждом из них идет нарастание ксилемы самостоятельно. Для таких структур автор предлагает свой термин «полицентризм». Потонье (1912) называл такие стебли синкауломом. Радкевич полагает, что причины такого анатомического строения стеблей общие, что они определяют известную стадию развития растений, зависящую от расположения, появления новых листьев и побегов и т. д. Вопросы причинности связи между анатомическими структурами и внешней морфологией и развитием органов как в случае «истинных» аномалий, так и филогенетически обусловленных, не стоят в данный момент в центре нашего внимания, поскольку интерпретация последних в свете определенных этапов эволюционного развития не меняется.

Таким образом, среди двудольных только сем. *Chenopodiaceae*, *Amaranthaceae*, *Aizoaceae*, *Nyctagynaceae*, *Phytolaccaceae* и отчасти *Caryophyllaceae*, входящие в порядок *Centrospermae*, выделяются филогенетической значимостью своих структур. Они, как совершенно справедливо отмечает и Радкевич, имеют свой «совершенно особый путь развития», конечно, на фоне других двудольных семейств, но не всех остальных систематических фил. Описанная выше и отмеченная уже многими исследователями исключительная близость этого порядка по анатомическому

строению стебля с древними типами однодольных, отличающихся только постоянно действующим кольцом утолщения (не сукцессивным), приобретает выдающийся интерес не как удивительный феномен простого и случайного сходства, а как указание на большую древность обоих фил (однодольной и центроспермовой). В них закономерно проявляются черты, общие древнейшим предкам покрытосеменных, проходящие от птеридосперм через цикадофитов и гнетовых и затухающие в новейших однодольных и во всех остальных двудольных, так же как явление гомоксиллии. Когда я набросал эту линию развития поликамбиальных структур, то я далеко от мысли только на этом основании считать ее истинной линией эволюционного развития покрытосеменных, как, равным образом, нельзя провести такую линию развития на признаках одной гомоксиллии. Только сопряженность целого ряда важных фактов даст нам возможность более правильно подойти к решению этого важного вопроса. В данном же случае — это только указатель большой древности центроспермовых и однодольных как групп, близких к фундаменту покрытосеменных.

## ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Г., 1928. К вопросу о выяснении морфологической сущности корня свеклы. Научно-агрон. журн., 5, 12.
- Арциховский В. М., 1928. Рост саксаула и анатомическое строение его ствола. Тр. прикл. бот., ген. и сел., 19, 4.
- Ильин М. М., 1946. Некоторые итоги изучения флоры пустынь Ср. Азии. Мат. вст. фл. и раст. СССР, 2.
- Ильин М. М., 1947. Флоры диторалей и пустынь в их взаимосвязях. Сов. бот., 15, 5.
- Козов-Полянский Б. М., 1947. О новой системе растений. ДАН СССР, 56, 3.
- Костычев С. П., 1920. Строение и утолщение стебля двудольных. Журн. Русск. бот. общ., 5.
- Криштофович А. Н., 1941. Палеоботаника, 3-е изд. М.—Л.
- Радкевич О. Н., 1934. Материалы по микрографии таусагыза. Бот. журн. СССР, 19, 5.
- Радкевич О. Н., 1947. О теоретических основах анатомии проводящего аппарата растений. Вестн. Лен. унив., 2.
- Сьюорд А. Ч., 1936. Века и растения. Перевод под ред. А. Н. Криштофовича. М.—Л.
- Яценко-Хмелевский А. А., 1946. Очерк истории анатомии древесины. Тр. Бот. инст. АН Арм. ССР, 4.
- Andrews H. N., 1940. On the stelar anatomy of the Pteridosperms, with particular reference to the secondary wood. Ann. Mo. Bot. Gard., 27.
- Andrews H. N., 1948. Some evolutionary trends in the pteridosperms. Bot. Gaz., 110, 1.
- Bailey J. W., 1944. The development of vessels of angiosperms and its significance in morphological research. Am. Journ. Bot., 31, 7.
- Barkley G., 1924. Secondary stelar structures of *Yucca*. Bot. Gaz., 78, 4.
- Сварман V. I., 1947. Secondary thickening and lenticels in *Avicennia nitida* Jacq. Proc. Linn. Soc. London, 158, 1.
- Cheadle V. I., 1937. Secondary growth by means of a thickening ring in certain monocotyledons. Bot. Gaz., 98, 3.
- Cheadle V. I., 1943a. The origin and certain trends of specialization of the vessel in the monocotyledoneae. Am. Journ. Bot., 30, 1.
- Cheadle V. I., 1943b. Vessel specialization in the late metaxylem of the various organs in the monocotyledoneae. Am. Journ. Bot., 30, 7.
- Gothan W., 1926. *Cycadofilices* in Engl. u. Prantl. Pflanzenfam., 2 Aufl., 13.
- Joshi A. C., 1937. Some salient points in the evolution of the secondary vascular cylinder of *Amaranthaceae* and *Chenopodiaceae*. Am. Journ. Bot., 24, 1.
- Scott D. H., 1908, 1909. Studies in fossil botany. 2 ed., 1, 2. London.
- Scott and B. Grebner, 1893. On the secondary tissues in certain monocotyledons. Ann. Bot., 7.
- Sinnot E. W. and I. W. Bailey, 1914. The origin and dispersal of herbaceous angiosperms. Ann. Bot., 28.
- Tippo O., 1946. The role of wood anatomy in phylogeny. Am. Midl. Nat., 36, 2.
- Worsdell W. C., 1906. The structure and origin of the cycadaceae. Ann. Bot., 20.

## ПРОБЛЕМА СТАНОВЛЕНИЯ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ У РАСТЕНИЙ

М. В. Культасов

Проблеме становления жизненных форм растений уделялось незначительное внимание в ботанической литературе, но нельзя сказать, что содержание и задачи проблемы четко определены, что достаточно удовлетворительно сформулировано самое понятие о жизненных формах.

Между тем вопрос этот приобретает все большее и большее значение в теоретическом и практическом отношениях. Поэтому мы считаем необходимым сделать попытку установить содержание проблемы, определить ее задачи и поставить вопрос о путях их разрешения.

Известно, что до Линнея классификации растений были основаны на их внешнем облике. Линней же гениально осуществил классификацию на основе различия генеративных признаков. Это отвлекло внимание от изучения вегетативного тела растений как основы для их классификации, а потому во времена Линнея и некоторое время после него учение о жизненных формах растений не получало развития.

Гумбольдт (1807), а затем Гризебах (1872, 1875) снова привлекли внимание к этой проблеме, что и является их заслугой. Учение о жизненных формах растений получило возможность развития в ботанической географии, когда при описании растительного покрова и его дифференциации выявилась настоятельная необходимость в выделении групп растений, которые определяют в той или иной мере ландшафт. Эти группы были названы физиогномическими формами растений. Наиболее разработанную систему их после Гумбольдта и Гризебаха дал Рейтер (Reiter, 1885).

При дальнейшем изучении признаков, на которых можно было обоснованно выделять группы характерных ландшафтных растений, выявилось, что эти признаки носят зачастую приспособительный характер.

С появлением теории Дарвина (1859) идея классификации растений на основе приспособительного характера строения тела растений получила особенно сильное развитие.

Кернер (1863) впервые делает попытку экологического понимания физиогномических форм растений, а Геккель (1866) определяет понятие и вводит термин «экология».

Варминг (1908) предлагает систему форм растений, как «смесь из чисто биологических, систематических и чисто физиологических типов», что позволило близко подойти к формулировке понятия о жизненных формах.

Под жизненными формами растений (растительными формами) Варминг, предложивший впервые (1895) этот термин, понимает группы таких растений, вегетативное тело которых «находится в гармоническом соче-



тании с окружающим миром, среди которого проходит жизненный процесс растения, от проростка до плодоношения и до смерти».

Это состояние гармоничности Веске (Vesque, 1882) обозначает как «гармонию».

Негер (1913) называет состояние приспособленности к окружающему миру экологизмом, выделяя понятие экоморфоза для признаков, имеющих непосредственной приспособительной связи с внешними условиями. Происхождение приспособительного признака он называет экогенезом.

Несомненно, что морфологический метод здесь играет решающую роль, так как выявление и оценка адаптивных признаков основаны именно на нем. Физиологические методы имеют пока подчиненное значение.

Классификации жизненных форм растений, основанные на морфологических чертах приспособительных признаков, впервые были предложены Вармингом, разработаны Раункиером, а затем и другими авторами, которые, впрочем, сделали лишь добавления или внесли изменения с целью улучшения системы Варминга и Раункиера.

Варминг взял в основу классификации приспособления растений к режиму влаги, а Раункиер — приспособления к переживанию неблагоприятного времени года.

Но эти системы жизненных форм — только искусственные классификации, наподобие классификации растений, данной Линнеем.

На это указывал еще Гамс (Gams, 1918), оговариваясь при обзоре жизненных форм растений, что он пытается построить систему возможно более естественную, но, как он подчеркивает, не филогенетическую. Из русских ученых классификация жизненных форм была предложена Пачосским (1921).

Искусственность классификаций видна на «системе» жизненных форм, разработанной Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1928) и являющейся в то же время наиболее удачным вариантом переработки системы Раункиера.

В этой системе жизненных форм три класса объединяют исключительно тайнобрачных.

Далее идут следующие: 1) терофиты — однолетники (характерны для пустынь, степей); 2) гидрофиты — водные (плавающие, прикрепленные, корневые); 3) геофиты — скрытые в почве [грибные (*Tuber*), корне-паразиты (*Orobanchaceae*), настоящие геофиты]; 4) гемикриптофиты — переживающие побеги расположены у самой поверхности земли (слоевидные, корневые, дерновинные, розеточные, выющиеся, выгоняющие побег в виде стрелки); 5) хамефиты — поверхностные растения (травы стелющиеся, листовые суккуленты, подушковидные жесткие травы, полудюкстарники); 6) фанерофиты — кустарники, деревья, стеблевые суккуленты, травяностебельные (*Musa*) лианы и др.; 7) эпифиты.

Во всех существующих классификациях жизненных форм нет истинности, ими не вскрывается закономерность процесса. Они формальны, неподвижны, а потому неудовлетворительны и бесперспективны, но как классификации полезны, давая возможность до некоторой степени разобратся в экологическом разнообразии растений.

Если же приспособительные черты растений, а значит, и жизненные формы рассматривать в историческом аспекте, то это и приведет к возможности построения системы жизненных форм растений действительно на филогенетической основе.

В этой связи встают вопросы о направлении эволюционного процесса, в результате которого сложились жизненные формы, об исходных

(анцестральных) формах, о приспособительных признаках в процессе развития жизненных форм.

На современном этапе решение всех этих вопросов лежит в плоскости морфологии растений и, в значительно меньшей пока степени, в плоскости физиологии и биохимии.

В этом отношении большой интерес представляет опыт решения проблемы форм зоологами, начало которому положил великий русский ученый В. О. Ковалевский.

Продолжая развивать идеи Ковалевского, А. Н. Северцов считал, что при анализе «какой-нибудь крупной группы животных с морфологической точки зрения, мы неизбежно приходим к выводу, что ее филогенетическое развитие в общем и целом представляет собой приспособительный процесс и что ее биологический прогресс определяется в конечном итоге филогенетическим развитием отдельных приспособлений. При этом в качестве приспособлений мы обозначаем такие видоизменения структуры и функций органов, которые оказываются биологически полезными животным при всех изменениях, происходящих в окружающей среде».

Биологический прогресс, по Северцову, характеризуется: 1) численным увеличением особей, 2) прогрессирующим расчленением, 3) распадом на подчиненные систематические единицы. «Биологический прогресс достигается различными путями, т. е. различными способами морфологических изменений».

Северцов различает 4 вида морфологических изменений, в равной мере ведущих к победе в борьбе за существование: 1) морфологический прогресс или ароморфоз, 2) идиоадаптации, 3) ценогенезы, 4) обличья и дегенерация при прогрессивном развитии половой системы.

Важно отметить, что приспособительный процесс в конечном счете определяется филогенетическим развитием отдельных приспособлений, что приспособительные изменения в строении органов могут изучаться с филогенетической точки зрения.

Если это положение перенести в область ботаники, то оно должно быть применено к проблеме изучения жизненных форм растений, когда под жизненной формой растения мы понимаем совокупность, т. е. объединение растений, сходных по их исторически сложившимся приспособлениям к условиям существования, с помощью которых эти растения утврждаются в жизни и, размножаясь, прогрессируют.

Но не будет ли это в таком случае то же самое, что и филогенетическая система растений в общепринятом понимании этой проблемы?

Филогению растений обычно понимают как раздел ботаники, имеющий целью «восстановить историю развития растительного мира в целом и отдельных групп растений или за известный период, или с момента возникновения растений на земле вплоть до наших дней. Иногда говорят про филогенез отдельных органов, например цветка или листа, про филогению внутреннего строения, определенных химических составных частей и т. д.» (Голенкин, 1936).

Филогенетическая система покрытосеменных растений строится, главным образом, на признаках морфологии цветка. Цветок более постоянен и не подвержен такой изменчивости, как побег. Считается, что в противоположность вегетативным органам цветок независим в своем строении от условий существования, что его строение характерно для различных систематических групп, отличающихся, иногда очень резко, друг от друга по другим признакам. Поэтому-то морфология цветка используется для построения филогенетической системы покрытосеменных

растений, являющейся, в значительной мере, не системой растений в целом, а системой только их органа — цветка. Она и называется часто сексуальной системой, что, впрочем, едва ли правильно.

Не отрицая необходимости изучения истории развития цветка, мы не можем согласиться с тем положением, что цветок находится вне воздействия условий среды или же в малой степени по сравнению с вегетативными органами.

Еще Дарвин в своей работе «Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире», говоря о привычках насекомых в отношении опыления цветков, пишет, что «шмели и медоносные пчелы являются хорошими ботаниками, так как они знают, что разновидности могут сильно различаться по окраске своих цветков и, однако, принадлежат к одному и тому же виду».

Едва ли кто-либо так, как Дарвин, показал связь устройства цветка и значение его для опыления растений в работе «Приспособления орхидных к оплодотворению насекомыми». Показав «почти бесконечное разнообразие изящных приспособлений» у орхидных, Дарвин в заключение указывает, что эти приспособления имеют свою историю, свой путь происхождения и изменений в процессе развития.

Скотт (1927) говорит, что «близкое соприкосновение с жизнью насекомых явилось главным условием, определившим эволюцию класса покрытосеменных и создавшим их главенство среди современной растительности».

Какая же может быть дана оценка значения этих приспособлений с нашей точки зрения, с точки зрения изучения историко-генетического развития жизненных форм растений?

Здесь мы вспомним интересный подход к решению вопроса о путях и линиях развития устройства цветка покрытосеменных растений А. А. Гроссгейма (1945).

Нельзя не согласиться с тем, что наиболее интересны и многочисленны у цветковых растений приспособления к опылению насекомыми. Это влечет за собой упрощение андроцея и гинецея и совершенствование околоцветника в зависимости от того, какие насекомые служат опылителями. К насекомоопыляемым растениям относятся 22 порядка.

К ветроопыляемым относятся 20 порядков. Приспособление к ветроопылению возникло раньше, нежели опыление с помощью насекомых. Это особая линия развития приспособлений, и здесь в результате эволюционных преобразований выработались свои формы, морфологически и биологически прогрессивные.

В отношении андроцея и гинецея наблюдается та же закономерность у ветроопыляемых, как и у насекомоопыляемых, но околоцветник редуцируется в связи с ветроопыляемостью до полного исчезновения, в то время как у насекомоопыляемых он достигает высокой степени морфологического усложнения и биологической специализации.

При вторичном переходе цветковых растений к водному образу жизни изменения цветка приводят к потере околоцветника и к сокращению членов андроцея и гинецея.

Гроссгейм из анализа путей развития и эволюции цветка делает вывод, что все наблюдаемые в природе процессы эволюции цветка имеют свои биологические предпосылки, которые должны найти свое отражение при построении системы цветковых растений.

Таким образом, цветок имеет свою сферу приспособительных реакций, и здесь принципиально он ничем не отличается от вегетативных органов.

Нельзя не согласиться с М. И. Голенкиным (1927) в том, что хотя «цветок», конечно, является одной из важнейших характеристик покрытосеменных, но если мы ограничим свои интересы только им, то понять причины расцвета покрытосеменных (а значит и их эволюции, добавив мы от себя) мы не сможем.

Строение вегетативных органов, несомненно, имеет большое значение при выяснении вопроса о том, что могло способствовать победе покрытосеменных растений.

Действительно, можно сказать, что цветок как орган приспособлен к более узкой сфере среды существования покрытосеменных растений. Его «биосфера» иная, нежели «биосфера» вегетативных органов в связи с очень различным их назначением. Цветок — орган, предназначенный для функции полового (преимущественно) размножения растений. Это не энергетический орган.

Цветок как бы паразитирует на теле растения как энергетической системе, обеспечивающей возможность размножения и расселения растений. Система приспособлений вегетативных частей тела растений имеет свои особенности, она входит в тесное непосредственное соприкосновение и зависимость от внешней среды, а потому эволюция энергетической системы растения не мыслима в отрыве от среды.

Дифференциация растений в прошлом, несомненно, была тесно связана с дифференциацией жизненных условий как среды для обитания растений.

Отсюда многообразие приспособлений, отсюда определились линии развития и биологического прогресса (в смысле Северцова), приспособлений покрытосеменных растений как в целом (по отношению к другим группам), так и в отдельных линиях развития.

Растение, размножаясь, может заселять землю, лишь приспособившись в своем эволюционном развитии к новым местообитаниям. Эта приспособительная функция выполняется прежде всего его вегетативными органами.

Историческая обусловленность эволюции покрытосеменных заключается в развитии мегатерма археофита по линиям сухости воздуха, понижения температуры и ритмики, что повлекло за собой такое богатство, такое разнообразие жизненных форм растений. Лист в этой эволюции приобретает особое значение.

Что это так, мы можем доказать фактами. Например В. П. Малеев (1935) в обзоре дубов Кавказа особое внимание обращает на форму, консистенцию и жилкование листа. Он указывает, что исходной примитивной формой для развития разнообразных крупнозубчатых и лопастных листьев в процессе эволюции является цельный, сначала цельнокрайний, потом зубчатый вечнозеленый лист. Это подтверждается сравнительно-морфологическими, географическими и палеонтологическими данными.

Из этой категории мезофильный лист видов, обитающих в условиях влажного субтропического климата, наиболее древен, но и склерофильный вечнозеленый лист засушливых стран, например, типа *Quercus ilex* является весьма древним и существует с палеогена.

У дубов с опадающими листьями подсекция *Robur* для более молодых форм характерна более глубокая рассеченность листа на лопасти. Они разделены глубокими выемками. Число лопастей меньше, и соответственно этому вторичные жилки, идущие в лопасти, далеко отстоят друг от друга. Эти изменения в жилковании и усиление шизофилии достаточно ясно увязываются с изменением климатических условий в течение процесса эволюции и расселения дубов.

М. Г. Попов в монографии рода *Eremostachys*, пытаясь решить вопрос происхождения рода, исследует причины появления признака рассеченности листа. На основании сравнительно-морфологического анализа он приходит к заключению, что перистолитные, крупноцветные *Eremostachys* произошли от тропических *Acanthaceae*.

Тропическое в основном семейство *Acanthaceae* образовало в Древнем Средиземье несколько травянистых типов — *Acanthus*, *Vlepharis*. В настоящее время эти типы доходят на восток по Древнему Средиземью до Армении и Афганистана, но отсутствуют в Средней Азии. Именно они и имеют наибольшее сходство с перистолитными крупноцветными видами *Eremostachys*.

Очень интересные данные, касающиеся той же проблемы значимости признаков вегетативных органов для характеристики жизненных форм и для решения вопросов происхождения той или иной группы их, приводит Р. Ю. Рожевиц в своей монографии семейства злаков (1937).

В эоцене злаки уже были хорошо представлены видами, похожими на бамбуки, а следовательно, возникли они, вероятно, в течение среднего и верхнего мела. В ископаемом состоянии найдены *Bambuseae*, *Arundo* и *Phragmites*.

В отдаленные времена злаки являлись по преимуществу лесными растениями, но с миоцена число их увеличивается, они выходят из леса. В это время появились маленькие лошади в западных штатах Северной Америки, зубы которых приспособлены к травяной пище и пастьбе, а не к перетиранию веток, как у *Eohippus* эоцена.

В зависимости от влажности окружающей среды злаки можно разделить на 4 основные группы: 1) ксерофиты, 2) мезофиты, 3) гидрофиты, 4) галофиты. Филогенетически тропический лес, или гилея, несомненно, представляет тип наиболее древних ценозов, и в нем злаковая растительность, как указывает Р. Ю. Рожевиц, состоит почти исключительно из форм, наиболее близких к предполагаемым предкам злаков. Здесь, и почти только здесь, в тропическом лесу, находятся и наиболее древние трибы злаков: стрептохетовые — *Streptochaeteae*, бамбуковые — *Bambuseae*, фаровые *Phareae* с такими своеобразными родами, как *Olyra*, *Pharus*, *Ammochloa* и *Pariana* из серии *Bambusiformes* и вся триба *Cenothaceae* из серии *Phragmitiformes*.

Почти все они отличаются широкими на черешках листьями и сетчатым жилкованием, а род *Streptochaeta* к тому же цветком, близким к порядку лилейноцветных, и спиральным околоцветником. Притом стрептохетовые, фаровые и центотековые представляют собой трибы, встречающиеся сравнительно в небольшом количестве, чего совсем нельзя сказать о бамбуках. Бамбуки в тропических лесах являются весьма жизнеспособной растительной формой, многие из них достигают размеров крупных деревьев, другие растут в виде кустарников, третьи являются лазающими растениями.

Таким образом, изыскания Рожевица по эволюции злаков показывают, что исходными формами или предками их были, без сомнения, растения тропических лесов.

К. К. Шапаренко (1935) приводит ряд примеров ароморфозов, морфолого-физиологических прогрессивных изменений, позволяющих в процессе эволюции повышать интенсивность жизнедеятельности растений.

Развитие эволюционной ветви было прослежено на роде *Alhagi*. Этот род недавнего происхождения, что явствует из слабой внутривидовой дифференциации и значительного биологического однообразия рода. Ближайшей родственной группой рода *Alhagi* является род *Meristo-*

*tropis*. Центр видообразования рода *Alhagi* находится в пустынях Средней Азии.

Шапаренко считает, что предков рода следует искать среди мезофитных, деревянистых или кустарниковых (тонколистных) относительно крупнолистных, с простой пластинкой, неколючих представителей пре-гладциальной флоры Средней Азии. Отчленение эволюционной ветви, соответствующей роду *Alhagi*, надо приписать влияниям, произведенным ледниковым периодом, и усиливавшейся ксеротермизацией климата. Процесс дифференциации видов и биологических форм рода *Alhagi*, по Шапаренко, происходил при расселении его из Средней Азии в Переднюю Азию, Аравию и Северную Африку, что отразилось на изменении вегетативных органов.

В стебле произошла значительная редукция склеренхимной ткани, усилилось развитие сердцевины. Уменьшились размеры поверхности и средний размер листа, сильно уменьшились размеры листовой пластинки, что повлекло за собой уменьшение средней длины жилок на единицу площади.

Цветоносные ветви теряют свой характер оси соцветия, превращаясь в жесткие деревянистые колючки с уменьшенным количеством цветков. У крайней южной формы *Alhagi mannifera*, ее деривата *A. graecorum* утрачиваются склеренхимные ткани, сильно развивается сердцевина, благодаря чему колючки приобретают травянистую и менее плотную консистенцию.

Очень интересные и содержательные исследования зародышей злаков М. С. Яковлева показали, что здесь уже в самых изначальных моментах обозначается два типа жизненных форм с подразделением каждого из них еще на три подтипа на основании морфологических различий в формировании колеоптиля первичной васкулярной системы и зоны меристемы. В филогенетической эволюции зародышей получает развитие колеоптиль как приспособление, необходимое для преодоления почвенного слоя при прорастании в более засушливых климатических условиях.

Анатомо-морфологический анализ пустынных растений флоры Средней Азии, проведенный О. Н. Радкевич (1934), В. К. Василевской (1932), работы Кенона (Canon, 1905) по анализу структуры растений Аризоны дают интересный материал для выяснения хода и направления формообразовательного процесса в эволюции пустынных растений. Напомним, например, что с принципиальной особенностью анатомического строения стебля видов секции *Tragacantha* рода *Astragalus* очень согласуется выделение этой секции в особый род. Но вместе с тем это и особая жизненная форма, что так доказательно выступает из работ Василевской. Она относится к типу «мягких растений». Замечательным признаком этого типа является почти полное отсутствие тканей с одревесневшими оболочками. В стеблях трагакантов только водопроводящие ткани имеют одревесневшие оболочки. Немногочисленные механические волокна с целлюлозными стенками, радиальные лучи широкие и клетки паренхимы с тонкими пектиновыми стенками. Полости клеток с пектиновыми оболочками наполнены слизью. Под давлением слизи клетки сильно разбухают и разделяются. Весной при поранении они вместе с током воды легко вытекают, образуя на стеблях стустки камеди.

Ткани этих растений богаты гидрофильными коллоидами. Они имеют низкое осмотическое давление. Рост этих растений исключительно медленный, ширина годичных колец равна у них 10—12 клеткам, т. е. микроскопически мала. В противоположность этим «мягким растениям», Василевская выделяет другой тип растений, для которых характерна мелко-

клетность и ранний склероз ткани, примером которого как типа может служить песчаная акация — виды рода *Ammodendron*. Василевская вскрывает процесс склерофикации и выявляет направления, по которым идет перестройка растений по пути ксерофилизации, т. е. к образованию жизненных форм растений ксерофитного типа.

Исследования О. Н. Радкевич (1934) анатомического строения псаммофитов пустыни Каракумы показали, насколько сложны и своеобразны приспособления растений к ксерическим условиям обитания.

По исследованиям Кенона (1905), внутренняя структура растений Аризоны, особенно характер их древесины, создает благоприятные условия для развития водопроводящей системы, что обеспечивает в Аризоне возможность существования жизненных форм типа гигантских *Cactaceae*. В Египетско-Аравийской пустыне растения характеризуются слабым развитием древесины, что обуславливается иным сочетанием климатических факторов. Формируются диаметрально противоположные формы различного ксероморфного облика, идущие принципиально различными путями эволюционного развития.

Примеров эколого-морфологических формобразований в зависимости от условий среды можно привести очень много. Вспомним такие группы, как *Gypsophila*, *Acanthophyllum*, *Cousinia*, *Atraphaxis*, что в свое время отметили еще А. Н. Краснов (1888) и др.

Замечательный пример можно увидеть в формировании признаков эфемеризации у родов *Carex*, *Rheum*, *Medicago*, *Trigonella*, *Papaver*, *Ranunculus* как своеобразный тип ксерофитизации мезофитов с помощью морфологических метаморфозов и изменения ритмики роста и развития.

Очень существенно при характеристике жизненных форм изучение ритма роста и развития. Казалось бы, что это не относится к морфологии, однако ритм определяет форму роста и тем самым входит в сферу морфологии.

Вопросы ритма жизненных форм важны еще и потому, что они позволяют подойти к решению задачи о происхождении той или иной жизненной формы.

Несомненно, что ритм выработался как приспособление в связи с дифференциацией условий влажно-тропического климата и с резким обозначением климатической периодичности года.

Экспериментальные исследования Дильса (Diels, 1918), по анализу зимнего покоя у *Asperula*, *Leucojum*, *Polygonatum* и других растений, дали возможность сделать вывод об их происхождении. Так, *Asperula* и *Mercurialis* с вынужденным покоем — тропический тип; *Leucojum*, *Arum*, *Orchis*, *Ficaria* и луковичные из *Liliiflorae* с органами запасающими — средиземноморского происхождения. Покой летом здесь наиболее глубокий.

К третьему типу голарктических родов северных частей Америки, Европы и Азии относятся *Polygonatum multiflorum*, *Convallaria*.

В этом, по мнению Дильса, сказывается значение внешних факторов, которые влияли на формирование групп в процессе их эволюции и расселения.

Шарфеттер (Scharfetter, 1922) исходит из гипотезы, что у автохтонных растений физиологическая ритмика совпадает с климатической, а у акзотов этого совпадения нет. Поэтому, например, пшеница заканчивает вегетацию в августе и не использует вегетационного периода полностью. Это является следствием того, что она происходит из областей, где засушливое время года падает на август.

Шарфеттер с точки зрения соответствия и несоответствия ритма растения и климата анализирует растения лесов, лугов Средней Европы

и приходит к выводу, что ритмика *Hepatica nobilis* и *Asarum europaeum* является доказательством их реликтовости. Эти растения включались в фитоценозы, ритм которых позволял им существовать среди новых растений, оставаясь ритмически неизменными, как ранневесенние цветущие растения широколиственных лесов (*Galanthus*, *Leucojum*, *Helleborus* и другие виды средиземноморского происхождения). Эти растения малочисленны по видовому составу, а роды, ритм которых совпадает с климатической ритмикой, богаты видами.

А. П. Ильинский в своей прекрасной сводке (1937) оспаривает построения Дильса и Шарфеттера, указывая, что жизненные ритмы наблюдаются и в тропиках, приводя в пример исследования Гюбе (Huber, 1906) о развитии листьев и ростом *Hevea brasiliensis*. Рост и развитие у этого растения идет толчками. Таких толчков бывает два в году.

По сообщению А. А. Гроссгейма, наблюдениями над ритмикой разных видов сосен Закавказья установлено, что обыкновенная сосна имеет один период роста, а пицундская сосна — два или больше. В этом усматривается различное их происхождение из областей с разными климатическими условиями.

Упомянем о значении онтогенетического развития для характеристики жизненной формы покрытосеменных растений и для решения вопроса происхождения тех или иных приспособительных признаков. Соответствующие примеры приводятся И. Т. Васильченко (1936).

Б. М. Козо-Полянским (1937) и другими, например, отмечается, что у северных дубов листья проростков сохраняются и на зиму, рекапитулируя дубы более теплых районов, вечзеленые и более древнего анатомического строения. У молодых можжевельников подрода *Sabina* молодые растения несут хорошо развитые колючие листья, а не чешуйчатые, как у взрослых.

У тау-сагыза, являющегося во взрослом состоянии типичным подушковидным растением, в молодом возрасте образуются прикорневые розетки, так что на какой-то период растение должно быть отнесено к розеточным, т. е. к иной жизненной форме, нежели взрослая особь.

Вообще можно сказать, что морфологические различия возрастных изменений у растений тем больше, чем сильнее разнятся сопутствующие им условия существования.

Теория стадийного развития Т. Д. Лысенко показывает, что жизненные формы должны рассматриваться не только в отношении взрослой особи, но и для отдельных ее стадий развития, так как условия жизни динамичны и организм составляет с ними единство не только как взрослая особь, но и в своем стадийном развитии. Последнее подтверждается работами Т. Д. Лысенко (1943) и его школы.

Попробуем теперь определить сущность жизненных форм растений как морфолого-географической категории.

В понятие географичности я ввожу и условия существования растений, а под ареалом понимаю не только территорию, но и условия существования, с изменением которых и во взаимосвязи с ними происходит в прошлом история формирования вида и жизненной формы растений.

Если понимать жизненную форму как совокупность растений сходных по их исторически сложившимся приспособлениям к условиям существования, с помощью которых эти растения утверждаются в жизни и размножаясь прогрессируют, то этим вводится в понятие, с одной стороны, фактор географический, так как условия существования географичны и, с другой стороны, фактор историко-генетический так как происхождение и формирование приспособлений рассматривается в истории



ческом аспекте. Если первый, т. е. условия существования и географизм, с которым связаны жизненные формы, может не вызывать возражения или даже вопроса, то второй фактор требует пояснения, так как включение его в понимание жизненной формы близко подводит нас к систематике растений на филогенетической основе. В чем сходство и в чем различие между будущей системой жизненных форм и филогенетической системой таксономических единиц систематики растений?

Филогенетическая систематика покрытосеменных должна базироваться прежде всего на морфологии цветка, как показал опыт, начиная с Линнея, давший замечательные результаты. Классификация Линнея возведена в процессе переработки в филогенетическую систему, т. е. она построена на определенных теоретических закономерностях и является основой познания разнообразия покрытосеменных растений. Несомненно, что она должна и дальше разрабатываться с применением присущих ей методов.

Эколого-морфологический анализ вегетативного тела растений на историко-генетической основе дает другого порядка единицы или классификации и системы, а именно жизненные формы растений. Растения как организмы рассматриваются в их современном виде и в процессе их исторического становления в связи с условиями существования и приспособления к ним.

Я думаю, достаточно убедительны доказательства того, что вегетативное тело растения, его, так сказать, энергетическая часть, не только может, но и должна рассматриваться с точки зрения филогенетического развития как в целом, так и в отношении отдельных органов.

Наиболее, пока что, совершенная система жизненных форм Браун-Бланке все же не система. Это только первые шаги, не определяющие пути дальнейшего ее развития. Нужны новые пути.

Друде (1905, 1913) пытался своеобразно решить проблему о системе жизненных форм. Он указывает на естественность групп папоротников, плакадовых, хвойных и некоторых других. Есть семейства и роды, очень целостные как жизненные формы, например специализированные паразиты (*Orobanchaceae*, *Rafflesiaceae* и т. д.).

Друде, в отличие от прочих, придерживается в своей системе жизненных форм выделения больших групп, пользуясь отчасти признаками филогенетической систематики, как то: однодольные деревья, папоротники-деревья, плакадовые, древеснистые хвойные, двудольные листовенные деревья (вечнозеленые олиственные и со сменяющимся листом), безлистные двудольные, двудольные стеблевые суккуленты (тип *Cactaceae*, тип *Euphorbia*, тип *Stapelia*) и т. д.

Но и это, конечно, еще не система. Это только одна из попыток, идущая по другому пути и направлению, нежели так называемые „искусственные“ классификации приспособительных жизненных форм, попытка ввести жизненные формы в русло филогенетической системы.

Что же требуется для создания историко-генетической системы жизненных форм? Каковы для этого предпосылки? Сформулировать их можно только отчасти, в зависимости от состояния наших знаний. Вопрос идет пока лишь об исходных рабочих положениях. Так можно утверждать следующее.

1. Изначальные древние покрытосеменные растения возникли в процессе приспособления к влажному тропическому климату, климату без сезонных смен (мегатермы, ахимоники А. Н. Краснова).

2. Дальнейшая эволюция жизненных форм шла в выработке приспособлений:

а) к дифференцированным климатическим условиям: к тропическому климату (экваториальному, внеэкваториальному, муссонному, пассатному); к субтропическому климату (этезиальному или средиземноморскому, субтропическому сухому, муссонному или муссоннообразному субтропическому); к внетропическому климату (океаническому, материковому, степному, сухому муссонному восточных побережий, полупустынно-степному);

б) к дифференциации почвенных условий и к субстрату (водной среде);

в) к биологической среде (растения, животные).

3. Изначальной жизненной формой покрытосеменных растений надо считать деревянистую форму с многолетним прямым, слабо разветвленным стеблем и вечнозеленым мегафильным листом, с очередным листорасположением, голыми почками, сочным плодом.

4. Травянистый тип является производным.

Последовательность эволюционного развития выражается также в анатомическом строении древесины [литературу см. Тэрилл (Turill, 1942)].

Для составления такого кодекса имеется еще мало данных.

Следуя этим положениям, повидимому, надо согласиться с тем, что в основу историко-генетической системы жизненных форм должны быть положены закономерности формирования приспособительных признаков вегетативной сферы растения и в первую очередь листа.

В конечном счете выявятся разнородные (с точки зрения систематики растений) группы, но однородные по своим приспособительным признакам, прошедшие сходный путь адаптативного метаморфоза в процессе исторического развития.

Эту закономерность и отразит в себе система жизненных форм. Только тогда она и может быть системой.

Принимая все это во внимание, может быть действительно мы вправе сказать, что историческая обусловленность эволюции покрытосеменных заключается в развитии мегатерма археофита по линиям сухости воздуха, понижения температуры и ритмики, что повлекло за собой такое богатство, такое разнообразие жизненных форм растений (Краснов, 1999).

Для построения системы жизненных форм необходимо предпринять монографическое изучение морфологии вегетативных органов с точки зрения их филогенетического развития и с позиций экогенеза.

Чрезвычайный интерес представляет, например, изучение листьев злаков, листа сережкоцветных растений, листа двудольных трав и т. д. в связи с условием обитания и приспособления к ним. То же относится к корню, например происхождение паренхиматозных корней засушливых районов, образование эфемерных корешков, особенности корневой системы типа *Eremurus*, *Haplophyllum*, образование корневищ, запасных тканей в связи с сопутствующими условиями и т. д.

Такие монографии будут первой ступенью к созданию системы жизненных форм на филогенетической основе.

Хороший пример этому мы находим в работе М. Г. Попова (1928-1929).

На основе анализа морфологии вегетативных органов родов *Cisno*, *Ononis*, *Vicia* автор выделяет по существу жизненные формы, связанные с определенной экологией и географией. Они же являются основой для выделения систематических групп. На основе этого анализа Попов наливает родство и решает вопросы происхождения анализируемых групп. Морфолого-географический или эколого-географический анализ дает возможность автору установить, «что по мере движения из Малой Азии

в Персию, т. е. к Востоку и Юго-Востоку, во все более пустынные страны, идет закономерное морфологическое изменение близких видов. Изменяется не только тип листочков, изменяется вся структура видов в сторону большей ксерофильности. Цветы становятся мельче, прилистники также уменьшаются, листочки делаются более жесткими, опушение менее богатым.

«Юго-восточная ветвь более ксерофилизирована, стебли у ней очень сильно ветвистые, отвердевающие и при основании древеснеющие (по крайней мере у *Cicer spiroceras*). Усик отвердевает, делается мало гибким, и когда верхние боковые листочки трансформируются в усики, то эти усики уже бывают жесткими, имеющими вид колючки.

«Как крайнее выражение этого ксерофильного типа мы находим самый поразительный вид секции *Polycicer*, у которого все боковые листочки превращены в жесткие, имеющие вид крючковатых колючек, усики. Этот вид *C. subaphyllum*, несомненно, заканчивает географически и морфологически секцию *Polycicer*».

Замечательные примеры этого мы находим в работах В. Л. Комарова (1908, 1909), А. Н. Краснова (1888), Б. А. Келлера (1933).

Все эти морфологические изменения имеют свою эколого-географическую закономерность и приводят к образованию определенных жизненных форм.

Большую роль в оценке приспособительных черт жизненных форм должен играть экспериментальный метод. Он часто дает возможность решить вопрос о природе исторически сложившейся жизненной формы.

К тем примерам ритмики, о которых было уже сказано, я добавлю многое, основанное на эксперименте.

Так, например, Е. В. Вульф (1944) указывает, что попытка культивировать один из видов эпимедиумов, произрастающий в Алжире, не дала успеха на Южно-Африканском побережье Средиземного моря, тогда как в Англии он прекрасно растет, достигая совершенно необычных размеров. По нашему мнению, в этом сказывается влияние мезофильных условий как среды, в которой происходило в Восточной Азии формирование видов этого рода. В реакции растения на условия культуры при перенесении из полупустынных в мезофильные сказались его происхождение, его историко-генетическая сущность.

Наши опыты культуры различных видов синецветной люцерны на Западного Тянь-шаня показали, что виды ксерических местообитаний лучше развиваются в условиях московского мезофильного климата, чем в природе. Это является показателем того, что они есть ксерофилизированные мезофиты и центром их происхождения надо считать не Средиземье, а Восточную Азию. Опыт показал, что вообще ксерофилизированные мезофиты флоры Средней Азии с успехом удается культивировать в условиях московского климата (как *Acer Semenovii*, виды рода *Ferula*, *Frangos*, ряд эфемеров).

Из этого можно вывести и некоторые теоретические предпосылки для практики интродукции растений.

Н. А. Аврорин, например, пришел к аналогичным с нашими выводами, что успешность интродукции возрастает от растений, все предки которых развивались в относительно постоянных и благоприятных мезофильных условиях, до переживших в ряде поколений жестокую борьбу с изменившейся средой (похолодание, иссушение, засоление и т. д.), что объясняет многие парадоксы интродукции на севере растений — выходцев из жарких пустынь.

Жизненная форма очень тесно связана с географической констелляцией условий, что также должно входить в ее характеристику.

Жизненные формы в своей эволюции тесно связаны с историей смен и развития условий произрастания как с колеблелью, где они сформировались.

Направления в изучении жизненных форм могут и должны быть различны, например морфологическое, биологическое, экологическое, историческое, географическое и т. д.

Здесь представляется широкое поле деятельности. Проблема эта сложна, она важна в теоретическом и практическом отношениях, и для ее решения нужны объединенные усилия ботаников. Она стоит в центре внимания коллектива ботаников отдела флоры Главного ботанического сада АН СССР.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Аврорин Н. А., 1947. Географическая закономерность интродукции растений в Полярном ботаническом саду. ДАН СССР, 55.
- Александров В. Г., 1923. Водный режим листьев мезофита. Вестн. Тифл. бот. сада, 3, 1.
- Берг Л. С., 1934. Основы климатологии. М.—Л.
- Варминг Э., 1902. Распределение растений в зависимости от внешних условий. СПб.
- Васильченко И. Г., 1936. О значении морфологии прорастания семян для систематики растений и истории их происхождения. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, фл. и сист. высш. раст., 3.
- Вульф Е. В., 1944. Историческая география растений. М.—Л.
- Голенкин М. И., 1927. Победители в борьбе за существование. М.
- Голенкин М. И., 1936. Филогения растений. БСЭ, 57.
- Гризебах А., 1874—1877. Растительность земного шара согласно климатическому ее распределению. СПб.
- Гроссгейм А. А., 1945. К вопросу о графическом изображении системы цветковых растений. Сов. бот., 13, 3.
- Гумбольдт А., 1936. География растений. М.—Л.
- Дарвин Ч., 1928. Приспособления орхидных к оплодотворению насекомыми. М.—Л.
- Дарвин Ч., 1935. Происхождение видов. М.—Л.
- Дарвин Ч., 1939. Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире. М.—Л.
- Иванов С. Л., 1938. Особенности химизма растительности аридных областей. Пробл. физ. геогр., 5.
- Ильинский А. П., 1937. Растительность земного шара. М.—Л.
- Келлер Б. А. 1933. Об изучении жизненных форм при геоботанических исследованиях. Сов. бот., 2.
- Козо-Полянский Б. М., 1937. Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. Воронеж.
- Комаров В. Л., 1908—1909. Введение к флорам Китая и Монголии. Тр. СПб. ботанического сада, XXIX, 1, 2.
- Коровин Е. П., 1934. Растительность Средней Азии и южного Казахстана. М.—Л.
- Красов А. Н., 1888. Опыт истории развития флоры южной части восточного Тянь-шаня. Зап. Русск. геогр. общ., 19.
- Краснов А. Н., 1899. География растений. Харьков.
- Культиасов М. В., 1938. Тау-сагыз и экологические основы введения его в культуру. М.—Л.
- Лысенко Т. Д., 1943. Агробиология. Сб. работ по вопросам генетики, селекции и семеноводства. 1-е изд., Сельхозгиз. М.
- Любименко В. П., 1924. Биология растений. I. М.—Л.
- Максимов Н. А., 1926. Физиологические основы засухоустойчивости растений. Прил. 26 к «Тр. прикл. бот., ген. и сел.».
- Малеев В. П., 1935. Обзор дубов Кавказа в их систематических и географических отношениях. Бот. журн. СССР, 20.
- Пачосский И. К., 1921. Основы фитосоциологии. Херсон.
- Поплавская Г. И., 1937. Краткий курс экологии растений. Л.
- Попов М. Г., 1928—1929. Род *Cicer* и его виды. Тр. прикл. бот. ген. и сел., 21, 1.
- Попов М. Г., 1940. Опыт монографии рода *Eremostachys* Vce. Нов. мемуары Моск. общ. исп. прир., 19.

- Радкевич О. Н., 1934. Материалы по анатомии псиломофитов пустыни Кара-кумы. «Сб. Хозяйственное освоение пустынь Средней Азии и Казахстана». Ташкент.
- Рожевич Р. Ю., 1937. Злаки. М.—Л.
- Северцов А. Н., 1934. Главные направления эволюционного процесса. М.—Л.
- Северцов А. Н., 1939. Морфологические закономерности эволюции. М.—Л.
- Северцов А. Н., 1945. Собрание сочинений, 3, М.—Л.
- Сисакий Н. М., 1940. Биохимическая характеристика засухоустойчивости растений. М.—Л.
- Скотт Д. Г., 1927. Эволюция растительного мира. М.—Л.
- Сукачев В. Н., 1944. О принципах генетической классификации в биоценологии. Журн. общ. биол., 5, 4.
- Тахтаджян А. Л., 1943. Соотношения онтогенеза и филогенеза у высших растений (Этюды по эволюционной морфологии). Тр. Ереван. унив., 22.
- Тахтаджян А. Л., 1947. О принципах, методах и символах филогенетических построений в ботанике. Бюлл. Моск. общ. исп. прир., II, 5.
- Шапаренко К. К., 1935. Пути эволюции некоторых растительных групп. Тезисы диссертации. Л.
- Trautman-Blanquet J., 1928. Pflanzensoziologie. Grundzuge der Vegetationskunde. Berlin.
- Diels L., 1918. Das Verhältnis von Rhythmik und Verbreitung bei den Perennen des europäischer Sommerwaldes. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 36.
- Drude O., 1913. Die Ökologie der Pflanzen. Braunschweig.
- Eames A. I., 1914. On the origin of the herbaceous habit in the angiosperms. Ann. Bot., 25.
- Gams H., 1918. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Betrag zur Begriffsklärung and Metodik der Biocoenologie. — Vierteljahrs. Naturforsch. Ges. Zürich, 63.
- Haeckel E., 1866. Generelle Morphologie der Organismen. Berlin.
- Howard W., 1906. Untersuchung über die Winterruheperiode der Pflanzen. Inaug.-Diss. Halle.
- Huber L., 1906. La vegetation de la vallee du Rio Purus (Amazonie). Bull. Herb. Boiss. ser. 2, 6.
- Kerner A., 1863. Das Pflanzenleben der Donaulaender. Innsbruck.
- Klebs G., 1911. Ueber die Rhythmik in der Pflanzen-Entwicklung Sitzber. Heidelber. Ak. Wiss. Math.-Nat. Kl., 23.
- Klebs G., 1917. Über das Verhältnis von Wachstum und Ruhe bei den Pflanzen. Biol. Cbl., 37.
- Lankon G., 1915. Über den rhythmischen Wechsel von Wachstum und Ruhe bei den Pflanzen. Biol. Cbl., 35.
- Raunkiaer C., 1905. Types biologiques pour la geographie botanique. Kgl. Dansk. Vidensk. Selskabs Forhandl., 5.
- Reiter H., 1885. Die Consolidation der Physiognomik, als Versuch einer Oekologie der Gewächse. Graz.
- Rietz E., du. Life-forms of terrestrial flowering plants, 1. Acta Phytogeogr. Suec., 3.
- Scharfetter K., 1922. Klimarhythmik, Vegetationsrhythmik und Formationsrhythmik. Oester. Bot. Ztschr., 71.
- Turill W. B., 1942. Taxonomy and phylogeny. Bot. Rev., 8, 10.
- Vesque J., 1882. L'espèce végétale. Ann. Sc. Nat., 6 ser., 13.

## ИЗУЧЕНИЕ ОНТОГЕНЕЗА КАК ОДИН ИЗ МЕТОДОВ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ АНАТОМИИ

В. К. Василевская

Большое влияние на развитие экологической анатомии в России оказала работа В. Р. Заленского (1904). Как известно, им был разработан метод количественной характеристики растений. Заленский и авторами работавшие после него этим методом, установили количественные изменения в строении растений под действием водного дефицита. Эти признаки были признаны ксероморфными. Следует однако отметить, что этот метод применялся при изучении более или менее мезофильных растений.

Заленский доказал, что изменения строения листьев в пределах растения те же, что у представителей одного вида в различных условиях обитания, эти выводы были подтверждены рядом авторов (Лебединцев, 1926; Александров с сотрудниками, 1921, 1923, 1924, 1925, 1926, 1930; Баранов, 1925б; Поплавская, 1935, и др.). Работа Б. А. Келлера и Э. Ф. Лейсле (1922) расширила эти выводы; сравнивая виды одного рода — лесные и степные, — они обнаружили, что виды отличаются друг от друга с той же закономерностью, как это было установлено Заленским. Работами Зирпа (Sierp, 1913), Паульмана (Paulmann, 1915), П. А. Баранова (1924а, б) было установлено, что и в пределах одного листа действует тот же закон: различаются строение края и середины листа, верхней и нижней частей его.

На основании этих работ можно прийти к выводу, что как мезофильное растение, так и различные мезофильные виды, приуроченные к различным условиям водоснабжения, при ухудшении водоснабжения подвергаются изменениям, главным образом, количественного характера.

Таким образом, анатомы выявили факт параллелизма между модификационными и наследственными адаптациями. Этот параллелизм установлен и в работах физиологических (Александров, 1923а, в; Львов и Фихтенгольц, 1936; Львов и Виноградов, 1945; Сисакян, 1940; Туманов, 1926). Однако следует отметить, что такого рода параллелизм распространяется не на все признаки.

Заленский (1922) пришел к выводу, что при наличии одного резко выраженного приспособительного признака могут быть ослаблены или совсем не выражены другие. Келлер (1926) констатировал, что при развитии опушения уменьшается количество устьиц.

Метод количественной характеристики при экологических исследованиях может создать ложное представление, потому что ведущие, по Заленскому, признаки ксероморфоза, как мелкоклетность и большое количество устьиц, могут быть результатом не только водного дефицита, но и других условий, тормозящих рост (недостатка питательных веществ, низких температур по ночам — Туманов, 1926). Мелкоклетность и большое

количество устьиц характерны для противоположного ксерофитам экологического типа гигрофитов (Радкевич, 1934, Поплавская, 1937). Отсутствие совпадения между анатомическими коэффициентами и некоторыми физиологическими свойствами и засухоустойчивостью было отмечено рядом авторов (Якушина и Вавилов, 1912; Василевская, 1938; Сакс, 1938). В большой сводной работе о сельском хозяйстве в засушливых районах А. А. Кузьменко и С. О. Воробьев (1935) констатировали, что отбор растений по анатомическим коэффициентам не дал практического результата, очевидно, потому, что коэффициенты не отражают степени засухоустойчивости.

В. Г. Александров (1941), придавая количественной анатомии большое значение как «объективнейшему методу», однако, признает: «Несомненно, область применения количественно-анатомических методов должна быть критически проработана и очерчены возможные пределы ее. Только при надлежащем понимании сущности метода можно при его помощи получить и надлежащие, соответствующие естественным соотношениям ответы».

Чем ограничено применение количественного метода при изучении экологического разнообразия растений? Нам еще не известны эти границы, но можно предполагать, что они обусловлены экологическим сходством. В то время как виды, близкие в экологическом и систематическом отношении, структурно отличаются главным образом количественно, виды резко разграниченных условий обитания — пустынь, средних широт, водные — отличаются друг от друга признаками качественными.

В настоящей статье излагается результат сравнения резко отличных представителей мезофильного и ксерофильного типа.

Чтобы подойти к вопросу, каким путем идет формирование экологических признаков ксерофитов пустыни и какие признаки их структуры являются наиболее существенными для ксерофильного типа, я изучала и сопоставляла онтогенез листа аборигенных видов пустыни Туркмении с видами мезофильными из различных географических районов. Методика изучения онтогенеза листа слагалась из морфологических наблюдений с момента набухания почек и попутного анатомического анализа зачатков листьев до конца роста пластинки. В сентябре эти виды еще раз были проанализированы с тем, чтобы отметить изменения, произошедшие за лето, после окончания роста пластинки.

Наблюдения проводились в вегетационный период 1944 и 1945 гг. в Ботаническом саду Туркменского филиала Академии Наук СССР, расположенном в Ашхабаде, в пустыне у подножия Копет-дага над растениями, которые культивировались здесь около 15 лет. Мезофильные растения культивировались в условиях полива. Наблюдения начинались со дня набухания почек, и он фиксировался как начало заложения бугорка 4-го и 5-го листьев. Когда зачатки листьев достигали размеров 1—2 мм, начинался их анатомический анализ. У исследованных видов почки малы и слабо дифференцированы, поэтому можно считать достоверным, что в период их набухания образование бугорков 4-го и 5-го листьев едва начиналось. У большинства видов почки лопнули 20 марта, но в дальнейшем рост листьев различных экологических групп протекал различными темпами. Измерения прироста листа проводились через день, измерялись его длина и максимальная ширина. Только у *Ammodendron Conollyi* и *Amygdalus scoparia* рост листа происходит, главным образом, в длину, а в ширину очень ограничен; у всех других исследованных видов максимальная ширина листа равна длине, и продолжительность роста по длине и ширине совпадает.

В табл. 1 первые три вида наиболее засухоустойчивые, их естественными местообитаниями являются песчаная (*Ammodendron Conollyi*) и горные (*Amygdalus scoparia*, *A. turcomanica*) пустыни Туркмении, остальные виды распространены в широких, сухих ущельях Копет-дага. В табл. 2

Таблица 1

## Период роста листа ксерофильных видов

Вид	1944 г.	1945 г.
<i>Ammodendron Conollyi</i> . . . . .	20 III—30 III 10 дней	6 IV—22 IV 16 дней
<i>Amygdalus scoparia</i> . . . . .	21 III— 3 IV 13 "	3 IV—19 IV 16 "
<i>A. turcomanica</i> . . . . .	21 III— 4 IV 14 "	3 IV—14 IV 11 "
<i>A. communis</i> . . . . .	21 III— 4 IV 14 "	3 IV—20 IV 17 "
<i>Cerasus microcarpa</i> . . . . .	21 III— 4 IV 14 "	
<i>Jasminum fruticans</i> . . . . .	21 III— 8 IV 18 "	
<i>Acer turcomanica</i> . . . . .	21 III— 8 IV 18 "	3 IV—20 IV 17 "
<i>Zizyphus sativus</i> . . . . .	24 III—28 IV 34 дня	14 IV—19 V 35 "
<i>Pistacia vera</i> . . . . .	21 III—16 V 56 дней	6 IV—19 V 43 дня

Таблица 2

## Период роста листа более мезофильных видов

Вид	1944 г.	1945 г.
<i>Acer dasycarpum</i> . . . . .		6 IV—24 IV 18 дней
<i>Rhus aromatica</i> . . . . .		3 IV—28 IV 25 "
<i>Aesculus hippocastanum</i> . . . . .		1 IV—28 IV 28 "
<i>Platanus orientalis</i> . . . . .		6 IV— 5 V 30 "
<i>Cercis siliquastrum</i> . . . . .	14 III—14 IV 31 день	
<i>Ligustrum vulgare</i> . . . . .	3 III— 6 IV 34 дня	
<i>Diospyros Kaki</i> . . . . .	24 III—27 IV 34 "	
<i>D. virginiana</i> . . . . .		17 IV—19 V 32 дня
<i>Catalpa bignonioides</i> . . . . .	15 III— 8 V 54 "	17 IV—29 V 42 "
<i>Sterculia platanifolia</i> . . . . .	20 III—28 V 63 "	24 IV—30 V 36 дней

помещены растения различного географического происхождения, они интродуцированы в Туркмению и произрастают здесь только при достаточном поливе.

Весна 1944 г. была ранняя, сухая и теплая, в 1945 г. — поздняя, более холодная и влажная. Это наложило отпечаток на поведение растений. Вегетация большинства видов в 1945 г. началась на две недели позже, чем в 1944 г., а теплолюбивых (стеркулии, катальпы и *Diospyros virginiana*) на месяц позже. Вегетация ксерофитов и мезофитов в эти годы началась одновременно, но в 1945 г. более низкие температуры и большая влажность тормозили рост ксерофитов и, напротив, способствовали росту листа мезофитов. Таким образом, хотя период роста листа ксерофитов немного увеличился, а мезофитов уменьшился, листья ксерофитов в 1945 г. были несколько мельче, чем в 1944 г., а мезофитов крупнее.

Морфологические наблюдения показали, что чем ксерофильнее растение, тем короче период роста и мельче его листья. В начале апреля 1944 г. а в 1945 г. в конце апреля, образование новых листьев в обеих группах прекратилось, и на концах побегов заложились почки. Таким образом,



формирование ксероморфной структуры листьев, которой характеризуется первая группа, происходит в условиях достаточной влажности. Перейдем к рассмотрению данных по анатомии. Изучение онтогенеза листа обычно проводится без учета экологии вида. В литературе по изучению онтогенеза внимание концентрируется на особенностях строения конуса нарастания в различных таксономических группах и выяснении вопроса, какие зародышевые пласты конуса участвуют в формировании листа. До последнего времени из цветковых исследовались мезофиты и гигрофиты [Фостер (Foster), 1936]. В этих работах, к сожалению, авторов не интересовал вопрос о продолжительности роста листа, как правило, они прекращали работу, как только намечалось постоянное число

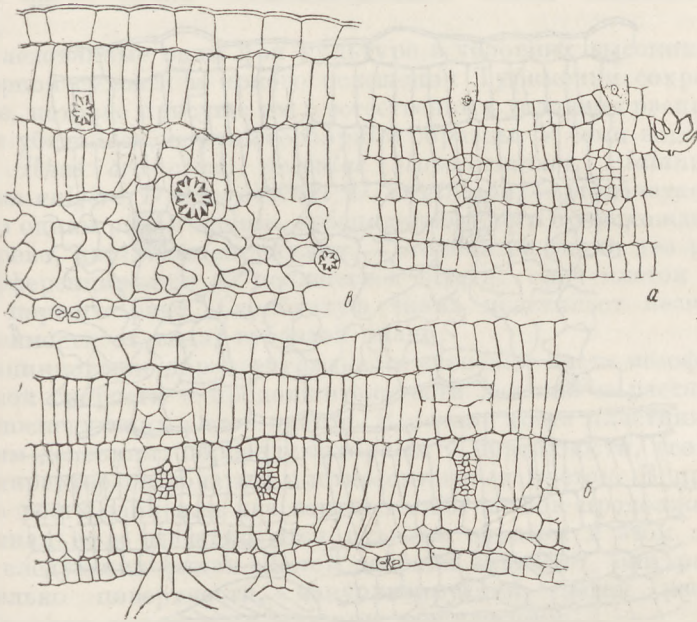


Рис. 1. Онтогенез листа *Sterculia platanifolia*; продолжительность роста с 20 III по 29 V 1944.

а — лист 30 III; рядом размер листа: длина 10 мм, ширина 10 мм;  
 б — лист 12 V; длина 105 мм, ширина 110 мм; в — взрослый лист 29 V;  
 длина 258 мм, ширина 226 мм.

рядов тканей, не доводя наблюдений до полного формирования структуры при прекращении роста.

Можно выделить некоторые закономерности в дифференциации тканей листа, которые оказались общими при сравнении онтогенеза листа мезофильных и ксерофильных видов.

1. Образование проводящих пучков в пластинке происходит благодаря делению одной или двух клеток среднего ряда меристемы зачатка листа. Обкладка пучков образуется после деления основной массы прокамбия пучка из смежных с ним клеток.

2. Направление делений в отдельных слоях паренхимы листа различно; субэпидермальные клетки в самом крае пластинки отделяют от себя клетки, которые затем делятся параллельно поверхности, увеличивая число рядов паренхимы листа, в субэпидермальных слоях на протяжении пластинки делений, параллельных поверхности, как правило, не наблюдается. Как с верхней, так и с нижней стороны листа эти слои

объединены общностью происхождения из одного и того же, зачаточного слоя точки роста (туники). Любопытно, что в листе так же, как в точке роста стебля, субэпидермальный слой сохраняет способность делиться только перпендикулярно поверхности [Ноак (Noack), 1922; Шварц (Schwarz), 1927; Эвери (Avery), 1933].

3. Заложение устьиц идет в три этапа: а) у зачатка листа в 1 кв. мм скрытого среди других листьев, уже есть одно-два крупных, сформированных устьица, среди очень мелких клеток эпидермиса; б) когда лист вырастает настолько, что начинает подвергаться непосредственному воздействию солнечного света и атмосферы, это служит толчком для начала дифференциации ассимиляционной ткани и образования еще небольшо-

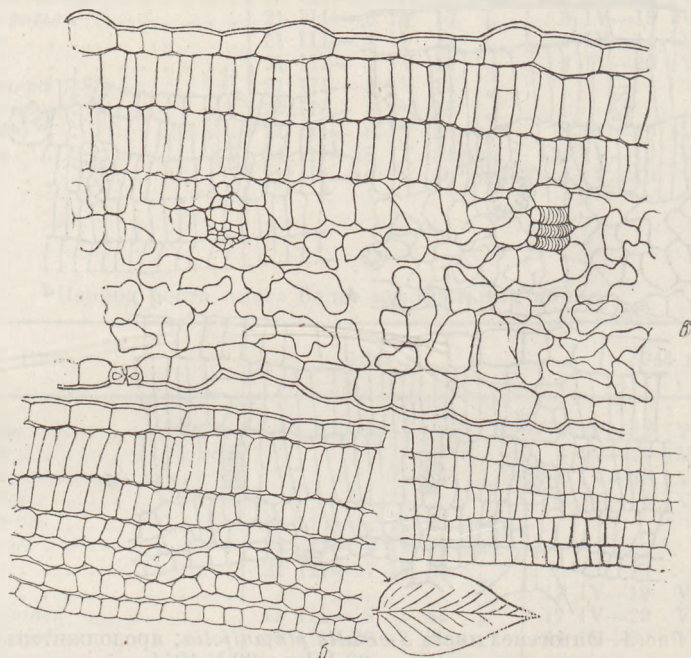


Рис. 2. Онтогенез листа *Catalpa bignonioides*; продолжительность роста с 15 III по 8 V 1944.

а — лист 20 III; размер листа: длина 2 мм, ширина 1 мм;  
 б — лист 2 IV; рядом размер листа: длина 36 мм, ширина 19 мм;  
 в — взрослый лист 12 V; длина 235 мм, ширина 200 мм.

го количества устьиц; в) наиболее интенсивно образование устьиц происходит, когда лист достигает половины или одной трети своего размера.

Эти наблюдения над спорадическим образованием устьиц объясняют отмеченный самим Заленским (1904) и позже В. К. Василевской (1938, 1941) факт, что количество устьиц иногда изменяется независимо от изменения размеров клеток эпидермиса. В большинстве случаев при изучении мезофитов зарегистрировано в условиях ухудшенного водоснабжения мельчание клеток эпидермиса и увеличение числа устьиц. На основании изучения онтогенеза можно теперь сделать вывод, что при этом не происходило изменений в этапах заложения устьиц. Большее их количество на единицу поверхности объясняется только укорочением фазы растяжения эпидермальных клеток.

В условиях сильной почвенной засухи количество устьиц уменьшается; следовательно, в этом случае происходит укорачивание третьей фазы их заложения. Чаще явление уменьшения числа устьиц с возрастанием водного дефицита распространено в условиях пустыни.

Наиболее яркие различия между представителями мезофитов и ксерофитов получены при изучении дифференциации ассимиляционной паренхимы. У мезофитов рост пластинки в толщину и в плоскости происходит, главным образом, за счет деятельности маргинальной меристемы, т. е. делений вблизи края листа. Чем дальше происходит поверхностный рост листа, тем дальше происходит рост и в толщину. В зависимости от общей продолжительности роста листа у исследованных видов формирование числа рядов ассимиляционной ткани занимает от 10 до 20 дней.

Исследованные виды при культуре в условиях высоких температур, атмосферной сухости и яркого освещения Туркмении сохранили то же строение, которое присуще им в естественных условиях распространения; в этом я убедилась, изучив гербарные образцы. У семи видов: *Acer dasycarpum*, *Rhus aromatica*, *Aesculus hippocastanum*, *Platanus orientalis*, *Ligustrum vulgare*, *Diospyros Kaki*, *D. virginiana*, — столбчатая ткань представлена одним рядом клеток, субэпидермального происхождения, у иудиного дерева, катальпы, стеркулии — столбчатой ткани два ряда. Второй ряд дифференцируется из делящегося второго слоя клеток и несколько короче первого ряда. Столбчатую ткань подстилает несколько рядов (в зависимости от вида) губчатой ткани.

Возникновение дорзвентрального строения листа мезофитов обязано различной скорости и продолжительности деления и растяжения верхнего и последующих рядов клеток. В начале роста пластинки благодаря активным делениям, перпендикулярным к поверхности, все ткани листа имеют характер столбчатых плотносомкнутых клеток. В процессе дальнейшего роста один или два верхних слоя клеток продолжают делиться антиклинально и растягиваются главным образом в этом же направлении; в следующих рядах клеток деления затухают, они растягиваются параллельно поверхности, вакуолизируются, затем разъединяются, и между ними появляются крупные межклетники.

Дифференциация паренхимы на столбчатую и губчатую ткань начинается очень рано, когда лист не достиг еще и трети, а иногда и одной пятой части своего нормального размера. Так, у стеркулии и катальпы рост листа продолжается около двух месяцев, резкая дифференциация паренхимы на столбчатую и губчатую ткань и появление межклеточников происходит на 15—18-й день (рис. 1, 2, 3).

У ксерофильных видов деятельность маргинальной меристемы ограничена, но в отличие от мезофитов уже с начала образования пластинки в средних рядах ткани идут не только антиклинальные, но и периклинальные деления. Даже у фисташки, рост листа которой продолжителен, число рядов ассимиляционной ткани, характерное для взрослого листа, формируется в 6—7 дней. В отличие от мезофитов периклинальные деления идут активнее, в результате образуется лист с большим числом рядов паренхимы (рис. 4, 5).

Активность деления и растяжения клеток во всех рядах паренхимы почти одинакова. В результате ассимиляционная ткань взрослого листа вся состоит из палисадных плотносомкнутых клеток. В отличие от мезофитов, лист ксерофитов быстро проходит фазу формирования, но, становясь взрослым, сохраняет черты молодого органа. Очень характерной особенностью ксерофитов является сильное утолщение стенок эпидер-

миса за счет отложения пектиновых веществ (Щепкина, 1933; Василевская, 1940).

Таким образом, данные по онтогенезу листа показали, что ксерофиты пустыни отличаются от мезофитов типом развития листа. Хотя рост листьев ксерофитов и начинается одновременно с мезофитами в условиях весны, но они его быстро заканчивают, ограничена и деятельность камбия в пучке главной жилки, в то время как у мезофитов рост листа протекает значительно дольше, особенно у крупнолистных видов, и деятельность камбия в главной жилке продолжается все лето. Длительный рост листа мезофитов, очевидно, является отражением тех благоприятных условий, которые были характерны для видов этой группы на их родине.

Изучение онтогенеза позволяет выделить наиболее важные признаки характеризующие степень специализации растения к условиям засухи. Таким признаком, очевидно, является строение ассимиляционной ткани так как оно определяется спецификой онтогенеза листа. Растения пустыни (крайнее звено по линии приспособления растений к условиям засухи) имеют изопалисадный лист с большим числом рядов плотно сомкнутых клеток. Чем растение мезофильнее, тем слабее у него представлена столбчатая ткань и сильнее развиты межклетники.

В. Р. Заленский (1904), позже Н. А. Максимов (1926, 1944) и П. А. Гендель (1946) предполагали, что именно те признаки, которые возникают у мезофитов как реакция на водный дефицит, являются признаками ксероморфной структуры. «Очень многие ксерофиты обладают этими же признаками — отчего эти признаки мы и называем ксероморфными, — но уже не в качестве индуцированных внешней средой особенностей, а в качестве прочно закрепленных наследственностью организационных свойств» (Максимов, 1926, стр. 364). На первое место среди таких признаков выдвигалась мелкоклетчатость, большое количество устьиц и более густая сеть жилок. Вполне возможно, что этот принцип справедлив для ксерофитов менее специализированных лесостепного степного пояса, хотя мы знаем слишком мало об их строении, но закономерности строения листьев ксерофитов крайне засушливых областей (пустынь) слагаются на новой основе путем изменения хода онтогенеза, вследствие чего у них возникают новые особенности строения.

Одним из важных признаков, общим для ксерофитов и для мезофитов, угнетенных водным дефицитом, является, как известно, мелколистность. Но уменьшение площади листа мезофита в условиях водного дефицита связано с мелкоклетчатостью вследствие угнетения роста в период растяжения клеток. Мелколистность ксерофитов обусловлена явлением другого порядка: быстрым прекращением процессов деления клеток, и она может не сочетаться с мелкоклетчатостью. Ксерофиты часто характеризуются крупноклеточным эпидермисом, который в этих случаях выступает как водозапасающая ткань [Вестермейер (Westemeier), 1884]. В ряде сравнительно-систематических исследований, охватывающих ксерофильные виды, констатируется большей частью крупноклетчатость эпидермиса в связи с его водозапасающей функцией. Так, Герцог (Herzog, 1903), исследуя сем. *Rhamnaceae*, делит виды рода *Zizyphus* по строению эпидермиса на две группы. Виды Африки и Средиземноморья имеют более крупноклеточный ослизняющийся эпидермис, виды индомалайские — с неослизняющимся эпидермисом. Шредер (Schroeder, 1901) и Гюнер (Hühner, 1901) изучали строение некоторых южно-африканских и австралийских растений и отмечают водозапасающую роль эпидермиса, наличие в нем клеток со слизистым содержимым.

Шульце (Schulze, 1893) и Шмидт (Schmidt, 1894) в пределах ксерофильных родов и видов сем. лилейных отмечают наличие двух типов эпидермиса. Одни виды имеют тонкостенный водозапасающий эпидермис, другие — толстостенный, функционирующий как защитная ткань. В этом случае его функция усиливается развитием под ним толстостенных волокон. Пример (Priemer, 1893) отметил для сем. *Ulmaceae*, Ниденцу (Nieden zu, 1890) — для ксерофильных видов *Ericaceae*, Кон (Cohn, 1901) — для ксерофильных родов трибы *Genisteae* водозапасающую роль эпидермиса, наличие в нем слизистого содержимого.

Исследования видов пустыни Каракумы, Памира, Бетпак-дала убеждают нас, что эпидермис ксерофитов, как правило, крупноклетен, даже

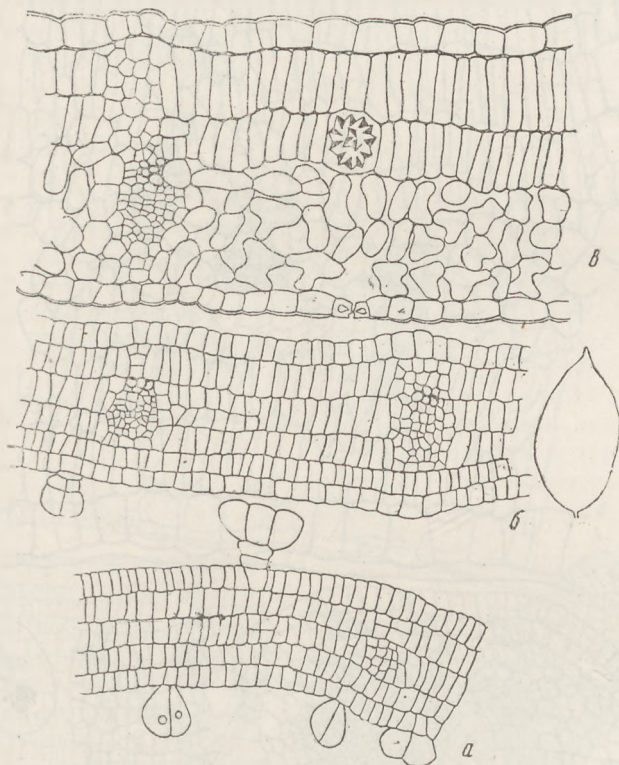


Рис. 3. Онтогенез листочка *Juglans regia*; продолжительность роста с 30 III по 12 V 1945.

a — листочек 6 IV; длина 3 мм, ширина 1 мм; б — листочек 28 IV; длина 37 мм, ширина 19 мм; в — листочек 12 V; длина 65 мм, ширина 35 мм.

при наличии специальной водозапасающей ткани, как, например, в роде *Calligonum* (Радкевич и Василевская, 1933; Василевская, 1938, 1940, 1941). В упомянутых работах, наряду с водозапасающей функцией крупноклетного эпидермиса, как характерный признак видов ксерических местобитаний отмечается изопалисадность листа. Развитие столбчатой ткани с ее плотной сомкнутостью клеток еще Арескуг (Areschoug, 1882) считал важным приспособительным признаком к условиям, усиливающим транспирацию. Александров (1923б) плотную сомкнутость тканей справедливо выделяет как наиболее существенный признак ксероморфной структуры. Баранов (1925а), изучив большое количество видов горных растений

Средней Азии, сделал вывод, что для ксерофитов типичным является изолатерально палисадное строение листа, в то время как число устьиц не является признаком, резко разграничивающим ксерофитов и мезофитов.

В свете данных по онтогенезу листа большой интерес представляют работы Александра (1923б) и Александра с сотрудниками (1926, 1930), выясняющие степень пластичности листа. Им экспериментально доказано, что, с одной стороны, такие «коренные мезофиты», как дурман

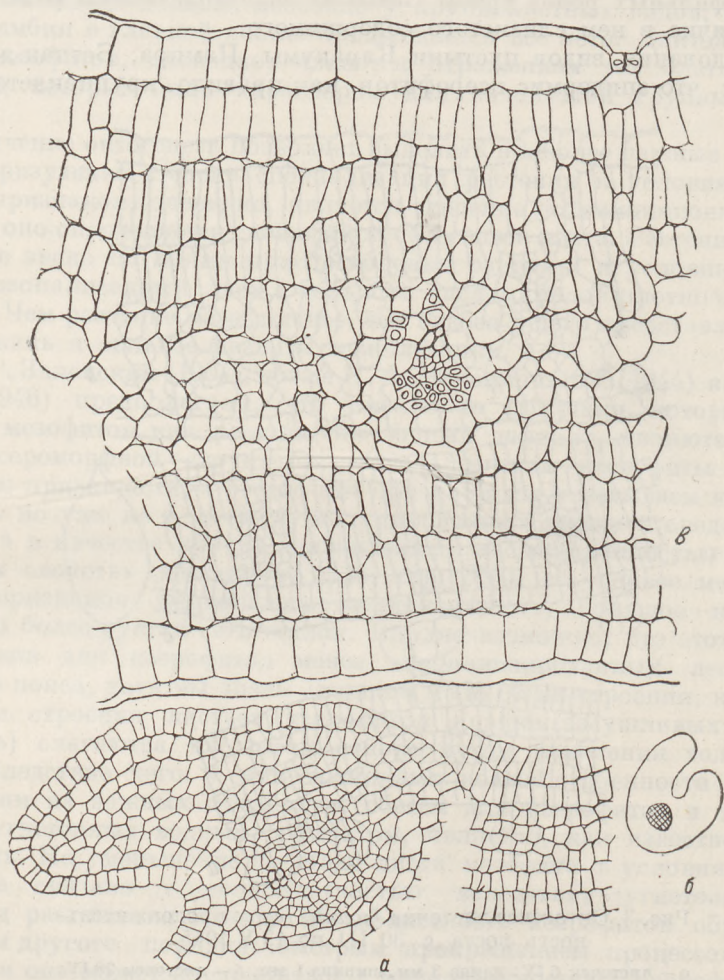


Рис. 4. Онтогенез листочка *Ammodendron Conollyi* — продолжительность роста с 20 III по 30 III 1944.

*a* — листочек 20 III; начало развития пластинки, длина листочка 0.5 мм, ширина 0.1 мм; *б* — листочек 22 III; длина 0.7 мм, ширина 0.2 мм; *в* — взрослый листочек 30 III; длина 32 мм, ширина 5 мм.

и, с другой, — ксерофиты упорно сохраняют свой тип строения при резко измененных условиях культуры: так как «факторы ксерофилии являются по преимуществу внутренними соотношениями режима в растении, а не внешними».

Моя работа целиком подтверждает эту мысль. В самом деле, ксерофиты и мезофиты развиваются одновременно ранней весной, но имеют

различные закономерности роста. Глубокие различия в природе ксерофильных и мезофильных растений, обусловленные различиями в свойствах протоплазмы (Максимов, 1944), в направленности работы ферментов (Сисакян, 1940), очевидно, определяют различия листа. По всей вероятности, на ход дифференциации листа ксерофита влияет повышенное количество сахаров. Напомню, что Мольяр (Moliard, 1907), культивируя редиску на растворе глюкозы, констатировал, что ее листья становились

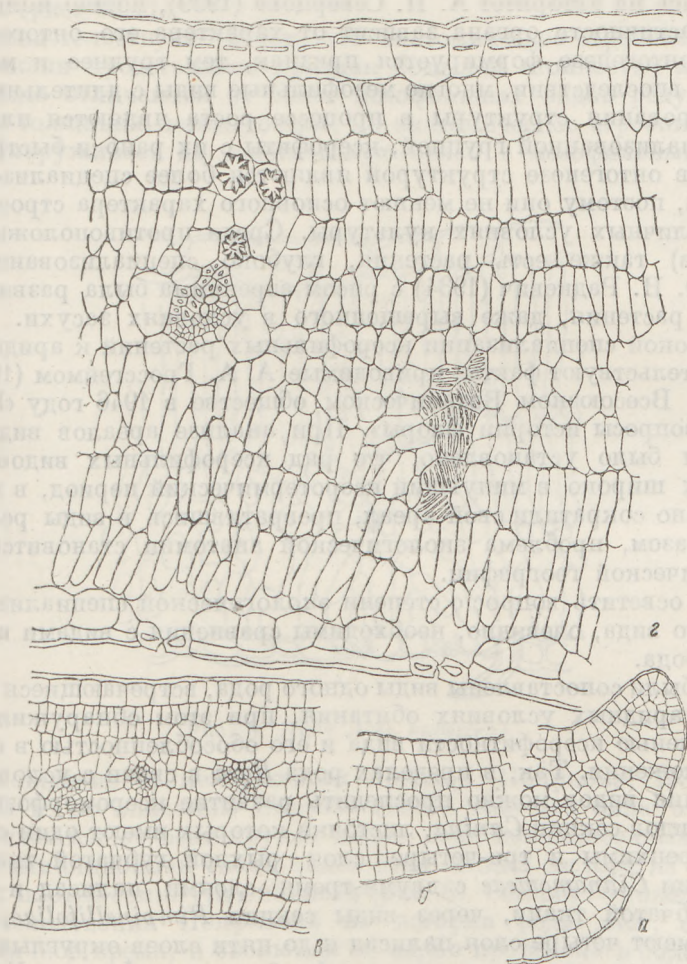


Рис. 5. Онтогенез листа *Amygdalus turcomanica* — продолжительность роста с 21 III по 4 IV 1944.

а — лист 22 III; начало развития пластинки, длина листа 0.8 мм, ширина 0.2 мм; б — лист 24 III; длина 2 мм, ширина 1.5 мм; в — лист 27 III; длина 6 мм, ширина 4 мм; г — взрослый лист 4 IV; длина 12 мм, ширина 7 мм.

похожими на семядоли в зародыше, так как они были построены из плотно сомкнутых столбчатых клеток. Уотсон (Watson, 1942) объясняет увеличение размеров и числа палисад в листе плюща при различных условиях освещения также повышением содержания сахара.

Хотя листья некоторых растений значительно изменяют свое строение в зависимости от светового режима, т. е. от режима сахаров, все же структура листа прежде всего обусловлена внутренними закономерностями

стями организма, сложившимися в его филогенезе, и далеко не у всякого вида является такой пластичной, как об этом трактуется в учебниках Шталь (Stahl, 1880, 1883), открывший влияние света на строение листа. Шталь подчеркивал большое значение наследственности, ограничивающей пластичность. Есть работы, констатирующие большую стойкость структуры листа в условиях эксперимента [Шрамм (Schramm), 1912; Александров, 1923а, 1926, 1930].

Опираясь на авторитет А. Н. Северцова (1939), можно полагать, что степень пластичности органа зависит от характера его онтогенеза; чем раньше в онтогенезе формируется признак, тем труднее и меньше он изменяется впоследствии, многие мезофильные виды с длительным периодом формирования структуры в процессе роста являются пластичной, менее специализированной группой, ксерофиты с их рано и быстро формирующейся в онтогенезе структурой являются более специализированными растениями, поэтому они не меняют основного характера строения в резко отличных условиях культуры. Среди противоположного типа (гигрофитов) также есть растения, глубоко специализованные. Так, в опытах О. Н. Радкевич (1934) с рисом аэренхима была развита в жилах листа растения, даже выращенного в условиях засухи.

О глубокой специализации ксерофильных растений к аридным условиям свидетельствуют факты, приводимые А. А. Гроссгеймом (1947) в его докладе во Всесоюзном Ботаническом обществе в 1946 году «Ксероморфогенез и вопросы истории флоры». При анализе ареалов видов флоры Талыша им было установлено, что ряд ксерофильных видов, распространенных широко в минувший ксеротермический период, в настоящее время сильно сократили свой ареал, превратившись в виды реликтовые. Таким образом, проблема экологической анатомии становится проблемой ботанической географии.

Чтобы осветить вопрос о степени экологической специализации того или другого вида, очевидно, необходимы сравнения с видами в пределах этого же рода.

Мною были сопоставлены виды одного рода, встречающиеся в пустынных и в менее аридных условиях обитания, при этом обнаружилась связь между ступенью ксерофитности вида и его обособленностью в систематическом положении. Так, в пределах рода *Rosa* в связи с условиями распространения видов можно проследить развитие ксероморфоза от мезофильных видов секции *Canina*, листочки которых имеют один слой палисадной паренхимы и три-четыре слоя рыхлой губчатой ткани, через виды секции *Cinnamomeae* с двумя-тремя слоями палисад и четырьмя слоями губчатой ткани, через виды секции *Pimpinellifoliae*, листочки которых имеют четыре слоя палисад и до пяти слоев округлых довольно плотных клеток, к видам ксероморфной секции *Luteae*. Хлоренхимы листочка *R. Bungeana*, относящейся к последней секции, вся состоит из палисадных клеток, но три слоя клеток с нижней стороны листочка несколько ниже, чем клетки двух верхних слоев. Наконец, крайнее выражение ксероморфоза получает в родственном с *Rosa* роде *Hulthemia*, виды которого имеют изопалисадный толстый лист, сложенный семью-восемью слоями палисад, и заходят в своем распространении в пустынные местообитания. Аналогичный пример дает изучение некоторых видов рода *Crataegus*, в котором резко ксероморфное строение с изопалисадной ассимиляционной тканью имеет только средиземноморский вид *C. rotundifolia*, принадлежащий к особой секции. Из десяти видов рода фисташки два — обособленные в систематическом и географическом отношении, распространенные в пустынных условиях (*Pistacia vera*, *P. acuminata*),



имеют резко выраженный ксероморфный тип строения листа. Интересные факты дает сопоставление видов клена. По данным Варцова (Warsow, 1903), для этого рода характерно развитие только одного ряда столбчатых клеток и, в зависимости от секции, от 2 до 7 рядов губчатой ткани. Два вида клена, распространенные в горах Туркмении, *Acer turcomanica* и *A. pubescens*, отличаются от мезофильных видов лишь большей высотой первого ряда столбчатых клеток и появлением местами второго невысокого ряда (рис. 6, 7).

Это свидетельствует о том, что анатомическое строение ассимиляционной ткани представляет признак большой стойкости: листья этих кленов резко отличаются от более мезофильных видов редукцией пластинки, ее толщиной, кожистостью, но анатомическое строение с очевидностью обнаруживает их генетическую связь с мезофильными видами,

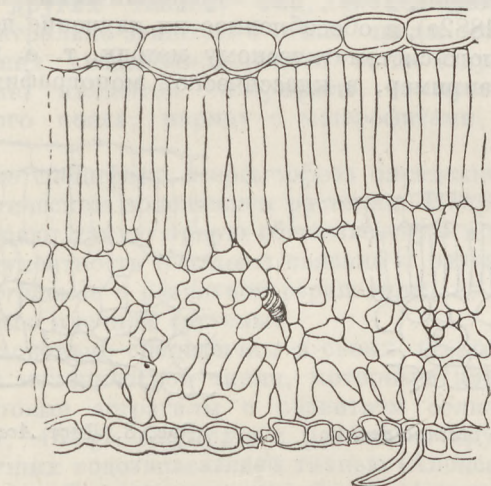


Рис. 6. Лист *Acer pubescens*.

их происхождение от мезофильных предков (Пояркова, 1933). Только *A. negundo* и, по описанию Варцова (1903), еще два вида этой секции резко отличаются от всех других видов рода изопалисадным строением листа; ассимиляционная ткань видов этой секции состоит из 4—5 рядов невысоких плотно сомкнутых палисад (рис. 8). Секция *Negundo*, как показывают исследования Поярковой по истории рода *Acer*, обособилась еще в третичное время, и эволюция ее видов протекала в более засушливых условиях, чем других видов рода. Между тем как *A. turcomanica* и *A. pubescens*, принадлежащие к более мезофильным секциям, хотя и отличаются некоторыми признаками от других видов секции, но все же сохраняют и в условиях Копет-дага присущие роду мезофильные черты строения.

Виды рода *Lonicera* (*L. Maackii*, *L. Maximowiczii*, *L. Ruprechtiana*, *L. tatarica*, *L. floribunda*, *L. bracteolaris*) дают аналогичную картину: как же, как виды рода *Acer*, еще не приобрели резко отличных черт в строении своего листа. Лист *L. floribunda*, распространенного по ущельям Копет-дага, по строению мезофилла мало отличается от лесных видов; лист *L. bracteolaris*, распространенного в горах на открытых местах, значительно толще всех исследованных видов благодаря двухслойной,

а не однослойной столбчатой ткани и значительно большим размером всех клеток. Нет резких отличий в строении листа копетдагского сумаха (*Rhus coriaria*) по сравнению с более мезофильными видами.

Особенно поразительно сходство в строении мелко рассеченного листа *Pyrus Regelii* с более крупнолистными мезофильными видами этой же секции *P. communis* и *P. ussuriensis*; листья всех трех видов имеют два ряда столбчатой ткани и несколько рядов рыхлой губчатой, но у *P. Regelii* все ткани листа более крупноклетные, чем у двух других видов.

Большинство анатомов не придает строению ассимиляционной ткани систематического значения, считая, что, поскольку это признак адаптивный и легко меняется под влиянием среды, таксономические отличия должно искать среди признаков «организационных». Между тем процесс видообразования идет на основе экологической дифференциации, поэтому формальная классификация признаков на «адаптивные и организационные», по Негели (Nägeli, 1884), или «эфармонические и филитические» по Веске (Vesqué, 1882a), и обособленное их изучение должны уступить место единому эколого-систематическому методу, т. е. принципу, который проводится, например, в классической монографии рода *Caragana*

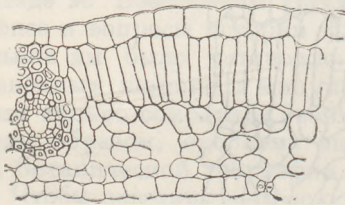


Рис. 7. Лист *Acer platanoides*.

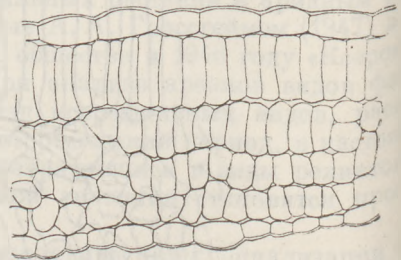


Рис. 8. Лист *Acer negundo*.

В. Л. Комаровым (1905) и в монографии рода *Scaligeria* Е. П. Коровиной (1928).

Таким образом, вопреки мнению о большой лабильности ассимиляционной ткани, исследованный материал свидетельствует о стойкости ее структуры. Строение ассимиляционной ткани, по всей вероятности является родовым признаком, и только виды, распространенные в сильно засушливых условиях, отличаются иным типом анатомического строения листа. Не случайно, что эти виды оказываются выделенными систематиками в особые секции. Очевидно, резкое изменение внутренней структуры становится необходимым лишь в крайне засушливых условиях пустынь и является следствием длительной эволюции, которая приводит к обособленности ксероморфных видов в систематическом отношении.

В условиях менее аридных — в горной степи — жизнь растения становится возможной без резкой перестройки структуры на основе общей редукции роста и, по всей вероятности, изменения свойств плазмы. Приходится признать, что адаптация растений даже к очень резко действующим факторам среды может иногда осуществляться, не отражаясь на структуре листа, хотя именно этот орган принято считать наиболее лабильным. Пока не удалось выделить специальных структурных приспособлений к условиям высоких и низких температур, очевидно, решающее значение принадлежит в этих случаях свойствам плазмы. Так, лист батата, картофеля, баклажан, помидор, перца имеет мезофильный тип

строения с крупноклетным рыхлым мезофиллом с тонкостенным эпидермисом, немногочисленными устьицами. Между тем эти растения отличаются высокой жаростойкостью, они не страдают в Туркмении летом при самых высоких температурах.

Другой пример дают альпийские растения и мандрагора туркменская: во время ночных заморозков их листья покрываются льдом, а с повышением температуры продолжают вегетацию, однако структурно они не отличаются от мезофитов (Василевская, 1940). Приспособление к засухе сопровождается отчетливыми структурными изменениями, однако можно предполагать, что ксероморфоз должен иметь свою специфику в зависимости от климата и от состава флоры в различных географических областях. Изопалисадность листа и плотная сомкнутость тканей являются общим признаком ксерофитов, но он сочетается в пустынях различного климатического режима с разнообразными структурными особенностями других тканей. Так, в холодной пустыне Памира с климатом центрально-азиатского типа почти отсутствует одревеснение, в пустынях средиземноморского типа ведущим экологическим типом, напротив, являются склерофиты, в пустынях тропического и субтропического пояса, наряду с склерофитами, характерны суккуленты.

Разнообразие специфики ксероморфоза определяется еще в большей степени систематическим положением растения. Например сем. *Cactaceae* и *Euphorbiaceae* дают такую яркую общеизвестную конвергенцию формы, между тем суккулентность *Cactaceae* связана с развитием коры, суккулентность *Euphorbiaceae* с развитием сердцевины, не говоря уже о наличии у молочайных млечной системы.

Известно, насколько специфичны в своих ксероморфных признаках злаки (развитие механической ткани, моторных клеток), бобовые, особенно трагакантовые астрагалы с развитием ослизняющихся тканей, роды *Hedysarum*, *Alhagi*, *Oxytropis* с развитием крупных идиобластов, очевидно, служащих водозапасающей тканью (Александров, 1926; Василевская, 1940), сем. *Tamaricaceae*, сем. *Capparidaceae* с их специфическим строением листа (Веске, 1882б, 1883). Хорошо различаются строением ассимиляционных веточек песчаный и солончаковый саксаулы (Петров, 1936) и даже растущие в одинаковых условиях виды миндаля (Василевская, 1941), *Amygdalus scoparia* и *A. turcomanica*.

Рассмотренное выше строение листа ксерофитов показало, что возникновение изопалисадной многорядной ткани связано с изменением ранних фаз его онтогенеза; еще своеобразнее в своем строении ксерофиты афильные. Эта группа растений еще более специализованная, чем микрофильные виды. Афилия выражается не только редукцией листа, но она влечет глубокую перестройку в строении стебля. Афилия растений различных семейств дает замечательный пример конвергенции, но особенно интересен факт, что в различных семействах изменения в строении побега осуществляются различными путями.

Общим структурным процессом для афильных растений различных семейств является развитие ассимиляционной ткани в коре и наличие обелуживающего кору второго круга проводящего аппарата. В зависимости от семейства происхождение и распределение проводящего аппарата в коре имеет свою специфику. Так, у саксаулов чешуйки двух супротивных листьев имеют многочисленные мелкие проводящие пучки, в узле в стелу входят только средние жилки листьев, остальные пучки остаются под ассимиляционной тканью коры. На протяжении междоузлия они ветвятся и входят в стелу только в следующем узле.

У видов каллигонума, распространенных в Кара-кумах, проводящая система листа в узле уже соединяется со стелой, но проводящие пучки раструба остаются в коре, на протяжении междоузлия. У *Amygdalus scoparia*, листья которого обычно опадают к середине мая, побег имеет хорошо развитую столбчатую четырехрядную ткань. В ассимиляционной ткани коры или в бесцветной паренхиме в междоузлии видны 4—5 мелких проводящих пучков. Это боковые жилки листьев. Листовой рубчик у *A. scoparia* трехлапунный, причем в узле только центральный пучок входит в стелу, два боковых пучка идут в коре стебля на протяжении двух междоузлий (Василевская, 1941).

Своеобразно строение ассимиляционных веточек у эremosпартон (из бобовых). *Eremosparton flaccidum* имеет ребристую кору. Каждые три ребра образуются листом, все проводящие пучки которого остаются в коре на протяжении трех междоузлий.

Есть еще и другие отличия в характере строения ассимиляционных веточек афильных растений по сравнению с олиственными: задержка вторичного роста, в связи с чем в них до осени остается пучковое строение и членистость. Благодаря задержке вторичного роста афильные растения Туркмении имеют резко выраженный диморфизм вегетативных побегов: одни побеги аналогичны ветвям, другие — листьям. Первые многолетние, с рано наступающим вторичным ростом, вторые — с специфическим анатомическим строением, опадающие. Осенью в пустыне аналогично листопаду происходит «стеблепад», часть веточек в связи с водным дефицитом сбрасывается, так же как и листья летом. Опадение ассимиляционных веточек происходит безболезненно, так как в их узлах образуется специальный отделяющий слой, вполне аналогичный приспособлению для опадения листьев (Радкевич и Василевская, 1933).

Описанные факты показывают, как далеко ушли пустынные афильные растения в своей специализации, поэтому едва ли является правильным при характеристике жизненных форм подходить к ним с тем же критерием, с каким подходят к мезофитам (Прозоровский, 1936). Едва ли можно признать правильным классификацию видов саксаула как «полукустарников», а видов каллигонума как «полукустарников» на том основании, что они теряют ассимиляционные веточки к осени. Отмирание побегов олиственных и афильных растений — глубоко различные явления. Обычно отмерший побег продолжает долгое время оставаться на растении и вызывает глубоко идущие процессы отмирания тканей в главной оси. Как показало исследование О. Н. Радкевич и Л. Н. Шубиной (1935) отмирание большого числа побегов влечет за собой в конечном счете партикуляцию, явление очень характерное для полукустарников и многолетних трав пустыни. У афильных растений благодаря сбрасыванию ассимиляционных веточек этот процесс не влечет за собой отмирания в остающихся ветвях.

Применение анатомического метода при классификации жизненных форм в настоящее время еще мало разработано, но бесспорно, поскольку изучение структурных процессов при отмирании и возобновлении помогает раскрыть характерные особенности жизненных форм, анатомический метод в этой области должен иметь большое значение.

Таким образом, можно признать, что в экологической анатомии наряду с экспериментальным и количественным методами, определенными перспективу имеет метод изучения онтогенеза органов в различных экологических типах. Он позволяет определить степень структурных отличий видов и выявить те новые свойства видов, которые возникают на пути их адаптации к условиям обитания.

## ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Г., 1922. Водный режим листы мезофита. Вестн. Тифл. бот. сада, 2, 1.
- Александров В. Г., 1923а. О завядании листы травянистых растений. Изв. Гл. бот. сада, 22.
- Александров В. Г., 1923б. О пластичности листовой структуры у травянистых растений. Тр. Петрогр. общ. естеств., 55, 3.
- Александров В. Г., 1923в. Фотосинтез различных листы на стебле одного и того же растения. Зап. научн. прикл. отд. Тифл. бот. сада, 3.
- Александров В. Г., 1926. О новом примере водоносной ткани в листы. Тр. Лен. общ. естеств., 56, 3.
- Александров В. Г., 1941. Перспективы физиологической анатомии растений. Сб. раб. физиол. раст. памяти Тимирязева. М.—Л.
- Александров В. Г. и О. Г. Александрова, 1923. О подвижном равновесии в строении листы. Изв. Гл. бот. сада., 22.
- Александров В. Г. и О. Г. Александрова, 1925. Количественные изменения в строении листы некоторых травянистых растений при различных сроках посева. Научно-агр. журн., 2, 11.
- Александров В. Г., О. Г. Александрова и Тимофеев, 1921. Водоснабжение листы и его строение. Зап. научно-прикл. отд. Тифл. бот. сада.
- Александров В. Г. и Л. И. Джапаридзе, 1930. О пределах пластичности листы. Изв. Гл. бот. сада, 29, 1—2.
- Александров В. Г. и Цхакая, 1926. К проблеме степени пластичности листы и возникновения ксероморфной структуры. Тр. с.-х. опыт. учр. Дона и Сев. Кавказа, 9.
- Александров В. Г. и М. А. Шанидзе, 1924. Об изменении в характере смыкания клеток рыхлой паренхимы листы под влиянием действия отводящих токов. Тр. Лен. общ. естеств., 54, 3.
- Александров В. Г. и М. А. Шанидзе, 1926. Об изменениях в структуре смыкания клеток рыхлой паренхимы листы под влиянием действия отводящих токов. Изв. Гл. бот. сада, 25.
- Баранов П. А., 1924а. К методике количественно-анатомического изучения растения. Бюлл. САГУ, 7.
- Баранов П. А., 1924б. К методике количественно-анатомического изучения растения. I. Распределение устьиц. Бюлл. САГУ, 4.
- Баранов П. А., 1925а. Материалы к анатомии горных растений. Бюлл. САГУ, 8.
- Баранов П. А., 1925б. Материалы к анатомии горных растений. III. Анатомическая характеристика растений каменистых осыпей. Бюлл. САГУ, 10.
- Василевская В. К., 1938. О значении анатомических коэффициентов как признака засухоустойчивости растений. Бот. журн. СССР, 23.
- Василевская В. К., 1940. Анатомо-морфологические особенности растений холодных и жарких пустынь Средней Азии. Уч. зап. Лен. унив., сер. биол., 14.
- Василевская В. К., 1941. Анатомическое строение плодовых Кокет-дага в различных условиях культуры. Сов. бот., 1—2.
- Гейкель П. А., 1946. Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения. Тр. инст. физиол. раст. АН СССР, 5, 1.
- Гроссгейм А. А., 1947. Ксероморфогенез и некоторые вопросы истории флоры. Тезисы, доклады. Бот. журн. СССР, 32, 1.
- Заленский В. Р., 1904. Материалы к количественной анатомии различных листы одних и тех же растений. Изв. Киевск. политехн. инст., 4, 1.
- Заленский В. Р., 1922. О признаках засухоустойчивости у растений юго-востока. Сел. и лес. хоз., 1—2.
- Келлер Б. А., 1926. Испарение у растений. Тр. Бот. оп. ст. им. проф. Келлера, 1.
- Келлер Б. А. и Э. Ф. Лейсле, 1922. Растение как живая машина. Вестн. опытн. дела.
- Комаров В. Л., 1905. Монография рода *Caragana*. Тр. СПб. бот. сада, 29, 2.
- Коровин Е. П., 1928. Род *Scaligeria* и его филогения. Тр. САГУ, сер. 8, 2.
- Кузьменко А. А. и С. О. Воробьев, 1935. Биологические основы орошения полевых культур. М.—Л.
- Лебединцева Е. В., 1926. Физиологические и анатомические особенности растений, выращенных в сухой и во влажной атмосфере. Изв. Гл. бот. сада, 25, 4.
- Львов С. Д. и В. С. Владимиров, 1945. К вопросу о биохимических основах засухоустойчивости. Уч. зап. Лен. унив., сер. ест. наук, 2.
- Львов С. Д. и С. В. Фихтенгольд, 1936. К вопросу о биохимических основах засухоустойчивости. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 4, эксп. бот., 2.

- Максимов Н. А., 1926. Физиологические основы засухоустойчивости растений. Прил. 26 к «Тр. прикл. бот., ген. и сел.». Л.
- Максимов Н. А., 1944. Развитие учения о водном режиме и засухоустойчивости растений от Тимирязева до наших дней. 4-е Тимирязевск. чтение. М.
- Петров М. П., 1936. Об экологии солончакового и песчаного саксаулов. Вопросы эколог. и биоценол. Л.
- Поплавская Г. И. с сотрудниками, 1935. Очерки по экологии растений. Тр. Лен. общ. ест., отд. бот., 64, 2.
- Поплавская Г. И., 1937. Краткий курс экологии растений. М.—Л.
- Пояркова А. И., 1933. Ботанико-географический обзор кленов СССР в связи с историей всего рода *Acer*. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, Флора и сел. высш. раст., 1.
- Прозоровский А. В., 1936. О биологических типах растений пустыни. Бот. журн. СССР, 21, 5.
- Радкевич О. Н., 1934. Количественно-анатомический анализ листа риса, культурного в условиях различной влажности. Вопросы эколог. и биоценол. Л.
- Радкевич О. Н. и В. К. Василевская, 1933. Анатомическое строение побегов первого года у древесных форм песчаной пустыни Кара-кумы. Тр. прикл. бот., ген. и сел., сер. 1, 1.
- Радкевич О. Н. и Л. Н. Шубина, 1935. Морфологические основы явления паритикуляции у ксерофитов пустыни Бетпак-дала. Тр. САГУ, сер. 86, 25.
- Сакс А. И., 1938. Изучение сортов озимой пшеницы по морозоустойчивости и устойчивости к почвенной засухе. Изв. АН СССР, сер. биолог., 5—6.
- Северцов А. Н., 1939. Морфологические закономерности эволюции. М.—Л.
- Сисакян Н. М., 1940. Биохимическая характеристика засухоустойчивости растений. М.—Л.
- Туманов И. И., 1926. Недостаточное водоснабжение и завядание растения как средство повышения его засухоустойчивости. Тр. прикл. бот., ген. и сел., 16, 4.
- Щепкина Т. В., 1933. Исследование пектиновых веществ как коллоидов у растений. Бот. журн. СССР, 18, 3.
- Якушина О. и Н. И. Вавилов, 1912. Анатомическое исследование нескольких рас овса в связи с вопросом о соотношении физиологических свойств с анатомическими коэффициентами. Журн. оп. агроп., 13.
- Agrethou F., 1882. Der Einfluss des Klimas auf die Organisation der Pflanzen. Inbesonder auf die anatomische Structur der Blattorgane. Engler Bot. Jahrb., 2.
- Avery G. S., 1933. Structure and development of the tobacco-leaf. Am. Journ. Bot., 20.
- Cohn G., 1901. Vergleichend-anatomische Untersuchungen von Blatt und Achse einiger Genisteen-Gattungen aus der Subtribus der Crotalariae Bentham-Hooker. Beih. Bot. Cbl., 10.
- Foster A., 1936. Leaf differentiation in Angiosperms. Bot. Rev., 2.
- Herzog, 1903. Anatomisch-systematische Untersuchung des Blattes der Rhamneen aus den Triben Ventilagineen, Zizyphoen und Rhamneen. Beih. Bot. Cbl., 13.
- Hühner F., 1901. Vergleichende Untersuchungen über die Blatt- und Achsenstruktur einiger australischer Podalyrieen-Gattungen (*Gastrolobium*, *Pultenaea*, *Latrobea*, *Eutaxia*, *Dillwynia*). Beih. Bot. Cbl., 11.
- Mollard M., 1907. Action morphogénétique de quelques substances organiques sur les végétaux supérieurs. Rev. Gen. Bot., 19.
- Nägeli C., 1884. Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München und Leipzig.
- Nieden zu F., 1890. Über den anatomischen Bau der Laubblätter der *Arbutioideae* und *Vaccinioideae* in Beziehung zu ihrer systematischen Gruppierung und geographischen Verbreitung. Engler Bot. Jahrb., 11.
- Noack K. L., 1922. Entwicklungsmechanische Studien an panaschierten Pelargonien. Jahrb. Wiss. Bot., 61.
- Paulmann R., 1915. Über die Anatomie des Laubblattes. Flora, 107.
- Priemer F., 1893. Die anatomischen Verhältnisse der Laubblätter der *Ulmaceen* und die Beziehungen zu ihrer Systematik. Bot. Jahrb., 17.
- Schmidt C., 1891. Ueber den Blattbau einiger xerophiten Liliifloren. Bot. Cbl., 47.
- Schramm R., 1912. Über die anatomischen Jugendformen der Blätter einheimischer Holzpflanzen. Flora, N. F., 4.
- Schroeder A., 1901. Anatomische Untersuchung des Blattes und der Axe bei den *Liparieae* und *Bossiaeeae*. Beih. Bot. Cbl., 11.
- Schulze R., 1893. Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Liliaceen, Haemodoraceen, Hypoxidoideen und Velloziaceen. Engler Bot. Jahrb., 17.
- Schwartz W., 1927. Die Entwicklung des Blattes bei *Plectranthus fruticosus* und *Ligustrum vulgare* und die Theorie die Periklinalchimären. Planta, 3.

- Sierp H., 1913. Über die Beziehungen zwischen Individuengröße, Organgröße und Zellengröße mit besonderer Berücksichtigung des erblichen Zwergwuchses. *Jahrb. Wiss. Bot.*, 52.
- Stahl E., 1880. Über den Einfluss der Lichtintensität auf Struktur und Anordnung des Assimilationsparenchyms. *Bot. Zeit.*, 38.
- Stahl E., 1883. Über den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. *Jen. Zeits. Naturwiss.*, 16.
- Vesque J., 1882a. L'espèce végétale considérée au point de vue de l'anatomie comparée. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, sér. 6, 13.
- Vesque J., 1882b. Essai d'une monographie anatomique et descriptive de la tribu des Capparées. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, sér. 6, 13.
- Vesque J., 1883. Contributions à l'histologie systematique de la feuille des Caryophyllinées. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, ser. 7, 15.
- Warsow G., 1903. Systematisch-anatomische Untersuchungen des Blattes bei der Gattung *Acer* mit besonderer Berücksichtigung der Milchsaftelemente. *Beih. Bot. Cbl.*, 15.
- Watson R., 1942. The mechanism of elongation in palisade cells. *New. Phytol.*, 41.
- Westermayer, 1884. Über Bau und Funktion des pflanzlichen Hautgewebesystems. *Jahrb. Wiss. Bot.*, 14.

# ФОРМИРУЮЩАЯ РОЛЬ СРЕДЫ В ВЫРАБОТКЕ ТРЕБОВАНИЙ РАСТЕНИЯ НА ОТДЕЛЬНЫХ СТАДИЯХ РАЗВИТИЯ<sup>1</sup>

В. И. Разумов

## I. ВВЕДЕНИЕ

Определяя направление, по которому должно пойти изучение закономерностей онтогенеза, акад. Т. Д. Лысенко писал: «Изучать биологию индивидуального развития надо как индивидуализацию и конкретизацию развития исторически сложившегося наследственного основания» (1946, стр. 5). Этим положением, с одной стороны, подчеркивалась порочность того направления, которое развивалось в науке механиками развития и экспериментальными морфологами, с другой же стороны, определялось то единственно верное направление в исследовании онтогенеза, которое в свое время было указано К. А. Тимирязевым — направление, покоящееся на единстве экспериментального и исторического методов.

Касаясь проблем физиологии развития, зарубежная наука обычно воспроизводит их от работ и идей Г. Клебса. Клебс, один из ярких представителей экспериментальной морфологии, действительно добыл немало фактов, свидетельствующих о роли среды в формообразовании. Однако будучи экспериментальным морфологом, он нес на себе весь груз ошибок, которыми страдало это направление. Клебс (1905) писал: «При всех соображениях о процессах развития у растений я отрешаюсь от представления о их целесообразности; я стремлюсь только показать причинную зависимость известных процессов от определенного сочетания внешних условий». Таким образом, только каузальный анализ, основанный на экспериментальном методе, признавался Клебсом. Исторический же метод как метод познания закономерностей онтогенеза, им отвергался.

Эту основную ошибку экспериментальных морфологов отчетливо видел К. А. Тимирязев еще на заре возникновения этого направления. Он писал: «Непониманием взаимного отношения методов исторического и экспериментального, служащих опорой и продолжением один другому, грешат еще многие современные натуралисты».

Ложность основных исходных теоретических позиций экспериментальных морфологов имела следствием их бесплодность в области теоретического обобщения добытого огромного экспериментального материала. Это ярко продемонстрировала деятельность того же Клебса. Основная теоретическая концепция Клебса об определяющем значении для развития растений соотношения в клеточном содержимом углеводистых и азот-

<sup>1</sup> По материалам исследований Лаборатории физиологии растений Всесоюзного Института растениеводства.



тистых веществ была опровергнута. Возможность изменения свойств и признаков растений под влиянием условий среды оказалась видимостью, так как никакое новообразование признаков растения, по мнению Клебса, невозможно, помимо тех признаков, которые уже заложены и определены специфической структурой. Стадии развития, по Клебсу, лишены приспособительной значимости и связи с филогенезом, были наделены не свойственными им качествами обратимости, заменимости и т. д. Наконец, сами условия среды, определяющая роль которых доказывалась Клебсом, подразделялись им на две группы — общие условия среды и специальные условия. Первые условия, куда входили условия температуры, аэрации, водоснабжения, воздушного и минерального питания, определяли рост растений и подготавливали почву для восприятия специальных условий. Этим последним и принадлежала ведущая роль в получении сдвига в развитии. Следовательно, специальные внешние условия, определяющие развитие, не выступали как обязательные требования на определенных этапах онтогенеза, — они являлись всего лишь своеобразными раздражителями.

Все исследования экспериментальных морфологов, будучи оторванными от практических задач, не имели никакого следствия для практической деятельности человека.

Несмотря на это, влияние идей Клебса на ход исследований в области онтогенеза было огромно. На ряд лет наука об онтогенезе была направлена по ложному пути отыскания внешних факторов — раздражителей, способных оказать сдвиги в развитии растений. Наша отечественная наука не избежала этого влияния. Это с полной очевидностью выступает при знакомстве с исследованиями, предшествующими работам акад. Т. Д. Лысенко по изучению физиологической природы озимости хлебных злаков.

Рядом авторов применялись к озимым растениям кратковременные воздействия различными внешними факторами (эфир, концентрация питательного субстрата, действие низкой и отрицательной температуры) в целях подыскания специального внешнего условия, способного обеспечить развитие.

Влияние длины дня на растения долгое время изучалось, как за рубежом, так и у нас в Советском Союзе, как самодовлеющий фактор развития без связи с прочими окружающими экологическими условиями и без учета ступени онтогенетического развития самого растения. Все это привело к необходимости пересмотра тех упрощенных воззрений, которые господствовали в исследованиях влияния длины дня на развитие растений.

Всем этим ошибочным течениям наука «обязана» в значительной мере авторитету Клебса, идеи которого довели над большинством физиологов.

Для решительного поворота советской науки о развитии растительных организмов на правильные дарвиновские пути оказалось недостающим страстных призывов К. А. Тимирязева и практического примера работы И. В. Мичурина; потребовался талант акад. Т. Д. Лысенко как экспериментатора и пропагандиста последовательно-дарвиновского учения о развитии растений. Теория стадийного развития растений нанесла сокрушительный удар по устоявшимся представлениям о ведущей роли отдельных специальных факторов. Было показано, что каждый этап развития растения может протекать только во взаимодействии со строго определенным комплексом внешних условий. Характер этого комплекса определяется приспособлением к среде, выработанным в истории развития вида и сорта. Требования растений к внешней среде на отдельных этапах развития и удовлетворение их являются определяющими в ходе онтогенеза.

Пятьдесят лет назад в лекции «Физиология растений, как основа рационального земледелия» К. А. Тимирязев писал: «Культурное растение и предъявляемое им требование — вот коренная научная задача земледелия». К. А. Тимирязев отчетливо видел, что, выяснив требования растений к почвенному, воздушному питанию и водоснабжению и удовлетворяя эти требования, человек сможет изменять — увеличивать урожай. Справедливость этих идей неоспорима. Однако 50 лет, которые отделяют нас от обнаружения этих идей Тимирязевым, для науки не прошли бесследно. Здесь наука, и к нашей гордости — только советская наука, сделала огромный скачок. Сейчас, исходя из основ теории стадийного развития, мы говорим, с одной стороны, о требованиях для прохождения стадий развития, с другой стороны, о требованиях для развития отдельных органов, признаков растения на базе этих стадий. В требованиях для развития свойств и признаков включаются как определенная стадийная готовность, так и наличие определенного комплекса внешних условий, во взаимодействии с которыми может развиваться сам признак.

Конкретизация этих требований для отдельных культур и сортов — задача будущих исследований. Раскрытие их позволит: 1) удовлетворяя их — создать оптимальные условия для роста и развития и, тем самым, получать максимальный урожай, 2) сравнительно изучая требования у отдельных видов и сортов, получить надежный биологический материал, указывающий на особенности эволюционного пути отдельных сортов и видов, 3) изменить сами требования на отдельных этапах развития сознательно применяя направленное воспитание.

Эти огромные по своему значению и объему биологические задачи охватывают содержание целого ряда наук — генетики, физиологии, морфологии, систематики, растениеводства и т. д. Сейчас в этом отношении сделаны первые шаги, но перспектива работ ясна, и усилиями советских ученых эти задачи будут успешно решаться.

Однако и в настоящее время мы располагаем значительным количеством данных, конкретизирующих требования на стадиях развития у отдельных культур и сортов. Эти данные с очевидностью свидетельствуют о решающем значении условий жизни в формировании требований на отдельных стадиях развития.

## II. УСЛОВИЯ СРЕДЫ И ОСОБЕННОСТИ СТАДИИ ЯРОВИЗАЦИИ

Установить различия в требованиях к внешним условиям на стадии яровизации можно только при сравнительных испытаниях большого сортового набора. Советские ученые, располагающие коллекциями сельскохозяйственных растений, собранными Всесоюзным Институтом растениеводства, в этом отношении находятся в благоприятных условиях.

На материале этих коллекций акад. Т. Д. Лысенко и акад. Д. А. Долгушиным была показана неодинаковость требований на стадии яровизации у сортов различного географического происхождения. Эти исследования были продолжены и проводились в течение ряда лет в физиологической лаборатории Всесоюзного Института растениеводства. Они имели целью дать физиологическую оценку (по особенностям развития) сортового составу коллекции для лучшего их практического использования и правильной ботанической классификации. Материал этих исследований дал возможность подметить некоторые общие закономерности в формировании длины стадии яровизации у сортов различного происхождения.

1. Длина стадии яровизации у сортов различного происхождения. В работе акад. Долгушина (1935) отмечалось, что озимые сорта пшениц по мере движения с юга на север увеличивают длину стадии яровизации. В общем это положение вполне справедливо. Действительно, все озимые пшеницы Индии, Китая будут иметь более короткую стадию яровизации, чем пшеницы Украины, Заволжья. Однако внутри каждой страны складываются свои экологические условия, под влиянием которых стадия яровизации может быть более или менее продолжительной. Естественно, что в странах с огромной широтной протяженностью, таких, как Китай, экологические условия южных и северных провинций будут резко различными. Действительно, в южной провинции Сычуань период со средней температурой ниже  $+10^{\circ}$  длится всего лишь 60 дней, причем температура января равна  $+7^{\circ}$ . В этой провинции озимых сортов нет. Наоборот, в северной провинции Шэньси, где период с температурой ниже  $+10^{\circ}$  равен 174 дням и температура января достигает  $-7^{\circ}$ , культивируются сорта с длинной (30—35 дней) стадией яровизации.

Огромную роль в формировании стадии яровизации играет горный рельеф и связанное с этим изменение экологических условий. Об этом свидетельствуют многочисленные примеры.

Так, все пшеницы Абиссинии короткостадийны, т. е. являются яровыми. Это вполне понятно, так как в зоне распространения пшениц, которые не поднимаются здесь в горы выше 2600 м, температура самого холодного месяца (июля, когда как раз и начинают вегетацию пшеницы), равна примерно  $13.7^{\circ}$  (средняя месячная для Аддис-Абебы). Температура последующих вегетационных месяцев равна  $14-16^{\circ}$ . Вполне очевидно, что в таких условиях не могут сформироваться сорта с требованиями низких температур на стадии яровизации. Это и подтверждается исследованием сортового состава абиссинских пшениц. Однако дикие формы овса, распространенного в Абиссинии, дают иной результат. Так, *Avena Vaviloviana* и *Av. abyssinica* яровизуются низкими температурами и ускоряют при этом выметывание на 20—25 дней. Таким образом, эти формы овса, несмотря на то что они являются эндемичными для Абиссинии, можно охарактеризовать как слабо озимые. Отличия между абиссинской пшеницей и овсом, обнаруженные по длине стадии яровизации, определяются различным высотным распространением тех и других.

Овсы поднимаются наиболее высоко в горы, достигая высоты 3700 м. Здесь средняя температура июля уже равна  $+11^{\circ}$  с неизбежным снижением в ночные часы до более низкого значения. В этих особых экологических условиях формируются растительные организмы с иными требованиями на стадии яровизации, чем в зонах, расположенных ниже в горах Абиссинии.

Явление того же порядка можно видеть на примере овсов из Палестины. Образцы овса, собранные в низменных прибрежных районах, где температура в течение года никогда не опускается ниже  $+10^{\circ}$ , обладают короткой стадией яровизации. Образцы, собранные в горных районах (Северная Галилея), обладают явно выраженной стадией яровизации, проходящей при пониженных температурах. Здесь в горах в зимние месяцы температура опускается значительно ниже  $+10^{\circ}$ ; при этом срок посева хлеба как в долинах, так и в горах приурочен к осеннему дождливому периоду. Далеко не всегда с поднятием посевов в горы увеличивается длина стадии яровизации. Пшеницы Афганистана из долин и гор (с высоты до 2500 м) имеют длинную стадию яровизации. Пшеницы Афганистана с высоты 3300 м, как правило, яровые с короткой стадией ярови-

зации. Суровость этих высокогорных районов не позволяет произрастать здесь озимой пшенице.

Таким образом, широтное или высотное положение пункта распространения сорта-образца значимо не само по себе, а только в той мере, в какой это связано с определенными климатическими условиями. Поэтому естественно, что сорта, высеваемые в пунктах, расположенных примерно на одной географической широте, но различающихся своим долготным положением, также могут обладать резко различной стадией яровизации. В этом отношении достаточный контраст представляют сорта приморских стран с относительно мягкими, но продолжительными зимами, и сорта континентальных районов, также с длительными, но гораздо более холодными зимами.

Сорта озимых пшениц (опыты физиологической лаборатории ВИР), высеваемые в Голландии, Дании, на севере Германии, обладают наиболее длинной стадией яровизации, требующей для своего прохождения 70—75 дней. Сорта Финляндии, Эстонской ССР, Латвийской ССР, а также Ленинградской области обладают менее длительной стадией яровизации, в 60—65 дней, и, наконец, сорта областей с континентальным климатом — Кировской, Свердловской, Саратовской, Чкаловской и т. д. — обладают еще более короткой стадией яровизации, в 50—45 дней.

Характерно, что период с пониженными температурами в течение года как в западных (Голландия, Швеция), так и в восточных районах имеет одинаковую длительность. Эти данные представлены в табл. 1.

Таблица 1

Наименование географического пункта	Страна	Географическая широта пункта	Число дней в году со средней температурой ниже $+10^{\circ}$	Длительность (в днях) осеннего периода	Длительность (в днях) стадии яровизации местных озимых сортов
Флиссинген . . . . .	Голландия	$51^{\circ}27'$	190	190	} 75—70
Аахен . . . . .	Германия	$50^{\circ}47'$	192	192	
Дрезден . . . . .	»	$51^{\circ}02'$	195	96	} 70—85
Саратов . . . . .	СССР	$51^{\circ}35'$	212	40	
Чкалов . . . . .	»	$51^{\circ}45'$	219	34	} 50—45
Енчепинг . . . . .	Швеция	$57^{\circ}47'$	239	73	
Рига . . . . .	СССР	$56^{\circ}57'$	224	59	} 65—60
Киров . . . . .	»	$58^{\circ}36'$	246	38	
Свердловск . . . . .	»	$56^{\circ}50'$	248	32	} 50—45

Действительно, число дней со средней суточной температурой ниже  $+10^{\circ}$  для Енчепинга (Швеция) и Кирова почти равно; также оно очень близко для Аахена и Саратова. Однако длительность стадии яровизации саратовских и немецких или шведских озимых сортов весьма различна. Если вычислить длительность периода в днях для отдельных пунктов от момента перехода средней суточной температуры через значение  $+10^{\circ}$  до того момента, когда средняя суточная температура будет держаться устойчиво ниже  $0^{\circ}$ , то мы получим данные, представленные в пятой вертикальной колонке табл. 1. Этот период мы условно обозначили как осенний. Длительность осеннего периода отдельных районов стоит в прямой корреляции с длительностью стадии яровизации озимых

сортов, высеваемых в этих районах. Эта связь вполне закономерна, так как известно, что с длительностью стадии яровизации связано развитие признака морозостойчивости. Растение, закончившее стадию яровизации до окончания осеннего периода, обречено на гибель от мороза, поэтому естественным и искусственным отбором закреплена такая длительность стадии яровизации сорта, которая обеспечивала бы достаточную морозостойчивость в течение всего осеннего периода.

Таким образом, и здесь подтверждается основное положение, что специфика стадии яровизации отдельных сортов всецело определяется условиями среды, в которых протекала история формирования сорта.

Это тем более справедливо, что в районах с одинаковыми климатическими условиями формируются не только сорта, но и растения различных видов и даже семейства с одинаковыми требованиями на стадии яровизации. Так, озимые сорта пшеницы и ржи из Швеции обладают одинаково длинной (70—75 дней) стадией яровизации. Сорта овса, ячменя, льна и даже моркови, выращиваемых в прибрежных вилайетах Малой Азии, несмотря на различную систематическую принадлежность, обладают примерно одинаковой по длительности стадией яровизации.

**2. Приспособленность к сезонным изменениям климата на стадии яровизации у озимых сортов.** Длительность стадии яровизации озимых сортов стоит в прямой зависимости от условий среды, в которых формировался сорт в своем историческом прошлом. Однако не только длительность, но и сам характер требований на стадии яровизации также всецело определяются приспособленностью к условиям жизни — к среде.

Достаточно сказать, что оптимальной температурой для яровизации озимых сортов пшениц будет  $0-2^{\circ}$ , тогда как полуозимые сорта и сорта твердой пшеницы быстро яровизуются при температуре  $+5^{\circ}$ . Это также определяется условиями среды, так как полуозимые и твердые пшеницы связаны своим происхождением с южными странами, с мягкими условиями зимовки.

Что касается типичных озимых сортов, то и здесь можно отчетливо видеть различия в характере требований на стадии яровизации у сортов разного происхождения.

Исследованиями (Разумов, Феофанова и Олейникова, 1948) хода яровизации озимых сортов в полевой обстановке при нормальном сроке их посева установлено, что в северных районах (Ленинград) стадия яровизации не успевает заканчиваться в осенний период. Озимые посевы уходят в зиму в неяровизованном состоянии. Однако в середине зимы (январь—февраль) любой озимый сорт оказывается прояровизовавшимся. Отсюда неизбежен вывод о возможности дояровизации растений при отрицательных температурах, которые устанавливаются зимой в замерзшей почве, укрытой снежным покровом. Экспериментальная лабораторная проверка этих наблюдений (проводимая аспирантом Н. Д. Феофановой) показала, что, действительно, озимые хлеба свободно могут заканчивать яровизацию при температурах  $-6, -8^{\circ}$ , причем рожь легче дояровизуется при этих температурах, чем пшеница. Оказалось, что не только дояровизация, но весь процесс яровизации у некоторых сортов может происходить при отрицательных температурах,  $-6, -4^{\circ}$ , правда, медленнее, чем при оптимальной температуре  $0-2^{\circ}$ .

Здесь снова отчетливо проявилась сортовая индивидуальность в возможности яровизации при отрицательных температурах. Опыт показал, что сорта ржи северного (Вятка) и восточносибирского (Читинская) происхождения могут относительно быстро прояровизоваться при тем-

пературе  $-6^{\circ}$ . Сорты ржи южного происхождения — Туркестанская, Таращанская — не способны яровизоваться при этой температуре.

При температуре  $-6^{\circ}$  ни один (участвующий в опыте) сорт пшеницы не может яровизоваться. При температуре  $-4^{\circ}$  озимая пшеница из Саратова — Лютеценс 0329 — еще яровизуется, тогда как озимый сорт южного происхождения Кооператорка, а также шведская пшеница Туле II не способны при такой температуре яровизоваться.

Эти сортовые особенности становятся понятными, если учесть, что в истории развития как озимой ржи Вятки и Читинской, так и озимой пшеницы Лютеценс 0329 низкая температура была обычным условием развития. Эти озимые хлеба в районах их произрастания ежегодно и неизбежно заканчивали стадию яровизации при отрицательных температурах. Наоборот, южные сорта ржи и пшеницы (Таращанская, Туркестанская, Кооператорка) в районах их произрастания заканчивали стадию яровизации, минуя действие отрицательных температур, в силу чего у них отсутствует исторически сложившаяся приспособленность к низким температурам на стадии яровизации. Таким образом, и здесь мы имеем ясное доказательство формирующей роли среды в становлении требований на стадии яровизации.

Справедливость сказанного подтверждается практическим использованием дояровизации низкими температурами для получения более устойчивых к морозу сортов хлебных злаков. Этот метод был предложен академиком Т. Д. Лысенко. Работами ряда авторов (Соловей, 1939; Шиманский, 1940; Карапетян, 1948; Высокос, 1948) показана реальная возможность получения из яровых сортов пшеницы или ячменя озимых сортов. Все указанные авторы применяли в целях переделки яровых в озимые поздне-осенние посевы яровых, где неизбежно стадия яровизации заканчивалась при пониженных температурах. Работами Зарубайло и Кислюка (1948) лабораторными опытами доказана полная возможность повышать устойчивость к морозу не только яровых, но и озимых сортов относительно высокой морозостойчивости.

Объектом их работы была озимая пшеница Ленинградской области — Боровичская. Будучи северной пшеницей, этот сорт в естественных условиях ежегодно заканчивал стадию яровизации при отрицательных температурах, значения, примерно,  $-4^{\circ}$ . Авторы применяли для дояровизации этого сорта более низкую температуру,  $-8^{\circ}$ , результатом чего оказалась возможность выделить в потомстве этих растений формы с большей устойчивостью к морозу, чем исходная форма, обладающие более длинной стадией яровизации.

Эти опыты также свидетельствуют о значимости условий среды, и, в частности, отрицательных температур, в формировании особенностей в требованиях на стадии яровизации.

**3. Приспособленность к суточным изменениям температурных условий на стадии яровизации.** В природной обстановке процесс яровизации, как правило, протекает при смене температур. Температурные условия яровизации изменяются в связи со сменой сезонов, при переходе от осени к зимнему периоду. К такой смене температуры, как было показано выше, у озимых растений в процессе эволюции выработано приспособление. Оно позволяет процессу яровизации заканчиваться при температурах более низких, чем те, при которых он начинается.

Очевидно, что должна быть также определенная приспособленность в ходе яровизации и к суточному ритму температур. Этот вопрос достаточно сложный для исследования, так как понятие суточного ритма весьма изменчиво и зависит от географии района, времени года и т. д.

Совершенно очевидно, что в северных и центральных областях Советского Союза в первые месяцы после посева озимых хлебов их развитие протекает при суточном чередовании высоких дневных и низких ночных температур. В сентябре и первой декаде октября различия между дневной и ночной температурами обычно весьма значительны, достигая 10, а иногда и 15°.

В литературе за последнее время развивались воззрения об обратимости стадийных изменений и, в частности, о возможности снятия стадии яровизации под воздействием высоких температур.

В работах Томсона (1939) для сельдерея, Фосса (1940) для свеклы доказывалось, что то и другое растение, будучи яровизованным, теряет возможность образовывать цветочнос в высокой температуре 20—30°, якобы благодаря ее «разъяровизирующему» влиянию. Первис и Грегори в начале 1937 г. априорно высказывались за возможность «разъяровизации», предполагая наличие особых цвето- и листообразующих веществ и их взаимную борьбу и подавление одним другого. В 1938 г. эти же авторы привели результаты своих опытов, где доказывалось, что при чередовании одних суток высокой температуры с сутками низкой температуры процесс яровизации осуществляться не может якобы благодаря его обратимости. Наконец, Ефейкин (1939, 1947) и Тетюрев (1940) доказывали, что семена озимых пшениц, закончивших стадию яровизации, могут быть полностью разъяровизованы под влиянием высоких температур.

В свете этих работ нужно было думать, что процесс яровизации при суточной смене высоких и низких температур совершенно невозможен. На самом деле, если высокая температура в течение 5 или 6 суток может снять полную пройденность стадии яровизации, то странно было бы допускать яровизационную активность ночных низких температур на фоне высокой дневной температуры. Однако в ходе дальнейших работ оказалось (Первис и Грегори, 1945), что нет оснований говорить о разъяровизации. В работе же 1948 г. Первис перед лицом фактов собственного эксперимента должна была сделать вывод, что озимая рожь, яровизованная достаточно длинный срок, не может быть разъяровизована. Таким образом, после длительных работ по разъяровизации автор должен был признать справедливость положения теории стадийного развития об отсутствии обратимости стадии яровизации.

Справедливость этого положения теории стадийного развития демонстрируется также и в опытах с чередованием высоких и низких температур в течение суток. Тетюрев (1940) показал, что при суточной смене 12 часов холода и 12 часов тепла процесс яровизации возможен. Даже при смене 10 часов холода и 14 часов тепла (Разумов и Смирнова, 1948) также может осуществляться яровизация. Однако при такой смене температур яровизационная активность низких температур сильно снижается.

Было показано (там же), что в этом случае отсутствует простое суммирование интервалов низких температур в процессе яровизации. Так, требовал 156 холодных часов для полного завершения стадии яровизации. Тот же овес при смене в течение суток 14 холодных часов и 10 теплых требовал уже не 156 холодных часов, а в два раза больше, 336 часов. Это показывает, что быстрота яровизации может заметно изменяться в зависимости от суточного режима низких и высоких температур.

Все сказанное о яровизации при сменных температурах показывает, что и здесь, в истории развития растительных организмов, эти условия внешней среды оказали свое влияние, вызвав к жизни особые приспособ-

бительные реакции. Суть их сводится к следующему: 1) в ходе яровизации действие высоких и низких температур не вызывает антагонистических процессов, в силу чего природе растений не свойственна обратимость стадийных процессов; 2) при преобладании в суточном режиме часов высокой температуры над холодным периодом суток процесс яровизации проходит медленно и требует гораздо большей суммы холодных часов, чем при круглосуточной яровизации.

Возможно, что этим последним обстоятельством объясняется «несоответствие» между длительностью стадии яровизации и длительностью холодного периода для некоторых районов. В табл. 1 приведены для Флиссингена (Голландия) длительность стадии яровизации (75 дней) сортов, здесь высеваемых, а также длительность периода, в течение которого может осуществляться стадия яровизации. Этот период равен 190 дням. Казалось бы, что стадия яровизации должна закончиться гораздо раньше, чем закончится холодный период, а вместе с ним и опасность заморозка. Надо думать, что голландские сорта оканчивают стадию яровизации не через 75 дней после посева, а гораздо позже, прежде всего потому, что растения в полевых условиях Голландии не находят постоянных оптимальных температур для яровизации, а также благодаря тому, что при суточной смене низких и высоких температур, как было показано выше, скорость процесса яровизации сильно замедляется.

Все сказанное с очевидностью подтверждает, что действительно среда формирует условия яровизации, которые в последующих поколениях выступают как требования на этом этапе развития. Справедливость этого положения мы смогли продемонстрировать, анализируя температурные требования на стадии яровизации. Известно, что они являются лишь частью комплекса, обуславливающего ход яровизации. Определенное содержание воды, приток питательных элементов, аэрация клеточной ткани, в которой осуществляется процесс яровизации, совершенно необходимы. Однако в природных условиях обеспеченность меристематической ткани водой, питательными элементами, кислородом воздуха обычно находится в оптимальном и мало варьирует, отсюда эти условия яровизации более слабо контролируются естественным отбором. Поэтому на них труднее демонстрировать зависимость требований на стадии яровизации от условий среды, хотя совершенно очевидно, что и требования влажности, питания, аэрации сложились также под влиянием среды в истории развития растительных организмов.

### III. УСЛОВИЯ СРЕДЫ И ОСОБЕННОСТИ СВЕТОВОЙ СТАДИИ

Формирующая роль среды в становлении требований на световой стадии также выступает с полной очевидностью. Уже в первых советских работах по исследованию реакции растений на длину дня была показана зависимость этой реакции от места происхождения сорта (Дорошенко, 1927; Любименко и Щеглова, 1927; Дорошенко и Разумов, 1929). Эти работы показали, что, несмотря на справедливость утверждения о том, что на юге распространены растения короткого дня, а на севере растения длинного дня, значительное число растений длинного дня успешно произрастает вблизи экватора, как, в свою очередь, короткодневные растения в своих ареалах могут далеко продвигаться на север.

Было показано, что разные сорта по-разному длиннодневны или короткодневны. В изменении степени реакции на длину дня можно было с очевидностью видеть влияние условий среды, в которых происходило формирование вида-сорта. Действительно, сорта пшеницы, овса, ячменя



из Швеции могут быстро колоситься только на длинном дне, не менее 16—17 часов. Сорты тех же культур, ведущие свое происхождение из центральной Индии, остаются растениями длинного дня, но также очень быстро могут колоситься в условиях 12 и даже 11-часового короткого дня. Это вполне закономерно, если учесть, что в Швеции в период вегетации хлебных злаков длина дня не опускается ниже 16 часов, в то время как индийские хлебные злаки высеваются в ноябре и колосятся в феврале. Длина дня на широте центральной Индии в феврале равна 11½ часам. Многовековой естественный и искусственный отбор закрепил у индийских пшениц, растений длинного дня, способность осуществлять световую стадию и в условиях короткого дня.

В равной мере все растения короткого дня без исключения более быстро развиваются в условиях короткого дня. Однако южные сорта проса, конопля, периллы, риса безусловно требуют длинного ночного периода в 10—12 часов. При сокращении ночного периода до 9 часов развитие этих сортов задерживается или вовсе исключается. Сорты проса, конопля с северной границы ареала (Казань, область Коми), оставаясь растениями короткого дня, могут относительно быстро развиваться при длительности ночного периода в 7 и даже 6 часов в сутки. Способность использовать этими растениями для развития короткий ночной период северных широт является доказательным примером формирующей роли среды в становлении особенностей световой стадии.

Совершенно очевидно, что не сама по себе географическая широта значима в формировании особенностей световой стадии. В этом отношении значим комплекс конкретных внешних условий. Нередки случаи, когда «нарушается» географический принцип. Так, сорта пшеницы из вилайета Адана (Малая Азия) с 37° с. ш. весьма слабо задерживаются в развитии на коротком дне. В то же время сорта пшеницы из Абиссинии с 9° с. ш. весьма значительно задерживают колошение на коротком дне. Это «нарушение» географического принципа не меняет, однако, положения о роли среды в формировании особенностей световой стадии. Вилайет Адана расположен на юге Малой Азии, его долины, где концентрируется посев хлопка и пшеницы, защищены горами от северных и восточных ветров. Благодаря особенностям рельефа климат вилайета Адана характеризуется мягкостью зим. Это позволяет вести культуру пшеницы в зимнее время, с ноября по март, после сбора хлопчатника, т. е. в условиях очень короткого (10—11-часового) зимнего дня. Поэтому все сорта пшениц из вилайета Адана почти не задерживаются в колошении при выращивании их на коротком дне. Сорты пшениц из Абиссинии, будучи безусловными южанами, тем не менее сильно задерживаются с колошением при выращивании их на коротком дне. Это находит свое объяснение в том, что начало вегетации хлебных злаков, высеваемых в горах Абиссинии, приурочено к июню с длиной дня около 13 часов. При такой длине дня начинают свою вегетацию хлебные злаки в Краснодаре, Тбилиси, Ташкенте. Следовательно, несмотря на крайне южное происхождение абиссинских пшениц, они развиваются при более длинном дне, чем относительно северные пшеницы из вилайета Адана.

Характерно, что все хлебные злаки из высокогорных южных районов обладают значительно более длинной световой стадией, чем долинные сорта тех же или даже более северных районов. Результаты работ Лаборатории физиологии растений Всесоюзного Института растениеводства (опыты Т. В. Олейниковой) показывают, что сорта пшеницы, ржи, нута из Памира обладают длиной световой стадии более продолжительной, чем у тулунской пшеницы, ленинградской ржи и крымского нута. Высо-

когорное просо Памира, Афганистана, Северной Индии также обладают особенностями на световой стадии. Эти сорта почти не нуждаются в коротком дне, выметываясь одновременно как на длинном, так и коротком дне.

Такая особенность световой стадии высокогорных сортов отчасти объясняется тем, что в горах вследствие пониженной температуры весенних месяце начало вегетации всегда относится на более позднее время и благодаря этому на более длинный день.

Однако особенность световой стадии высокогорных форм определяется не только отнесением посевов на более позднее время, но и другими условиями, характерными для горного климата. Опытами Т. В. Олейниковой показано, что для длиннодневных злаков имеют значение температурные условия ночного периода. Короткий день с высокой температурой ночи исключает колошение, тогда как та же длина дня при низкой температуре ночью ( $6-10^{\circ}$ ) позволяет длиннодневным растениям выколашиваться (правда, со значительным запозданием против колошения на длинном дне).

Низкая ночная температура является одной из особенностей горного климата. Возможно, что эта особенность климата необходима для развития высокогорных злаков в условиях короткого дня.

**1. Приспособленность к напряженности света на световой стадии.** Теория стадийного развития учит, что растения длинного дня для прохождения световой стадии требуют света, растения короткого дня требуют темноты или весьма незначительной интенсивности света. Требования к интенсивности освещения на световой стадии у растений короткого дня складываются всецело под влиянием экологических условий места распространения вида или сорта. Было показано (Разумов, 1936), что северное просо из Иркутска, Тулуна одинаково быстро развивается как в том случае, когда оно ежесуточно помещается на 14—12 часов в темноту (под плотный деревянный ящик), так и при помещении на тот же период под слабый свет, силою до 10 люксов. Южные сорта проса из Китая, Манчжурии могут развиваться только при наличии темных ночных часов. Замена ночных часов хотя бы слабым светом, силою 0.5 люкса, вносит заметную задержку в быстроту развития этих растений.

Таким образом, китайское просо требует на световой стадии отсутствия света, тогда как северное иркутское просо на световой стадии воспринимает одинаково как темноту, так и слабый свет, силою 10 люксов. Эти сортовые отличия в требованиях на световой стадии легко объясняются из анализа экологических условий места происхождения — распространения сортов.

Северная граница распространения проса лежит на широте Казани. Здесь с успехом на больших площадях издавна выращивается просо. В табл. 2 приведены для некоторых географических пунктов, в пределах Советского Союза, примерное время всходов и выметывания местных сортов проса. Для этих дат высчитана длительность ночного периода, считая ее от захода до восхода солнца. Кроме того, дана величина (в часах и минутах) ночного периода, за вычетом гражданских сумерек и астрономических сумерек. Гражданскими сумерками считается время от захода солнца до того момента, когда солнце опустится за горизонт на  $6\frac{1}{2}^{\circ}$ . Освещенность гражданских сумерек, по мере опускания солнца за горизонт, уменьшается. В начале сумерек, вскоре после захода солнца, освещенность равна сотням люксов (600 и более). В конце сумерек освещенность снижается примерно до 10 люксов (Калитин, 1938). Астрономические сумерки заканчиваются, когда солнце опускается за горизонт на  $18^{\circ}$ . С этого момента наступает собственно ночной период.

Таблица 2

Наименование пункта	Географическая широта	Дата восходов и выметывания	Длительность ночного периода			
			общая от захода до восхода солнца	за вычетом периода гражданских сумерек	за вычетом астрономических сумерек	
Татарская АССР, Елабуга	56°	Всходы Выметывание	27 V 14 VII	6 ч. 48 м. 6 ч. 42 м.	4 ч. 48 м. 4 ч. 34 м.	Нет »
Тамбовская обл., Чакино	52°	Всходы Выметывание	25 V 5 VII	7 ч. 50 м. 7 ч. 20 м.	6 ч. 12 м. 5 ч. 40 м.	» »
Украинская ССР, Синельниково	48°	Всходы Выметывание	7 V 28 VI	9 ч. 00 м. 8 ч. 00 м.	7 ч. 46 м. 6 ч. 32 м.	4 ч. 26 м. 1 ч. 38 м.
Дагестанская АССР, Ачикулак	44°	Всходы Выметывание	25 V 11 VI	10 ч. 16 м. 8 ч. 34 м.	9 ч. 12 м. 7 ч. 18 м.	6 ч. 42 м. 3 ч. 48 м.
Азербайджанская ССР, Баку	40°	Всходы Выметывание	8 IV	11 ч. 00 м. Нет данных	9 ч. 52 м.	7 ч. 50 м.

Табл. 2 показывает, что северные сорта проса не только способны использовать для развития короткий ночной период, но при этом ночной период значительной освещенности. Два часа из ночного периода падают на гражданские сумерки, и остальные 4,5 часа — на астрономические сумерки. Собственно ночного периода на широте Татарской АССР, Тамбовской области в летнее время не бывает. В то же время в пределах Дагестанской АССР и Азербайджанской АССР, на широте Баку, собственно ночной период равен 7 ч. 50 м. Длительность гражданских сумерек весьма кратковременна (1 ч. 08 м.). Все это показывает, что естественно-исторические условия северной границы ареала проса таковы, что действительно световая стадия этих сортов складывается в условиях короткой и значительно освещенной (от верхних слоев атмосферы) ночи. Световые условия, в которых формировались южные сорта проса, резко иные; здесь световая стадия формировалась в условиях продолжительной и темной ночи. Под влиянием разных экологических условий, как видим, сложились разные адекватные этим условиям требования у северных и южных сортов проса на световой стадии.

**2. Приспособленность к качеству света на световой стадии.** Большим количеством работ (Разумов, 1933; Уисроу и Бибель, 1936; Катунский, 1937; Штельцнер и Гартучи, 1938; Клепшин, 1946; Касарян, 1946) установлено, что для прохождения световой стадии длиннодневными растениями не безразлично качество падающих на растение лучей.

Опыты подобного рода обычно ставились по одной схеме. Растения получали короткий дневной период за счет солнечного света (8 или 12 часов), а в остальное время суток получали дополнительный слабый искусственный свет различного качества.

Работы всех исследователей совершенно согласно указывают, что дополнение красных лучей к дневному свету способно обеспечивать быстрое развитие длиннодневных растений. При той же силе света синих лучей развитие не осуществляется или протекает крайне медленно. В последней работе Паркера и др. (1946) показано, что, для того чтобы синие лучи дали такой же эффект, как красные, необходима интенсивность первых в 200 раз бóльшая, чем вторых. Это свидетельствует, что длиннодневные растения в процессе их эволюции выработали на световой стадии развития приспособления к красным лучам солнечного спектра как к активным лучам для их развития.

Сейчас трудно что-либо сказать о геологическом прошлом длиннодневных травянистых растений. Не исключена возможность, что их формирование в далеком прошлом было связано с высокими северными широтами. Общеизвестно, что в период эоцена даже тропическая флора поднялась далеко на север. Для высоких северных широт характерной особенностью является низкое стояние солнца над горизонтом. На полюсе солнце не поднимается выше  $23^\circ$ . Известно, что количественное соотношение лучей различной длины волны в солнечном спектре зависит от высоты солнца над горизонтом. При положении солнца выше  $30^\circ$  состав лучей остается неизменным. Поэтому качественный состав солнечных лучей в полдень в летнее время одинаков как на юге, так и на севере. При переходе солнца ниже  $30^\circ$  в потоке лучей относительно нарастает количество красных и уменьшается количество сине-зеленых лучей. Эти данные, приведенные в табл. 3, взяты из работы Савинова (1924).

Таблица 3

Высота солнца над горизонтом	Распределение (в %) энергии видимых солнечных лучей	
	сине-зеленых	желто-красных
$5^\circ$	12	88
$10^\circ$	24	76
$20^\circ$	33	67
$30^\circ$	37	63
$40^\circ$	39	61
$90^\circ$	42	58

Таким образом, если действительно растения длинного дня в своем историческом прошлом формировались в высоких северных широтах, где солнце не поднимается высоко над горизонтом, то они неизбежно подвергались действию солнечного света, обогащенного красными лучами. Однако ссылка на отдаленное прошлое длиннодневных растений и вытекающая из этого приспособленность к красным лучам находится в области догадок. Для подтверждения справедливости этого положения можно сослаться на реальные современные экологические условия.

Культурные растения в крайних северных районах земледелия произрастают при непрерывном солнечном освещении в течение круглых суток. Анализ условий освещения (Разумов и Смирнова, 1940) в этих широтах ( $67^\circ$  с. ш.) показывает, что примерно 10 часов в течение суток растения освещаются солнцем, когда оно находится выше  $30^\circ$ . Остальные

14 часов растения получают солнечный свет, обогащенный красными лучами. Следовательно, световой режим полярных широт подобен вышеприводимым схемам опытов, когда растения в течение 10—12 часов получают сильный солнечный свет и оставшиеся 14—12 часов освещаются слабым длинноволновым светом (табл. 4).

Таблица 4

Географические пункты	Широта пункта	Длительность (в часах) нахождения солнца в течение дня (30 VI)	
		выше 30°	ниже 30°
Абиссиния . . . . .	9°	8 ч. 12 м.	4 ч. 24 м.
Италия, Рим . . . . .	42°	9 ч. 12 м.	5 ч. 48 м.
СССР, Ленинград . . . . .	60°	10 ч. 48 м.	8 ч. 00 м.
Хибины . . . . .	67°	10 ч. 00 м.	14 ч. 00 м.
Северный полюс . . . . .		0 ч.	24 ч. 00 м.

Такие условия оптимальны для длиннодневных растений, они аналогичны природным условиям в высоких северных широтах.

В своей работе Н. А. Курмангалин показал, что во всех географических широтах, где возможно растениеводство в летнее время, период, когда солнце выше 30°, почти одинаков (10—8 ч.). Период освещения солнечным светом с преобладанием красных лучей весьма различен. На севере он равен 14 часам, на крайнем юге всего лишь 4 часам. Таким образом, изменение длины дня с севера на юг (в летнее время) происходит всегда за счет освещения длинноволновыми красными лучами.

Отсюда становится ясной приспособленность растений длинного дня на световой стадии к красным длинноволновым лучам.

**3. Приспособленность к температурным условиям на световой стадии.** Световая стадия может проходить только при взаимодействии с комплексом определенных внешних условий. Температурные условия, как в свое время показал акад. Д. А. Долгушин (1935), являются весьма важными в ходе развития растений на световой стадии. Естественно, что каждый вид и сорт имеет свою температурную амплитуду, в пределах которой световая стадия может осуществляться. Сортвые отличия в температурных требованиях также доказательно демонстрируют связь этих требований с условиями внешней среды, в которых шло формирование сорта. Можно сослаться на работу Разумова (1935), где было показано, что хлебные злаки (пшеница и рожь) северного происхождения из Ленинградской области или с севера Канады могут относительно быстро проходить световую стадию при температуре 7—9°. Южные пшеницы Индии, Аравии, Кипра при той же температуре вовсе не способны развиваться. В работе Т. В. Олейниковой (1948) для растений короткого дня указывается, что просо северного происхождения (Иркутск) может проходить световую стадию при 11°, южное же Китайское просо — проходит ее только при 25° и, наконец, итальянское просо (*Setaria italica*) требует еще более высокой температуры (30°) для завершения той же стадии. Вполне очевидно, что сорта проса, сложившиеся в климате Сибири и климате Центрального Китая, формировались при различных температурных условиях, что и фиксировалось в требованиях этих растений на отдельных этапах онтогенеза.

Весь приведенный материал о формировании требований к внешним условиям на отдельных стадиях онтогенеза показывает, что они вырабатаны организмами в истории их развития под влиянием среды и закреплены естественным и искусственным отбором.

Действительно, среда и отбор создали шведские озимые пшеницы с максимально длинной стадией яровизации, равных которым по степени озимости нет на земном шаре. Среда и отбор сформировали саратовские озимые пшеницы, способные проходить стадию яровизации при отрицательных температурах. Среда и отбор повинны в том, что просо Казани способно проходить световую стадию не только в темноте, но и при слабой напряженности света.

Все это свидетельствует о правоте положения мичуринской биологии, утверждающей, что «изменения условий жизни вынуждают изменяться сам тип развития растительных организмов. Видоизмененный тип развития является, таким образом, первопричиной изменения наследственности» (Лысенко, 1948).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Высокос Г. П., 1948. Речь на сессии ВАСХНИЛ. Стеногр. отчет сессии ВАСХНИЛ, 31 июля—7 августа.
- Долгушин Д. А., 1935. Мировая коллекция пшениц на фоне яровизации. Сельхозгиз.
- Дорошенко А. В., 1927. Фотопериодизм некоторых культурных форм в связи с их происхождением. Тр. по прикл. бот., 17, 1.
- Дорошенко А. В. и В. И. Разумов, 1929. Фотопериодизм некоторых культурных форм в связи с их географическим происхождением. Тр. по прикл. бот., 22, 1.
- Ефейкин А. К., 1939. Действие повышенной температуры на яровизацию озимой пшеницы. ДАН СССР, 25 (II), 4.
- Ефейкин А. К., 1941. О разъяровизации яровизированной озимой пшеницы. ДАН СССР, 30, 7.
- Ефейкин А. К., 1947. К вопросу об обратимости процесса яровизации. ДАН СССР, 56, 1.
- Зарубайло Т. Я. и М. М. Кислюк, 1948. Изменчивость озимой пшеницы в результате прохождения стадии яровизации в условиях, отклоняющихся от нормы. Селекц. и семеновод., 10.
- Казарян В. О., 1946. О влиянии качества света на фотопериодизм растений. Изв. АН Арм. ССР, 7.
- Калитин Н. Н., 1938. Актинометрия. Гидромет. изд.
- Карапетян В. К., 1948. Изменение природы твердых пшениц в мягкие. Агробиология, 4.
- Катунский В. М., 1937. О зависимости фотопериодической реакции от спектрального состава света. ДАН СССР, 15, 8.
- Клебс Г., 1905. Произвольные изменения растительных форм.
- Клепшин А., 1946. Значение спектрального состава света для фотопериодического и формообразовательного процесса на различных фазах развития. ДАН СССР, 52, 9.
- Лысенко Т. Д., 1936. Теоретические основы яровизации.
- Лысенко Т. Д., 1946. Агробиология. Сельхозгиз.
- Лысенко Т. Д., 1948. О положении в биологической науке. Стеногр. отчет сессии ВАСХНИЛ 31 июля—7 августа.
- Любименко В. Н. и О. А. Щеглова, 1927. О фотопериодической адаптации растений. Журн. русск. бот. общ., 12.
- Олейникова Т. В., 1948. О влиянии температуры ночи на быстроту развития короткодневных злаков. ДАН СССР, 62, 5.
- Разумов В. И., 1933. Значение качественного состава света в фотопериодической реакции. Тр. по прикл. бот., сер. 3, 3.
- Разумов В. И., 1935. О вегетационном периоде растений. Соч. растениеводства, сер. А, 15.
- Разумов В. И. и М. И. Смирнова, 1940. Значение летнего «почвого» периода суток в полярных районах для развития растений. Вестн. соц. растениеводства, 1.

- Разумов В. И. и М. И. Смирнова, 1948. Значение суточного температурного ритма в процессе яровизации. ДАН СССР, 60, 5.
- Разумов В. И., Н. Д. Феофанова и Т. В. Олейникова, 1948. Яровизация озимых злаков при отрицательных температурах. ДАН СССР, 9, 4.
- Савинов С., 1924. К вопросу о суточном ходе напряжения солнечной радиации в различных частях спектра. Метеоролог. вестн., 34.
- Соловей Г. Т., 1939. Изменение природы ярового ячменя в озимую форму. Яровизация, 4 (25).
- Тетюрев В. А., 1939. О термопериодизме в процессе яровизации озимой пшеницы. ДАН СССР, 25, 7.
- Тетюрев В. А., 1940. О предельно коротком действии повышенной температуры, нарушающей развитие яровизированной озимой пшеницы. ДАН СССР, 30, 2.
- Тимирязев К. А., 1897. Физиология растений как основа рационального земледелия. Земледелие и физиология растений. ГИЗ.
- Тимирязев К. А., 1939. Насущные задачи современного естествознания. Собр. соч., 5, Сельхозгиз.
- Шиманский Н. К., 1940. Направленное изменение природы яровой пшеницы эригроспермум-1160 в озимую. Яровизация, 4.
- Gregory and Purvis, 1938. The use of anaerobic Conditions in the analysis of the Vernalising effect of low temperature during Germination. Ann. of Bot., 11, 2, 7.
- Parker M. W., S. B. Heudrieks, H. A. Borthwick and M. J. Scully, 1946. Action spectrum for the photoperiodic control of flora initiation of short day plants. Bot. Gaz., 108, № 1.
- Purvis O. N., 1948. Reversal of vernalization by high temperature. Nature, 161, № 4100.
- Purvis O. N. and F. G. Gregory, 1937. A Comparative Study of vernalization of winter rye by low temperature and short days. Ann. of Bot., 1, № 4.
- Purvis O. N. and F. G. Gregory, 1945. Devernalization by high temperature. Nature, 155.
- Stelzner G. und J. Hartisch, 1938. Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an Getreide. Angewand Botan., 20, H. 2.
- Thomson H. C., 1940. Temperature in relation to vegetative and reproductive development in plants. Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci., 39.
- Voss, 1940. Zur Schossanslösung und Prüfung der Schossneiguns von Rübensorten. Der Zuchter, H. 2—3.
- Withrow and Biebel, 1936. Photoperiodic response of certain long and short day plants to filtered radiation applied as a supplement to daylight. Plant Physiol., 11, № 4.

## ВОПРОСЫ ВОДНОГО РЕЖИМА РАСТЕНИЙ

А. М. Алексеев

Первоначальное представление о механизме поступления воды в растительную клетку сводило этот процесс к явлению эндосмоса, рассматривая клетку как своего рода осмометр. В. В. Лепешкин, например, писал: «Таким образом, типичная растительная клетка представляет собою как бы миниатюрный осмометр Пфелфера, но гораздо более совершенный; при этом сосуд из пористой глины, поддерживающий осадочную перепонку, заменен в нем целлюлозной клеточной оболочкой, а осадочная перепонка — слоем протоплазмы, выстилающим оболочку» (Лепешкин, 1912, стр. 84). Протоплазме с этой точки зрения приписывалась только роль полупроницаемой перепонки, пропускающей воду и препятствующей проникновению растворенных веществ.

Представление о поступлении воды в клетку, как о чисто осмотическом процессе, встретило в дальнейшем серьезную критику, которая привела к существенным поправкам. Прежде всего оказалось необходимым учесть роль оболочки, которая, подвергаясь при вхождении воды в клетку растяжению, своим упругим противодействием оказывает все возрастающее противодействие осмотическому всасыванию воды в клетку. Давление оболочки, называемое часто радиальным давлением ( $R$ ), численно равно тургорному давлению ( $R = T$ ). Таким образом, возникло представление о сосущей силе, определяемой разностью между осмотическим давлением клеточного сока и тургорным давлением ( $S = P - T$ ), как о реальной причине вхождения воды в клетку. Согласно учению о сосущей силе, поступление воды в растительную клетку рассматривается как в основном осмотический процесс, но осложненный влиянием упругих сил клеточной оболочки.

Разработка учения о сосущей силе клеток представляла, несомненно, шаг вперед на пути изучения процесса поступления воды в растение. Однако оно не лишено существенных недостатков. Уделяя должное внимание оболочкам клеток в процессе поглощения воды, учение о сосущей силе игнорирует активную роль протоплазмы, которой попрежнему приписывается лишь роль перепонки, оказывающей то или иное сопротивление фильтрации через нее воды. Попрежнему поступление воды в растительную клетку рассматривается как поступление ее в вакуолью, поступлению же воды в самую протоплазму совершенно не уделяется внимания.

Означенная односторонность прежних представлений вызвала в последнее время естественную реакцию: появились гипотезы, выдвигающие на первое место в этом процессе активную роль протоплазмы, появилось учение о неосмотическом передвижении воды из протоплазмы в клеточный сок. Так, в недавно появившейся статье Н. А. Максимов (1946), стр. 169—



пишет: «Опыты Мэсона и Филлиса, Беннет-Кларка и некоторых других авторов (в особенности ван-Овербеек, 1944) заставляют нас в корне пересмотреть наши представления о растительной клетке как осмотической системе. Если раньше мы считали, что клеточный сок, отделенный от протоплазмы полупроницаемым тонопластом, оказывает на нее гидростатическое давление, соответствующее его осмотическому давлению, и заставляет ее растягиваться и плотно прижиматься к клеточной стенке, передавая ей это давление и вызывая в ней тургорное напряжение, то теперь приходится признать, что протоплазма активно выдавливает воду в вакуолю, которая находится под давлением со стороны протоплазмы... Передвижение воды в протоплазме оказывается при этом полярным, она легче передвигается снаружи внутрь, от оболочки к вакуоле, чем обратно. Образование вакуоли, согласно этим воззрениям, является актом секреции воды и растворенных в ней веществ, вопреки градиенту концентрации, а классическая формула осмотических соотношений в клетке..., именно  $SP = OP - WP$ , т. е. что сосущая сила равна осмотическому давлению клеточного содержимого минус противодействие клеточной оболочки, заменяется новой формулой  $SP = (OP + AP) - WP$ , т. е. что величина сосущей силы определяется суммой осмотического давления клеточного сока и „активного“ давления ( $AP$ ), вызываемого экскрецией в него воды из протоплазмы минус противодействие клеточной оболочки. И при этом  $AP$  может быть не только больше или равно  $OP$ , но даже больше его. Чем вызывается эта активная секреция воды и растворенных в ней веществ в вакуолю, — добавляет Миксимов, — пока что остается невыясненным».

Хотя новые взгляды о поступлении воды в клетку и не могут считаться достаточно обоснованными,<sup>1</sup> все же они представляют большой интерес. Согласно представлению, развиваемому мною в ряде работ (Алексеев, 1941, 1946, 1947), передвижение воды из окружающей среды в растение или обратно определяется соотношением рассеиваемости воды в растении и в наружной среде. Мерилом рассеиваемости служит парциальный химический потенциал воды. Направление передвижения воды определяется градиентом ее парциальных химических потенциалов, а состояние равновесия — выравниванием разности этих потенциалов. По отношению к живому организму правильнее было бы говорить о тенденции к установлению равновесия, об известной степени приближения к состоянию равновесия, так как, благодаря сложности условий в живом организме до фактического установления равновесия дело может и не дойти. С означенной точки зрения поступление воды в клетки растения или перемещение воды по растению под влиянием неосмотических сил является вполне возможным, поскольку разность парциальных химических потенциалов воды может быть обусловлена не только действием осмотических, но и других сил: механических, химических, электрических, поверхностных и т. д.

При изучении процесса поступления воды в растительную клетку было бы целесообразно расчленить его на три основных момента: 1) поступление воды в клеточную оболочку, 2) поступление воды из оболочки в протоплазму, 3) поступление воды в клеточный сок из протоплазмы (я не непосредственно из наружной среды). Поступление воды в оболочку должно рассматриваться как процесс набухания последней, поскольку оболочка является коллоидным студнем. Поступление воды в протоплазму

<sup>1</sup> В своей работе 1947 г. я привел некоторые критические замечания по этому поводу.

также должно рассматриваться как процесс набухания, независимо от того, является ли протоплазма золем или студнем (об этом будет еще речь далее). Наконец, поступление воды из протоплазмы в клеточный сок не может считаться чисто осмотическим процессом (даже в том случае, когда клеточный сок лишен гидрофильных коллоидов), так как этот процесс связан с отбуханием протоплазмы или с синерезисом. Из сказанного следует, что (даже, если не принимать указанного расчленения) все же поступление воды в растение правильнее рассматривать не как чисто осмотический процесс, а как процесс набухания. Вместе с тем следует отметить, что поступление воды осмотическим путем нельзя противопоставлять поступлению ее в процессе набухания, так как осмотическое поступление воды является одним из ингредиентов процесса набухания. Как известно, поглощение воды студнем при набухании складывается из нескольких процессов: 1) хемогидратация мицелл гидрофильных коллоидов, а также молекул веществ, находящихся в студне в молекулярно-дисперсном состоянии (в том числе низкополимерной фракции вещества самого студня); 2) поглощение воды осмотическим путем как внутрь самих мицелл, так и в межмицеллярную жидкость благодаря наличию в них растворимой низкополимерной фракции; 3) иммобилизация воды рыхло построенными мицеллами высокополимерных коллоидов (так называемая геометрически, или структурно связанная вода). В пористых студнях, какими являются клеточные оболочки, вода может еще поглощаться капиллярным путем. Хемогидратация сопровождается выделением тепла и увеличением объема студня. Осмотическое поглощение воды также ведет к увеличению объема студня, но не сопровождается термическим эффектом. Иммобилизация воды внутри мицелл не ведет к увеличению объема студня.

Гидратация или адсорбция воды молекулами и мицеллами высокополимерных веществ происходит только по местам активных групп. Так как вода является полярной жидкостью, то такими активными группами могут быть либо ионизованные, либо полярные радикалы. Так, например, у белков активными точками могут быть ионизованные участки аминокислот ( $\text{NH}_3^+ - \text{R} - \text{COOH}$  или  $\text{NH}_2 - \text{R} - \text{COO}^-$ ), слагающих молекулы, а следовательно, мицеллы белка. Гидратация по этим точкам должна быть названа ионной гидратацией. Неионизованными активными точками могут быть гетерополярные группы:  $\text{NH}_2$ ,  $\text{NH}$ ,  $\text{CO}$ ,  $\text{OH}$ ,  $\text{SOOH}$  и другие. Гидратация в этом случае называется электронейтральной, и причиной ее является молекулярное взаимодействие между молекулами растворителя и молекулами и мицеллами растворенного вещества. Дело в том, что полярные группы и полярные молекулы обладают изотропным полем сил, благодаря которому они вступают во взаимодействие друг с другом. При гидратации это и приводит полярные молекулы воды к известной ориентировке около полярных групп молекул или мицелл.

Вопрос о том, какой тип гидратации — ионный или электронейтральный — играет основную роль при гидратации гидрофильных коллоидов, остается до сих пор нерешенным, и мнения на этот счет различных авторов сильно расходятся.

О том, что гидратация — в частности белков — может быть обусловлена не только их ионизацией, говорит тот факт, что и в изоэлектрической точке белки сохраняют известную степень гидратации, правда, значительно сниженную.

Для нас важно то обстоятельство, что гидратация цепных молекул высокополимерных веществ происходит не по всей их поверхности, а только по месту активных групп. Это ставит гидратацию в зависимость

от химической природы, от структуры цепных молекул. «Следует запомнить, — пишет в связи с этим С. М. Липатов (1943, стр. 56—57), — что как при растворении, так и при набухании необходимо считаться не только с фактом существования у того или иного вещества полярных групп, но и со строением молекулы вещества в целом... В этих явлениях необходимо особенно считаться с той площадью, которая приходится на группы полярную и неполярную».

Важно также отметить, что в некоторых случаях химические реакции, например гидролиз, могут оказывать влияние на гидратацию, приводя к образованию новых полярных групп, если разрыв цепи происходит по месту последних (например гидролиз белков приводит к разрыву пептидной связи с образованием новых полярных групп  $\text{NH}_2$  и  $\text{COOH}$ ).

При гидратации мицелл высокополимерных коллоидов следует еще иметь в виду, что она в этом случае может быть и поверхностной и внутренней. В первом случае имеет место гидратация активных групп, расположенных на поверхности мицеллы (такая гидратация называется также «мицеллярной»). Однако благодаря рыхлому сложению мицелл высокополимерных веществ (из цепных молекул) вода может проникать и внутрь мицелл и вызывать гидратацию активных групп молекул, расположенных внутри таких мицелл (так называемая «пермитоидная гидратация»). В известных случаях пермитоидная гидратация может вести к распаду мицелл на молекулы, т. е. к растворению. «Надо обратить особое внимание на то, — пишет Липатов (1934, стр. 162), — что частичное растворение является обязательным явлением, сопровождающим набухание, независимо от того, как это набухание происходит — ограниченно или неограниченно».

В непосредственной близости от активной группы располагается прочно с ней связанный лэнгмюровский мономолекулярный слой воды, а за ним слой воды, все менее и менее связанные с активной группой, по мере увеличения их расстояния от последней. Таким образом, возникает рыхло связанная диффузная водная сфера, внутри которой молекулы воды сохраняют известную способность теплового движения.

Поглощение воды внутрь мицелл может происходить и осмотическим путем. Согласно представлению физиологов Норттропа и Кунитца,<sup>1</sup> раздельному и Липатовым, студень высокополимерных веществ является полидисперсной системой и содержит фракцию низкого молекулярного веса, хорошо растворимую в воде. Эта фракция располагается не только на поверхности мицелл студня, но и находится внутри последних. Последнее обстоятельство обуславливает то, что каждая мицелла студня играет роль осмотической ячейки, внутри которой находится растворимая фракция, создающая осмотическое давление и обуславливающая вследствие этого приток воды внутрь мицелл. Студень способен набухать только тогда, когда осмотическое давление растворимой фракции внутри мицелл превышает осмотическое давление этой фракции снаружи. Норттроп и Кунитц считают, что в состоянии равновесия мы имеем силу осмотического давления, уравновешенную эластическими усилиями студня. Поэтому, если через  $P_0$  обозначимо осмотическое давление жидкой фазы, а через  $P_m$  — силу, вызывающую упругое сжатие мицелл, то  $P_0 - P_m = K \frac{V_e - V_0}{V_0}$ , где  $K$  — модуль эластичности студня,  $V_0$  — объем сухого студня, а  $V_e$  — конечный объем студня при равновесии. При наступлении последнего осмотическое давление внутри студня компенсируется упругостью студня.

<sup>1</sup> Цитируется по Липатову (1934, стр. 168; 1943, стр. 49).

Кроме гипотезы Нортропа и Кунитца, были предложены и другие кинетические гипотезы набухания студней. Так, например, Галлер приписывал известную роль движению самих мицелл в студне. Совершаящие вибрационное движение мицеллы как бы «захватывают» определенный объем воды. Мы не можем подробнее останавливаться на этих гипотезах. Об одной из них — гипотезе Маттсона — будет еще речь далее в связи с вопросом о влиянии электролитов на набухание. Мы здесь отметим только, что студень может набухать и производить работу не только за счет химического взаимодействия (при гидратации), но и за счет кинетической подвижности отдельных его фракций. Значение последнего фактора вытекает уже из того обстоятельства, что набухание идет за счет увеличения энтропии.

Роль электролитов при осмотическом поглощении воды студнем может быть представлена (согласно Маттсону, 1938) следующим образом: ионизованные группы мицелл посылают со своей поверхности ионы в раствор, заряжаясь при этом положительно или отрицательно в зависимости от посылаемого иона (аниона или катиона). Таким путем около них образуется ионная атмосфера, представляющая собою раствор ионов, диффузно распределенных в дисперсионной среде и удерживаемых от рассеивания электростатическим притяжением со стороны ионизованных групп. Ионы сольватного слоя создают в нем осмотическое давление, равное по величине их электрическому притяжению к мицелле. К равновесному состоянию между ионами сольватного слоя и ионами дисперсионной среды, по мнению Маттсона, можно приложить мембранное равновесие Донпана. Повышенное осмотическое давление в сольватном слое вызывает насыщение в него воды. Эта вода удерживается около коллоидной мицеллы диффузным слоем ионов. Так, связанную воду без ориентировки молекул у поверхности раздела, по номенклатуре Маттсона, следует назвать осмотически связанной. Маттсон придает большее значение осмотическому всасыванию воды «ионной атмосферой» мицеллы, чем связыванию воды путем собственной гидратации адсорбированных мицеллой ионов. Следует отметить, что при значительной концентрации электролитов в дисперсионной среде студня будет происходить отсасывание воды из сольватных слоев, уменьшение набухания и вместе с тем уменьшение дзета-потенциала (вследствие сжатия диффузионных слоев ионов).

Изложенное представление об осмотически связанной воде позволило Маттсону объяснить известное явление гидрофильности почв в присутствии щелочных ионов и гидрофобности в присутствии двухвалентных катионов. Была найдена причина, почему наблюдается большее всасывание воды почвами, насыщенными  $\text{Na}^+$ -ионом по сравнению с насыщенными  $\text{Ca}^{++}$ -ионом. Объяснено изменение набухания почвенных коллоидов в зависимости от количества присутствующих в растворе ионов.

Пермутаидное набухание, являющееся типичным для высокополимерных веществ, должно рассматриваться как процесс агрегационно-диспергационный, причем вода как полярная жидкость будет вступать во взаимодействие лишь с полярными группами молекул и мицелл студня. Неполярные же группы своими аттракционными силами будут способствовать связи между молекулами в мицеллах и между самими мицеллами, обуславливая известную агрегативную устойчивость студня. Вместе с тем, как уже отмечалось выше, набухание всегда сопровождается известным растворением студня. Набухание как ограниченный процесс наблюдается только у тех высокополимерных веществ, которые в данной дисперсионной среде не способны самопроизвольно растворяться. Такой

процесс набухания может перейти в процесс растворения только вынужденно, т. е. или путем пептизации студня различными веществами, или повышением температуры.

В связи со сказанным выше большой интерес представляет исследование влияния температуры на набухание. Нагревание студня должно, с одной стороны, уменьшать степень гидратации<sup>1</sup> (и тем самым, следовательно, и набухание), с другой стороны, оно должно способствовать разрыву связей между мицеллами и молекулами студня и, следовательно, способствовать набуханию. Опыт показал, что в большинстве случаев температурный коэффициент набухания является положительным, т. е. набухание (скорость и равновесное значение) увеличивается с повышением температуры. Это обстоятельство Липатов объясняет тем, что «с повышением температуры энергия расходуется не только на частичную дегидратацию частиц, но, главным образом, на ослабление связей между неполярными группами, вследствие чего происходит увеличение расстояния между элементами в студне, структура его разрыхляется и вода захватывается чисто геометрически... Повышая температуру, мы преодолеваем силы неполярной связи, при этом набухание резко возрастает» (Липатов, 1943, стр. 46, 52).

Кроме разрыва неполярной связи, происходит и частичное разрушение наиболее слабо построенных мицелл. С ростом температуры идет термическая диссоциация мицелл и увеличивается количество продуктов дезагрегации в студне. Последние адсорбируются на мицеллах студня и благодаря своей растворимости понижают сопротивление упругой сетки студня, т. е. пептизируют его. Таким образом, при нагревании набухание может принять характер пептизационного набухания.

Нагревание должно влиять и на осмотическое поглощение воды студнем при набухании, так как с ростом температуры увеличивается кинетическая энергия частиц (вибрирование их), вызывающая осмотический эффект. Поэтому если набухание является осмотическим процессом, то оно должно возрастать с повышением температуры, но в согласии с уравнением:  $P = RTC$ . Опыт, однако, дает значительно большие величины для температурного коэффициента набухания. По этому поводу Липатов пишет: «Остается одно наиболее вероятное предположение: набухание является осмотическим процессом, но с ростом температуры идет термическая диссоциация, делающая отдельные частицы более кинетически свободными и увеличивающая число частиц» (Липатов, 1943, стр. 49). Вместе с тем высокий и притом положительный температурный коэффициент набухания говорит, как уже отмечалось выше, против исключительной роли в этом явлении процесса гидратации. Все это свидетельствует о сложности процесса набухания. Тот же вывод следует и из других экспериментальных фактов. Эти факты были подмечены рядом исследователей особенно хорошо освещены В. Оствальдом, формулировавшим известное «правило осадков». Мы не можем здесь входить в детальное рассмотрение этого правила, так как это завело бы нас слишком далеко, и потому только отметим, что сущность «правила осадков» заключается в том, что набухание является функцией как навески студня, так и объема жидкости, взятой для набухания.

В заключение остановимся на влиянии электролитов на набухание студня. Кроме влияния на осмотическое поглощение воды набухающим студнем, о котором уже говорилось выше, электролиты могут играть

<sup>1</sup> Уменьшение гидратации при нагревании должно наступить вследствие усиления теплового движения молекул воды.

роль пептизаторов, увеличивающих степень гидратации коллоидов. Особенно наглядно это удалось показать на агаре, содержание электролитов в котором оказывается значительным. У агара наблюдалось резкое уменьшение набухания во времени при диализе. Опыты с крахмалом показали, что Na-крахмал более гидрофилен, т. е. больше способен связывать воду, чем Ca-крахмал. Наконец, опыты с торфом выявили, что, если поглощенный катион ( $\text{Na}^+$ ) производит пептизацию, то это приводит к увеличению количества связанной торфом воды. Если же поглощенный катион способствует коагуляции ( $\text{Ca}^{++}$ ), то это ведет к уменьшению количества связанной торфом воды. 17

Большой интерес представляют опыты А. В. Думанского с сотрудниками, в которых изучалось влияние малых концентраций электролитов (не более сотых долей граммолекулы). Объектами исследования были почва, торф, крахмал, желатина и уголь. Опыты эти показали, что по мере увеличения концентрации электролита сначала идет повышение способности коллоидов связывать воду, достигающее максимума, а затем эта способность падает. Аналогично изменяется с концентрацией электролита и величина дзета-потенциала. Отсюда следует вывод, что между величиной дзета-потенциала и количеством связанной коллоидами воды имеется определенное соотношение и что адсорбированные ионы могут повышать гидратацию в той мере (в пределах тех концентраций), в какой они способны повышать величину дзета-потенциала. «Наиболее сильное влияние заряда оказывают кислоты и основания, — пишет Думанский, — причем величина набухания при возрастающей концентрации кислоты проходит через максимум» (Думанский, 1937, стр. 413). 18

Другим обстоятельством, определяющим влияние ионов на гидратацию, является их собственная способность к связыванию воды (к гидратации), соответствующая положению иона в лиотропном ряду Гофмейстера. Особенное значение это должно иметь при обменной адсорбции, так как ясно, что при замещении на адсорбирующей поверхности других ионов более сильно гидратируемым ионом общая степень гидратации поверхности должна повыситься. 19

Большое значение при набухании (гидратации) гидрофильных коллоидов, особенно белков, имеет рН среды. «Чем дальше находится коллоид от изоэлектрической точки, — пишет Думанский, — чем больше увеличивается мицеллярный заряд, тем больше становится постоянный дипольный момент мицеллы и количество связанной воды» (Думанский, 1940, стр. 96). Изоэлектрический желатин, например, дает минимум набухания в воде. Ввиду сказанного определения набухания без учета изменения рН могут дать случайные величины.

Заметим еще, что примесь к воде органических веществ обычно повышает степень набухания гидрофильных студней, особенно в том случае, если прибавленные вещества сами сильно гидратируются. Здесь, наверно, имеет большое значение дипольное строение молекулы и величина диэлектрической постоянной. 20

До сих пор мы все время говорили о набухании студня, но, согласно современным представлениям, можно говорить о явлении набухания и в золе высокополимерного коллоида. Благодаря рыхлому строению мицелл такого коллоида и наличию внутри них низкополимерной фракции возможна не только мицеллярная и пермутоидная гидратация, но и осмотическое проникновение воды внутрь мицелл и, следовательно, их набухание. В. Оствальд (1919) предложил наблюдаемое осмотическое давление в золе рассматривать как сумму двух давлений: осмотического давления и давления набухания. Эти соотношения могут быть выражены следующим

щим уравнением:  $p = \frac{RT}{M} C + \alpha C^n$ , где  $\frac{RT}{M} C$  — осмотическое давление,  $\alpha C^n$  — давление набухания. Это уравнение показывает, что при большом значении для  $M$  (молекулярный вес) первый член становится очень малым, и наблюдаемое давление в сущности обуславливается давлением набухания.

Нам пришлось сделать довольно большой экскурс в область коллоидной химии с той целью, чтобы обосновать в дальнейшем целесообразность интерпретации водного режима растений именно с этой точки зрения.

Начнем с вопроса о поступлении воды в оболочку клеток и о ее дальнейшем передвижении из оболочки в протоплазму.

Оболочки растительных клеток представляют собою одновременно и гидрофильные студни и капиллярно-пористые тела (благодаря наличию в них поровых каналов). Большей частью они неоднородны и в химическом отношении (например кроме целлюлозы, содержат еще гемицеллюлозы и пектиновые вещества) и потому состоят из компонентов различной степени гидрофильности. Все это делает процесс их набухания очень сложным. Остановимся на некоторых особенностях набухания целлюлозы. Изучение влияния дзета-потенциала на влажность целлюлозы показало, что изменение потенциала сопровождается изменением количества воды, сорбированной в виде пара: минимуму дзета-потенциала отвечает минимум способности адсорбировать водяной пар. Гидратация целлюлозы в присутствии электролитов зависит от валентности последних, а не от лиофильности. Соли с одновалентными ионами обуславливают одинаковое количество связанной целлюлозой воды; соли с двухвалентными ионами также дают одинаковое количество, но количество воды, определяемое одновалентными солями, больше, чем определяемое двухвалентными. Из этого и следует, что влияния гидратации ионов не замечается, а влияет лишь их валентность. При больших концентрациях солей (150—200 миллимолей на 1 л) кривые изотерм всех солей сливаются, что отвечает прочно связанному мономолекулярному слою воды. Важно отметить, что целлюлоза, как показали многие рентгенографические исследования, не обнаруживает интрацеллюлярного проникновения воды, т. е. пермитоидного набухания (Думанский, 1940, стр. 119, 129, 133).

Для нас — с точки зрения проведения воды через оболочку клетки в протоплазму — представляет большой интерес процесс миграции воды в толще оболочки, называемый «влажнопроводностью». «Под миграцией влаги вообще и в коллоидном теле, — пишет А. В. Лыков, — мы понимаем любое перемещение влаги как в виде жидкости, так и в виде пара под влиянием различных сил» (1946, стр. 49). Основными движущими силами миграции воды он считает осмотические силы: «внутри коллоидного тела влага может перемещаться в виде пара и в виде жидкости, под действием диффузионно-осмотических сил» (стр. 50). Однако Лыков допускает и другой случай перемещения влаги внутри коллоидного тела: под влиянием разности температур. Если внутри тела существует температурный градиент, то влага перемещается по направлению потока тепла. Это явление было экспериментально доказано Лыковым и названо им термодиффузией. Движущей силой термодиффузии является молекулярное движение. Чем больше температура, тем больше скорость движения молекул (рассеиваемость), а отсюда и стремление их переместиться в место с более низкой температурой (где рассеиваемость меньше). Если в коллоидном теле имеются капилляры («капиллярно-пористое коллоидное тело», по терминологии Лыкова), то в нем возможна миграция влаги как под влиянием диффузионно-осмотических, так и капиллярных сил.

Следует отметить, что скорость капиллярного перемещения жидкости зависит от градиента капиллярного потенциала, характеризующего потенциальную энергию поля капиллярных сил. С увеличением влажности тела капиллярная проводимость уменьшается. В капиллярно-пористом теле влага может перемещаться и под влиянием разности температур. «С увеличением температуры, — пишет Лыков, — поверхностное натяжение уменьшается, поэтому капиллярный потенциал пористого тела для мест с более высокой температурой будет меньше. Тогда в пористом теле будет происходить перемещение жидкости по направлению потока тепла в силу уменьшения капиллярного потенциала при увеличении температуры. Это явление миграции влаги под влиянием разности температур аналогично явлению термодиффузии влаги в коллоидном теле» (1944, стр. 56). 22

В книге Лыкова даны критерии для количественной характеристики влагопроводности коллоидных и капиллярно-пористых коллоидных тел. Однако останавливаться на этом мы здесь не имеем возможности: это завело бы нас слишком далеко. В работах Лыкова предметом изучения были коллоидные вещества пищевой промышленности. Интересно было бы аналогичные исследования провести с растениями.

Перейдем теперь к рассмотрению поступления воды в протоплазму и влияния на него различных факторов. 23

Большой интерес представляет исследование влияния нагревания. Чисто осмотическое поступление воды должно ускориться с повышением температуры, но температурный коэффициент в этом случае не может быть большим (согласно уравнению  $P = RCT$ ). Напротив, в случае пермитоидного пептизационного набухания температурный коэффициент, как уже отмечалось выше, может достигать значительной величины. В известном руководстве по физиологии растений С. П. Костычева (1933) приведены, правда, немногочисленные данные по величине температурных коэффициентов поступления воды в ткани некоторых растений. Автор приходит к выводу, что «вообще, рассматриваемые температурные коэффициенты выше температурных коэффициентов физических процессов, хотя для различных растений и даже для различных тканей одного и того же растения они не одинаковы»... «Однако, — добавляет Костычев, — заключать отсюда, что поступление воды представляет собою химический процесс, было бы, само собою разумеется, ошибкой» (1933, стр. 80). Такое сомнение вполне уместно, если поступление воды в клетки рассматривать как чисто физиологический процесс осмоса. Работая над вопросом о сосущей силе клеток, Костычев, однако, высказывает сомнение в правильности такого представления. «При определении сосущей силы, — пишет он, — предполагается, что только центральная вакуоль поглощает и выделяет воду. В действительности же коллоиды протоплазмы и клеточного сока могут набухать и отдавать воду» (там же, стр. 78). 24

Относительно высокие температурные коэффициенты поглощения воды растительными тканями могут служить указанием на то, что в этом процессе играет известную роль пермитоидное пептизационное набухание гидрофильных коллоидов протоплазмы. Однако этот вопрос еще требует специальных исследований.

Повышение температуры (в известных пределах) усиливает поглощение воды корнем. В качестве примера укажу на данные работы О. М. Трубецкой (1935). В заключительных тезисах своей статьи она пишет: «Большая скорость плача при высокой температуре не сопровождается повышением осмотического давления, что указывает на большое значе-



уменьшения сопротивления тканей фильтрации воды» (стр. 304). Под осмотическим давлением здесь понимается осмотическое давление пасоки. Уменьшение сопротивления фильтрации воды через клетки паренхимы коры корня, несомненно, объясняется увеличением набухания коллоидов этих клеток. Влияние температуры на проведение воды через клетки и ткани тела растения интересно было бы исследовать с точки зрения представлений Лыкова о термодиффузии воды через коллоидные и капиллярно-пористые коллоидные тела, о которых говорилось выше. 25

Отметим еще одно обстоятельство: пептизационное пермутоидное набухание протоплазмы при повышенной температуре может вести к частичному разрушению коллоидов протоплазмы через их дезагрегацию. Обстоятельство это представляет несомненный интерес при изучении особенностей водного режима растений в связи с их жаростойкостью. Возможно, что в этом одна из причин, почему растения, богатые водою, являются часто менее жаростойкими, почему сырой жар действует губительнее, чем сухой. Заппер (Sapper, 1935) считает, что из факторов, определяющих жаростойкость растений, наиболее существенным является повышение жароустойчивости при обезвоживании протоплазмы. 26

Весьма большой и, на наш взгляд, актуальной является проблема влияния электролитов на водный режим растения. В то время как при изучении водного режима почвы давно уже придают большое значение емкости поглощения и составу поглощенных почвой ионов (Соколовский, 1925; Кюн, 1932; Фагелер, 1932; Алешин, 1936; Маттсон, 1938 и др.), при изучении водного режима растений этим обстоятельствам уделяли еще мало внимания. Поэтому в данной области представляется широкое поле для исследовательской работы. 27

Из всего сказанного выше относительно влияния электролитов на набухание видно, что в малых концентрациях электролиты могут усиливать набухание, тогда как в больших концентрациях они его уменьшают. Усиление набухания под влиянием слабых растворов электролитов может происходить: 1) за счет увеличения дзета-потенциала коллоидных мицелл адсорбированными ионами; 2) за счет осмотического поглощения воды ионными атмосферами, которые создаются при адсорбции ионов ионизованными группами мицелл (по Маттсону); 3) за счет обменной адсорбции, при которой более способные гидратироваться ионы вытесняют коллоидных мицелл ионы с меньшей способностью; в данном случае сказывается положение ионов в лиотропном ряду; 4) за счет увеличения пептизации и диспергирования коллоидных мицелл, причем набухание принимает характер пермутоидного. Уменьшение набухания в более крепких растворах электролитов объясняется осмотическим действием таких растворов, отнимающих воду от коллоидных мицелл. В этом случае происходит уменьшение дзета-потенциала и возможна частичная коагуляция коллоидов, сопровождающаяся потерей как гидратационной, так и структурно связанной воды, и, следовательно, уменьшением набухания. 28

Остановимся теперь на некоторых примерах, показывающих, что перечисленными выше способами электролиты могут влиять и на набухание протоплазмы и на водный режим растений.

Н. Л. Удольская (1934) на основании опытов с различными сортами яровой пшеницы пришла к выводу, что растения, удобренные фосфором, имеют при меньшем общем запасе воды повышенную водоудерживающую способность плазмы, под которой она, повидимому, понимает большее содержание в таких растениях связанной воды. К сожалению, в ра-

боте не приведено никакого цифрового материала для подтверждения этого вывода.

И. Н. Кукса (1939), на основании опытов с озимой пшеницей, указывает, что растения, получившие обильное фосфорное питание, имели большее количество связанной воды.

Г. Г. Демиденко и Р. А. Барина (1937, стр. 595—596) наблюдали у растений сахарной свеклы, удобренных натронной селитрой и суперфосфатом, повышенное содержание гидрофильных коллоидов как при оптимальном, так и при недостаточном водоснабжении. Хлористый калий повышал содержание гидрофильных коллоидов только в условиях оптимального увлажнения, а при недостаточном водоснабжении мог его даже понижать. На основании определения поверхностного натяжения и вязкости выжатого сока авторы считают возможным сделать заключение, что «высокие дисперсионные свойства хлористого калия создают поверхностное осмотическое давление, удерживают воду растворителя на поверхности мицелл и как следствие отбухание коллоидов». Наоборот, «определение поверхностного натяжения клеточного сока по вариантам с натронной селитрой... дает основание говорить о внутримицеллярном расположении воды растворителя, обеспечивающем набухание коллоидов». На наш взгляд, заключения эти нельзя считать достаточно обоснованными. Сами авторы считают свои исследования лишь рекогносцировочными.

Большой интерес представляют довольно обширные исследования Ричардса и Шин-Шенг-хана (Richards and Shin-Sheng-han, 1940). Применяя метод множественного корреляционного анализа, эти авторы пытались установить зависимость содержания воды в листьях от содержания в них тех или иных зольных элементов. Опытным растением был ячмень, который выращивался в водных растворах при различных условиях минерального питания. Удалось установить тесную положительную корреляцию между содержанием воды и натрия в листьях. Наоборот, корреляция между содержанием воды и калия оказалась отрицательной и слабо выраженной. Корреляция между водой и кальцием также оказалась отрицательной. Устранение влияния фосфора не оказывало существенного влияния на эту корреляцию. Наоборот, устранение влияния натрия приводило к обращению знака коэффициента корреляции между водой и кальцием. Это говорит о том, что при отсутствии влияния натрия кальций повышает содержание воды в листьях. Общий коэффициент корреляции между содержанием воды и фосфора имеет положительный знак и значительную величину. Величина и знак этого коэффициента не менялись от устранения влияния калия и кальция. Однако устранение влияния натрия приводило к уменьшению величины этого коэффициента, но без изменения его знака. Это говорит о том, что положительное влияние фосфора на содержание воды в листьях сохранилось и в этом случае оно было несколько ослаблено. Равным образом устранение влияния фосфора приводило к уменьшению корреляции между водой и натрием в листьях, правда, незначительному. К сожалению, в работе учитывались только общее содержание воды в листьях, почему добытые результаты не могли получить надлежащего освещения с коллоидно-химической точки зрения.

В нашей совместной работе с Сулеймановым (1947) мы изучали влияние засоления почвы хлористым натрием на водный режим пшеницы и пришли к выводу, что оно приводит к увеличению содержания в листьях связанной воды, притом как осмотически, так и коллоидно связанной. Первое объясняется накоплением в растении ионов натрия, отличающихся

высокой степенью гидратации и пептизацией под влиянием натрия белковых коллоидов протоплазмы, что должно вести к повышению осмотического давления коллоидной фракции протоплазмы за счет увеличения ее степени дисперсности. Увеличение коллоидно связанной воды в листьях могло произойти за счет усиления степени гидратации ионизованных радикалов белковых молекул и за счет увеличения степени дисперсности (пептизации) белковых коллоидов под влиянием ионов хлористого натрия, благодаря чему воде открылась возможность проникнуть внутрь белковых мицелл, и набухание протоплазмы из мицеллярного стало пермутоидным.

Интересно, что аналогичное действие хлористый натрий оказал и на набухание протоплазмы дрожжей, что было показано моей сотрудницей К. А. Бадановой (1947). Пептизационный пермутоидный характер набухания дрожжей подтверждается и тем, что оно оказалось подчиняющимся правилу осадков В. Оствальда. Хлористый натрий повышал содержание в клетках дрожжей связанной воды; хлористый кальций, наоборот, его уменьшал.

Возможно, что положительное влияние хлористого натрия на пептизацию и набухание коллоидов протоплазмы (примеры которого были приведены выше) в известной мере объясняется дезассоциирующим действием этой соли на воду. Необходимо помнить, что из всех жидкостей вода показывает в чистом состоянии наибольшую, в растворах — наименьшую ассоциированность. Ассоциация молекул дисперсионной среды должна препятствовать набуханию, так как при ассоциации силовое поле полярных групп оказывается в значительной степени насыщенным их активным взаимодействием друг с другом. Набухание возможно только тогда, когда энергия, соответствующая гидратации, больше, чем энергия взаимодействия между молекулами воды. Поэтому все факторы, способствующие дезассоциации воды, должны усиливать набухание. Хлориды упрощают структуру воды благодаря дезассоциирующему действию на воду иона хлора. Катионы оказывают тем большее дезассоциирующее влияние на воду, чем больше ионный радиус. Ион натрия занимает по величине ионного радиуса второе место (после иона калия) в ряду ионов щелочных металлов и должен поэтому влиять на воду дезассоциирующим образом.<sup>1</sup>

К сожалению, с означенной точки зрения влияние электролитов на водный режим растений еще не было предметом специальных исследований, хотя оно, несомненно, представляет большой интерес.

Не говоря уже о физиологах, даже физико-химики мало обращали внимания на изменения строения воды, находясь под влиянием кинетической теории растворов, фиксирующей свое внимание на поведении частиц растворенного вещества и игнорирующей то влияние, которое растворенные вещества могут оказывать на воду.

Наконец, остановлюсь еще на нашем с Н. А. Гусевым недавнем совместном исследовании (1947), в котором растворы солей вводились в растение не через корни, а путем инфильтрации непосредственно в листья. Изучалось их влияние на водный режим листьев. Опытным растением была яровая пшеница. Для инфильтрации применялись однопроцентные растворы  $\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$  и  $\text{CaHPO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ . Опыты показали, что абсолютное количество связанной воды в листьях, инъецированных растворами фосфорнокислых солей, выше, чем в листьях контрольных растений, что подтверждает данные выше цитированных работ Удольской и Кукса. Коли-

<sup>1</sup> Более подробно об этом см.: Фрицман (1935), Алексеев (1941).

чество связанной воды, отнесенное к единице сухого веса, оказалось максимальным в листьях, инфильтрированных раствором фосфорнокислого натрия, что объясняется диспергирующим (пептизирующим) действием иона натрия и одновременным увеличением степени гидратации коллоидов листьев. Количество коллоидно связанной воды, отнесенное к единице сухого веса, в фазе кущения оказалось максимальным в листьях, инфильтрированных раствором фосфорнокислого натрия (что может быть объяснено диспергирующим действием иона натрия и увеличением степени гидратации) и минимальным — в листьях, инфильтрированных раствором фосфорнокислого кальция (что может быть объяснено обратным действием иона кальция на гидрофильные коллоиды: уменьшением степени дисперсности и степени гидратации). 36

Приведенные примеры показывают, что изучение влияния электролитов на водный режим растений, проводимое на базе коллоидно-химических представлений, является многообещающим. В настоящее время мы располагаем в этом отношении лишь отрывочными данными, и систематические углубленные исследования представляются поэтому крайне желательными. 37

При изучении влияния электролитов на водный режим растений следует иметь в виду, что электролиты могут распределяться в растении неравномерно; могут существовать более или менее постоянные градиенты концентраций тех или иных элементов. Примеры можно найти в книге Д. А. Сабинина (1940). Там, например, указывается наличие акропетального градиента содержания кальция и бора и базипетального градиента общего содержания азота. Очень интересные данные сообщаются для табака. У этого растения при общем акропетальном градиенте содержания серы имеются два различно направленных градиента соединений серы. Содержание физиологически наиболее важных форм, как, например, белковая сера и сера сульфгидрильных групп, падает от верхних листьев к нижним, в то время как содержание сульфатной серы имеет ясно выраженный акропетальный градиент. Принимая во внимание то существенное влияние, какое оказывают электролиты на состояние воды в растении и о котором уже говорилось выше, можно предполагать, что и градиенты их концентрации должны иметь определенное значение для водного режима растений. Вопрос этот, несомненно, заслуживает исследования.

Весьма существенное значение для водного режима растения должна иметь и форма нахождения того или иного минерального элемента в растении: в растворенном состоянии или адсорбированные коллоидами протоплазмы они должны оказывать различное влияние на водный режим растений. Интересно, что форма нахождения зависит от возраста растения. В работе И. И. Колосова, Ю. А. Самыгина и М. И. Сорокина (1936) имеются данные, как меняется с возрастом растения содержание в нем воднорастворимого и адсорбированного кальция и калия. 38

Перейдем теперь к вопросу о переходе из протоплазмы в клеточный сок и начнем с представления об «активном» давлении протоплазмы, обуславливающим экскрецию воды в вакуолю. Если принять, что протоплазма имеет характер золя, то, опираясь на В. Оствальда,<sup>1</sup> можно предположить наличие в ней осмотического давления и давления набухания, причем последнее присуще преимущественно самой протоплазме, так как в ней в основном сосредоточены гидрофильные коллоиды, а осмотическое давление — преимущественно клеточному соку, представляющему собою

<sup>1</sup> Нужно, правда, заметить, что представления В. Оствальда встретили возражения со стороны некоторых химиков коллоидников.

раствор различных веществ. С означенной точки зрения «активное» давление протоплазмы должно быть связано с давлением набухания последней (и, в частности, с давлением гидратации). Повидимому, к такому предположению склонялись Мэзон и Филлис (1939), когда писали, что секретная воды протоплазмы в вакуолю определяется «имбибиционным давлением». Правда, они не дают дальнейшей расшифровки того, что они понимают под «имбибиционным давлением». Равновесие наступит при таком соотношении давлений вакуоли и протоплазмы, при котором парциальный химический потенциал воды клеточного сока станет равным таковому воды, находящейся в протоплазме, так как в противном случае должен был произойти переход из вакуоли в протоплазму или обратно. Данные Беннет-Кларка и Бексона (1940) показали, что это может иметь место даже в том случае, когда протоплазматический сок имеет более высокое осмотическое давление и, следовательно, более высокую концентрацию растворенных веществ, чем сок вакуоли. Поскольку эти данные представляют большой интерес, приведу таблицу из их работы.<sup>1</sup> 38

Осмотическое давление (в атмосферах) в клетках листьев различных растений (по Беннет-Кларку)

Осмотическое давление	Бук	Свекла	Дикий виноград	Хлопчатник
Вся клетка (плазмолитические данные)	30—32	14	15—16	22
Протоплазматический сок	18—24	—	25	17—18
Вакуолярный сок	5—8	7	5—7	9—10

Если верить цифрам этой таблицы, если признать, что они получены методически безупречно, то их должно рассматривать как пример равновесия между водой вакуоли и протоплазмы без равенства концентрации. Тогда возникает ряд вопросов: как возможно существование вакуоли при таком избытке давления со стороны протоплазмы, если допустить, что протоплазма насыщена водою; а если допустить наличие дефицита воды в протоплазме, то как объяснить, почему вода из вакуоли не переходит в протоплазму? Очевидно, в протоплазме действуют какие-то факторы, повышающие парциальный химический потенциал находящейся в ней воды, ее активность, до уровня воды вакуоли. Таковыми могли бы быть упругие силы мицелл, аттракционные силы слагающих их молекул, противодействующие увеличению объема мицелл (по приведенной выше формуле Нортропа и Кунитца). Согласно означенному представлению, молекулярно дисперсные вещества, определяющие высокое осмотическое давление протоплазматического сока, должны преимущественно находиться внутри мицелл, являясь, может быть, в основном низкополимерной фракцией вещества самих мицелл, тогда как концентрация межмицеллярной жидкости протоплазмы должна быть по концентрации близкой к вакуолярному соку.

Положение, что набухание возможно лишь в том случае, когда концентрация растворимой фракции внутри мицелл выше наружной концентрации, лежит, как мы видели выше, в основе осмотической теории набухания Нортропа и Кунитца, принимаемой и Липатовым. Маттсон, который

<sup>1</sup> Цитируется по Максимова (1946).

представляет себе механизм осмотического набухания несколько иначе (о чем была речь выше), также считает, что концентрация межмицеллярной жидкости должна быть ниже таковой вблизи поверхности мицеллы. Высокое осмотическое давление внутри мицелл протоплазмы уравнивается аттракционными силами, вызывающими сжатие мицелл. Благодаря этому активность внутримицеллярной воды повышается и становится в конце концов равной таковой воды интермицеллярного раствора и сока вакуоли. Благодаря действию означенных аттракционных сил протоплазма не растворяется в воде. 41

При выжимании протоплазматического сока молекулярно дисперсные вещества внутримицеллярной фракции должны перейти в наружный раствор (вследствие разрушения мицелл), что и обуславливает высокое осмотическое давление выжатого протоплазматического сока.<sup>1</sup> Из сказанного следует, что сопоставление осмотических давлений выжатого протоплазматического и вакуолярного сока не дает надлежащего представления о реальных соотношениях в живой протоплазме. 42

Далее следует еще учесть то обстоятельство, что значительная часть растворимой фракции протоплазмы (в том числе электролиты, точнее — их ионы) может быть адсорбирована коллоидами протоплазмы. Вследствие разрушения коллоидальной структуры протоплазмы при выжимании из нее сока, эти вещества должны перейти в раствор и содействовать повышению осмотического давления выжатого протоплазматического сока, тогда как в живой протоплазме они могли находиться в осмотически неактивном состоянии. Что ошибка в этом случае может получиться значительная, показывают, например, данные Мэсона и Филлиса (1936), которые нашли, что в листьях хлопчатника до 25% калия находится в адсорбированном состоянии. 43

Принимая во внимание приведенные выше соображения о соотношении концентраций протоплазматического и вакуолярного соков и исходя из теории Нортропа и Кунитца, которая кажется нам более подходящей для протоплазмы, чем точка зрения Маттсона (на том основании, что электрическая гидратация по ионизованным радикалам имеет у гидрофильных коллоидов подчиненное значение), мы снова приходим к выводу, что набухание протоплазмы имеет характер пермутоидного набухания. Основываясь на этих соображениях, было бы интересно исследовать влияние температуры на соотношение концентраций протоплазматического и вакуолярного соков, так как под влиянием разрыва или ослабления в результате нагревания аттракционных неполярных связей в протоплазме должно было бы произойти перераспределение воды и было бы обнаружено иное соотношение концентраций протоплазматического и вакуолярного соков. 44

Из сказанного также следует вывод, что и все другие факторы, кроме температуры, вызывающие пептизацию или хотя бы частичное ослабление аттракционных связей и дезагрегацию коллоидов протоплазмы (например некоторые ионы), должны вызвать перераспределение воды между протоплазмой и вакуолью. Таким образом, мы подходим к вопросу о «секреции» протоплазмой воды в вакуоль. Возникает вопрос, как объяснить возможность передвижения воды из протоплазмы, где осмотическое давление выше, в клеточный сок с более низким осмотическим давлением, иначе

<sup>1</sup> Отметим важное в методическом отношении обстоятельство: если гидрофильные коллоиды протоплазмы при выжимании сока попадут в последний, то определение его осмотического давления криоскопическим методом не может быть правильным, так как коллоидные растворы при изменении температуры в широких пределах изменяют свои кинетические свойства (Липатов, 1933, стр. 29).

говоря, «активную секрецию» воды протоплазмой в вакуоль против градиента концентрации? Этот процесс должен быть связан с отбуханием протоплазмы, благодаря которому в протоплазме появится свободная, способная к диффузии вода.

Отбухание связано с усилением аттракционных сил, вызывающих сжатие мицелл коллоидов протоплазмы, вследствие чего часть осмотически поглощенной протоплазмой воды становится способной к диффузии (синерезис). 45

Далее, принимая во внимание большое содержание в протоплазме связанной воды, — а Фрей-Висслинг (Frey-Wyssling, 1938) считает даже, что вся вода в протоплазме связанная, — следует думать, что отбухание протоплазмы в значительной мере связано с уменьшением гидратации гидрофильных коллоидов, благодаря которой должна произойти десорбция части связанной воды.

Появившаяся такими способами в протоплазме свободная вода повысит парциальный химический потенциал протоплазменной воды по сравнению с водой в вакуоле, и в результате должен произойти переход части воды из протоплазмы в клеточный сок, что и можно считать секрецией воды протоплазмой в вакуоль. Таким образом, процесс отбухания протоплазмы следует считать неизбежным этапом на пути продвижения воды из наружной среды через протоплазму в вакуоль. 46

Дегидратация представляет собою эндотермический процесс, идущий с затратой энергии. Источником такой энергии в протоплазме мог быть процесс дыхания, что ставило бы секрецию воды протоплазмой в вакуоль в зависимость от дыхания. Наличие такой зависимости, действительно, принимает ряд авторов [Овербек (Overbeek, 1944), Можяева, 1947, и другие].

Еще в 1928 г. Фортнер (Fortner, 1928) высказывал мысль, что при экскреции воды гидрофильные коллоиды протоплазмы должны превращаться в гидрофобные, причем происходит «высвобождение» части связанной воды, которая становится свободной и способной к диффузии. Он приписывает большое значение в этом превращении и в связанном с ним отщеплении свободной воды активной реакции протоплазмы (концентрации водородных ионов) и пептизаторам. Фортнер отрицает постоянное наличие в протоплазме свободной воды, последняя появляется только в результате указанных выше коллоидно-химических изменений в протоплазме, почему он ее называет «passiv-diffusibles Zellwasser». В этом смысле он даже считает возможным говорить о свободной воде в протоплазме, как о воде «in statu nascendi». 47

Переход из гидрофильного состояния в гидрофобное, связанный с уменьшением гидратации и растворимости в воде, характеризует процесс денатурации белков. «К типичным случаям денатурации следует причислить изменения, при которых белок из сольватостабильного вещества превращается в электростабильный, другими словами, становится нерастворимым в изоэлектрической реакции», — пишут Паули и Валько (1936, стр. 149). Таким образом, экскрецию протоплазмой воды в вакуоль можно поставить в связь с изменением состояния ее белков. Денатурационным изменениям белков в последнее время начинают приписывать большую роль в жизнедеятельности организмов. Я имею в виду денатурационную теорию повреждения и возбуждения, разработанную Д. Н. Насоновым и В. Я. Александровым (1940), согласно которой в основе реагирования на внешние воздействия всякого организма (растительного или животного) лежит общее свойство протоплазмы, заключающееся в способности ее нативных белков переходить в денатурированное состояние под

действием самых разнообразных агентов. Приведем в связи с этим некоторые выдержки из недавно появившейся статьи Александрова (1947): «Как правило, коллоидное поведение протоплазмы является выраженным процессом, протекающих в белковых молекулах, которые способны на воздействия агентов отвечать денатурационными изменениями... Переход белков живой клетки в денатурированное состояние может лежать и в основе рецепции клеткой раздражителей в дозах, стимулирующих ту или иную ее деятельность» (стр. 53). Таким образом, «спонтанная денатурация протоплазматических белков осуществляется и прижизненно. Но в системе живой клетки этот процесс компенсируется противоположно направленным процессом их ренативации... Нативное состояние белков в клетке нужно рассматривать, как „устойчивое неравновесие“ в смысле Э. Бауэра (1935)» (стр. 57).

Весьма интересная гипотеза Александрова и Насонова требует дальнейших исследований, особенно в отношении ее применимости к растениям.

При изучении водного режима растений весьма важным и нерешенным является вопрос о критериях, пригодных для его количественной характеристики. Обычно таким критерием принимается содержание воды в растении, выраженное в процентах от сырого или сухого веса растения. Большим достижением следует считать введение в практику изучения водного режима понятия водного баланса (Максимов, 1926). Введение этого понятия сразу выдвинуло на первый план динамичность содержания воды в растении как результат соотношения прихода воды через корневую систему и расхода ее за счет транспирации. Оно привело далее к таким важным понятиям, как послеполуденный и остаточный водный дефицит, временное и длительное завядание. Вместе с тем встретились и большие трудности и прежде всего в выборе исходной единицы для сравнения: какую степень оводненности растения следует считать за норму при расчете водного дефицита в растении. Некоторые авторы (например Литвинов, 1932) склонны принять за норму полное насыщение растений водою, получаемое при том же искусственно. Однако можно сомневаться в том, что полное насыщение является оптимальным состоянием растения. Исследования, например, интенсивности фотосинтеза (Бриллиант, 1926; Алексеев, 1935) показали, что максимальная интенсивность его наблюдается не при полном насыщении растения водою, а при некотором небольшом водном дефиците.

Было бы, конечно, очень заманчиво установить для отдельных видов растений то содержание воды в отдельных органах, которое обеспечивает их нормальную деятельность. Если бы такое нормальное содержание воды было установлено, это значительно облегчило бы количественную оценку водного режима растения. Дело в значительной мере усложняется тем, что содержание воды в органах растения связано с возрастом этих органов (в понимании Кренке, 1940). К сожалению, по этому вопросу мы располагаем еще очень скудными сведениями.

Не решен окончательно и вопрос о физиологическом значении количества находящейся в растении воды. Будучи показателем емкости содержания воды в растении, несомненно, является весьма важным показателем во всех тех случаях, когда встает вопрос о запасах воды в растении, например, для обеспечения транспирации, для поддержания нормального тургорного давления, для обеспечения продукции нужного количества веществ, синтез которых связан с затратой воды, и тому подобного. Но, собственно говоря, является ошибкой, когда с этим показателем емкости пытаются поставить в связь интенсивность физиологических



процессов, связанных с участием воды. В этих случаях для характеристики водного режима нужно использовать показатели напряжения, которые характеризовали бы энергетическое состояние воды. Таковыми являются парциальный химический потенциал находящейся в растении воды и ее активность (Алексеев, 1941, 1946). Мною было показано, что активность воды в нетургоресцентных клетках может быть связана с осмотическим давлением клеточного сока ( $RTl_n \cdot a = -\pi \cdot V_i$ , где  $\pi$  — осмотическое давление;  $V_i$  — парциальный молярный объем воды), а в тургоресцентном растении она должна быть связана с величиной сосущей силы ( $RTl_n \cdot a_{pt} = -S \cdot V_i$ , где  $S$  — сосущая сила клеток). Значок  $pt$  при  $a$  означает, что имеется в виду активность воды при давлении, равном тургорному. Очевидно, последнее уравнение остается в силе и в том случае, если в соответствии с новыми представлениями считать, что ингредиентом сосущей силы, кроме осмотического и тургорного, является и «активное» давление протоплазмы. Активность воды, измеряемая через сосущую силу, является мерилом полного парциального химического потенциала воды в клетке. 54

Активность воды в клетке не может быть определена непосредственно (так как мы не знаем величины парциального молярного объема воды в клетке). Поэтому приходится прибегать к косвенному методу, используя показатели, связанные так или иначе с изменениями активности воды в клетке; последними могут быть сосущая сила клетки и тургорное давление.

В. С. Шардаков (1940) предлагает использовать для количественной характеристики водного режима растения относительную величину тургорного давления, выраженную в процентах от величины осмотического давления ( $\frac{T \cdot 100}{P}$  %). «Прямая пропорциональность между тургорным давлением (давление оболочки на протопласт) и степенью насыщенности, — пишет Шардаков, — указывает на возможность выбора именно этого показателя для определения насыщенности». Наоборот, сосущая сила обратно пропорциональна насыщению и поэтому неудобна в качестве последнего. Насколько означенные критерии водного режима окажутся пригодными, должны показать будущие исследования. 52

Нужно отметить, что через тургорное давление показатель емкости — общее количество воды в растении — оказывается связанным с показателями напряжения воды в растении: парциальным химическим потенциалом и активностью воды. Химический потенциал зависит от температуры, давления и действия молекулярных сил. Количество воды и упругие свойства оболочки определяют величину тургорного давления, под которым вода находится в клетке. Так как повышение давления увеличивает рассеиваемость вещества, то вместе с ним должна увеличиваться активность находящейся в клетках воды. Из сказанного видно, что тургорное давление в известной мере может компенсировать снижение активности воды в клетке, обусловленное действием молекулярных сил, связывающих часть воды в процессе гидратации молекулярно-дисперсных веществ и коллоидов клетки. Вопрос о том, насколько эффективна роль тургорного давления, требует дальнейших исследований. 53

Одним из первых, кто признал необходимость для характеристики водного режима растений показателя напряжения, был Вальтер (Walter, 1931), который ввел с этой целью понятие «гидратуры» растения. К сожалению, он не дал достаточного физико-химического определения этого понятия, ограничившись лишь указанием на аналогию понятия гидратуры с понятием температуры при характеристике теплового режима тела.

Мерилом гидратуры протоплазмы он принимал величину осмотического давления клеточного сока. 54

Я в своих статьях (Алексеев, 1941, 1946) старался показать, что понятие «гидратура» воды соответствует принятому в физической химии понятию активности, точнее — относительной активности воды. Мерилом обеих величин — и гидратуры и активности — служит относительное давление пара. Далее я отмечал, что Вальтер считает необходимым оценивать гидратуру воды в клетке вне зависимости от тургорного давления, почему и за стандартное он принимает состояние чистой воды при давлении, равном тургорному. Говоря языком физической химии, Вальтер принимает гидратуру (активность) воды мерилом не полного химического потенциала воды, а химического потенциала воды, как бы не находящейся под механическим давлением, имеющимся внутри клетки. Поэтому он принимает величину осмотического давления клеточного сока, выжатого из растения, показателем гидратуры растения. Как уже отмечалось выше, нам представляется более правильным характеризовать активность (гидратуру) воды, находящейся в тургоресцентной клетке, не осмотическим давлением, а сосущей силой. Нужно, правда, отметить, что в некоторых случаях удалось обнаружить довольно тесную связь интенсивности определенных физиологических процессов (фотосинтеза, дыхания, роста) с величиной осмотического давления клеточного сока (Алексеев и Гусев, 1935; Алексеев, 1931, 1937). 55

С термодинамической точки зрения тесная зависимость многих физиологических процессов от одного только осмотического давления, а не от полного химического потенциала воды, может быть объяснена тем, что растение способно регулировать величину химического потенциала воды или путем изменения давления со стороны клеточных стенок (тургорного давления), или путем изменения осмотического давления клеточного сока. Очевидно, последняя возможность используется достаточно широко, может быть, даже в большей степени, чем первая. Таким образом, мы снова приходим к необходимости исследования амплитуды колебания тургорного давления и значения этого фактора для водного режима растения. Другая, вытекающая отсюда, важная задача — изучение процесса осморегуляции и ее связи с обменом веществ в растении. «Всякая сколько-нибудь устойчивая величина таких осмотических показателей, как осмотическое давление, осмотическая сосущая сила, может удерживаться только благодаря процессам осморегуляции», — пишет Сабинин (1935). Еще в 1935 г. он поставил перед физиологами задачу изменить прежний статический подход к изучению осмотических процессов в живом организме: «старая упрощенная трактовка клетки как осмотической ячейки должна уступить место новым подходам, где на первом плане выступают черты динамичности осмотических показателей, вскрытия динамической природы даже устойчивых осмотических величин (осморегуляция), установление связи осмотических процессов с обменом веществ и энергии в организме» (стр. 276). Задача эта и сейчас стоит перед физиологами. 56

Некоторые авторы [Роза (Rosa), 1921; Калмыков, 1936] полагают, что повышение осмотического давления клеточного сока может быть следствием связывания части воды гидрофильными коллоидами протоплазмы. Это положение еще ждет надлежащего обоснования. Оно исходит из существующего в коллоидной химии представления о «нерастворяющемся объеме», которое, как указывает Думанский (1940, стр. 124), требует известной поправки, так как молекулы растворенного вещества «могут внедряться в сольватные слои, что усложняет явление».

С понятием гидрофильности коллоидов протоплазмы и ее изменений мы начинаем все чаще и чаще встречаться в работах, посвященных водному режиму растений (Калмыков, 1936; Генкель, 1946, и другие). Требуется уточнение этого понятия. Многие авторы склонны оценивать гидрофильность количеством воды, поглощенной студнем. «Но если вспомнить примеры, когда количество воды в студнях заведомо гидрофобных коллоидов бывает гораздо больше, чем у гидрофильных, то становится понятным несовершенство такого определения», — замечает Дуванский (1940, стр. 6). Говоря о поведении жидкости (воды) в коллоидных системах, — продолжает он, — будем называть связанной водою, характеризующей гидрофильность, воду, удержанную молекулярными силами около поверхности раздела (адсорбция) или около определенных радикалов, как сольватная вода... Способность поверхности и радикалов связывать воду молекулярными силами будем называть гидрофильностью» (стр. 8). Итак, гидрофильность характеризуется не всяким поглощением воды, а лишь таким, при котором происходит существенное изменение свойств самой воды, что имеет место при связывании ее в процессе гидратации ионов, молекул и мицелл. Связанная вода, как известно, обладает рядом свойств, отличных от свойств свободной воды (прежде всего — меньшей активностью). Количественным показателем, характеризующим гидрофильность (степень гидрофильности), является коэффициент гидратации, т. е. число граммов воды, связанных 1 г сухого веса дисперсной фазы. Определять количество связанной воды в объемных единицах неудобно, так как ее плотность сильно меняется. Показателем степени гидрофильности может также служить энергия гидратации: число калорий тепла, выделенных при связывании 1 моля воды. Оба указанных показателя гидрофильности являются показателями интенсивности, или напряжения, показателем же емкости может служить общее количество связанной воды. Важно отметить, что увеличение относительного содержания в коллоидной системе связанной воды (и, следовательно, соответственное уменьшение содержания свободной воды) должно привести к уменьшению активности воды в коллоидной системе. Исследование количества связанной воды в растениях велось, главным образом, с точки зрения его значения как фактора морозо- и засухоустойчивости (Лебединцева, 1929—1930; Туманов, 1940, и другие), причем авторы исходили из положения коллоидной химии, что связанная путем гидратации вода является важным фактором устойчивости гидрофильных коллоидов против коагуляции. Исследования в этом направлении, конечно, следует продолжать, но нужно также обратить внимание на изучение гидрофильности растений с причинной точки зрения, с точки зрения факторов, ее определяющих. В этом направлении сделано еще очень мало. Есть указания, что здесь имеет значение степень дисперсности коллоидов протоплазмы (Алексеев, 1942). Вопрос об адсорбирующей поверхности коллоидов протоплазмы усложняется, однако, тем, что дипольные молекулы воды могут адсорбироваться ими не на всей наружной поверхности их мицелл, а только на активных точках этой поверхности, что очень затрудняет интерпретацию полученных данных. Дальнейшие исследования в этом направлении очень желательны.

П. А. Генкель (1946) считает, что возрастание гидрофильности коллоидов протоплазмы у предпосевно закаленных растений связано с изменением состава белков. Генкель опирается на данные Колотовой, показавшей, что в листьях пшеницы после предпосевного закаливания изменяется соотношение между более гидрофильными воднорастворимыми и менее гидрофильными солерастворимыми белками в пользу первых.

О возможном значении процесса денатурации белков протоплазмы, которая также связана с уменьшением гидрофильности, уже говорилось. Означенные примеры, а также то, что было сказано выше о значении химической структуры веществ при их гидратации, указывают на зависимость гидрофильности протоплазмы от обмена веществ в растении. Сюда следует также отнести влияние гормонов на водный режим растения (Максимов, 1946). Исследования в этом направлении обещают много интересного.

Таким образом, мы имеем много данных за то, что водный режим растения находится в зависимости от обмена веществ в нем. Но, несомненно, должна существовать и обратная зависимость. Действительно, многочисленные исследования показали зависимость от водного режима растения таких процессов, как фотосинтез, дыхание, углеродный и белковый обмен. Однако данные этих работ сводятся в сущности к установлению известной корреляции интенсивности того или иного физиологического процесса с содержанием воды в растении. На основании всего сказанного выше ясно выступает недостаточность такого рода исследований, не дающих возможности более углубленного анализа зависимости какого-либо физиологического процесса от водного режима растения. Так, например, было высказано мнение, что фотосинтез зависит не от общего количества воды в растении, а от ее активности (гидратуры), измеряемой величиной осмотического давления клеточного сока (Вальтер, 1931; Алексеев и Гусев, 1936; Алексеев, 1937). В основе такого предположения лежит представление, что в фотосинтезе участвует свободная вода. Однако в последнее время были получены данные, которые, может быть, должны привести к изменению этой первоначальной точки зрения или внесению в нее некоторой поправки. Я имею в виду данные о фотосинтезе у предпосевно закаленных растений, которые, «несмотря на несколько уменьшенную гидратуру и соответственно увеличенное осмотическое давление, дают более интенсивный фотосинтез, чем контрольные» (Генкель, 1946, стр. 150). По мнению Генкеля, это объясняется тем, что «помимо величины гидратуры очень важную роль играют и сами коллоиды протоплазмы. При значительной гидрофильности коллоидов плазмы фотосинтез идет значительно интенсивнее при меньшей гидратуре, чем в случае более высокой гидратуры, но более низкой гидрофильности плазмы» (стр. 151). Иначе говоря, при высокой степени гидратации коллоидов протоплазмы фотосинтез идет интенсивно и при меньшей активности воды. Это возможно только в том случае, если в фотосинтезе участвует связанная вода, именно вода диффузных слоев, которая сохранила известную подвижность и активность (так как известно, что относительное давление пара связанной воды возрастает по мере удаления слоя от центра гидратации) и вместе с тем более интимно связана с протоплазмой, чем свободная вода. К сожалению, из текста статьи Генкеля нельзя сделать более определенного заключения. Повидимому, он даже допускает возможность повышенной активности находящейся в клетке воды при повышенной гидрофильности коллоидов, несмотря на повышенное осмотическое давление клеточного сока. Именно в этом смысле можно толковать замечание, что «предпосевно закаленные растения благодаря большей гидрофильности коллоидов плазмы, очевидно, имеют иное напряжение воды в клетках, чем контрольные, что обуславливает их более интенсивный фотосинтез» (стр. 151). Однако большая гидрофильность может только снижать активность находящейся в клетке воды. Повышение в этих условиях активности воды возможно только в том случае, если в клетке действует фактор, компенсирующий в известной мере понижение актив-

ности воды, вызванное повышенным осмотическим давлением клеточного сока и повышенной степенью гидратации коллоидов. Таким фактором могло бы быть повышенное тургорное давление в клетке. Интересно в связи с этим отметить, что, по данным К. Ф. Калмыкова (1936), предположительно закаленные растения обычно имеют более высокое общее содержание воды по сравнению с контрольными. Из данного примера видно, насколько сложной может быть зависимость физиологических процессов от водного режима растения. Здесь требуются дальнейшие углубленные исследования.

Наконец, весьма важным и почти еще не затронутым исследованиями является вопрос о коллоидно-химических изменениях в растении, которые могут быть обусловлены изменениями его водного режима. Некоторые данные сообщаются в моей работе (Алексеев, 1942). Интересное предположение о желатинизации протоплазмы при потере воды высказывает Гендель (1946, стр. 100, 102), который связывает с этой желатинизацией повышенную засухоустойчивость растений. У нас здесь нет возможности останавливаться на разборе этой гипотезы.

Ограниченные размеры статьи не позволяют нам остановиться на других (на наш взгляд менее важных) вопросах водного режима растений, и мы заканчиваем некоторыми общими выводами.

- 1) Изучение водного режима растений должно быть поставлено на более солидную коллоидно-химическую базу, чем это имело место до сего времени.
- 2) Необходимо обратить внимание на влияние электролитов на водный режим растения.
- 3) Водный режим растения должен изучаться в его динамике, в его зависимости от внешних и внутренних факторов. Особого внимания заслуживает влияние возрастной на водный режим тех или иных частей растения.
- 4) Необходимо более углубленное изучение зависимости водного режима от обмена веществ в растении и зависимости отдельных физиологических процессов от водного режима.
- 5) При изучении водного режима необходимо пользоваться не только показателями емкости, но и показателями напряжения, без которых не может быть дана надлежащая характеристика состояния воды в растении. Специального изучения заслуживает вопрос о значении тургорного давления как фактора, влияющего на состояние воды в растении, и о его роли в водном режиме.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Я., 1947. Денатурационные изменения белков при физиологических процессах. Усп. совр. биол., 24, 1.
- Алексеев А. М., 1935. К вопросу о влиянии водного режима листьев на процесс фотосинтеза. Бот. журн. СССР, 20, 3.
- Алексеев А. М., 1937. Физиологические основы влияния засухи на растения. Уч. зап. Казанск. унив., 97, 5—6.
- Алексеев А. М., 1941. Вода в растении. Уч. зап. Казанск. унив., 101, 1.
- Алексеев А. М., 1942. К вопросу о коллоидно-химических изменениях, вызываемых в растении засухой. Уч. зап. Казанск. унив., 102.
- Алексеев А. М., 1948. Водный режим растения и влияние на него засухи. Казань.
- Алексеев А. М. и Н. А. Гусев, 1937. Влияние условий влажности среды на водный режим, гидратацию протоплазмы и ассимиляцию углерода. Уч. зап. Казанск. унив., 95, 7.
- Баданова К. А., 1947. Исследования по водному режиму дрожжей. Казань.
- Бриллиант В. А., 1926. Зависимость энергии фотосинтеза от содержания воды в листьях. Изв. Гл. бот. сада, 24.

- Генкель П. А., 1946. Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения. Тр. Инст. физиол. раст. АН СССР, 5, 1.
- Демиденко Г. Г. и Р. А. Барниова, 1937. Влияние удобрений на устойчивость сахарной свеклы к почвенной засухе. Изв. АН СССР, сер. биол., 2.
- Думанский А. В., 1940. Лиофильность дисперсных систем. Воронеж.
- Калмыков К. Ф., 1936. Осмотическое давление клеточного сока у предпосевно закаленных и яровизированных растений. Уч. зап. Пермск. унив., 11, 4.
- Колосов И. И., Ю. А. Самыгин и М. И. Сорокина, 1936. Влияние засоления на коллоидно-химические свойства тканей растений. Тр. Ком. ирриг. АН СССР, 8.
- Кренике Н. П., 1940. Теория циклического старения и омоложения растений. М.
- Кукса И. Н., 1939. Влияние минерального питания на зимостойкость и урожай озимой пшеницы. Химиз. соц. земл., 1.
- Лебединцева Е. В., 1929—1930. Опыт изучения водоудерживающей способности у растений в связи с их засухо- и морозостойкостью. Тр. прив.-бог., ген. и сел., 23, 2.
- Лепешкин В. В., 1912. Курс физиологии растений. Казань.
- Липатов С. М., 1934. Высокополимерные соединения. М.—Л.
- Липатов С. М., 1943. Высокополимерные соединения (лиофильные коллоиды). Ташкент.
- Литвинов Л. С., 1932. К вопросу о критерии оценки почвенного увлажнения. Бот. журн. СССР, 17, 5—6.
- Лыков А. В. и Л. Я. Ауэрман, 1946. Теория сушки капиллярно-пористых коллоидных материалов пищевой промышленности. М.
- Максимов Н. А., 1926. Физиологические основы засухоустойчивости растений. Прил. 26 к «Тр. прикл. бот. и сел.» Л.
- Максимов Н. А., 1946. Ростовые вещества, природа их действия и практическое применение. Усп. сов. биол., 22, 2.
- Маттсон С., 1938. Почвенные коллоиды. М.
- Можаяева Л. В., 1947. Действие поверхностноактивных веществ на поступление воды в растительную клетку. ДАН СССР, 57, 5.
- Насопов Д. Н. и В. Я. Александров, 1940. Реакция живого вещества на внешние воздействия (денатурационная теория повреждения и раздражения). М.—Л.
- Паули В. и Э. Валько, 1936. Коллоидная химия белковых веществ. М.
- Сабинин Д. А., 1935. Задачи и перспективы исследований в области изучения осмотических процессов. Уч. зап. Моск. унив., 4, Биология.
- Сабинин Д. А., 1940. Минеральное питание растений. М.—Л.
- Трубецкова О. М., 1935. Исследования над поступлением воды и минеральных веществ в растение. Уч. зап. Моск. унив., 4, Биология.
- Туманов И. И., 1940. Физиологические основы зимостойкости культурных растений Л.
- Удольская Н. Л., 1934. К вопросу об изучении элементов минерального питания, как факторов, изменяющих засухоустойчивость растений. ДАН СССР, 1.
- Фрицман Э. Х., 1935. Природа воды. Л.
- Шардаков В. С., 1940. Определение степени насыщенности водою растительных клеток и тканей. Тез. докл. совещ. физиол. раст. 1940. М.—Л.
- Freu-Wyssling A., 1938. Submikroskopische Morphologie des Protoplasmas und seiner Derivate. Berlin.
- Fortner H., 1928. Über die Vakuolentätigkeit und ihre Beziehung zu Plasmakoloiden. Protoplasma, 3, 4.
- Mason T. G. and E. Phillips, 1936. The concentration of solutes in sap and tissue and the estimation of bound water. Ann. Bot., 50, 199.
- Mason T. G. and E. Phillips, 1939. Experiments on the extraction of sap from the vacuole of the leaf of cotton plant and there bearing on the osmotic theory of water absorption by the cell. Ann. Bot. N. S., 3, 11.
- Overbeek J., 1944. Auxin, water uptake and osmotic pressure in potato tissue. Ann. Journ. Bot., 37, 5.
- Richards G. J. and Shin-Sheng-han, 1940. Physiological studies in plant nutrition. X. Water content of barley leaves determined by the interaction of potassium with certain other nutrient elements. Ann. Bot. N. S., 4, 15.
- Rosa J. T., 1921. Investigation on the hardening process in vegetable plants. Misc. Agr. Exp. Sta. Research Bull., 48.
- Sapper I., 1935. Versuche zur Hitzeresistenz des Pflanzen. Planta, 23, 4.
- Walter H., 1931. Die Hydratur der Pflanze und ihre physiologisch-ökologische Bedeutung, Jena.

Вып. I

## ОСУЩЕСТВЛЕНИЕ ИДЕЙ ТИМИРЯЗЕВА И УЧЕНИЯ ДОКУЧАЕВА—ВИЛЬЯМСА В ОРОШАЕМОМ ЗЕМЛЕДЕЛИИ СССР

Н. С. Петин ов

### 1. СУЩНОСТЬ И ЗНАЧЕНИЕ РАБОТ ТИМИРЯЗЕВА—ДОКУЧАЕВА—ВИЛЬЯМСА ПО БОРЬБЕ С ЗАСУХОЙ

Засуха и ее неизбежные спутники — недород, нужда и голод, вызывавшие огромные народные бедствия, были частыми гостями на широких просторах России. Достаточно сказать, что, например, в Поволжье за последние 65 лет засуха повторялась 20 раз, т. е. в среднем каждые 3 года. В Центрально-Черноземной зоне за тот же период она повторялась в среднем каждые 4 года, в юго-восточной части Украины — примерно каждые 6 лет. Когда летом 1891 г. небывалая засуха охватила почти всю черноземную полосу Европейской России, лучшие представители русской науки — Тимирязев, Докучаев, Измаильский, Костычев и другие — живо откликнулись на страшное бедствие, постигшее нашу родину.

К. А. Тимирязев прочитал в 1892 г. свою знаменитую публичную лекцию «Борьба растений с засухой», в которой изложил свои взгляды на роль воды в развитии сельскохозяйственных растений и проанализировал с физиологической точки зрения причины угнетения и гибели растений в условиях засухи.

Гениальный ученый считал прежде всего, что одним из главных предметов изучения и забот человека должно быть растение. «Культурное растение и предъявляемое им требование, — вот коренная задача земледелия» (Тимирязев, 1937, стр. 52).

Но каковы требования растений к воде? К. А. Тимирязев установил прежде всего различия между так называемой «организационной» водой, которую растение задерживает на свои существенные потребности, и «расхожей», только проходящей через растение и испаряемой им в огромных размерах в процессе транспирации. Вот эта-то «расхожая» вода и составляет, по мнению Тимирязева, источник всех бед для растения. Этот расход воды не служит необходимой физиологической потребностью растения, а является неизбежным физиологическим последствием других условий существования. «Растение роковым образом вынуждено много испарять для того, чтобы успешно питаться... за счет углекислоты из такого скудного источника, каким является атмосфера, ибо условия обоих процессов одни и те же. Растение могло бы оградить себя от опасности засухи, т. е. жажды, только обрекая себя на верный голод» (там же, стр. 147). Таким образом, К. А. Тимирязев высказал гениальную мысль об антагонизме между необходимостью для растения обеспечить беспрепятственный доступ углекислоты и солнечного света к ассимилирующим клеткам своих листьев и потребностью уберечь себя от чрезмерной потери

воды. Он установил, следовательно, что процессы углеродного питания растений и испарения воды находятся в глубоком противоречии друг с другом (Максимов, 1944).

Глубокий научный анализ водного режима растений позволил Тимирязеву раскрыть природу растений засушливых степей, показать, какие сложные, тончайшие механизмы выработало растение в борьбе с засухой и какие, наконец, можно сделать на основе этого выводы для сельскохозяйственной практики. Тимирязев с присущей ему прозорливостью указал при этом, что «человек во многом должен подражать растениям. Он может регулировать отношение растения к воде двумя путями: п а с с и в н о — подчиняясь тем климатическим условиям, которые даны природой места, т. е. возможно экономно расходуя естественный запас воды, или а к т и в н о — увеличивая этот запас, создавая для растения искусственную обстановку, более благоприятную, чем та, которая дана непосредственно природой».

В качестве мер первой категории К. А. Тимирязев рекомендует прежде всего выбирать соответствующую породу растения. Подчеркивая урожайность как фактор, служащий главной, почти исключительной заботой при выборе породы, он напоминает, что растение, дающее хорошие результаты при одних условиях, при иных может и не дать. При выборе культурного растения человек должен, следовательно, считаться с его потребностью в воде или, еще лучше, используя принцип искусственного отбора, должен в ы р а б о т а т ь на месте породу, довольствующуюся наименьшим количеством воды.

Понизить непроизводительную трату воды растением человек может и мерами внешнего воздействия, применяя удобрения. Ведь известно, что на каждую единицу веса образуемого органического вещества растение, получившее удобрение (особенно азотистое), испаряет менее, чем растение, не получившее его. К. А. Тимирязев предупреждает, однако, что «не следует понимать этого вывода так, что растение удобренное испаряет менее неудобренного, — такое толкование могло бы повести к печальным недоразумениям. Растение, получившее удобрение, испаряет а б с о л ю т н о более воды, что и понятно, так как оно разовьет роскошнее и образует большую поверхность испарения, но эту воду оно расходует с о т н о с и т е л ь н о большей пользой, так как за равное количество воды дает более органического вещества в сравнении с растением, не получившим удобрения. Это различие, очевидно, очень существенно, и его полезно всегда иметь в виду. Если, например, растение будет доступно количество воды, только строго обеспечивающее малый урожай, то удобрением мы, пожалуй, можем поставить его в такие условия, что оно даст урожай еще худший, так как несвоевременно истощит свой ограниченный запас воды».

Для борьбы с засухой «необходимо уничтожать на полях сорную растительность, отнимающую влагу у культурных растений. В случае опасения за недостаток воды полезно сокращать и число растений, возделываемых на данной площади, т. е. прибегать к более редкому посеву».

Наконец, подражая опять-таки растению, человек должен прибегать к защите растений в форме живых изгородей и лесных опушек, замедляющих движение ветра и тем значительно умеряющих испарение. Обсадив полей деревьями, следовательно, можно поставить преграду ветру и ослабить его иссушающее действие».

Переходя к рассмотрению мер, в которых человек выступает а к т и в н ы м деятелем, не приспособляясь к данным климатическим



условиям, не подчиняясь, а подчиняя себе природу, К. А. Тимирязев считает, что в основе и здесь человек мог бы с пользой подражать растению. «На этот раз задача должна заключаться не в ограничении расхода, а в обеспечении прихода воды на культурной площади». Тимирязев особенно выдвигал все виды орошения и различные приемы, способствующие сохранению воды в почве. «Круговорот воды в природе, обеспеченный в общих чертах, может оказаться нарушенным в известном месте, в известное время, и потому в большей части случаев засуха является последствием не абсолютного недостатка в воде, а лишь неравномерного, не соответствующего условиям культуры распределения осадков в течение годовичного периода. На нашей хлебной равнине, очевидно, главную роль должно играть сохранение осенних, а еще важнее весенних вод, — задержание той массы в краткий срок прибывающей и сбегаящей без пользы воды, которую дают тающие снега. Здесь, очевидно, могут принести пользу две меры: во-первых, задержание возможно большего количества воды в самой почве при помощи ее разрыхления, т. е. глубокой, особенно осенней вспашки, и сохранение неудерживаемого почвой избытка в оврагах, превращенных в водохранилища». Из таких водохранилищ можно поднять воду для орошения полей. И здесь К. А. Тимирязев высказывает мысль о необходимости подражать растению и заставить работать на себя те самые враждебные и даровые силы природы, с которыми приходится вступать в борьбу. «Ветер и солнце, качающие воду из оврагов... и подающие тем более воды, чем сильнее в ней потребность, — вот радикальное, теоретически удовлетворительное разрешение вопроса о борьбе с засухой. Природа, превращенная в послушного автомата, как бы сознательно предупреждающего грозное бедствие еще до его наступления, — вот идеальное разрешение задачи, на котором только и может вполне успокоиться вооруженный наукой человеческий ум».

Как предотвратить возможность повторения засух, подобных засухе 1891 г., и избавить народ от неисчислимых страданий и жертв, — думал и строил планы другой русский ученый-патриот, выдающийся почвовед В. В. Докучаев.

Можно смело сказать, что В. В. Докучаев в конце XIX в. первый поставил вопрос о широком и всестороннем изучении взаимосвязи и взаимозависимости всех элементов природного комплекса физико-географической среды. Свои мысли, соображения Докучаев изложил в своей замечательной работе «Наши степи прежде и теперь». Центральная идея, которой проникнуто все содержание этой книги, состоит в том, что только на основе изучения п р и ч и н засухи можно разработать действительные меры борьбы с ней и спасения черноземной полосы России от повторения неурожая.

На обширном историческом материале Докучаев показал, что наша черноземная полоса несомненно подвергается, хотя и очень медленно, но упорно и неуклонно прогрессирующему и с с у ш е н и ю. Происходит же это не потому, что количество атмосферных осадков изменяется в сторону уменьшения, а вследствие других многих причин.

На водоразделах, нередко одетых древесной растительностью, существовали когда-то з а п а д и н ы наших степей, б л ю д ц а или т а р е л к о о б р а з н ы е углубления, часто даже небольшие временные озерки. Они служили в то время естественным резервуаром для снеговых и дождевых вод и естественными источниками, питавшими сотни мелких степных речек. Теперь все это уничтожено, частью вследствие развития весьма густой сети оврагов, а главным образом почти сплошной распашкой степей.

Покрывавшие наши девственные степи почти сплошной пеленой, водоупорные горные породы (глинистый лёсс, валунные глины и проч.), частью удерживающие воду на поверхности, частью же в самих себе, теперь смыты на громадных площадях южной России. На поверхности же выступили нередко сыпучие пески, рыхлые песчаники, трещиноватые известняки и проч., которые уже не в состоянии задерживать атмосферных вод.

Упомянутые пески и даже известняки и вообще приречные и приовражные местности когда-то покрывали леса на десятки верст в сторону от реки. Эти леса, защищавшие местность от размыва и ветров, скоплявшие снега, способствовавшие сохранению почвенной влаги, а вероятно, и поднятию горизонта грунтовых вод, охранявшие ключи, озера и реки от засорения, — эти, можно сказать, важнейшие, наиболее надежные и верные регуляторы атмосферных вод и жизни наших рек, озер и источников местами уменьшились в 3—5 и более раз.

Огромная часть (во многих местах вся) степи лишилась своего естественного покрова — степной, девственной, обыкновенно очень густой растительности и дерна, задерживавших массу снега и воды и прикрывавших почву от морозов и ветров. А пашни, занимающие теперь во многих местах до 90% общей площади, уничтожив свойственную чернозему и наиболее благоприятную для удержания почвенной влаги зернистую структуру, сделали его легким достоянием ветра и смывающей деятельности всевозможных вод.

Общим и неизбежным результатом всего этого явились более суровые зимы и знойные сухие лета на юге России.

«Если, — пишет ученый, — присоединить сюда факт почти повсеместного выпаживания, а отсюда медленного истощения наших почв, в том числе и чернозема, то для нас делается вполне понятным, что организм, как бы он ни был хорошо сложен, какими бы высокими природными качествами он ни был одарен, но раз, благодаря худому уходу, неправильному питанию, непомерному труду, его силы надорваны, истощены, он уже не в состоянии правильно работать, на него нельзя положиться, он может сильно пострадать от малейшей случайности, которую при другом, более нормальном состоянии, он легко бы перенес или, во всяком случае, существенно не пострадал бы и быстро оправился. Именно как раз в таком надорванном, надломленном, ненормальном состоянии находится наше южное степное земледелие.

«Но само собой разумеется, что так дело продолжаться не может... должны быть приняты самые энергичные и решительные меры, которые оздоровили бы наш сельскохозяйственный организм».

Какие же это меры, спрашивает Докучаев? И здесь он дает ясный, продуманный до существеннейших деталей ответ, как и какими путями следует поднять сельское хозяйство черноземной полосы России.

«Во-первых, эти меры должны быть целны, строго систематичны и последовательны, как сама природа; во-вторых, эти меры должны быть направлены, главным образом, к отстранению или, во всяком случае, к ослаблению именно тех причин, которые подорвали наше земледелие, иссушили наши почвы и грунтовые воды и привели в негодное состояние некоторые из наших рек; в-третьих, эти меры должны стремиться по возможности к совершенному уничтожению того зла, которое уже сделано частью стихийными силами, а частью и самим человеком».

В. В. Докучаев наметил конкретную программу научной реконструкции всего водного режима черноземной полосы России. По своей законо-

мерности и глубине она опережала самые смелые мысли его современников (И. А. Крупеников, 1948). Докучаев предлагал:

«... 1) заложить на водораздельных степных пространствах системы прудов, расположив их, главным образом, по естественным ложбинкам и блюдцам и особенно по путям естественного стока в степи весенних и дождевых вод; берега прудов должны быть обсажены деревьями;

«2) в других местах открытых степей насадить ряды живых изгородей, с небольшими, но по возможности длинными плотинами, наподобие тех, которые образуются при копании обычных канав, что несомненно будет способствовать накоплению на данном участке снега, задержанию и лучшему использованию весенних и дождевых вод;

«3) трети места открытой степи — все пески, бугры и вообще почему-либо неудобные для пашни участки, особенно если они открыты для сильных ветров, засадить сплошным лесом;

«4) испробовать различные типы артезианских и иных колодцев на степях с неодинаковой абсолютной высотой; при несомненной удаче некоторых из них получился бы новый могущественный источник для орошения, который до сих пор совершенно пропадал для сельского хозяйства».

Именно Докучаевым, наряду с Тимирязевым, впервые была высказана мысль о создании полезацинтных лесных полос в степях, а также о широком строительстве артезианских колодцев и ряде мелиоративных мероприятий.

Недаром в предисловии в книге Докучаева (1936) «Наши степи прежде и теперь» акад. В. Р. Вильямс пишет: «Эта работа есть тот огромный первый толчок, который когда-то привел в движение научно-агронOMICESкие и общественные силы и направил их по правильному научному пути. Мало осталось в СССР таких граждан, которые не знают еще, что представляет собой так называемое снегозадержание и какова его роль в деле борьбы с засухой, какова роль в этом структуры почвы, какова роль лесонасаждений в степной полосе и т. д. Но только немногие знают, что эти методы борьбы с засухой и неурожаями разработаны на основе принципов, сформулированных В. В. Докучаевым в его работе „Наши степи прежде и теперь“. В этом и состоит исключительно важное значение этой работы В. В. Докучаева».

Вместе с Докучаевым на засуху 1891—1892 гг. откликнулся его друг и соратник, крупный ученый А. А. Измаильский. В своей работе «Как высохла наша степь» он впервые широко осветил вопрос о происхождении наших степей, о современной стадии их развития, о причинах происхождения засухи и о мерах борьбы с ней. В этой работе, наряду с глубокой обработкой почвы, высоко оценивается выдающееся значение структуры почвы в деле создания наиболее благоприятного для растения водного и пищевого режимов почвы.

Измаильский, так же как и Докучаев, подчеркивает значение мероприятий, которые могут остановить дальнейшее иссушение наших степей. Он имел в виду такие из них, как артезианские колодцы, запруды, облесение в самых широких размерах и, в частности, облесение оврагов, устройство плотин в их вершинах и затем изменение самой формы поверхности почвы, имеющее целью прекращение стока атмосферной воды. Но вместе с этим Измаильский указывает на необходимость применять и более дешевые и, следовательно, более доступные меры борьбы с засухой. «Он одним из первых в нашей сельскохозяйственной литературе определил важное значение снегозадержания как громадного источника

влаги и разработал легкодоступные методы его проведения» (Коваль 1948). В числе таких методов Измаильский рекомендовал: 1) оставление на зиму стеблей гаоляна; 2) применение посевов четырехметровых полос кукурузы на поле, предназначенном под посев озимых культур; 3) осенняя вспашка полей в направлении, перпендикулярном к наибольшему склону местности; 4) поддержание поверхности почвы засеянных и незасеянных полей в возможно рыхлом состоянии; 5) очищение полей от сорной растительности и др. «Все заботы хозяина» должны быть сведены, по мнению Измаильского, к единственной цели — «по возможности увеличить ту часть атмосферной влажности, которая впитывается почвой, соответственно уменьшая количество атмосферной влаги, бесполезно стекающей с поверхности почвы».

Много сделал для борьбы с засухой также и П. А. Костычев, — этот крупнейший авторитет в вопросах сельского хозяйства и русской почвы. В трудах его содержится немало ценных материалов, главным образом по вопросам происхождения, накопления и перемещения органических веществ в черноземной почве. Он, что особенно важно, установил основы травопольной системы земледелия, агрономическое обоснование значения зернистой структуры чернозема и внес, таким образом, много ценных практических указаний.

Так, свыше пятидесяти лет тому назад великие патриоты родины, ученые Тимирязев, Докучаев, Измаильский, Костычев и другие, мечтали в дореволюционной России о перестройке сельского хозяйства степной полосы на научных основах. Они указали практические пути решения проблемы борьбы с засухой, разработали мероприятия по регулированию водного режима степных областей, созданию ползащитных лесных полос, обводнению территории и применению посевов многолетних трав.

Однако в условиях капитализма, в условиях господства помещиков-миллионы мелких единоличных крестьянских хозяйств не могли освоить даже отдельных приемов передовой агротехники. Только в условиях советского строя, при наличии крупного социалистического сельского хозяйства могла быть создана научно обоснованная система земледелия, позволяющая развивать разностороннее хозяйство с правильным соотношением всех его отраслей. Эту систему, получившую название травопольной системы земледелия, создал творец принципиально новой, советской агрономической науки академик В. Р. Вильямс. Он обобщил, развил и углубил плодотворные идеи Докучаева, Измаильского, Костычева и других передовых ученых конца XIX и начала XX в. На основе всего этого Вильямс разработал учение о травопольной системе земледелия как стройной системе-комплексе мероприятий, обеспечивающих восстановление и повышение плодородия почвы и, следовательно, повышающих урожайность сельскохозяйственных культур.

В эту систему мероприятий в качестве важнейших звеньев входят ползащитные лесонасаждения, травопольные севообороты, сооружения прудов и водоемов, развитие орошения, комплекс агротехнических мероприятий по обработке почвы, применение удобрений, посев отборными семенами приспособленных к местным условиям высокопродуктивных сортов и др.

Под плодородием почвы В. Р. Вильямс понимал ее способность одновременно и непрерывно удовлетворять зеленые растения во все время их развития необходимыми для них количествами воды и пищи в усвояемой форме. Он доказал далее, что эти основные элементы плодородия —

вода и пища — достигают своего наибольшего выражения на прочной структурной почве. Именно структурная почва является тем культурным фоном земледелия, на который накладываются и проявляют себя с наибольшей эффективностью все другие агротехнические мероприятия: обработка почвы, удобрение растений, полив, применение сортовых семян и т. д. И наоборот, «о бесструктурности почвы разбивается эффект всех без исключения агрономических мероприятий всех порядков».

Особый интерес в связи с этим представляет его глубокий анализ водного и пищевого режимов бесструктурной и структурной почвы.

В бесструктурных почвах, состоящих из плотной массы мелких, не связанных между собой пылевидных частиц, движение воды подчинено закону волосности, т. е. вода в таких почвах движется с прогрессивно затухающей скоростью от более влажной части волосного тела к сухой. В силу этого в бесструктурную почву может проникнуть, по данным В. Р. Вильямса, не более 30% влаги всякого дождя, остальные же 70% воды стекают по поверхности почвы.

Но запас влаги в почве должен быть не только большим, но и прочным, сохранен там в виде прочного запаса, не испаряемого ее поверхностью. На бесструктурных почвах, как только начинает подсыхать верхний слой, влага из более влажного горизонта по волосным сосудам поступает в верхний, более сухой слой почвы, откуда и испаряется в воздух. Следовательно, запас влаги в бесструктурной почве не только не велик, но и весьма непрочен. Поэтому урожаи хлебов на таких почвах зависят не от количества выпавших осадков, а только от частоты выпадающих дождей.

Ненормально складывается в бесструктурной почве и пищевой режим. При обильных осадках, когда почва с избытком пропитана влагой, все волосные промежутки заняты водой, вытеснившей воздух. В таких условиях разложение органического вещества с помощью аэробных бактерий происходить не может. Наоборот, в сухую погоду в бесструктурных почвах влага, как уже говорилось, быстро испаряется. На ее место в почву проникает воздух, начинается быстрый распад органического вещества, которым, однако, растение не может воспользоваться из-за отсутствия достаточного количества влаги.

В структурной почве, в которой все ее частицы связаны в отдельные комки, между комками имеются неволосные промежутки, в которые быстро проникает вода, выпадающая на поверхность почвы. При обильных осадках, когда комки почвы не могут впитать всю влагу, на дне пахотного горизонта скопляется капельно-жидкая вода, которая в дальнейшем сохраняется гораздо устойчивее. Когда замерзает почва, вода, находящаяся в комках верхнего слоя, замерзает. Из нижнего незамерзшего слоя почвы вода будет передвигаться к верхнему слою почвы в виде пара и будет сгущаться там, где имеются кристаллы воды, т. е. в комке, и, в крайнем случае, в виде инея вокруг комка. Таким образом, все неволосные промежутки между комками почвы будут свободны. Весной, во время таяния снега, вода свободно будет проникать в почву и там накапливаться в виде запаса. В структурной почве испарением воды из верхнего слоя и ограничивается все испарение, ибо в такой почве не может образоваться восходящего тока.

Прочная структурная почва обладает способностью накапливать запас воды не только от летних, но и от осенних дождей, а также из весенней снеговой воды. Этот запас, находящийся в распоряжении культурного растения, по данным В. Р. Вильямса, составляет 85% количества годовых осадков. Только с момента приобретения почвой прочной

комковатой структуры и, следовательно, обеспеченности культурного растения водой, открывается возможность получения огромного экономического эффекта от применения удобрений.

В структурной почве создаются благоприятные условия для питания растений. Здесь вода и воздух не являются антагонистами. Вода, попадая в промежутки между комками, быстро рассасывается, освобождая место воздуху. Воздух же свободно проникает на всю глубину пахотного слоя вследствие чего происходит процесс непрерывного разложения органического вещества на поверхности комков. Остальное же количество органического материала находится в виде запаса и не используется так расточительно, как в бесструктурной почве. Таким образом, в структурной почве растение имеет в большем количестве одновременно и пищу и воду.

Но придание почве прочной комковатой структуры достижимо только в травяном поле правильного севооборота. Иными словами, для периодического восстановления плодородия почвы и его дальнейшего повышения культура однолетних растений должна периодически прерываться культурой многолетних трав — смеси многолетних рыхлокустовых злаков (тимофеевка, костер, райграс, житняк, пырей нежный и др.) и многолетних бобовых (люцерна, клевер и др.). В. Р. Вильямс (1935, 1943) все время подчеркивал важность именно такой смеси трав.

Многолетние злаки развивают основную массу корневой системы в самых поверхностных слоях почвы. Корни эти как бы разбивают пахотный горизонт на бесчисленные комки и пропитывают каждый комок перегноем. Однако этот перегной обладает недостаточной прочностью. Тогда на помощь приходят многолетние бобовые растения. У них в верхних слоях почвы находятся маловетвящиеся толстые стержневые корни, которые не могут придать почве форму раздельной комковатой структуры. Зато после отмирания корни многолетних бобовых растений снабжают перегной поглощенным кальцием, и накопленный перегной, а следовательно, и комки приобретают прочность. При этом Вильямс указывает, что роль бобового не может быть заменена ни известкованием, ни внесением какого бы то ни было содержащего известь удобрения, а роль злака не может быть заменена обработкой.

Преимущества травосеяния в виде смесей злаковых и бобовых многолетних трав блестяще подтверждены экспериментальными данными Института земледелия Центрально-Черноземной полосы им. В. В. Докучаева.

Количество корневых остатков в пахотном слое (0—20 см) при посеве травосмесей среди лесных полос составило (ц/га):

	1-й год пользова- ния	2-й год пользо- вания
Люцерна . . . . .	68.9	109.9
Люцерна + житняк . . . . .	89.1	159.5
Разница в пользу травосмеси . . .	+20.2	+49.6

Это значит, как пишет Дмитриев (1947), что корневая система злаково-бобовых травосмесей может произвести и в действительности производит гораздо большую и более эффективную работу по восстановлению плодородия почвы, чем корневая система одной, например, люцерны. Это наглядно видно из данных того же института (табл. 1).

Таблица 1

Количество (в %) прочных агрегатов и перегной (по Дмитриеву, 1947)

	% прочных агрегатов размером больше 0.25 мм	В том числе размерами больше 1 мм	% перегной
Люцерна 1-го года пользования . . .	64.4	10.2	8.1
Люцерна + пырей нежный 1-го года пользования . . . . .	72.1	36.4	8.5
То же 2-го года пользования . . . . .	76.9	38.2	8.9
Сложная 5-членная травосмесь 3-го года пользования . . . . .	76.9	45.7	9.8
То же 4-го года пользования . . . . .	80.9	59.3	9.9
Природная целина (косимая) . . . . .	83.2	60.0	9.9

Интересные данные по влиянию травопольного севооборота на восстановление плодородия почвы и улучшение ее структуры получены в научном Институте зернового хозяйства Юго-Востока СССР за 1941—1942 гг. (табл. 2) из результатов работ Безенчукской опытной станции и Валуйской опытно-мелиоративной станции.

Таблица 2

	После пользования травами		
	1-й год	2-й год	3-й год
Количество корневых остатков, оставленных люцерно-житняковой смесью (ц/га) . . . . .	14.8	28.4	85
Количество водопропрочных агрегатов (%) . . . . .	5	8.3	11.8
Водопроницаемость почвы за 4 часа против парового поля по пару 306 мм на гравях (мм) . . .	516	652	778

Кроме этого, почвы полей, окаймленных лесными полосами и используемых в правильном травопольном севообороте, всегда имеют, как уже отмечалось, больший запас воды, чем почвы необлесенной степи и тем более используемые вне правильного севооборота.

Этот вывод может быть подтвержден следующими средними многолетними данными определения влажности почвы на полях, занятых различными культурами и возделываемых в различных условиях среды (по Дмитриеву, 1947). Следовательно, полезащитные лесные полосы, особенно в сочетании с правильными севооборотами, являются серьезнейшим средством регулирования водного режима почв.

	% влажности в пахотном горизонте	% влажности в подпахотном горизонте
Поле №4 травопольного севооборота среди лесных полос . . . . .	35.6	31.3
То же в открытой степи . . . . .	30.4	28.6
Соседнее поле колхоза «Высокий» в открытой степи паропропашного севооборота . . . . .	23.3	23.0

В свете этих данных, а также данных, приведенных в табл. 1 и становится очевидным, насколько благоприятные для получения высоких и устойчивых урожаев условия создаются в почве в результате осушения ственника травопольной системы земледелия.

В полном согласии с К. А. Тимирязевым акад. В. Р. Вильямс считал коренной задачей научного земледелия изучение требований растений к условиям жизни. Изучая эти требования, он установил, что условия (факторы) жизни растения делятся на две группы, воздействие на которые может быть осуществлено по-разному и составляет задачу различных областей агрономии. Необходимые для жизни и развития растений свет и тепло притекают от солнца и являются «космическими факторами». Активное воздействие на эти факторы может быть осуществлено устройством парников и теплиц, а в большом сельскохозяйственном производстве — правильным размещением растений по территории страны, а также селекцией и акклиматизацией растений.

Придавая огромное значение правильному использованию притока света и тепла, Вильямс особо подчеркивал, что человек имеет неограниченную возможность регулировать другие факторы жизни растения — доступ к нему воды и пищи. Он неоднократно указывал, что «вся задача земледелия, оставляя в стороне селекцию, сводится как раз к регулированию отношения растений к воде и к элементам пищи». Это регулирование особенно возможно в орошаемом земледелии. В. Р. Вильямс в течение всей своей научной деятельности непосредственно сотрудничал с вопросами орошения, и его труды, как совершенно справедливо отметил акад. Костяков, чрезвычайно много дают непосредственно для развития мелиоративной науки вообще (Стенографич. отчет сессии ВАСХНИЛ, 1948, стр. 454).

Учение Вильямса о создании структуры почвы и о травопольной системе земледелия получает особую важность в вопросах орошения «так как их приходится решать в условиях сухих степей, почвы которых отличаются бесструктурностью».

«Почвы степной области, — писал Василий Робертович, — могут быть рационально использованы при орошаемой культуре только в пределах пахотного слоя травопольной системы земледелия (разрядка наша, Н. Ш.). Необходимо изолировать глубокий водный режим подпочв от поверхностного водного режима пахотного слоя и изолировать их по плоскости раздела, чтобы орошаемую поверхность изолировать полностью от поверхности подорошаемой. Это возможно только посредством придания пахотному слою прочной комковатой структуры путем введения в хозяйство травопольной системы земледелия.

«Обращение степных почв в структурное состояние не только обеспечивает их от вторичного засоления; приобретенная структурность обеспечивает этим почвам возможность усвоения всего количества атмосферных осадков и защитит произведенный ими запас воды от всякой траты, помимо потребностей культурных растений. Поэтому сразу сократится количество оросительной воды».



Наряду с этим, введение травопольной системы земледелия предъявляет свои требования к режиму и к технике орошения: режим и техника орошения должны максимально отвечать условиям структурных почв, сохранять эту структуру, а также гарантировать от бесполезных потерь воды.

В. Р. Вильямс придавал в связи с этим большое значение способу полива дождеванием, считая его наиболее правильным методом борьбы с засухой, борьбы за стабилизацию урожаев.

«Идея дождевания. — как писал Василий Робертович (1935), — поконится на двух принципиально правильных агротехнических предположениях — борьбе с причинами недостатка воды в почве и искусственным приведении недостающего количества ее в случае невозможности обеспечить почве этот запас из природных источников и в борьбе с причинами наступления атмосферной засухи. Главное отличие дождевания заключается в одновременном включении второго принципа — в повышении в критические моменты развития растений относительной влажности воздуха».

Исходя из обоснованного им главного закона земледелия о равнозначности и незаменимости всех факторов (условий) сельского хозяйства, акад. В. Р. Вильямс писал: «Настоящий прогресс в сельскохозяйственном производстве возможен лишь в том случае, когда наше воздействие на условия, в которых протекает производство, направлено одновременно на весь комплекс его условий. Этот комплекс представляет одно органическое целое, все элементы которого связаны неразрывно. Воздействие на один из этих элементов неминуемо влечет за собой необходимость воздействия и на все остальные. Раз этого нет, мы неминуемо сталкиваемся с „законом убывающего плодородия почвы“» (Вильямс, 1927).

Из закона равнозначности всех условий сельского хозяйства вытекает также, что все элементы и травопольной системы земледелия находятся в теснейшей связи и взаимозависимости. «Если, — говорил Вильямс, — системой наших мероприятий останется неохваченным хотя бы одно какое-нибудь условие, так мы сейчас же столкнемся с падением эффективности наших мероприятий». Достаточно, упустить хотя бы один из элементов, и неминуемо будет ослаблено действие всех других элементов, снизится урожай.

Так, например, в колхозе Красный партизан, Ново-Анненского р-на, Сталинградской области, получен в засушливом 1946 г. следующий урожай в центнерах с га (Винниченко и Елагин, 1948):

Вспашка зяби плугом с предплужником в сочетании со снегозадержанием и удобрением . . . . .	9.3
«Те же мероприятия, но при вспашке плугом без предплужника . . . . .	5.3
Облеванная вспашка без предплужника, без снегозадержания и без удобрения.	3.6

Лучшим примером научного ведения сельского хозяйства является работа Института земледелия Центрально-Черноземной полосы им. В. В. Докучаева (Каменная степь Воронежской обл.). Этот Институт на протяжении ряда лет, осуществляя травопольную систему земледелия, практически доказал не только возможность получения высоких урожаев, но и систематическое повышение их по мере освоения травопольной системы земледелия (Крылов, 1947).

В засушливом 1946 г., когда климатические условия в районе Каменностепной станции были более тяжелые, чем в 1921 г. и даже в 1891 г., при почти полном выгорании посевов во многих окружающих

Таблица 3

Урожай яровой пшеницы (ц/га)

Институт земледелия Центрально-Черноземной полосы им. В. В. Докучаева

	В открытой степи		Среди лесных полос	
	без удобрений	с удобрениями	без удобрений	с удобрениями
По пласту злаково-бобовых травосмесей . . . . .	18.1	21.2	25.3	30.5
По другим предшественникам (яровые, пропашные) . . . . .	16.8	18.9	20.6	22.4
Разница . . . . .	1.3	2.3	4.7	8.1

колхозах, урожай среди лесных полос, прошедших паровую обработку и подвергавшихся воздействию многолетних трав, составил (ц/га): озимая пшеница 16.52, озимая рожь 14.97, яровая пшеница 10.62, овес 15.75, просо 16.43, горох 8.2, чечевица 9.5, чина 10.8, фасоль 8.8, подсолнечник 21.2, многолетние травы (зеленой массы) 88.2, суданка на сено 117.0, свекла кормовая 188.0.

Как указал П. П. Лобанов, «учение Мичурина и Вильямса непрерывно развивается, и в этом развитии большая заслуга Лысенко. Он умело соединил учение Тимирязева—Мичурина о формообразовании и изменении природы растений и животных с учением Докучаева—Костычева—Вильямса о почвообразовании и методах повышения плодородия почв...» (Стенографический отчет сессии ВАСХНИЛ, стр. 461, 1948).

Т. Д. Лысенко создал общепризнанную теорию стадийного развития растений, давшую возможность вскрыть закономерности развития растительных организмов, управлять условиями их жизни. Т. Д. Лысенко показал, что стадии развития характеризуются и обуславливаются прежде всего сменой требований, которые предъявляются развивающимся растением к условиям окружающей среды. Изучив эти требования, мы можем управлять развитием растений, что имеет огромное значение в практике сельского хозяйства.

Однако акад. Лысенко различает «условия существования» процесса развития как от «среды обитания» растения, так и от внешних «факторов воздействия». Не все в «среде обитания» является факторами, действительно влияющими на ход развития организма. И не всякий «фактор воздействия» является «условием существования» развития организма.

«Условия существования» цикла развития растения — это те существенные условия, без которых нет развития стадий, их органов и признаков в поступательном ходе растений к репродукции. «Условия существования» цикла развития растения — это результат многотысячелетней истории организмов, творимой естественным отбором. Связь организмов с условиями существования этапов развития растений включает в себя созданную естественным отбором приспособительную приспособленность организма к этим условиям, а следовательно и «требования» организмами этих условий как необходимой предпосылки этапов своего индивидуального развития». (Лысенко, 1948, стр. 59).

## 2. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАСТЕНИЙ, ВЫРАЩЕННЫХ В УСЛОВИЯХ ПРИМЕНЕНИЯ ТРАВПОЛЬНОЙ СИСТЕМЫ ЗЕМЛЕДЕЛИЯ

В связи с развитием орошения и насущными задачами борьбы с засухой давно ощущалась необходимость изучения физиологии и поливного растения. Однако недостаточные знания состояния растений в различные периоды их жизни, совпадающие как с засухой, так и повышенным водоснабжением (поливами), приводили к чисто эмпирическому установлению приемов орошения. Многочисленные физиологические исследования, в которых затрагивались отдельные физиологические функции изолированно от других важнейших процессов жизнедеятельности растения как целого организма, не дали и не могли дать положительного результата.

Начавшиеся с 1931—1932 гг. более широкие физиологические исследования с целью научной разработки приемов орошения для важнейших сельскохозяйственных культур проводились на низком агротехническом фоне, вне травполевой системы земледелия, как правило, на бесструктурных почвах. Естественно, что при таких обстоятельствах основная цель и не могла быть достигнута. Такие исследования, будучи, кроме того, поставлены в узкие рамки твердо установленных схем опыта (обычно полива), направлены были на изучение лишь сроков и норм полива в пределах этой схемы. Они поэтому ограничивались в большинстве случаев простой регистрацией пригодности или непригодности существующего гидромодуля, но не искали новых путей дальнейшего повышения урожая пшеницы на основе физиологического изучения поведения растений в иных, резко отличных от обычных данных, условиях водоснабжения и минерального питания.

Вследствие игнорирования со стороны многих научно-исследовательских учреждений указанных выше мероприятий по борьбе с засухой, выполняемых теперь «комплексом Докучаева—Костычева—Вильямса», исследования носили, повторяю, эмпирический характер. Немудрено, что и урожай при этом получали невысокие.

Стахановцы орошаемого земледелия, применявшие систему агротехнических мероприятий этого комплекса, обеспечивающую культурное растение максимальным количеством влаги, пищи (и света), достигли исключительно высоких по тому времени (1935) урожаев яровой пшеницы при орошении до 50 ц/га. Подобных же результатов, при соблюдении таких же условий, добился и ряд научно-исследовательских учреждений (Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева Академии Наук СССР, Всесоюзный Институт зернового хозяйства, Саратов, и др.). Стахановцы и научные работники строили эту систему на основании учения Тимирязева, Докучаева, Вильямса, Мичурина и Лысенко.

Они задумывались, спрашивали, что же нужно для обеспечения урожая? На этот вопрос Тимирязев, как известно, отвечал:

«Прежде всего, конечно, знакомство с потребностями растения и умение их удовлетворить, а затем уже — изыскание наиболее выгодных условий разрешения этой задачи при помощи средств, имеющихся под рукой» (Тимирязев, Соч. т. III, стр. 50).

Но как же узнать потребности растения, на каком языке, в случае сомнения, спросить у растения его «мнение», знакомство с которым считал необходимым еще основоположник научного земледелия и учитель Тимирязева — Буссенго? К. А. Тимирязев дал на этот вопрос исчерпывающий ответ: «Только опыт прямой, точный, физиологический опыт

над данным растением, над данной почвой и удобрением один вполне разрешает все вопросы» (там же, стр. 55). И тут же Тимирязев словами одного из лучших представителей научного земледелия, Грандо, говорит: «Если вникнуть в сущность дела, то все задачи земледелия сводятся к определению и возможно строгому осуществлению условий питания растений» (там же, стр. 17 и 124). Непонимание или, в других случаях, игнорирование этой коренной истины служило также причиной низких урожаев пшеницы даже на орошаемых площадях. Успех стахановцев полей, опрокинувших старые «нормы» урожайности, по существу неразрывно связан, повторяем, с осуществлением важнейшего закона агрономии, сформулированного акад. В. Р. Вильямсом (1927): «Условие получения высоких урожаев — это одновременность и непрерывность снабжения растений максимально потребным количеством воды и пищи».

На вопрос, когда же давать растениям воду и пищу в максимальном потребном количестве, отвечают опыты, в которых процессы питания растений изучались в связи с их стадийным развитием. Из теории стадийного развития акад. Т. Д. Лысенко (1936) известно, что наибольшая продуктивность растений как результат взаимодействия растительного организма с изменяющимися условиями среды, определяется в первую очередь оптимальным соотношением между ростом и развитием. В природной обстановке засушливых районов СССР довольно часто наблюдается нарушение этого соотношения, а именно: при медленном росте развитие идет чрезвычайно быстро. Это нарушение служит одной из главных причин снижения урожая хлебных злаков в засушливые годы. И когда в исследовательских работах стал на деле применяться принцип создания оптимальных условий (свет, вода, питательные вещества) в каждой стадии развития растений, тогда они дали разительные результаты. Так, в течение 4 лет на опытных посевах Института зернового хозяйства Юго-Востока СССР были получены при орошении следующие максимальные урожаи яровой пшеницы: в 1936 г. 57,4 ц/га, в 1937 г. 47 ц, в 1938 г. 53,5 ц, в 1939 г. 53,6 ц (Александров, 1944). Проведенные на той же теоретической основе полевые опыты Института физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР в Куйбышевской области дали примерно сходные результаты: в 1937 г. 51,7 ц/га, в 1938 г. 46,8 ц, в 1939 г. 50,8 ц.

Мы располагаем сейчас большим количеством фактов, которые позволяют вскрыть приспособительное значение многообразных изменений, возникающих у растений под влиянием орошения и удобрений. Только в свете правильного представления о сущности приспособительных особенностей растений, выращенных в условиях высокого плодородия, возможно построение агротехники и селекции, направленное на максимальное продуктивное использование воды и питательных веществ. И, наоборот, только на полях с передовой агротехникой, обеспечивающей получение высоких урожаев, можно изучить отличительные, приспособительные особенности культурного растения (Беликов, 1940).

1. Наиболее ценный материал в этом отношении мы получили в 1937 г., когда проводились наши исследования совместно с Куйбышевским сельскохозяйственным институтом в Кинеле, Куйбышевской обл. Полевой участок расположен был вблизи реки Кинель. Со стороны господствующих ветров он защищен посадками деревьев и прибрежным лесом. Почва — карбонатный чернозем, структурная. Метеорологические условия сложились в благоприятную сторону. В течение всего мая почти ежедневно проходили дожди, принесшие 97,1 мм осадков, в июне выпало 25,3 мм, и в июле 18,4 мм.

Первый полив был дан 7 июня, в период кущения (конец) яровой пшеницы Гордеиформе 0189, второй — 27 июня, в период начала колошения. Проведение дополнительно к естественным осадкам двух поливов на глубину промачивания, равную 80 см, обеспечило в течение всего вегетационного периода оптимальную влажность в слое почвы 0—60 см, которая и не спускалась ниже 20%, при мертвом запасе 13.5%. Таким образом, дача двух поливов обеспечила пшенице в общем бесперебойное водоснабжение.

Для создания аналогичного питательного режима на фоне (перед весенней перепашкой) фосфорного удобрения (суперфосфат) 90 кг на га внесли аммонийная селитра перед первым и вторым поливами по 45 кг действующего вещества на га. Детальные физиологические исследования показали, что действие всех многообразных окружающих условий на динамику суточных изменений функций листа определяется тем, насколько эти факторы обуславливают или ограничивают питание и рост растения.

В том случае, когда эти факторы неблагоприятны для питания и роста растений, интенсивная деятельность листа приурочена к немногим, обычно утренним часам дня. В полуденные часы у этих растений наблюдается депрессия всех важнейших функций листа: содержания воды, интенсивности транспирации, фотосинтеза, дыхания и проч. Наблюдается, судя по отношению  $\frac{\text{сахароза}}{\text{моноза}}$ , преобладание гидролиза над син-

тезом. Уменьшается в динамике содержание общего и белкового азота.

Подобное поведение листа можно назвать, по выражению П. С. Беликова (1940), «суточной эфемерностью» и рассматривать как один из признаков ксерофитности. Ибо, подобно тому, как приуроченность роста и интенсивного питания к короткому времени, обычно к немногим утренним дням, стала приспособительной чертой многих степных и пустынных растений, так и в индивидуальной жизни огромного числа самых разнообразных растений, воспитываемых в неблагоприятных условиях питания, вырабатывается способность осуществлять функции листа в немногие утренние часы, иногда и вечерние. Одновершинную резко ниспадающую кривую дневного хода физиологических процессов, протекающих в листе, таким образом, необходимо рассматривать как один из существенных показателей отсутствия благоприятных условий питания.

2. Наоборот, у растений, выращиваемых в условиях бесперебойного снабжения водой и питательными веществами, развиваются признаки, характерные для мезофитов: высокое содержание воды в листьях, относительно небольшие колебания запасов ее в течение дня, наличие повышенной интенсивности важнейших физиологических процессов как в утренние, так и в вечерние часы, отсутствие подавленности их в полуденные жаркие часы. Наблюдается также интенсивная, непрерывно нарастающая в течение дня синтезирующая активность, выраженная коэффициентом  $\frac{\text{сахароза}}{\text{моноза}}$ . Повышается в динамике количество общего и белкового азота в растении.

Такие растения, приобретая мезофитность и теряя жаростойкость, вместе с тем приобретают свойство осуществлять интенсивное питание, почти непрерываемое в течение всего дня. Следовательно, одновершинную кривую с подъемом в утренние часы, реже двувершинную, но в обоих случаях с плавным ходом физиологических процессов, нужно считать признаком наличия оптимальных или близких к ним условий питания

растений. Мезофильность, таким образом, не является простой реакцией на высокое содержание воды в почве, она тесно связана со всеми условиями, необходимыми для интенсивного обмена веществ и формирования.

3. Наконец, оптимальные условия одного водоснабжения, без применения удобрений (орошаемые, неудобренные пшеницы). В таких условиях повышенная интенсивность физиологических процессов имеет место в утренние и предвечерние часы. В полуденные часы наблюдается заметная, а в крайних случаях напряжения атмосферных факторов резкая их подавленность. Обычная двувершинная кривая с заметными колебаниями в течение дня характеризует этот промежуточный случай.

4. В условиях бесперебойного снабжения растений водой и минеральными веществами у яровой пшеницы развиваются анатомические особенности в сторону усиления ее синтетической деятельности: увеличение площади обкладки вокруг мелких жилок и одновременно площади малых пучков, уменьшение соотношения киселмы к флоэме за счет увеличения последней, увеличение палисадной паренхимы и др.

Все эти анатомические особенности у яровой пшеницы в значительной степени способствуют наиболее продуктивному использованию резко повышенного количества воды и питательных веществ, а это в свою очередь неразрывно связано с более интенсивным накоплением сухой массы и увеличением урожая зерна.

Для иллюстрации приведем данные по урожайности (табл. 4).

Таблица 4  
Урожай яровой пшеницы Гордееформ: 0189

№ п/п.		Урожай зерна (ц/га) $M \pm m$	Абсолютный вес 1000 зерен (г)
	При двух поливах: кушение + начало колошения		
1	$P_{90}$ перед весенней перепашкой + $N_{45}$ перед 1-м поливом + $N_{45}$ перед 2-м поливом . . . . .	$51.7 \pm 0.38$	41.56
2	$P_{90}$ перед весенней перепашкой + $N_{45}$ перед 1-м поливом . . . . .	$46.7 \pm 0.50$	40.45
3	$P_{90}N_{90}$ перед весенней перепашкой . . . . .	$45.3 \pm 0.37$	39.80
4	Поливная, неудобренная . . . . .	$27.2 \pm 0.45$	38.90
5	Неполивная, неудобренная . . . . .	$14.6 \pm 0.23$	37.54

Таким образом, мы видим, что, чем полнее удовлетворяются требования растений в воде и пище, тем сильнее проявляются у них мезофильные свойства и тем больше повышается урожай и качество зерна. Но одним из главных препятствий к дальнейшему повышению урожайности орошаемых пшениц до самого последнего времени являлось отсутствие в первую очередь сортов пшениц, выведенных специально для орошаемых условий. Подавляющее большинство из них, если не сказать все, оказалось неспособным использовать благоприятные условия высокой агротехники вследствие полегания. Сильно изменилось поведение различных сортов и пшениц по мере освоения травопольного севооборота, обнаружилась полная непригодность некоторых из них к новым условиям жизни. Изменения в микроклимате и состоянии влажности

почвы, вызываемые орошением, создают среду, как известно, резко отличающуюся от тех условий, при которых проходило выведение большинства ныне существующих культурных сортов. Поэтому при выращивании их в орошаемых условиях мы неизбежно сталкиваемся с переделкой природы этих растений и прежде всего с переделкой потребности их в воде, ибо, как указывает Т. Д. Лысенко (1948), каждый сорт растения для своего развития требует своих условий среды, в той или иной степени отличных от условий, требуемых растениями другого сорта.

В орошаемых условиях открывается возможность управлять всеми основными факторами роста — водой, удобрениями и температурой (через создание микроклимата). В этих условиях надо строить так агрохимию и подбирать такие сорта, чтобы максимально развивать мезофитные свойства культурных растений. Подбор мезофитных растений для орошаемых земель и максимальное выявление мезофильности у них в процессе выращивания должны открыть новые возможности на пути резкого повышения урожайности поливных растений. Да и собственно «вся культура с.-х. растений, применяемая издавна человеком, т. е. обработка почвы, удобрение и т. д. представляет собой комплекс приемов, направленных к созданию мезофитных растительных организмов. Мезофиты из всех форм наземной растительности наиболее плодотворны. Следовательно, некоторые культуры, так сказать, омезофиченные культурой ксерофиты» (Александров и Цхакая, 1926).

Таким образом, подбор мезофитных растений для орошаемых земель и максимальное выявление мезофильности у них в процессе выращивания должно открыть новые возможности на пути резкого повышения урожайности поливных растений.

Однако такие возможности могут быть решены только в условиях бесперебойного снабжения растений водой и питательными веществами, т. е. в том случае, когда имеется в достаточном количестве поливная вода. В случае же, когда из-за недостатка поливной воды приходится применять несколько жесткий гидромодуль, — необходимо обращать внимание на подбор переходных форм — от ксерофитов к мезофитам.

Остановимся несколько подробнее на характеристике мезофитов. Прежде всего о местообитании их. Оно отличается не только количеством доступной для растения воды, но и лучшими условиями для корневого и воздушного питания растения. Еще Варминг (1901) обращал внимание на то, что почва в местах произрастания мезофитов всегда отличается богатством гумуса, что распространение мезофильных сообществ часто связано с возделанной, т. е. культурной почвой, особенно в умеренных странах.

В своей интересной монографии по экологии растений Средней Азии Коровин (1934) отмечает, что среди обширных земель пустынь наиболее благоприятны для окультивирования и пригодны для поливного земледелия прежде всего почвы, к которым приурочено развитие пустынных мезофитов (эфемеров). Наконец, в основах ботанической географии Вальтера — Алексина (1936) мы находим весьма важное указание на особенность воздушного питания мезофитов. Авторы обращают внимание на то, что в местах произрастания мезофитов велико дыхание почв. С последним обстоятельством связано, по их мнению, расположение устьиц у большинства мезофитов на нижней стороне листа, что позволяет перехватывать углекислоту, поднимаемую из почвы восходящими токами. Можно предположить далее, что благоприятная сопряженность корневого и воздушного питания мезофитов осуществляется не только в связи с одновременным наличием воды, азота и зольных элементов в почве, угле-

кислоты — в воздухе, но и благодаря взаимообусловленности этих процессов в самом растении. Последнее обстоятельство иллюстрируется, в частности, опытами Мюллера (Müller, 1932), который, выращивая горчицу в водных культурах при высоких дозах азота, наблюдал у этих растений повышенное углеродное питание, а также опытами Алексеева (1940), который показал, что коллоиды клеток корней, испытавших временную засуху, утрачивают способность к адсорбции минеральных элементов. Одновременное наличие воды, элементов минерального и воздушного питания в местах распространения мезофитов, а равно взаимообусловленность водного обмена, корневого и воздушного питания в самом растении, — позволяет прийти к выводу, что, чем культурнее почвы (в определении Вильямса, 1938), тем более благоприятны они для развития мезофитных растений. Сама эволюция культурных растений — это по существу превращение ксерофитов в мезофиты, это приспособление к культурным условиям. В современном понимании мезофитности в эколого-физиологическом смысле Генкель (1946) недаром совершенно правильно подчеркивает не только условия местообитания, но и характер реакции самого растения на эти условия. Так, в работе Рубина и Лутиковой (1937) были подвергнуты биохимическому изучению три расы свеклы: кормовая, столовая и сахарная. Отмечено постепенное нарастание синтезирующей активности инвертазы, причем самая высокая синтезирующая активность была у самой культурной свеклы — сахарной.

Аналогичное явление подметили в разведывательных опытах Книжничев и Палилова (1940). Оказалось, что у мягких пшениц в сравнении с твердыми, синтетическая активность инвертазы выше.

В опытах Шейбе (Scheibe, 1927) изучалась интенсивность транспирации как показатель ксерофитности у различных по степени культурности сортов пшениц. Установлено, что у *Triticum dicoccoides* (дикой полбы) транспирация выше, чем у *Tr. dicoccum* (культурной полбы), у *Tr. dicoccum* выше, чем у *Tr. durum* (твердой пшеницы).

Так как опыты были проведены в водных культурах, т. е. в условиях обильного водоснабжения, то автор, основываясь на уже известном в литературе (Максимов, 1916, 1926) факте (у ксерофитов в условиях хорошего водоснабжения — интенсивная транспирация), — делает вывод, что наиболее примитивные формы пшениц отличаются наибольшей ксерофитностью. К этому нужно добавить заключение Фляксбергера (1938) о том, что среди наиболее культурного вида пшеницы *Tr. turgidum* обладающего способностью к наибольшему росту, нет ни одной ксерофитной расы, между тем, как все расы диких полб (*Tr. dicoccoides*) и все расы диких однозернянок (*Tr. spontaneum*) засухоустойчивы (ксерофильны).

Все приведенные выше данные позволяют видеть самую существенную особенность мезофитности в способности к наилучшему питанию и росту. Эта особенность мезофитов отличает их от ксерофитов не только с количественной стороны, но и с качественной.

Все важнейшие функции листа (фотосинтез, транспирация и т. п.) у мезофильных растений, как уже отмечалось, изменяются в течение дня параллельно с нарастанием и убылью напряженности метеорологических факторов, в результате чего эти растения не имеют, по выражению Лорха (1940), «простоев», дневная динамика физиологических процессов, определяющих питание растения, имеет одновершинную кривую. У растений, поставленных в условия, при которых развиваются ксерофильные свойства, дневная динамика физиологических функций листа выражается ниспадающей кривой с максимумом в утренние часы, или двувершинной кривой с провалом в полуденные часы. Необходимость приурочивать



интенсивный ход физиологических процессов к немногим утренним или послеполуденным часам, вызываемая у ксерофитных растений частым отсутствием в окружающей среде нужных условий для питания и роста, делает их способными, как пишут Келлер (1938) и Культиасов (1938), быстро перестраиваться от одной крайности к другой. Поэтому амплитуда колебания интенсивности физиологических процессов на протяжении дня у ксерофильных растений гораздо больше, чем у мезофильных. Об этом говорят данные по фотосинтезу Курсанова (1933), по транспирации Бозиана (Bosian, 1933) и мн. др.

Следовательно, поскольку в условиях бесперебойного снабжения растений водой и пищей на базе высокого агротехнического фона в целом развиваются у пшениц мезофитные свойства, то селекцию и отбор сортов для орошаемого земледелия необходимо вести с учетом этих свойств.

Такие сорта должны в итоге обладать: а) способностью благодаря перечисленным свойствам максимально использовать повышенные количества воды и питательных веществ в почве и давать в соответствии с этим резко повышенные урожаи; б) стойкостью к полеганию и в) стойкостью к грибным заболеваниям.

Исключительный интерес в этом отношении представляет ветвистая пшеница, занимавшая в 1948 г. в Горках Ленинских (Научно-экспериментальная база ВАСХНИЛ) 12 гектаров и дающая урожаи до 100 центнеров с гектара. Редкое стояние этой пшеницы — 200 колосоносных стеблей на 1 м<sup>2</sup> и отсюда хорошая освещенность растений, исключает ее полегание. С другой стороны, необычайно высокий средний вес зерен одного колоса (5—6 г) обеспечивает при правильной хорошей агротехнике получение исключительно высокого урожая.

Изучение особенностей минерального питания и водного режима (орошение) ветвистой пшеницы, ее устойчивости к неблагоприятным условиям внешней среды и т. д. применительно к отдельным стадиям и фазам развития — должно составить одну из главных задач физиологов. Это позволит в свою очередь изучить условия развития органов, признаков и свойств ветвистой пшеницы как наиболее продуктивной формы злаковых культур.

Сочетая учение Мичурина—Лысенко о переделке природы растений комплексом агрономических мероприятий Докучаева—Костычева—Вильямса, агробиологическая наука является ныне теоретической базой практического решения важнейших вопросов развития сельского хозяйства (Бенедиктов, 1949). «Эта наука, вскрывающая законы развития живой природы при помощи единственно правильного метода, метода диалектического материализма, открыла практически безграничные перспективы повышения урожайности сельскохозяйственных культур» (Пешкова газ. «Известия» от 12 XI 1948). Именно поэтому ее крупнейшие достижения положены в основу величайшего документа Сталинской эпохи — постановления Совета Министров СССР и ЦК ВКП(б) «О плане пятилетних заданий по лесозащитных лесонасаждений, внедрения травопольных севооборотов, строительства прудов и водоемов для обеспечения высоких и устойчивых урожаев в степных и лесостепных районах европейской части СССР». Осуществление этого грандиозного государственного плана, принятием которого объявлена война засухе и неурожаям в степных и лесостепных районах Европейской части нашей страны, выведет наше сельское хозяйство на прямой путь высоких и устойчивых урожаев, сделает труд колхозников высокопроизводительным и во многом поднимет экономическое могущество Советского Союза» (Молотов, 1948). Советские люди увидели

в этом грандиозном плане преобразования природы исторический документ, открывающий широкий путь к изобилию продовольствия в нашей стране, к ускорению перехода от социализма к коммунизму.

А какую огромную роль играет наука в строительстве коммунизма, если она служит народу, — наглядно свидетельствуют материалы сессии Всесоюзной Академии сельскохозяйственных наук им. В. И. Ленина (см. Стенографический отчет сессии ВАСХНИЛ 31 июля—7 августа 1948 г.). В докладе акад. Т. Д. Лысенко «О положении в биологической науке», одобренном ЦК ВКП(б), и выступлениях ученых-мичуринцев подведены итоги многолетней острой теоретической борьбы между материалистической, мичуринской и идеалистической, реакционной, вейсманистской (менделеевско-моргановской) концепциями. Сессия показала полное торжество мичуринского направления над морганизмом-менделизмом, она показала, что «советская агробиологическая наука развивается и стремительно движется вперед» (Глуценко, 1948).

В свете постановления Совета Министров и ЦК ВКП(б) «О плане полевых работ и по защите лесонасаждений...» перед научно-исследовательскими учреждениями встают новые, чрезвычайно важные задачи. При наличии в природе комплекса Докучаева—Костычева—Вильямса, т. е. травопольной системы земледелия, по-иному должны быть разрешены на базе стадийного развития вопросы водного и питательного режимов сельскохозяйственных растений, должны быть выявлены новые высокопродуктивные формы растений, приспособленных к данным условиям. К раскрытию закономерностей жизни и развития растений призывает и учит биологов мичуринская наука. И как проникновенны и глубоки слова В. Р. Вильямса (1939): «Без преувеличения можно утверждать, что мы становимся реальными „господами природы“... потому что научаемся объективно понимать законы природы и пользоваться ими в интересах современных и грядущих поколений нашей социалистической родины. Это стало возможным только в нашей стране, стране, где безраздельно господствует великая теория Маркса—Энгельса—Ленина—Сталина...».

#### ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Г. и К. Г. Цхакая, 1926. К проблеме о степени пластичности листьев и возникновении структуры. Тр. с.-х. оп. учрежд. Дона и Сев. Кавказа, 9, стр. 251—258.
- Алексеев А. М., 1940. Работы кафедры физиологии растений Казанского университета по проблеме засухи и водного режима растений. Докл. на расшир. засед. Уч. сов. Инст. физиол. раст. АН СССР 14 IX.
- Алемков А., 1941. Орошение яровой пшеницы дождеванием. Саратовск. обл. Гос. изд.
- Бенедиктов И., 1949. К новому подъему социалистического земледелия и животноводства. Газ. «Известия», № 48 (9888), от 27 II.
- Вальтер Г. и В. В. Алехин, 1936. Основы ботанической географии.
- Варминг Е., 1931. Экологическая география растений. Пер. с нем.
- Вильямс В. Р., акад., 1935. Травопольная система земледелия на орошаемых землях. Сельхозгиз.
- Вильямс В. Р., 1938. Травопольная система земледелия. Воронеж.
- Вильямс В. Р., 1939. За новые успехи в советской агрономической науке. Газ. «Соц. земледелие», № 237 (3223).
- Вильямс В. Р., 1943. Основы земледелия. Сельхозгиз, М.
- Вильямс В. Р., 1947. Основы травопольной системы земледелия. Сов. агрономия, № 7, 3—8.
- Вильямс В. Р. и З. С. Филиппович, 1936. В. В. Докучаев в борьбе с засухой. (См. ниже: Докучаев, 1936, стр. 5—18).
- Вильямс В. Р. и А. Я. Буш, 1937. Недостатки введения севооборотов и задачи в третьей пятилетке. Журн. «Соц. реконстр. с. х.», № 6.

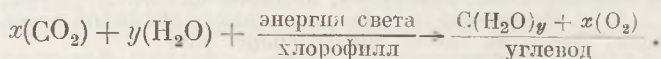
- Винниченко И. и И. Елагин, 1948. Наши степи прежде, теперь и в будущем. Газ. «Известия», № 260 (9790) от 2 XI.
- Генкель П. А., 1946. Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения. Тр. Инст. физиолог. раст. им. К. А. Тимирязева АН СССР, 5, вып. 1.
- Глуценко И., 1948. Победа мичуринской биологии. Газ. «Известия», № 221 (9751) от 17 IX.
- Дмитриев В. С., 1947. Севообороты и система земледелия. Госпланиздат, М.
- Докучаев В. В., 1936. Наши степи прежде и теперь. Под ред. и с предисл. акад. В. Р. Вильямса, доц. З. С. Филипповича. Сельхозгиз, М.—Л.
- Измайльский А. А., 1937. Как высохла наша степь. Сельхозгиз, М.—Л.
- Келлер Б. А., 1938. Растение и среда, экологические типы и жизненные формы. Растительность СССР, 1, 4—13.
- Княгиничев М. И. и Ю. К. Паллола, 1940. Синтетическая и гидробиологическая активность инвертазы зеленых частей пшеничного растения. Докл. ВАСХНИЛ. Растениеводство, вып. 4, 26—28.
- Копаль Т. А., 1948. Борьба с засухой. Из истории русской агрономии. Сельхозгиз, М.
- Коровин Е. П., 1934. Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. Криволинейная система земледелия в борьбе с засухой. Воронежск. обл. книгоизд.
- Крылов А. В., 1947. Травопольная система земледелия в борьбе с засухой. Воронежск. обл. книгоизд.
- Крупеников И. А., 1948. В. В. Докучаев. 1846—1903. Серия «Жизнь замечательных людей», изд. «Молодая гвардия».
- Культясов М. В., 1938. Тау-сагыз и экологические основы введения его в культуру. Изд. АН СССР.
- Курбанов А. Л., 1933. Über den Einfluss der Kohlenhydrate auf den Tagesverlauf der Photosynthese. Planta, 20, 3, 535—548.
- Лорх А. Г., 1940. Некоторые способы управления динамикой накопления урожая картофеля. Докл. на совещ. по физиолог. раст.
- Лысенко Т. Д., 1936, 1937. Теоретические основы яровизации. Сельхозгиз, М., 1—151.
- Лысенко Т. Д., 1948. Агробиология. Сельхозгиз.
- Максимов Н. А., 1916. Опыт сравнительного изучения испарения у ксерофитов и мезофитов. Журн. Русск. бот. общ., 1, 56—75.
- Максимов Н. А., 1926. Физиологические основы засухоустойчивости растений. Тр. пр. бот. и селек. Прил. 26. Л., 1—436.
- Максимов Н. А., 1944. Развитие учения о водном режиме и засухоустойчивости растений от Тимирязева до наших дней. Тимирязевские чтения. Изд. АН СССР.
- Максимов Н. А., Л. Бадриева и В. Симонова, 1917. Интенсивность транспирации и быстрота расходования водного запаса у растений различных экологических типов. Тр. Тифл. бот. сада, 19, 109—138.
- Молотов В. М., 1948. Доклад на торжественном заседании Московского Совета 6 ноября 1948 г.
- «Мощный подъем сельского хозяйства». Перед. ст. газ. «Известия», № 268 (9798) от 12 XI 1948.
- Научный отчет Института зернового хозяйства Юго-Востока СССР, 1941—1942 гг. Саратов, 1944.
- Рубин Б. А. и О. Г. Лутикова, 1937. О биологической роли ферментов в растениях. I. Направленность действия сахарозы как фактор сахаронакопления. Биохимия, 2, 2, 423.
- Стенографический отчет сессии Всесоюзной Академии сельскохозяйственных наук им. В. И. Ленина 31 июля — 7 августа 1948 г. «О положении в биологической науке». Сельхозгиз, М.
- Тимирязев К. А., 1937. Соч. III. Земледелие и физиология растений.
- Фляксберггер К. А., 1938. Пшеницы. Монография. Сельхозгиз, 1938.
- Bosian G., 1933. Assimilations und Transpirationsbestimmungen an Pflanzen. Zeitschr. f. Bot., 26, H. 5—6.
- Müller D., 1932. Analyse der verminderten Stoffproduktion bei Stickstoffmangel. Planta, 16, 1.
- Scheibe A., 1927. Morphologisch physiologische Untersuchungen über die Transpirationsverhältnisse bei der Gattung Triticum und deren Auswertung für Pflanzenzucht und Kulturpflanzen ökologie. Angew. Bot., 9, 199—281.

## ОСНОВНЫЕ ПРОБЛЕМЫ ФОТОСИНТЕЗА

А. А. Ничипорович

После того как в 1771 г. был открыт у растений процесс, получивший впоследствии название фотосинтеза, понадобилось более 100 лет интенсивного труда многих исследователей, чтобы были выяснены только наиболее основные и общие закономерности этого процесса.

Совокупность многочисленных и важных фактов, полученных за время с момента открытия фотосинтеза и до начала XX в., дала возможность изобразить процесс следующей суммарной формулой:



Ряд фактов говорил о том, что сложный процесс фотосинтеза осуществляется в несколько стадий с образованием промежуточных продуктов и с протеканием промежуточных и побочных реакций.

На этот счет высказывались различные предположения и гипотезы, из которых наибольшее распространение получила гипотеза Байера, считавшего, что непосредственным продуктом фотосинтеза является муравьиный альдегид (формальдегид —  $\text{CH}_2\text{O}$ ), который затем конденсируется с образованием углеводов.

Однако самому Байеру и другим исследователям не удалось ни бесспорно доказать образование формальдегида в растениях в процессе фотосинтеза, ни заменить процесс фотосинтеза питанием растения формальдегидом.

Таким образом, гипотеза Байера, хотя и получила широкое признание, но правильность ее не была доказана экспериментально. Тем более не увенчались успехом многочисленные попытки воспроизвести процесс фотосинтеза *in vitro*.

В дальнейшем (с начала XX в. и до настоящего времени) изучению процесса фотосинтеза было посвящено большое число работ. В результате этого накоплено громадное число фактов, значительно расширяющих наши представления об особенностях, закономерностях и механизме этого процесса. Однако и сейчас многое остается неизвестным, и мы так же, как и раньше, не можем воспроизводить этот процесс в искусственных системах.

Таким образом, возник и сохранил свою актуальность до настоящего времени вопрос об изучении механизма фотосинтеза, вопрос, критерием успешного разрешения которого будет умение воспроизводить его *in vitro*.

Вряд ли можно переоценить значение работ в этой области, если представить себе, что успешное разрешение вопроса дало бы возможность использовать даровые, практически неиссякаемые и повсеместно распространенные источники «сырья» (углекислый газ воздуха, вода, азот атмосферы) и энергии (солнечный свет) для производства органических веществ

разнообразного назначения, не говоря уже о возможностях более рационально использовать способность к фотосинтезу зеленых растений в практике сельского хозяйства.

Сложность проблемы фотосинтеза определила участие в работах специалистов разнообразных направлений: физиологов растений, цитологов, химиков, физикохимиков. Круг вопросов, связанных с изучением фотосинтеза, слишком велик, чтобы можно было бы осветить или даже сколько-нибудь подробно перечислить их в небольшой статье. В связи с этим мы имеем возможность остановиться только на наиболее важных вопросах, упуская многие из них, хотя и интересные, но менее существенные.

## ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ РАБОТ ПО ФОТОСИНТЕЗУ

В настоящее время работы в области фотосинтеза ведутся в разнообразных направлениях, которые можно представить следующей схемой:

1. Изучение механизма фотосинтеза. Это направление включает такие вопросы, как механизм поглощения световой энергии, перенос и трансформация ее в энергию химическую; механизм участия в этом процессе пигментов растений; последовательные стадии фиксации и редукции углекислоты; образование промежуточных и первых стойких продуктов фотосинтеза; характер ферментных систем, участвующих в осуществлении реакций фотосинтеза; участие в них внутриклеточных структур и органоидов; сравнительное изучение фиксации  $\text{CO}_2$  гетеротрофными организмами, хемосинтеза, фоторедукции и фотосинтеза как основы для познания механизма ассимиляции углекислоты в синтезе органических веществ.

2. Изучение физиологии фотосинтеза. Зависимость фотосинтеза от состояния растений (возрастные изменения, условия питания, состояния плазмы, пластид, накопления продуктов фотосинтеза и т. д.); связь с сопутствующими процессами (дыхание, ростовые и формативные процессы и т. д.); значение фотосинтеза в процессе развития и, в частности, в фотопериодической реакции растений; особенности фотосинтеза растений различных типов; эволюция фотосинтеза.

Выяснение условий, при которых урожай растений находится в зависимости от интенсивности фотосинтеза и возможностей повышения урожая при помощи регулирования фотосинтеза.

3. Изучение экологии фотосинтеза. Зависимость интенсивности фотосинтеза от факторов внешней среды; природа адаптации растений к свету различного состава и различной интенсивности.

Таковы в самых общих чертах те наиболее крупные разделы, по которым ведется работа в области фотосинтеза.

Перейдем к более подробному рассмотрению содержания этих разделов.

## ФИЗИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ ФОТОСИНТЕЗА

Одна из главных практических задач работ по изучению физиологии и экологии фотосинтеза заключается в выяснении зависимостей между фотосинтезом и урожаями и в разработке рациональных способов регулирования фотосинтеза для получения высоких урожаев.

Органическое вещество создается автотрофными зелеными растениями целиком в результате фотосинтеза. Таким образом, ход формирования урожая в полной мере зависит от фотосинтеза.

Такова самая общая зависимость между фотосинтезом и урожаями.

Однако совершенно ясно, что фотосинтез и энергия его осуществления, хотя и важнейшее, но только одно из звеньев в сложной цепи многообразных и многочисленных процессов, в результате которых формируется урожай растений. Не менее важное значение имеет процесс нарастания и общие размеры ассимиляционной поверхности, продолжительность работы ассимилирующих органов, характер и интенсивность использования ассимилятов на ростовые и формативные процессы, интенсивность последних.

В итоге зависимость между фотосинтезом и урожаем может быть выражена следующей суммарной, хотя и очень схематичной формулой, предложенной Л. А. Ивановым (1941):  $M + m = fPT - aP_1T_1$ , где  $M$  — сухой вес всего растения за учитываемый период без азота и золы,  $m$  — вес опавших за все время частей,  $f$  — интенсивность фотосинтеза,  $P$  — рабочая поверхность ассимилирующих органов,  $T$  — рабочее время,  $a$  — интенсивность дыхания,  $P_1$  — дышащая масса,  $T_1$  — время дыхания.

В более или менее нормальных условиях наивысшему урожаю практически соответствует наибольшая продуктивность фотосинтеза, которая по Иванову, представляет собой величину  $fPT$ .

Учитывая все указанное, мы должны считать, что все воздействия на растения, вызывающие изменения как интенсивности фотосинтеза, так и хода формирования листовой поверхности, времени полезной работы ассимилирующих органов и, наконец, хода ростовых и формативных процессов, в конечном итоге должны влиять на продуктивность фотосинтеза, на его суммарный эффект, на коэффициент полезного использования световой энергии, падающей на единицу площади посевов и насаждений. Иначе говоря, любые воздействия, вызывающие изменение урожая, есть воздействия, направленные на регулирование фотосинтеза, на изменение суммарного эффекта фотосинтетической деятельности растений, на изменение продуктивности фотосинтеза.

Однако это не значит, что физиологи-специалисты по фотосинтезу должны и могут разрешать все задачи, вытекающие из указанной постановки вопроса. В противном случае они взяли бы на себя функции, которые присущи всем отраслям и агрономии и агробиологии. Предметом внимания со стороны физиологов-специалистов по фотосинтезу должны быть, очевидно, задачи более узкие и специфичные.

Основная из этих специфических задач заключается в уточнении вопроса, в какой зависимости находятся размеры урожаев от активности ассимиляционного аппарата и от интенсивности фотосинтеза; в каких случаях, когда и в какой степени активность ассимиляционного аппарата и интенсивность фотосинтеза могут служить фактором, ограничивающим ход накопления урожая; каковы специфические условия и приемы, при помощи которых можно повышать активность ассимиляционного аппарата и интенсивность фотосинтеза, а в связи с этим и урожай.

Комплекс вопросов, относящихся к этой проблеме, подвергался неоднократным обсуждениям в многочисленных работах, особенно русских исследователей [Любименко, 1935; Костычев 1937; Максимов, 1939; Иванов, 1941; Тагеева, 1931, 1941; Чесноков и Базырина, 1932, 1934; Кокин, 1926; Алексеев, 1937; Катунский, 1939, 1941; Хиз и Грегори (Heath and Gregory), 1938, и другие]. Так как все основные, относящиеся к вопросу, материалы можно найти в упомянутых выше работах, мы не будем разбирать его более подробно, считая, что он и без этого доста-

точно известен, так же как известен и характер различных взглядов разных исследователей. Однако сделаем некоторые выводы.

Многочисленные экспериментальные материалы заставляют констатировать тот факт, что в очень многих и даже в большинстве случаев не наблюдается прямой связи между показателями урожайности и интенсивности фотосинтеза ни тогда, когда сравниваются между собой низко и высокоурожайные растения, ни даже при выращивании растений в разных условиях, определяющих получение различных по размерам урожаев.

Таким образом, можно считать, что в большинстве случаев продуктивность и суммарная результативность фотосинтеза чаще всего и прежде всего могут изменяться при помощи воздействий, изменяющих в первую очередь ход ростовых и формативных процессов и время активной работы ассимилирующих органов, а не изменяющих интенсивность фотосинтеза.

Однако из этого не следует, что вопросы, связанные с возможностью регулировать активность фотосинтеза с целью управления формированием урожая, должны выпасть из сферы внимания физиологов-специалистов по фотосинтезу.

Это вытекает прежде всего из того, что ответ на вопрос о решающих факторах формирования урожая может быть различным в зависимости от того, в каких условиях проводится работа с растениями.

Если это обычная полевая обстановка, то здесь, как правило, имеются вполне благоприятные условия для достаточно интенсивного фотосинтеза, и основными факторами, лимитирующими ход накопления урожая, действительно являются факторы роста.

Но можно предполагать, что в условиях исключительно высокого плодородия почв, в условиях, хорошо обеспечивающих возможность наиболее интенсивных ростовых и формативных процессов, фактор активности фотосинтетического аппарата растений и интенсивности фотосинтеза может переходить в основной минимум, и в данном случае специальные мероприятия по повышению активности фотосинтеза (например повышение концентрации  $\text{CO}_2$ , внекорневые подкормки растворами солей микроэлементов, особенно меди) могут давать особенно благоприятный эффект. Однако это предположение требует еще экспериментальной проверки.

Гораздо более ясным представляется вопрос в тех случаях, когда растения выращиваются в обстановке с явно ограниченным выражением таких условий, как свет, содержание  $\text{CO}_2$  в воздухе. Мы имеем в виду, например, культуру растений в закрытом грунте в зимние периоды, культивирование одних растений под пологом других и т. д. В этом случае в явном минимуме оказываются именно условия, определяющие интенсивность фотосинтеза (прежде всего свет).

В связи с этим в разработке вопросов светокультуры прежде всего необходимо участие физиологов, работающих в области фотосинтеза. Основные задачи их работы в этой области сводятся к тому, чтобы при относительно небольших затратах на энергию и при сравнительно низких интенсивностях освещения, получать возможно более высокие коэффициенты полезного использования света растениями на формирование урожая.

В этом случае перед исследователями стоят прежде всего такие вопросы.

1. Вопрос о компенсации недостаточного проявления одного фактора (например света) оптимальным состоянием других (например концентрации  $\text{CO}_2$ , условий питания и т. д.). С общей и принципиальной

точки зрения этот вопрос обсуждался во многих работах, но необходимы специальные исследования для конкретных растений и условий световой культуры.

2. Вопрос о потребностях в свете растений в различные фазы роста. Этот вопрос разработан в очень слабой степени, тем более применительно к условиям с ветокультуры.

3. Вопрос о качестве и составе света в смысле физиологического значения разных лучей или их комбинации и в смысле подбора таковых источников света, чтобы электроэнергия, расходуемая на освещение, в максимальной степени трансформировалась в лучи, используемые растениями наиболее полно как для фотосинтеза, так и для нужного хода формативных процессов. Особый интерес в этой области представляют люминесцентные и газосветные лампы.

4. Рациональное распределение режима освещения во времени, в частности в течение суток, применительно к фазам развития растений. Здесь особенно важен вопрос о минимально необходимых периодах достаточно высокой освещенности (обеспечение фотосинтеза) в сочетании с периодом менее интенсивного освещения и темноты (формативное действие света).

5. Наконец, особенно важным является вопрос о приспособленности самих растений к условиям низкой освещенности и к свету определенного состава.

Несмотря на многие исследования, вопрос о физиологической природе светолюбия и теневыносливости, а также о хроматической адаптации растений до настоящего времени является еще далеко неясным.

В большинстве работ указанные качества растений связываются главным образом, с различиями в содержании и в соотношениях пигментов или с различиями в интенсивности дыхания [Любименко, 1933; Гардер (Harder), 1933; Эгле (Egle), 1937; Зейбольд и Эгле (Seibold u. Egle), 1937, 1938; Сарджент (Sargent), 1934; Гайгер (Geiger), 1927; Бойсен-Иенсен (Boysen-Iensen), 1918 и др.].

Однако это далеко не исчерпывает всех существенных особенностей растений в приспособлении их к разным режимам освещения, а кроме того, фактический материал одних авторов не всегда подтверждается данными других или получает разное истолкование [Любименко, 1933; Рабинович (Rabinowitch), 1945]. Таким образом, необходима дальнейшая подробная работа в этой области.

В то же время хорошо известны изменения, например, в содержании пигментов, вызываемые изменением условий минерального и особенно азотного питания растений [Гасснер и Геце (Gassner u. Goeze), 1936; Экштейн (Eckstein), 1939; Пирсон (Pirson), 1937, 1938, 1940; Флейшер (Fleischer), 1935; Сидерис (Sideris), 1947], или же применением микроэлементов (Рихтер и Васильева, 1941), солей меди (Заблуда, 1938).

В связи с этим естественно возникает вопрос о возможности адаптации растений к различным условиям освещенности при помощи изменения режимов их питания или временного подготовительного режима освещения и т. д.

Таков один круг основных вопросов в работе по фотосинтезу в связи с задачей повышения урожая.

Серия других вопросов вытекает из того положения, что нельзя рассматривать ростовые и формативные процессы, с одной стороны, и фотосинтез, — с другой, как автономные и друг с другом не связанные. Из многих работ хорошо известно, что на активность ассимиляционного аппарата и на интенсивность фотосинтеза оказывают существенное влия-



ние такие процессы, как ход роста, образование или удаление потребляющих органов, быстрота оттока из листьев и потребление ассимилятов, переполнение листьев ассимилятами, старение растений и т. д. Вместе с тем практически еще очень мало известно о влиянии хода и напряженности самого процесса фотосинтеза на процессы жизнедеятельности и, в частности, на процессы роста, органообразования и развития.

Обычно процесс фотосинтеза рассматривается только как поставщик для растения универсального питательного материала — углеводов, и считается, что этот поставщик работает в той мере, в какой идет потребление образуемых им универсальных продуктов на самые разнообразные цели и назначения (рост, дыхание, образование белков и других конституционных, запасных и специфических веществ).

Специфическое влияние фотосинтеза и его энергии на жизнедеятельность растения часто склонны рассматривать только с одной точки зрения: достаточно или недостаточно в сопоставлении с возможностями и потребностями растения он поставляет ему универсальной органической пищи.

Однако имеется достаточно много оснований, чтобы переоценить эту точку зрения. Напомним следующие факты.

1. В настоящее время с большими основаниями ставится вопрос о необходимости ревизии укоренившихся представлений о том, что первыми и единственными и стойкими и видимыми продуктами фотосинтеза являются углеводы (Таусон, 1947). Есть основание предполагать, что первыми продуктами фотосинтеза являются скорее продукты более восстановленные, содержащие метильную группу (см. ниже).

2. Кроме того, и до настоящего времени еще не решен окончательно вопрос о синтезе белков (может быть, частичном), в процессе фотосинтеза, хотя в пользу этого имеется ряд соображений (Сапожников, 1890; Любименко, 1935; Костычев, 1937). Если предположения о фотосинтетическом образовании хотя бы части белков подтверждаются, то в связи с этим будет основание рассматривать процесс фотосинтеза как более сложный по своим результатам, чем это принято считать, приписывая ему только роль поставщика углеводов.

3. Фотоактивность хлоропластов не специфична. При участии света они могут обеспечивать восстановление не только  $\text{CO}_2$ , или во всяком случае первичных продуктов карбоксилирования [Рубен и сотрудники (Ruben), 1939, 1940], но и ряд других как неорганических, так и органических веществ: трехвалентное железо [Гилл и Скарисбрик (Hill and Scarisbrik), 1940], парахинон [Варбург и Люттченс (Warburg and Lüttchens), 1946], ряд других хинонов [Аронов (Aronoff), 1946], орто-динитробензол (Гуревич, 1946), нитраты [Варбург и Негелейн (Warburg und Negelein), 1920; Гуревич, 1946].

Как показали опыты Фэна, Штауффера и Умбрейта (Fan, Stauffer and Umbreit), 1943], клетки хлореллы на свету и в отсутствие источника  $\text{CO}_2$  восстанавливают такие вещества, как окисное железо, ацетальдегид, бензальдегид, нитромочевина. Опытами Гафрона с водорослями, выдерживавшимися в анаэробных условиях, установлено, что в качестве восстановителя может служить не только вода, но и другие доноры водорода (например глюкоза), а также и молекулярный водород (Haffron, 1942; Haffron and Ruben, 1942).

Отсюда можно предположить, что ассимиляционный аппарат растений способен давать разные результаты в смысле количества и качества продуктов, образуемых при его участии в зависимости от внутренних и внешних условий его работы. Косвенным подтверждением этому пред-

положению могут служить результаты работ, указывающие на существенные сдвиги в характере образуемых в листьях продуктов под влиянием лучей разной длины волны [Кабос (Kabos), 1936; Дастур и Самант (Dastur and Samant), 1933].

В рассмотрении поставленного вопроса надо учесть, что специфические световые реакции фотосинтеза — это реакции окисления воды и переноса ее водорода на промежуточные катализаторы. Что касается самого восстановления  $\text{CO}_2$  или карбоксильной группы, то наиболее вероятно (см. ниже), что оно осуществляется в результате темновых энзиматических реакций. Одинаковы ли ферментные системы этих реакций у всех растений и во всех условиях, приводят ли они к образованию одного единственного и общего для всех растений и условий продукта — не известно.

Во всяком случае можно допустить, что и ферментные системы и реакции, и образуемые продукты могут быть в какой-то степени различными. Фотоактивный же аппарат фотосинтеза, при помощи которого осуществляется окисление воды, мобилизация и перенос водорода, представляет собой аппарат, обеспечивающий образование восстановительных условий очень высокого потенциала (Красинский, 1947). При этом мобилизуемый водород может направляться в темновых реакциях не только на восстановление  $\text{CO}_2$  или карбоксильной группы, но и на восстановление многих других веществ, находящихся в клетках.

Таким образом, фотоактивный аппарат фотосинтеза может обеспечивать осуществление как реакций, связанных прямо с ассимиляцией  $\text{CO}_2$  (собственно фотосинтез), так и других восстановительных процессов, не зависящих от собственно фотосинтеза. Опять-таки и то и другое может быть различным по своим количественным и качественным результатам.

Таким образом, вопрос о содержании, характере и результатах работы фотосинтетического аппарата у разных растений и в разных условиях должен быть подвергнут подробному исследованию и прежде всего с целью выяснить роль фотосинтетического аппарата не только как поставщика для растений универсальных питательных материалов, но и как возможного источника образования специфических и разнообразных продуктов в разных соотношениях и, в связи с этим, как регулятора некоторых важных функций: роста, органообразования и развития.

В частности, ждет еще окончательного разрешения вопрос о роли фотосинтетического аппарата растений в фотопериодической реакции.

Таков второй круг вопросов, связанных с соотношениями между фотосинтезом или во всяком случае с работой фотосинтетического аппарата и урожаями.

Наконец, необходимо остановиться еще на одном вопросе, относящемся к этой же проблеме. Мы имеем в виду специфичность энергии фотосинтетической работы у разных растений.

Если далеко не всегда удается установить прямую связь между активностью фотосинтетического аппарата, выражаемую в показателях интенсивности фотосинтеза и урожаями, то все же твердо установлено, что различные растения, часто независимо от энергии их роста и урожайности, резко отличаются друг от друга по уровню упомянутых показателей [Вебер (Weber), 1882; Вильштеттер и Штолль (Willstätter and Stoll), 1918; Бойсен-Иенсен, 1932; Любименко, 1935; Кокин, 1926; Петрушевская, 1925; Катунский, 1939, 1941, и многие другие].

Вероятно, в силу того, что уровень этих показателей не тесно связан с быстротой роста и урожайностью растений, этот вопрос не подвергался

подробному изучению, и мы мало знаем о внутренней сущности различий в активности фотосинтетического аппарата разных растений.

Не говоря уже о большом теоретическом интересе этого вопроса (изучение его могло бы много дать для познания вопросов физиологии, экологии, эволюции и даже механизма фотосинтеза), он, несомненно, может иметь и большое практическое значение.

Если считать, что урожайность многих растений должна и может быть повышена путем селекции, то можно предполагать, что на поздних стадиях этой работы при сильном увеличении урожайности, формы, обладающие высокоактивным фотосинтезом, будут легче поддаваться селекционному улучшению, ибо активность фотосинтеза в меньшей мере может оказаться фактором, ограничивающим возможность усиления ростовых и формативных процессов.

Это одна сторона дела. Другая заключается в возможных связях между активностью фотосинтетического аппарата и качеством урожая.

В постановке этих вопросов мы исходим из следующих фактов. Многие растения, обитающие в южных районах, особенно в пустынях, полупустынях, в горных зонах, характеризуются резко выраженной способностью накапливать различные специфические и конечные продукты обмена: смолы, каучук, эфирные масла, камеди и т. д. В этих районах растения находятся в условиях, очень благоприятных для интенсивного фотосинтеза, но в то же время в условиях сдержанного хода ростовых и формативных процессов (Василевская, 1941): процесс фотосинтеза более устойчив к действию неблагоприятных условий и, в частности, к недостаточному водоснабжению, чем рост (Максимов, 1939; Тагеева, 1941).

В то же время рядом исследований (Новиков и сотрудники, 1934; Катунский, 1939, 1941; Ничипорович, 1946) установлено, что растения — выходцы из указанных зон, способные накапливать большие количества специфических высоковосстановительных продуктов обмена (например каучук), обладают исключительно активным фотосинтетическим аппаратом и высокими показателями интенсивности фотосинтеза.

Отсюда можно сделать заключение, что высокая активность (а может быть даже и качественная специфика) работы ассимиляционного аппарата, сильно превышающая потребности в ассимилятах со стороны процессов роста и создающая условия для высокоактивного баланса пластических веществ, может служить базой, на которой у ряда растений развились ярко выраженные способности к образованию специфических продуктов обмена.

Эти соотношения, т. е. высокая активность фотосинтетического аппарата, сильно превышающая быстроту использования ассимилятов на собственно ростовые процессы и на образование обычных конституционных веществ, может быть важным фактором, определяющим качество урожая в культуре растений.

Таким образом, изучение внутренних причин различий в активности ассимиляционного аппарата разных растений, соотношений ее с активностью ростовых процессов и, может быть, качественной спецификации работы этого аппарата есть еще одна из важных задач, относящихся к проблеме «фотосинтез, урожай и его качество». В свете этих задач представляются необходимыми и дальнейшие работы по изучению способов и приемов активизации фотосинтетического аппарата растений путем регулирования их минерального питания, использования микроэлементов (особенно солей меди), изменения концентраций  $\text{CO}_2$  и селекции растений с учетом показателей фотосинтетической их активности.

«Физиология и экология фотосинтеза» трактует вопросы о количественном и качественном выражении фотосинтеза в зависимости от типов растений, их состояния, от других процессов жизнедеятельности, от состояния факторов внешней среды, о влиянии работы фотосинтетического аппарата на жизнедеятельность растений, а «учение о механизме фотосинтеза» трактует вопросы о тех системах, при помощи которых фотосинтез осуществляется вообще и без которых он не может идти, о том как эти системы действуют. Следовательно, говоря о проблеме «фотосинтез — урожай», мы в то же время затронули почти все основные вопросы физиологии и экологии фотосинтеза (по этому вопросу см. также: Бриллиант, 1947).

К некоторым из них мы считаем более удобным возвратиться после изложения соображений по вопросам о механизме фотосинтеза.

### ОСНОВНЫЕ ВОПРОСЫ МЕХАНИЗМА ФОТОСИНТЕЗА

С начала XX в. исследования по механизму фотосинтеза достигли большого прогресса в связи с развитием знаний и методов работы в области химии, физики, физической химии, особенно в области квантовой теории и квантового механизма фотохимических реакций, познания механизмов окислительно-восстановительных и ферментативных процессов, введении в исследования новых методов спектроскопического, манометрического анализа, использования «меченых атомов» и специфических ядов и наркотиков, выключаяющих из процесса отдельные, составляющие его реакции, и т. д.

За этот период достигнуты большие успехи в изучении химии и оптических свойств хлорофилла и других пигментов, в изучении строения хлоропластов. Многочисленными работами установлены квантовые выходы фотосинтеза; достаточно достоверно установлен факт участия в процессе фотосинтеза желтых пигментов [Дэттон и Маннинг (Dutton and Manning), 1941; Эмерсон и Льюис (Emerson and Lewis), 1942, 1943]; достоверно доказано участие воды в процессе фотосинтеза как донора водорода, и «водное» происхождение выделяемого в процессе фотосинтеза кислорода [Виноградов и Тейс, 1941; Рубен и др. (Ruben S., Randall M., Kamen M. and Hyde), 1941; Виноградов, 1947].

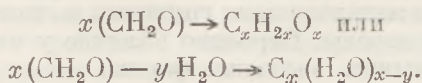
Установлено, что в фотосинтезе принимают участие как световые, так и темновые реакции.

Выяснено, что первой стадией фиксации углекислоты является процесс карбоксилирования имеющихся уже в клетках органических соединений, а последующие стадии представляют собой реакции восстановления карбоксильной группы (Рубен и др., 1939, 1940).

На основании громадного фактического материала и развития общих знаний по фотохимии, физической химии, биохимии, многочисленными авторами предложены разнообразные гипотезы механизма процесса фотосинтеза. Однако и до настоящего времени ни одна из этих гипотез не является полностью экспериментально доказанной, оставляя еще громадное поле деятельности для современных и будущих исследователей.

Все современные гипотезы по механизму фотосинтеза исходят из представления о том, что первым стойким и видимым продуктом фотосинтеза является какой-то углевод (по вопросу о природе его существуют различные мнения. См. Рабинович, 1945), но до недавнего времени более или менее единодушно признавалось, что образованию углеводов

предшествует формальдегид. Углеводы же образуются в результате конденсации последнего по схеме



Как было указано выше, прямых экспериментальных доказательств в пользу формальдегидной теории Байера, несмотря на многочисленные попытки, получено не было (см. Рабинович, 1945). Тем не менее эта теория и представление об углеводах, как основных видимых продуктах фотосинтеза, поддерживались, как известно, следующими фактами.

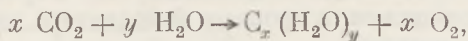
1. Быстрое и обильное образование углеводов после экспонирования листьев на свету.

2. Сравнительно небольшие отклонения практически наблюдаемых коэффициентов фотосинтеза  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}$  от теоретически требуемой единицы (Буссенго (Boussingault), 1864; Макенн и Демусси (Maquenne et Demoussy), 1913; Вильштеттер и Штолль (Willstätter und Stoll), 1918; Баркер (Barker), 1935 и др.).

3. Более или менее близкие цифры увеличения теплот сгорания (Крашенинников, 1901) и общей сухой массы листьев после экспонирования на свету по отношению к теоретически требуемым показателям, исходя из количества усвоенной  $\text{CO}_2$  и предполагая образование в результате редукции ее углеводов [Крашенинников, 1901; Бозе (Bose), 1924; Смит (Smith), 1943].

Все это, если и не подтверждало окончательно правильности гипотезы Байера о формальдегиде, то во всяком случае не вызывало сомнений в правильности представления об углеводах как первых стойких и видимых продуктах фотосинтеза. Однако в последнее время В. О. Таусон (1947) привел ряд соображений, которые заставляют подвергнуть ревизию положения, которые до последнего времени считались незыблемыми.

Точка зрения Таусона подкрепляется следующими фактами. В полученных до настоящего времени цифрах ассимиляционных коэффициентов, накопления сухого вещества и энергии в сопоставлении с усвоенной  $\text{CO}_2$  имеются, хотя и небольшие, но все же столь существенные отклонения от теоретически рассчитанных, исходя из формулы



что они могут быть с таким же основанием использованы и для подтверждения других допущений и гипотез, где в качестве первых продуктов фотосинтеза можно принять не углеводы и не формальдегид, а другие соединения, и, в частности, более восстановленные.

Кроме того, Таусон подвергает серьезной критике представление о ценности сахаров как универсального и легко используемого материала для вторичных синтезов. Доказательства тому черпаются в многочисленных, но обычно неудачных попытках замены фотосинтеза искусственным питанием растений сахарами или же в недостаточности углеводов как субстрата для культуры изолированных тканей. Не находит широкого подтверждения также и распространенное мнение об универсальной ценности углеводов для большинства бактерий и грибов.

Таким образом, по мнению Таусона, углеводы, образуемые растениями на свету, это одни из вторичных продуктов, получающихся, вероятно, в результате окисления неизвестных еще первичных продуктов

фотосинтеза. Последние же, по мнению Таусона, должны быть лабильными, легко окисляющимися, обладающими по крайней мере одной или двумя метильными или метиленовыми группами и степенью восстановленности большей, чем углеводы. Вероятно наличие у них двойных связей и способности образовывать энольные формы.

Предположения Таусона носят гипотетический характер, но в то же время они поддерживаются рядом серьезных доводов и заставляют считать вопрос о первичных продуктах фотосинтеза подлежащим дальнейшему исследованию. В то же время вопросы, поставленные Таусоном, тем в большей степени подчеркивают пока еще значительное несовершенство современных гипотез по механизму фотосинтеза: все они исходят из образования в процессе фотосинтеза именно углеводов, т. е. базируются на положении, которое начинает подвергаться серьезной критике.

В основе современных гипотез по механизму фотосинтеза лежит однако и ряд бесспорных положений, которые вряд ли подвергнутся изменениям в дальнейшем. Среди них надо упомянуть следующие: работами Рубена, Камена и других доказано, что одной из первых стадий фиксации  $\text{CO}_2$  является реакция карбоксилирования, а последующие заключаются в восстановлении карбоксильной группы. Это достаточно бесспорное положение кладется в основу наиболее разработанных современных схем процесса фотосинтеза.

Также бесспорно то, что процесс фотосинтеза является процессом окислительно-восстановительным, где один компонент подвергается восстановлению (окислитель), а другой окисляется (восстановитель). Это положение распространяется и на все другие виды первичных биосинтезов органического вещества при участии света, с той только разницей, что в процессе фотосинтеза окислителем является  $\text{CO}_2$ , а восстановителем — вода, в фоторедукции соответственно  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2$ ,  $\text{H}_2\text{S}$ ,  $\text{H}_2\text{S}_2\text{O}_3$  и другие соединения [Ван-Ниль (Van Niel), 1931, 1935; Гаффрон и Рубин (Gaffron and Rubin), 1942].

Бесспорным является также вопрос о многоступенчатости процесса, о чем прежде всего говорят квантовые выходы фотосинтеза, равные, судя по большинству последних данных,  $\frac{1}{8}$ — $\frac{1}{12}$ . Это заставляет считать наиболее достоверными схемы фотосинтеза, принимающие затрату по крайней мере 8 квант на восстановление одной молекулы углекислоты до уровня восстановленности углевода.

Бесспорно также то общее положение, что, наряду со световыми фотохимическими реакциями, в процессе фотосинтеза участвуют и темновые энзиматические реакции.

Этим почти ограничивается безусловно достоверный и ясный по своему значению материал, не считая, конечно, общих положений химии, физики и физической химии, на которых строятся современные схемы процесса фотосинтеза. Остальные многочисленные, зачастую чрезвычайно важные факты и материалы могут иметь разное истолкование и приложение или не вполне ясны по своему значению.

Истолкованию и оценкам этих материалов посвящены многочисленные как специальные, так и сводные работы (в большинстве случаев физиков и химиков).<sup>1</sup> Только первая (изданная) часть наиболее новой монографии по фотосинтезу Рабиновича (1945) представляет собой солидный том в 550 страниц.

<sup>1</sup> Обзоры исследований в области механизма фотосинтеза даны в работах Львова (1925), Бриллиант (1937), Некрасова (1937), Крашенинникова (1935), Свешникова (1944), Красовского (1946, 1947), Ничипоровича (1948).

Уже одно это хорошо иллюстрирует сложность проблемы и определяет возможное содержание настоящего раздела. В нем мы имеем возможность скорее только наметить и перечислить важнейшие вопросы интересующей нас проблемы, чем подвергнуть их сколько-нибудь подробному обсуждению.

Одна из новейших схем фотосинтеза предложена Франком и Герцфельдом (Frank and Herzfeld, 1941). В графическом изображении (Рабинович, 1945) она приведена на рис. 1.

Фоторедукция Окисление - восстановление Фотоокисление Окисление  
 $CO_2$  ние катализатора х промежуточного воды  
 (хлорофилл) катализатора  
 ROH

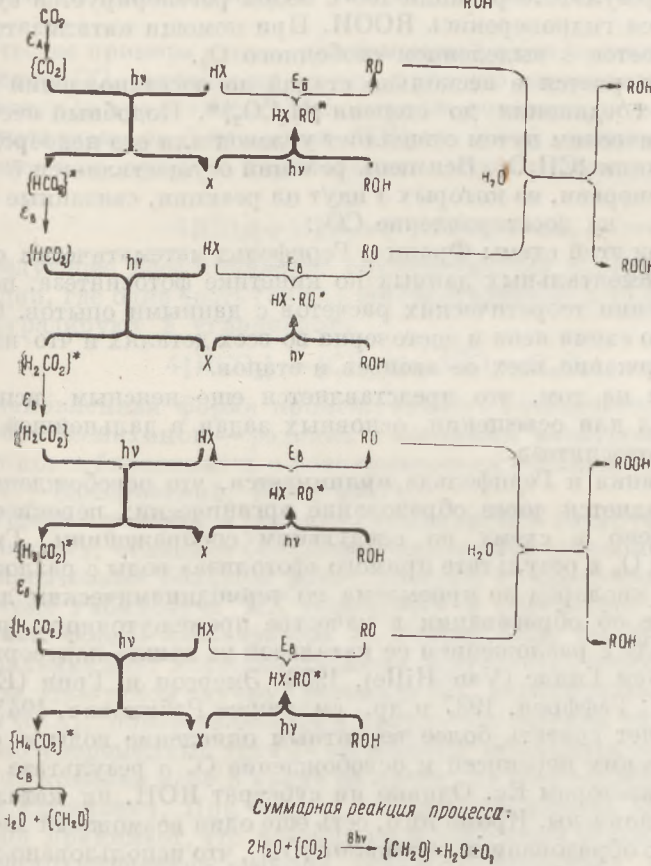


Рис. 1. Схема фотосинтеза (по Рабиновичу).

В приведенной схеме жирными стрелками с символом  $h\nu$  (квант энергии) обозначены световые реакции. Тонкими стрелками обозначены основные ферментативные реакции. Скобки, например  $\{CO_2\}$  или  $\{H_2CO_2\}$ , обозначают, что заключенные в них группировки входят в состав комплексов или являются частью молекул тождественного состава, но более крупных.

Индекс\* обозначает неустойчивые продукты.

Смысл схемы Франка и Герцфельда заключается в следующем.

Первично  $\text{CO}_2$  вступает в реакцию карбоксилирования (темновая реакция) и при помощи катализатора  $\text{Ea}$  образует карбоксильную группу в соединении  $\text{RCOOH}$  (в схеме  $\{\text{CO}_2\}$ ). Это соединение вступает в комплекс с катализатором  $\text{HX}$  (вероятно, хлорофилл), который активизируется квантом света с перемещением водорода в этом комплексе из одной связи (в молекуле хлорофилла) в другую (карбоксильная группа). Образуется первый нестойкий продукт  $\{\text{HCO}_2\}^*$  и дегидрохлорофилл ( $\text{X}$ ). Нестойкий продукт  $\{\text{HCO}_2\}^*$  стабилизируется катализатором  $\text{Eв}$ .

Дегидрохлорофилл, образуя комплекс с субстратом  $\text{RON}$ , подвергает его при помощи кванта света фотооксидации с образованием нестойкого продукта  $\text{XH}\cdot\text{RO}^*$ . Из последнего при помощи катализатора  $\text{Eв}$  регенерируется нормальный хлорофилл  $\text{HX}$  и образуется окисленный продукт  $\text{RO}$ . В результате реакции  $\text{RO}$  с водой регенерируется субстрат  $\text{RON}$  и образуется гидроперекись  $\text{ROOH}$ . При помощи катализатора  $\text{Eс}$  перекись разлагается с выделением свободного  $\text{O}_2$ .

Процесс повторяется в несколько стадий до восстановления карбоксилированного соединения до степени  $\{\text{H}_4\text{CO}_2\}^*$ . Подобный нестойкий продукт каталитическим путем отщепляет углерод или его непосредственный предшественник  $\{\text{CH}_2\text{O}\}$ . Вся цепь реакций осуществляется с поглощением 8 квант энергии, из которых 4 идут на реакции, связанные с окислением воды, 4 — на восстановление  $\text{CO}_2$ .

На основании этой схемы Франк и Герцфельд математически обработали ряд экспериментальных данных по кинетике фотосинтеза, получили хорошие совпадения теоретических расчетов с данными опытов. Однако это не значит, что схема ясна и достоверна во всех деталях и что известно конкретное содержание всех ее звеньев и этапов.

Остановимся на том, что представляется еще неясным, используя это как материал для освещения основных задач в дальнейшей работе по механизму фотосинтеза.

В схеме Франка и Герцфельда принимается, что освобождение кислорода осуществляется через образование органических перекисей. Это положение введено в схему по следующим соображениям. Гипотеза об освобождении  $\text{O}_2$  в результате прямого «фотолиза» воды с разложением ее на водород и кислород не приемлема по термодинамическим данным, а предположение об образовании в качестве промежуточного продукта перекиси водорода с разложением ее катализатором не нашло подтверждения в ряде работ [Ван Гилле (Van Hille), 1938; Эмерсон и Грин (Emerson and Green), 1937; Гаффрон, 1937 и др., см. также Рабинович, 1945].

Это заставляет считать более вероятным окисление воды с образованием органических перекисей и освобождение  $\text{O}_2$  в результате разложения их катализатором  $\text{Eс}$ . Однако ни субстрат  $\text{RON}$ , ни катализатор  $\text{Eс}$  точно не установлены. Кроме того, есть еще один возможный механизм окисления воды с образованием радикалов ( $\text{OH}$ ), что использовано в нижеприведенной схеме Рабиновича. Что касается схемы Франка и Герцфельда, то в ней не известна также ни природа катализатора  $\text{Ea}$  (карбоксилаза),  $\text{Eв}$  и субстрата, подвергающегося карбоксилированию, ни ряд деталей механизма этой части процесса.

В схеме Франка и Герцфельда принимается, что в процессе фотосинтеза участвуют два рода первичных фотохимических реакций: одни реакции происходят в «окислительной стороне» процесса и связаны с фотооксидацией субстрата  $\text{HZ}$  и образованием окислителя воды и акцептора ее водорода  $\text{Z}$ . Другие совершаются в «восстановительной стороне» процесса и обеспечивают перенос водорода от катализатора  $\text{XH}$  (хлорофилл) на углекислоту. Восстановление  $\text{CO}_2$  идет в 4 стадии. Таким образом,

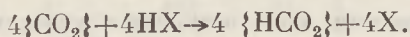


в этой части совершается 4 несколько отличных друг от друга световых реакции. Однако прямых доказательств 4 последовательных ступеней восстановления  $\text{CO}_2$  не имеется.

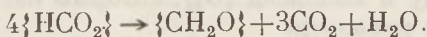
Одно из основных доказательств в пользу того, что часть первичных световых реакций заключается в фоторедукции  $\text{CO}_2$ , Франк и Герцфельд видят в факте тушения флуоресценции листьев углекислотой. Однако наблюдения некоторых исследователей говорят о том, что тушение флуоресценции не есть единственный способ осуществления фотохимической реакции (Шпольский и Гришун, 1945; Теренин, 1947; Красновский, 1947).

Исходя из этого и имея в виду, что в процессе хемосинтеза осуществляется редукция  $\text{CO}_2$  темновым путем, ряд авторов (см. Рабинович, 1945) считают более вероятным темновое восстановление  $\text{CO}_2$  и в фотосинтезе.

В качестве примера схемы, принимающей именно такой характер восстановления  $\text{CO}_2$ , укажем на схему, которую защищает как возможную Рабинович. Он предполагает, что перенос водорода от восстановленной формы катализатора (семихинон НХ) на  $\{\text{CO}_2\}$  совершается темновым ферментативным путем с образованием только первичных продуктов  $\{\text{HCO}_2\}$ .



Последующее восстановление осуществляется в результате реакции дисмутации, где одна часть  $\{\text{HCO}_2\}$  восстанавливается до степени  $\{\text{CH}_2\text{O}\}$ , а три деградируют в углекислоту



Восстановленная форма промежуточного катализатора НХ представляет собой семихинон — радикал с непарным электроном (о значении семихинонов и бирадикалов в фотохимических реакциях см. также: Теренин, 1947; Красновский, 1946, 1947).

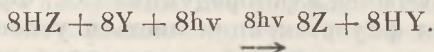
Допущение участия в реакциях семихинонов базируется на том, что они, во-первых, обладают большой реакционной способностью и, во-вторых, относительно большой длительностью существования.

По схеме Рабиновича НХ образуется в результате восстановления окисленной формы катализатора Х. Можно было бы принять, что это восстановление идет непосредственно в результате фотоакта за счет водорода воды. Но в таком случае 4 радикала НХ, необходимые для восстановления 4  $\{\text{CO}_2\}$ , образовались бы в результате затраты только 4 квантов.

Однако современные данные заставляют принимать для фотосинтеза затрату по крайней мере 8 квант на молекулу восстановленной  $\text{CO}_2$ , что делает и Рабинович. При этом в противоположность Франку и Герцфельду он принимает, что в процессе фотосинтеза осуществляются первичные фотохимические реакции только одного типа, а именно окислительно-редукция между двумя промежуточными катализаторами. Чтобы иметь возможность ввести в схему 8 элементарных и однородных фотохимических актов (по одному на 8 переносимых водородов) и объяснить возможность последующего сосредоточения энергии 8 квант на 4 водородах, восстанавливающих 4  $\{\text{CO}_2\}$ , Рабинович допускает наличие, во-первых, трех промежуточных катализаторов (Н, Y и X), передающих водород от воды к  $\text{CO}_2$ ; во-вторых, считает, что в процессе окислительно-редукции переноса водорода образуются семихиноны (НУ, НХ); и, наконец, предполагает несколько реакций дисмутации энергии, в результате которых энергия 8 квантов сосредоточивается в 4 радикалах.

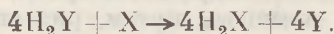
Последовательность указанных реакций такова.

1. Фотохимическое окисление первого катализатора-восстановителя  $\text{HZ}$  (возможно хлорофилл) и восстановление промежуточного катализатора  $\text{Y}$  с образованием семихинонов  $\text{HY}$

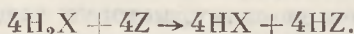


2. Дисмутация семихинона с образованием окисленной и восстановленной формы:  $8\text{HY} \rightarrow 4\text{H}_2\text{Y} + 4\text{Y}$ .

3. Восстановление второго промежуточного окислителя  $\text{X}$



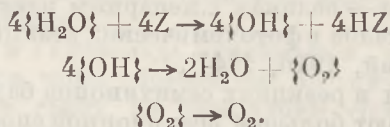
4. Образование семихинона  $\text{HX}$  и регенерация катализатора-восстановителя



Семихинон  $\text{HX}$  восстанавливает  $\text{CO}_2$ , как указано выше. По-иному, чем Франк и Герцфельд, представляет Рабинович и процесс окисления воды.

По его предположениям, вода вступает в реакцию в виде, комплексного соединения  $\{\text{H}_2\text{O}\}$ , природа которого точно не установлена, и, реагируя с окисленной формой катализатора  $\text{Z}$  (дегидрохлорофилл?), образует продукт окисления — радикал  $\{\text{OH}\}$ . Последний в результате дисмутации образует воду и моноксид  $\{\text{O}_2\}$ , который каталитическим путем отщепляет свободный кислород.

Схема этих реакций такова:



В целом виде схема представлена графически на рис. 2. Брутто-уравнение ее таково:



Так же как и схема Франка и Герцфельда, схема Рабиновича во многих отношениях является гипотетичной. Правда, есть много оснований считать, что реакции редукции  $\text{CO}_2$  являются темновыми. Существенные доводы можно привести в пользу включения в схему образования свободных радикалов и дисмутации энергии.

Более правдоподобно предположение о том, что в реакции фотосинтеза участвуют фотохимические реакции одного, а не нескольких типов. Однако ни конкретный их характер и механизм, ни конкретный характер участвующих в них систем еще не известны. Не ясен, в частности, механизм участия в этих реакциях хлорофилла и тем более желтых пигментов.

По вопросу о механизме участия хлорофилла можно сделать следующие предположения (Рабинович).

1. Либо сенсibilизатор (имея в виду фотоактивный хлорофилл — белковый комплекс) может быть свободным (А), либо он образует комплексные соединения (В) с одним из реагирующих веществ.

2. Взаимодействие сенсбилизатора с субстратом может осуществляться: а) либо путем чисто физической передачи энергии (например передача кванта флуоресценции), в) либо путем окисредукции (перемещение водорода или электронов).

3. Активированный сенсбилизатор может реагировать либо с окислителем (1), либо с восстановителем (2).

В настоящее время можно говорить только о большей или меньшей вероятности одного из типов реакций по сравнению с другими. Не имея

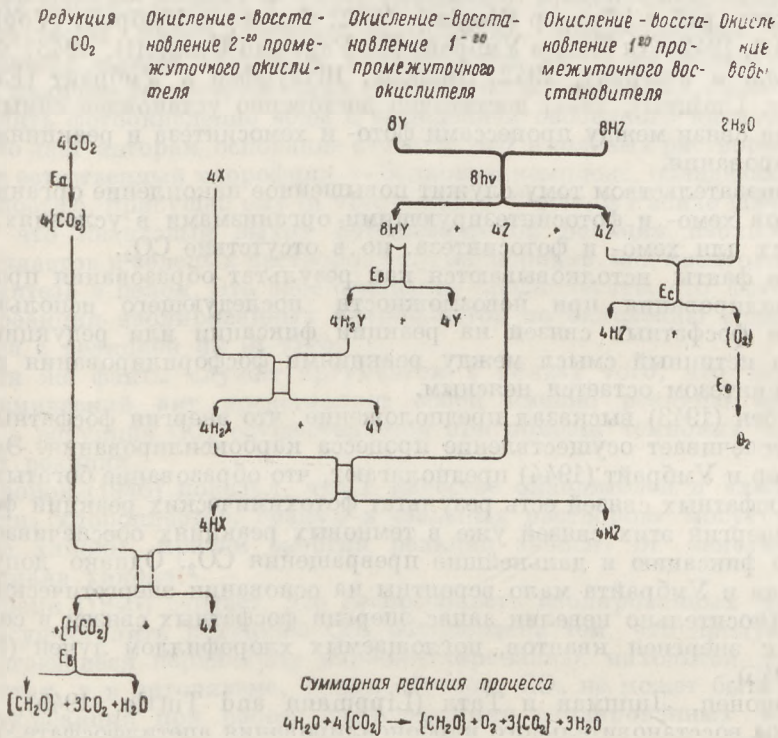


Рис. 2. Схема процесса окисления воды (по Рабиновичу).

возможности подробно останавливаться на анализе этого вопроса (он подробно разработан в книге Рабиновича), отметим, что ряд соображений заставляют считать для процесса фотосинтеза более вероятным тип реакции В2в.

Однако нет окончательных экспериментальных доказательств в пользу того или иного типа, и, таким образом, вопрос в целом требует еще экспериментального разрешения.

Наряду с необходимостью выяснить окончательно самую схему фотохимических реакций, необходимо также решить ряд других не менее сложных вопросов: о природе возбуждения фотоактивных систем, о природе метастабильных состояний, о деталях химической структуры хлорофилла в смысле расположения двойных связей, характера и положения группировок, атомов и связей, принимающих участие в поглощении и трансформации энергии (Степаненко, 1947), о формах окисленного и восстановленного состояния хлорофилла в том случае, если он принимает непосредственное участие в реакциях окисредукций как переносчик электронов и водорода и т. д. (см. Красновский, 1948).

Далеко еще неясным является и самый механизм редукции  $\text{CO}_2$ . Если можно считать твердо установленным, что одной из первых стадий фиксации  $\text{CO}_2$  является процесс карбоксилирования (Рубен и др.; 1939, 1940), то не ясна природа субстрата, подвергающегося карбоксилированию, а тем более последующие стадии восстановления карбоксильной группы и механизма этого процесса.

Одним из важных вопросов, относящихся к этой области, является вопрос о роли реакции фосфорилирования, образования богатых энергией фосфатных связей и дальнейшего использования их энергии.

Рядом работ [Фоглер (Vogler), 1942; Фоглер и Умбрайт (Vogler and Umbreit), 1942; Ля Паж и Умбрайт (La Page and Umbreit), 1943; Фоглер, Ля Паж и Умбрайт, 1942; Эмерсон, Штауффер и Умбрайт (Emerson, Stauffer, Umbreit), 1944] достаточно достоверно установлен самый факт наличия связи между процессами фото- и хемосинтеза и реакциями фосфорилирования.

Доказательством тому служит повышенное накопление органических фосфатов хемо- и фотосинтезирующими организмами в условиях, необходимых для хемо- и фотосинтеза, но в отсутствие  $\text{CO}_2$ .

Эти факты истолковываются как результат образования продуктов фосфорилирования при невозможности последующего использования энергии фосфатных связей на реакции фиксации или редукции  $\text{CO}_2$ . Однако истинный смысл между реакциями фосфорилирования и хемо- и фотосинтезом остается неясным.

Рубен (1943) высказал предположение, что энергия фосфатных связей обеспечивает осуществление процесса карбоксилирования. Эмерсон, Штауффер и Умбрайт (1944) предполагают, что образование богатых энергией фосфатных связей есть результат фотохимических реакций фотосинтеза. Энергия этих связей уже в темновых реакциях обеспечивает первичную фиксацию и дальнейшие превращения  $\text{CO}_2$ . Однако допущения Эмерсона и Умбрайта мало вероятны на основании энергетических данных, относительно невелик запас энергии фосфатных связей в сопоставлении с энергией квантов, поглощаемых хлорофиллом лучей (Рабинович, 1945).

Наконец, Липпман и Татл (Lippmann and Tuttle, 1945), исходя из схемы восстановительного карбоксилирования ацетилфосфата, предложили более вероятную схему фотосинтеза с переносным фосфорилированием, восстановительным карбоксилированием и фоторедукцией. Однако и эта схема требует еще экспериментального подтверждения, оставляя широкое поле деятельности для дальнейшего выяснения участия реакций фосфорилирования в процессе фотосинтеза.

В этой области проблема механизма фотосинтеза самым тесным образом соприкасается с проблемой темнового гетеротрофного усвоения  $\text{CO}_2$ , а также с вопросами механизма дыхательного обмена. Вместе с тем, на очереди стоит вопрос о том — обеспечивается ли фотосинтез или во всяком случае темновые энзиматические его реакции самостоятельными и специфичными системами, или они в какой-то степени общи с системами дыхательного обмена, действующими только в разных направлениях в зависимости от условий.

Неясность многих вопросов, связанных с изучением механизма фотосинтеза, заставляет считать предложенные схемы более или менее вероятными рабочими гипотезами, требующими экспериментальной проверки и дальнейшего развития.

В настоящее время в изучении механизма фотосинтеза открываются новые возможности в связи с использованием методов исследования фото-

химической активности изолированных хлоропластов [Хилл и Скарисбрик (Hill and Scarisbrik), 1940; Франк, 1945; Варбург и Лютгенс (Warburg und Lüttgens, 1946; Холт и Френч (Holt and French), 1946], находящихся в них гранул и даже «зеленых растворов» [Аронов (Aronoff), 1946].

Зеленые растворы получаются в результате энергичного механического разрушения хлоропластов вплоть до обработки суспензий в ультразвуковом поле с последующим сильным центрифугированием. Эти растворы прозрачны, но дают тиндалевский эффект. Как показали исследования Рабидо, Френча и Холта (Rabideau, French, Holt, 1946), зеленые растворы имеют спектры поглощения, тождественные спектрам поглощения живых листьев и хлоропластов. В то же время на свету и при наличии соответствующих акцепторов водорода они способны осуществлять фотоокисление воды с выделением свободного кислорода.

Это дает авторам основание считать, что в зеленых растворах сохраняется естественный хлорофилл — белковый комплекс, обладающий фотоактивностью, присущей ему *in vivo* в листе. Френч и Рабидо (1945) выяснили, что квантовый выход фотохимической реакции изолированных хлоропластов и зеленых растворов того же порядка, как квантовый выход фотосинтеза в целом. Это дает основание предполагать, что фотохимическая реакция изолированных хлоропластов по окислению воды тождественна с реакцией их *in vivo*.

Эти же факты служат аргументом в пользу того, что первичный фотохимический акт представляет собой именно реакцию окисления воды, а редукция  $\text{CO}_2$  осуществляется при помощи темновых энзиматических реакций.

Аронов (1946) показал, что в качестве окислителей в «хилловской реакции» хлоропластов, гранул и «зеленых растворов» могут служить разные хиноны, причем энергия реакции зависит от окислительного потенциала хинона.

Франк (1945) считает, что неспособность изолированных хлоропластов осуществлять редукцию  $\text{CO}_2$  обусловлена тем, что продукты  $\text{RH}$ , подвергающиеся первичному карбоксилированию, находятся не в хлоропластах, а в цитоплазме. Таким образом,  $\text{CO}_2$  не может быть введена в сферу реакций при работе с суспензиями изолированных хлоропластов.

По мнению Франка, искусственное введение в суспензии различных продуктов карбоксилирования может служить средством для выяснения их природы. Однако это можно считать возможным только в том случае, если в цитоплазме осуществляются только первичные реакции карбоксилирования, а последующие реакции редукции идут в хлоропластах без участия цитоплазматических систем и вне зависимости от взаимодействия хлоропластов с цитоплазмой.

Этот вопрос также требует дальнейшего выяснения.

Из сказанного видно, что метод работы с изолированными хлоропластами, гранулами и зелеными растворами открывает чрезвычайно широкие перспективы в области дальнейшего изучения механизма фотосинтеза.

Этот метод дает возможность подробно изучить свойства и природу фотоактивного комплекса, подвергая его последовательным химическим и физическим деструкциям, освобождая или дополняя сопутствующими компонентами, ставя в различные условия работы (например снабжая различными акцепторами и донорами водорода, создавая различные условия окислительно-восстановительного режима и т. д.).

Открываются некоторые возможности выяснить распределение активных компонентов и реакций в хлоропластах и цитоплазме, выяснить характер и условия их взаимодействия, в результате которого осуществляется весь процесс фотосинтеза в целом.

Вместе с тем, встает на очередь вопрос об изучении значения различных структур и гетерогенности внутриклеточной среды как условия, необходимого для осуществления отдельных реакций и процесса в целом.

Столь сложный процесс, как процесс фотосинтеза, может протекать только в гетерогенной среде с пространственным распределением реакций в отдельных локусах с различными физико-химическими режимами.

Это трудная и еще очень мало затронутая исследователями область работы. В настоящее время еще трудно наметить достаточно эффективные пути ее разрешения. Однако для этого уже создаются предпосылки работами по изучению свойств хлорофилл-белковых комплексов [Любименко, 1921, 1928; Штолль, 1936; Штолль и Видеман (Stoll und Wiedemann), 1938, 1941; Менке (Menke), 1938, 1940; Бот (Bot), 1942; Комар (Comar), 1942; Чибнелл (Chibnall), 1939; Осипова, 1947], работами по изучению структуры хлоропластов и гранул [Губерт (Hubert), 1936; Фрей-Висслинг (Frey-Wyssling), 1936; Робертс (Roberts), 1940; Табенцкий, 1946], исследованиями влияния на фотосинтез состояния плазмы и пластид (Бойченко, 1938, также Бриллиант, 1947) и, наконец, работами по моделированию фотосинтеза в гетерогенных средах и системах (Красновский, 1948).

В изучении механизма фотосинтеза должны широко использоваться не только современные методы химии, физики и физической химии, но и методы исследования клеточной физиологии.

Большое значение имеют работы по дальнейшему уточнению механизма образования, стабилизации и превращений хлорофилла в ассимилирующих органах.

Одним из важных разделов работ является изучение ферментных систем, участвующих в реакциях фотосинтеза, и условий их работы. Важное значение имеют, в частности, исследования гидрогеназной системы, участие которой в реакциях фотосинтеза и особенно фоторедукции намечается из работ Гаффрона (1942); Гаффрона и Рубина (1942).

Интересное развитие эти взгляды получают, в частности, у нас в работах Бойченко (1947).

Таков далеко неполный перечень наиболее важных вопросов, связанных с изучением механизма фотосинтеза.

### СПЕЦИФИЧЕСКАЯ ЭНЕРГИЯ ФОТОСИНТЕЗА РАЗНЫХ РАСТЕНИЙ И ЭВОЛЮЦИЯ ФОТОСИНТЕЗА

В заключение остановимся еще на одном вопросе, относящемся в значительной мере как к вопросам механизма, так и к физиологии интересующего нас процесса. Мы имеем в виду вопрос о физиологических основах специфичности энергии фотосинтеза у разных растений с высокими и низкими показателями интенсивности этого процесса.

Весьма вероятно, что эта специфика в известной степени определяется структурными особенностями ассимилирующих органов: числом устьиц, соотношениями между объемами межклетных пространств и объемом и суммарной поверхностью клеток, степенью суккулентности ассимилирующих органов и, наконец, содержанием и соотношениями пигментов. Однако несомненно, что специфика в энергии фотосинтеза в значительной мере зависит также и от активности и свойств тех систем,

которые принимают непосредственное участие в осуществлении процесса (например особенностями и прочностью хлорофилл-белковых комплексов, активностью гидрогеназных систем, систем фосфорилирования и т. д.).

Успешность разрешения вопроса о природе специфичности фотосинтеза различных форм в значительной мере зависит от полноты наших знаний по механизму фотосинтеза и участвующих в нем систем. Но в то же время подробное сравнительное изучение различных по энергии фотосинтеза форм может давать материал для суждения о том, какие системы могут быть особенно тесно связаны с процессом фотосинтеза, чтобы в дальнейшем выяснить их роль в механизме этого процесса более подробно.

Мы видим, таким образом, что нет резкой грани между работами в области механизма, физиологии и экологии фотосинтеза.

В основе процесса фотосинтеза лежат сложные физические, химические и физикохимические процессы, но осуществляются они в сложных системах жизненных отправления живых организмов. Эти системы исторически сложились в длительном процессе эволюции, приобретая характерные черты приспособленности к разным условиям среды, к использованию разных материалов для первичных синтезов органических веществ и к осуществлению этих синтезов за счет разных видов энергии и разных способов ее использования.

Достаточно вероятно, что первые живые организмы на земле были гетеротрофными (Д. Сапожников, 1940), используя в качестве питательного материала первичные органические вещества (Опарин, 1936). Вероятно, что только впоследствии возникла способность вовлекать в метаболизм углекислоту путем темновой ее фиксации при сохранении все же общего гетеротрофного типа питания.

Приобретенная способность к темновой фиксации  $\text{CO}_2$  получила дальнейшее развитие, когда процесс был облегчен новыми типами реакций и источниками энергии: когда он стал осуществляться либо за счет энергии окисления неорганических веществ (хемосинтез), либо за счет энергии солнечного света (фоторедукция и фотосинтез). В последнем случае разные формы приобрели способность восстанавливать  $\text{CO}_2$  за счет разных доноров водорода:  $\text{H}_2$ ,  $\text{H}_2\text{S}$ ,  $\text{H}_2\text{S}_2\text{O}_3$  (фоторедукция) и, наконец, воды (фотосинтез).

Последний способ (как базирующийся на использовании наиболее широко распространенного восстановителя и источника водорода — воды) получил наибольшее развитие и оказался присущим наиболее высокоорганизованным растительным формам.

Вместе с тем, в процессе совершенствования организмов, дивергентной их эволюции и приспособления их к многообразным условиям среды, функция фотосинтеза и фотосинтетический аппарат приобрели различные исторические особенности, вероятно, в виде различной активности отдельных систем, особенностей и соотношений пигментов и их комплексов, обеспечив приспособленность растений к разным условиям освещения (интенсивности и состава света), термического и водного режима и т. д. Возможно, что разным организмам свойственна и качественная специфика процесса в смысле разного качества получающихся продуктов.

Можно предположить, что фотосинтетический аппарат приобрел впоследствии и некоторые вторичные функции, принимая участие в осуществлении некоторых специфических фотохимических реакций, не связанных прямо с усвоением  $\text{CO}_2$ , но имеющих важное значение в ходе формативных процессов и процессов развития (например фотопериодическая реакция).

Таким образом, перед исследователями открывается еще одна чрезвычайно широкая и важная область исследования: изучение эволюции фотосинтеза. В этих работах, вероятно, необходимо рассматривать процесс фотосинтеза как развившийся на базе эволюции, с одной стороны, механизма темновой фиксации и редукции  $\text{CO}_2$ , и, с другой, — механизма использования на это различных восстановителей (фоторедукция и фотосинтез).

Наконец, необходимо изучение эволюции и самой функции фотосинтеза как результата дивергенций и адаптаций к различным условиям. Именно в этой части вопросы механизма фотосинтеза самым тесным образом переплетаются с вопросами его физиологии и экологии.

Как видно даже из краткого перечня вопросов фотосинтеза, объем предстоящих работ в этой области громаден. Характер и многообразие задач требуют участия в работах специалистов разнообразных направлений и использования наиболее современных и совершенных методов исследований.

Русские ученые внесли в изучение процесса фотосинтеза громадный вклад.

Достаточно вспомнить хотя бы основные имена.

К. А. Тимирязев, создавший твердую научную основу для развития работ в области энергетики фотосинтеза.

С. Н. Виноградский — основоположник учения о хемосинтезе.

В. В. Сапожников, К. А. Пуриевич, Ф. Н. Крашенинников, проводившие важные исследования в изучении материальных и энергетических балансов фотосинтеза и его продуктов.

М. С. Цвет, разработавший метод хроматографического анализа пигментов и много сделавший в области познания их природы.

Н. А. Монтеверде, проводивший важные работы по изучению пигментов.

В. Н. Любименко и многочисленные его сотрудники и ученики, значительно расширившие знания в области природы пигментов растений, условий их образования, превращений, состояния и локализации их в пластидах; в области экологии и физиологии фотосинтеза у разных форм и т. д.

Н. М. Гайдуков и А. А. Рихтер, проводившие важные работы в области изучения хроматической адаптации водорослей.

Л. А. Иванов, много сделавший в области экологии фотосинтеза, разработавший удобные методы учета физиологически активной радиации и фотосинтеза, систематизировавший материалы по вопросу о фотосинтезе и урожаях.

С. П. Костычев и работники его школы, внесшие много нового в познание специфической энергии фотосинтеза разных видов, экологии фотосинтеза, зависимости между фотосинтезом и урожаями.

Сотрудники и ученики Н. А. Максимова, изучавшие изменения ассимиляционной активности растений в зависимости от выращивания их в разных условиях водоснабжения и длины дня.

Т. Н. Годнев — один из крупнейших специалистов по вопросам химии хлорофилла.

За последние годы в работах по изучению фотосинтеза стали принимать участие специалисты физики и химии (А. Н. Теренин, Э. В. Шольский, А. А. Красновский).

Надо думать, что русская наука и в дальнейшем будет занимать надлежащее ей место в разработке этой важнейшей проблемы в соответ-



ствии с теми традициями, которые уже созданы предшествующим периодом, начиная с основоположника этих работ в нашей стране — К. А. Тимирязева.

## ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев А. М., 1937. Физиологические основы влияния засухи на растения. Уч. зап. Казанск. унив., 92, 7.
- Бойченко Е. А., 1938. Изменения физиологического состояния хлоропластов в течение развития. Бюлл. Моск. общ. исп. прир., Отд. биол., 47, 2.
- Бойченко Е. А., 1947. Гидрогеназа изолированных хлоропластов. Биохимия, 12, 2.
- Бриллиант В. А., 1937. Новейшие данные в изучении фотосинтеза. Усп. совр. биол., 2.
- Бриллиант В. А., 1947. Физиология фотосинтеза. Изв. АН СССР, сер. биол., 3.
- Василевская В. К., 1941. Анатомо-морфологические особенности растений холодных и жарких пустынь Средней Азии. Уч. зап. Лен. унив., сер. биол. наук, 14, 62.
- Виноградов А. П., 1947. Геохимическая история кислорода и фотосинтеза. Изв. АН СССР, сер. биол., 3.
- Виноградов А. П. и Р. В. Тейс, 1941. Изотопный состав кислорода разного происхождения (кислород фотосинтеза, воздуха,  $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$ ). ДАН СССР, 33, 9.
- Годнев Т. Н., 1946. Тезисы доклада на Всесоюзной Конференции по фотосинтезу.
- Гуревич А. А., 1946. Исследование окислительно-восстановительных условий в зеленом растении при помощи ортодинитробензола как индикатора. М. Заблуда Г. В., 1938. Физиологическое действие меди на растение. Тр. Чувашск. с.-х. инст. растениев., 1.
- Иванов Л. А., 1941. Фотосинтез и урожай. Сб. работ по физиол. раст. памяти К. А. Тимирязева. М.—Л.
- Катунский В. М., 1939. Об изменениях фотосинтетической деятельности растений в процессе их роста и развития в связи с проблемами углекислотного удобрения. Изв. АН СССР, сер. биол., 1.
- Катунский В. М., 1941. Интенсивность фотосинтеза как основной показатель углеродного питания растений. Сб. работ по физиол. раст. памяти К. А. Тимирязева.
- Красницкий Н. П., В. А. Валутина и Е. А. Пряхина, 1937. Влияние фотосинтеза на окислительно-восстановительный режим клеток листовых тканей. ДАН СССР, 58, 7.
- Красновский А. А., 1946. Современные представления о фотосинтезе. Усп. совр. биол., 21, 2.
- Красновский А. А., 1947. О фотохимии фотосинтеза. Изв. АН СССР, сер. биол., 3.
- Кокни А. Я., 1926. О факторах, определяющих специфическую энергию накопления сухого вещества у зеленых растений. Изв. Гл. бот. сада, 25, 4.
- Костычев С. П., 1937. Физиология растений, 1, М.—Л.
- Костычев С. П., Е. Н. Базырина и Г. Васильев, 1927. Энергия фотосинтеза в природных условиях. Журн. эксп. биол. и мед., 15.
- Кращениников Ф. Н., 1901. Накопление солнечной энергии в растении. М.
- Кращениников Ф. Н., 1935. Новейшие данные по фотосинтезу углеводов. Усп. химии, 4.
- Львов С. Д., 1925. Современные теории фотосинтеза. Усп. биол. химии, 2, 4.
- Любименко В. Н., 1921. О связи хлорофилла с белками пластид. Дневн. I Всероссийск. съезда бот. в Петрограде. П.
- Любименко В. Н., 1928. Итоги и перспективы 150-летнего изучения фотосинтеза. Изв. науч. инст. им. Лесгафта, 14.
- Любименко В. Н., 1935. Фотосинтез и хемосинтез в растительном мире. М.—Л.
- Максимов Н. А., 1939. Подавление ростовых процессов как основная причина снижения урожая при засухе. Усп. совр. биол., 11.
- Некрасов Н. И., 1937. Физико-химические взгляды в современном учении о фотосинтезе (в листе растения). Усп. химии, 6, 3.
- Новиков В. А., А. И. Гречушников, Я. П. Барменков и А. К. Носов, 1933. Ассимиляция и каучукообразование у тау-сагыза. ДАН СССР, 2.

- Ничипорович А. А., 1946. Биологические основы культуры каучуконосных растений. Диссертация. М.
- Опарин А. И., 1936. Происхождение жизни на земле. М.—Л.
- Осипова О., 1947. О связи хлорофилла с белком. ДАН СССР, 57, 4.
- Петрушевская А. Ф., 1925. Ассимиляционная способность листьев некоторых культурных растений. Журн. Русск. бот. общ., 10.
- Рихтер А. А. и Н. Г. Васильева, 1941. Вышшение фотосинтеза опрыскиванием микроэлементами. ДАН СССР, 30, 7.
- Сапожников В. В., 1890. Образование углеводов в листьях и передвижение их по растению. М.
- Сапожников Д. И., 1940. Механизм фотосинтеза. Сов. бот., 5—6.
- Свешников Б. Я., 1944. Новые экспериментальные данные о механизме фотосинтеза. Природа, 4.
- Степаненко Б. Н., 1947. Современные представления о химическом строении хлорофилла. Изв. АН СССР, сер. биол., 3.
- Табенцкий А. А., 1947. Структура хлорофиллового зерна как показатель жизнедеятельности листа. Изв. АН СССР, сер. биол., 5.
- Тагеева С. В., 1931. Опыт изучения фотосинтеза в связи с фотопериодизмом. Тр. прикл. бот., ген. и сел., 27, 5.
- Тагеева С. В., 1941. Динамика фотосинтеза у озимой пшеницы при различном водоснабжении. Уч. зап. Саратов. унив., 15, 6.
- Таусон В. О., 1947. Опродуктах фото- и хемосинтеза. Изв. АН СССР, сер. биол., 3.
- Теренин А. Н., 1947а. Основные проблемы фотобиохимии. Изв. АН СССР, сер. биол., 3.
- Теренин А. Н., 1947б. Фотохимия красителей. М.—Л.
- Тимирязев К. А., 1937. Солнце, жизнь и хлорофиллы. Собр. соч., 1, 2. М.—Л.
- Чесноков В. и Е. Базырина, 1932а. Воздушное питание растений и урожай. Тр. Петергоф. биол. инст., 9.
- Чесноков В. и Е. Базырина, 1932б. Фактор «углекислоты» при фотосинтезе. Тр. Петергоф. биол. инст., 9.
- Чесноков В. и Е. Базырина, 1935. Итоги изучения воздушного питания растений. Тр. Петергоф. биол. инст., 15.
- Шпольский Э. В. и Е. В. Гришук, 1945. Фотохимическая сенсibilизация красителями и тушение флуоресценции в растворах. Журн. физ. химии, 19, 3.
- Arnonoff S., 1946. Photochemical reduction by chloroplast grana. Plant Physiology, 21, 4.
- Barker H. A., 1935. Photosynthesis in diatoms. Arch. Mikrobiol., 6, 2.
- Bose J. C., 1924. The Physiology of photosynthesis. London.
- Bot G. M., 1942. The chemical composition of chloroplasts granules (grana) in relation to their structure. Chron. Bot., 7, 2.
- Boussingault J. B., 1864. Agronomie, chimie agricole et physiologie. Paris.
- Boysen-Jensen P., 1918. Studies on the production of matter in light and shadow-plants. Bot. Tidskr., 36.
- Boysen-Jensen P., 1932. Die Stoffproduktion der Pflanzen. Jena.
- Chibnall A. C., 1939. Protein metabolism in the plant. London.
- Comar C. L., 1942. Chloroplast substance of spinach leaves. Bot. Gaz., 104.
- Dastur R. H. and K. M. Samant, 1933. Study of the products of photosynthesis in leaves in artificial and in natural light. Ann. Bot., 47, 186.
- Dutton H. J. and W. M. Manning, 1941. Evidence for carotenoidsensitized photosynthesis in the diatom *Nitzschia closterium*. Am. Journ. Bot., 28.
- Eckstein O., 1939. Effect of potash manuring on the production of organic matter. Plant Physiology, 14, 1.
- Egle K., 1937. Zur Kenntniss des Lichtfeldes der Pflanze und der Blattfarbstoffe. Planta, 26, 4.
- Emerson R. and L. Green, 1937. Nature of the Blackman reaction in photosynthesis. Plant Physiology, 12, 2.
- Emerson R. and C. M. Lewis, 1942. The photosynthetic efficiency of phycocyanin in *Chroococcus* and the problem of carotenoid participation in photosynthesis. Journ. Gen. Physiol., 25, 4.
- Emerson R. and C. M. Lewis, 1943. The dependence of the quantum yield of *Chlorella* photosynthesis on wave length of light. Am. Journ. Bot., 30, 3.
- Emerson K., J. Stauffer and W. Umbreit, 1944. Relationships between phosphorylation and photosynthesis in *Chlorella*. Am. Journ. Bot., 31, 5.
- Fan C., J. Stauffer and W. Umbreit, 1943. An experimental separation of oxygen production from carbon dioxide fixation in photosynthesis by *Chlorella*. Journ. Gen. Physiol., 27.

- Leischer W. E., 1935. The relation between chlorophyll content and rate of photosynthesis. Journ. Gen. Physiol., 18, 4.
- Frank J., 1945. Photosynthetic activity of isolated chloroplasts. Rev. Modern Physics, 17, 2—3.
- Frank J. and K. F. Herzfeld, 1941. Contribution to a theory of photosynthesis. Journ. Phys. Chem., 45, 6.
- French C. S. and G. S. Rabideau, 1945. The quantum yield of oxygen production by chloroplasts suspended in solutions containing ferric oxalate. Journ. Gen. Physiol., 28, 4.
- Frey-Wyssling A., 1938. Submicroscopische Morphologie des Protoplasmas und seiner Derivate. Berlin.
- Frøron H., 1937. Wirkung von Blausäure und Wasserstoffperoxyd auf die Blackmance Reaktion in Scenedesmus. Biochem. Zeits., 292, 3/4.
- Frøron H., 1942. The effect of specific poisons upon the photoreduction with hydrogen in green algae. Journ. Gen. Physiol., 26, 2.
- Frøron H. and J. Rubin, 1942. Fermentative and photochemical production of hydrogen in algae. Journ. Gen. Physiol., 26, 2.
- Fassner G. and G. Goetze, 1934. Assimilationsverhalten, chlorophyllgehalt und Transpirationsgrösse von Getreideblättern mit besonderer Berücksichtigung der Kalium und Stickstoffernährung. Zeitschr. Bot., 27, 5/6.
- Geiger M., 1928. Studien zum Gaswechsel einer extremen Schattenpflanze (*Aspidistra*) und zur Methodik der Gaswechselversuche. Jahrb. Wiss. Bot., 67, 4.
- Geisler R., 1933. Über die Assimilation der Kohlensäure bei konstanten Ausseedingung. II. Das Verhalten von Sonnen- und Schattenpflanzen. Planta, 20, 4.
- Heath O. and F. Gregory, 1938. The constancy of the meannetassimilation rate and its ecological importance. Ann. Bot., N. S., 2, 8.
- Hill R. and R. Scarisbrick, 1940. The reduction of ferric oxalate by isolated chloroplasts. Proc. Roy. Soc. ser. B. Biol. Sci., 129, 855.
- Hille van J. C., 1938. The quantitative relation between rate of photosynthesis and chlorophyll content in *Chlorella pyrenoidosa*. Rec. Trav. Bot. Néerl., 35, 1.
- Holt A. and C. S. French, 1946. The photochemical production of oxygen and hydrogen ion by isolated chloroplasts. Arch. Biochem., 9, 1.
- Huber B., 1936. The physical state of chlorophyll in the living plastid. Rec. Tr. Bot. Néerl., 32.
- Abos W., 1936. Beitrag zur Kenntnis des N-Stoffwechsels von *Sinapis alba*, besonders in Bezug auf das Licht. Rec. Trav. Bot. Néerl., 33.
- Page G. A. and W. W. Umbreit, 1943. Phosphorylated carbohydrate esters in autotrophic bacteria. Journ. Biol. Chem., 147, 2.
- Pippmann F. and L. G. Tuttle, 1945. On the condensation of acetyl-phosphate with formate of carbon dioxide in bacterial extracts. Journ. Biol. Chem., 154, 2.
- Quenne L. et E. Demoussy, 1913. Sur la valeur des coefficients chlorophylliens et leurs rapports avec les quotiens respiratoires réels. C. R. Ac. Sc. Paris, 156.
- Wenke W., 1938. Über den Feinbau der Chloroplasten. Kolloid. Zeits., 85, 2/3.
- Wenke W., 1940. Über den Zustand der Carotinoide in den Plastiden. Naturwiss., 28, 31.
- Wyers J., 1947. Oxidative assimilation in relation to photosynthesis in *Chlorella*. Journ. Gen. Physiol., 30, 3.
- Wierson A., 1940. Stoffwechselphysiologische Analyse des Mineral-salzmangels mit einzelligen Algen. Ernähr. Pfl., 36.
- Rabideau G. S., S. S. French and A. S. Holt, 1946. The absorption and reflection spectra of leaves, chloroplast suspensions and chloroplast fragments as measured in an ultraviolet sphere. Am. Journ. Bot., 33, 3.
- Rabinowitch E. I., 1945. Photosynthesis and related processes. I. Chemistry of photosynthesis, chemosynthesis and related processes in vitro and in vivo. N. Y.
- Roberts E. A., 1940. The structure of the chloroplast and the location of the chlorophyll. Bull. Torrey Bot. Club, 67, 6.
- Ruben S., 1943. Photosynthesis and phosphorylation. Journ. Am. Chem. Soc., 65, 2.
- Ruben S., W. Z. Hassid and M. D. Kamen, 1939. Radioactive carbon in the study of photosynthesis. Journ. Am. Chem. Soc., 61, 3.
- Ruben S., M. D. Kamen and W. Z. Hassid, 1940. Photosynthesis, with radioactive carbon. I. Chemical properties of the intermediates. Journ. Am. Chem. Soc., 62, 12.
- Ruben S., M. Randall, M. Kamen and J. Hyde, 1941. Heavy oxygen ( $O^{18}$ ) as a tracer in the study of photosynthesis. Journ. Am. Chem. Soc., 63, 3.

- Sargent M. C., 1934. Causes of color change in blue-green algae. Proc. Nat. Ac. Sci. USA, 20, 5.
- Seybold A. und K. Egle, 1937. Lichtfeld und Blattfarbstoffe. Planta, 26, 3.
- Seybold A. und K. Egle, 1938. Quantitative Untersuchungen über Chlorophyll und Carotinoide der Meeresalgen. Jahrb. Wiss. Bot., 86, 1/2.
- Sideris C. P., 1947. Chlorophyll and protein interrelationships in *Ananas comosus* (L.) Merr. Plant physiol., 22, 2.
- Smith J. H. C., 1943. Molecular equivalence of carbohydrates to carbon dioxide in photosynthesis. Plant physiol., 18, 2.
- Stoll A., 1936. Zusammenhänge zwischen der Chemie des Chlorophylls. Naturwiss., 24, 4.
- Stoll A. und E. Wiedemann, 1938. Chlorophyll. Fortschr. Chem. Organ. Naturstoff., 1.
- Van Niel C. B., 1931. On the morphology and physiology of the purple and green sulphur Bacteria. Arch. Mikrobiol., 3.
- Van Niel C. B., 1935. Photosynthesis of bacteria. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 3.
- Vogler K. G., 1942. Studies on the metabolism of autotrophic bacteria. II. The nature of the chemosynthetic reaction. Journ. Gen. Physiol., 26, 1.
- Vogler K. G. and W. W. Umbreit, 1942. Studies on the metabolism of the autotrophic bacteria. III. The nature of the energy storage material active in the chemosynthetic process. Journ. Gen. Physiol., 26, 2.
- Vogler K. G., G. A. La Page and W. W. Umbreit, 1942. Studies on the metabolism of autotrophic bacteria. I. The respiration of *Thiobacillus thiooxidans* on sulfur. Journ. Gen. Physiol. 26, 1.
- Warburg O. und W. Lüttgens, 1946. Фотохимическое восстановление хинона в зеленых гранулах. Биохимия, 4.
- Warburg O. und E. Negelein, 1920. Über die Reduction der Salpetersäure in grünen Zellen. Bioch. Zeits., 110.
- Weber K., 1882. Über spezifische Assimilationsenergie. Arb. Bot. Inst. Würzburg, 2.
- Willstätter K. und A. Stoll, 1918. Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. Berlin.

Вып. I

# ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРИРОДА ФОТОПЕРИОДИЧЕСКОЙ РЕАКЦИИ ЛИСТА

Б. С. Мошков

В жизни листа выражается самая сущность растительной жизни . . . растение — это лист . . . Все органические вещества, как бы они ни были разнообразны, где бы они ни встречались, в растении ли, в животном или человеке, прошли через лист, произошли из веществ, выработанных листом.

В листе совершается тот процесс, который связывает существование всего органического мира с солнцем. Лист служит как бы посредником между любым проявлением энергии в органическом мире и солнцем — этим общим источником энергии.

Ни один растительный орган не испытывал на себе человеческой несправедливости в такой степени, как лист.

К. А. Тимирязев. Жизнь растения.

## ВВЕДЕНИЕ

Естественная фотопериодическая реакция листа связана с суточным сезонным ритмом солнечной лучистой энергии. О влиянии света на растения знали и до открытия Пристли, но только в прошлом веке сложилось более или менее определенное представление о значении световой энергии в физиологических процессах. При этом действие света рассматривалось лишь с двух сторон: с качественной (спектральный состав) и с количественной (мощность светового потока). Такой очевидный фактор, как продолжительность ежесуточного освещения, меняющегося по времени года и на разных географических широтах, долгое время оставался вне поля зрения исследователей.

Только в нашем веке, после работ Бонье, Турнуа, Клебса и особенно Гарнера и Алларда (Garner a. Allard, 1920) стало общепризнанным значение суточных чередований света и темноты — дня и ночи — для жизнедеятельности растений. А между тем еще задолго до экспериментального открытия фотопериодизма великий физиолог К. А. Тимирязев предугадал его место в общих светофизиологических явлениях. В 1903 г. в своей блестящей крунианской лекции он писал: «Я желал бы указать на некоторые выводы, которые можно сделать из (этого) закона зависимости

усвоения углерода от напряжения света в применении к известным фактам, касающимся географического распределения и биологических особенностей растений. Хорошо известен факт, что в высших широтах растение требует более короткого промежутка времени для достижения известных стадий развития, чем в низших широтах. Это обыкновенно приписывают большей продолжительности дня. Но и солнце стоит тогда не так высоко и до той поры, пока предполагалось, что действие света пропорционально его напряжению, это объяснение было, очевидно, неудовлетворительно. Теперь, когда мы знаем, что только приблизительно половина непосредственной полуденной инсоляции может быть использована, мы можем легче понять, что более долгий период при менее значительной высоте солнца оказывается более полезным, чем период более короткий при более высоком стоянии солнца». Но в то время еще не были известны факты противоположного значения, состоящие в том, что ряд растительных видов зацветает скорее не на длинном северном дне, а лишь при его значительном укорачивании. И хотя французский ботаник Турнуа был первым экспериментатором, показавшим значение коротких дней для жизнедеятельности растений, а американские исследователи Гарнер и Аллард немало потрудились для расширения и пропагандирования этого явления, настоящей родиной современной теории фотопериодизма с полным основанием может быть названа наша страна.

Отметим, что в СССР все основные исследования по фотопериодизму с самого начала проводились в Ленинграде, т. е. значительно севернее, чем в других странах. Это значит, что русские исследователи имели возможность пользоваться более длинным летним днем и получать большие контрасты при его укорачивании, чем их зарубежные коллеги. Напомним, что именно в Ленинграде в разное время работали или работали и сейчас все пионеры русской фотопериодической мысли. Основными из них не могут не считаться Н. А. Максимов и В. Н. Любименко и их ученики и помощники О. А. Щеглова, В. И. Разумов и пишущий эти строки, а также С. А. Эгиз, открывший фотопериодическое последствие.

И. В. Мичурин определял фотопериодизм как «мощнейший фактор при перемещении к северу субтропических видов растений многолетних плодовых деревьев» (разрядка наша, — Б. М.). При этом он писал: «При выведении новых сортов плодовых растений фотопериодизм оказался чрезвычайно полезным ввиду явившейся возможности при его содействии укорачивать вегетационный срок некоторых видов растений, чем достигается более полная вызреваемость летнего прироста ветвей, что в свою очередь значительно повышает выносливость этих растений к морозам зимой».

В одной из своих последних работ «Мой опыт субтропикам» И. В. Мичурин еще раз вернулся к этой теме: «Постепенно при воспитании двух-трех генераций гибридных семян получить морозоустойчивые формы субтропических культур вполне возможно. Для этого нужно применять верный и единственно безошибочный метод выведения и строгой селекции новых, исключительно гибридных сортов, воспитанных с самой ранней стадии развития их организма из семени под воздействием фотопериодизма» (разрядка наша, — Б. М.).

Кроме того, самые разнообразные биологические проявления фотопериодической реакции растительных видов пронизывают ныне все больше и больше все разделы ботанической физиологии. Исключительна и глу-

Бока роль фотопериодизма в современных светофизиологических работах, особенно преследующих непосредственные цели светокультуры растений.

Под влиянием фотопериодических исследований складываются совершенно по-новому представления о роли темноты не только в ходе онтогенеза растений, но и для течения основных процессов их суточного метаболизма.

Автор вообще уверен, что в настоящее время нельзя переоценить значение фотопериодизма, который сочетает в себе реакцию растений на действие солнечного луча на зеленый лист, о котором Тимирязев писал, что это интереснейший из всех процессов, совершающихся на земле, и на влияние темноты, которая вступает в свои права после угасания луча и определяет ход каких-то совершенно определенных и длительных физиологических процессов, о которых мы можем еще только догадываться. Ежесуточное чередование света и темноты, являющееся в природе одним из самых постоянных геофизических факторов, определяет всю жизнедеятельность зеленых растений, этих единственных организмов нашего мира, обладающих космическими функциями.

Поэтому фотопериодические исследования стояли, стоят и должны стоять в фокусе внимания советских ботаников, наследников воли и мысли таких ученых, какими были К. А. Тимирязев и И. В. Мичурин.

## ОТКРЫТИЕ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКОГО ПОСЛЕДЕЙСТВИЯ И РОЛИ ЛИСТЬЕВ В ФОТОПЕРИОДИЗМЕ

В 1928 г. С. А. Эгиз опубликовал работу, в которой приводилось описание явления, названного в лаборатории Н. А. Максимова фотопериодическим последствием. Оно заключалось в кратковременных фотопериодических воздействиях, стимулирующих, как писал Эгиз, наступление зацветания опытных растений (соя и кукуруза).

Открытие Эгиза стало одной из поворотных вех не только в направлении фотопериодических исследований, но и на пути, ведущем к раскрытию основных онтогенетических закономерностей в жизни растений. Оно придало фотопериодизму особенно большое теоретическое и практическое значение и перенесло центр исследований сущности данного явления в нашу страну.

В этом нетрудно убедиться, ознакомившись с историей вопроса; известно совершенно ошибочное и неосновательное его освещение, данное в недавней сводке Самыгина (1946). В ней говорится следующее: «Обычно открытие возможности „фотопериодического последствия“... приписывается Эгизу. Однако еще Гарнер и Аллард (1923) ставили опыты, доказавшие существование этого явления, но не дали ему специального названия». Во-первых, американские авторы не только не выделили явление фотопериодического последствия, но они вообще и не заметили его, хотя и имели на это все возможности, поставив соответствующий эксперимент весьма подробный эксперимент с соей, на который и ссылается Самыгин. Во-вторых, и это самое главное, проведя данный опыт, они интересовались не фотопериодическим последствием, а наоборот, скорее установлением его отсутствия, что, по их мнению, им и удалось сделать. Не случайно результаты этих исследований они изложили в заголовке работы, названном в дословном переводе «Переход из репродуктивной в чисто вегетативную форму активности». Следовательно, здесь наблюдалось довольно обычное в истории науки явление просмотра большого и неожиданного открытия в погоне за осуществлением ожидаемого эффекта. Не случайно ни сами авторы (Гарнер и Аллард), ни их

соотечественники в то время не заинтересовались этим замечательным явлением, оставив славу его открытия Эгизу, с именем которого оно и связывается нами с полным на то основанием.

Исследования Эгиза, развитые Разумовым (1930) и Любименко и Щегловой (1930), дали основание Долгушину (1932) отождествить фотопериодическое последствие со световой стадией развития растений.

Изучение явления фотопериодического последствия дало, таким образом, тот фактический материал, который был использован Т. Д. Лысенко при дальнейшей разработке и детализации его теории стадийного развития растений, составившей эпоху в биологической науке. Теория стадийного развития вывела учение о фотопериодизме из того обособленного положения, в котором это учение находилось, и указала ему определенное место в общем ходе онтогенеза растений. Введение понятия о световой стадии развития поставило фотопериодическое последствие в один ряд с проявляющимся при яровизации температурным последствием и сделало понятной и даже необходимой необратимость тех изменений, которые происходят в ходе развития растений при достаточно продолжительном воздействии определенным фотопериодом.

Основному положению теории стадийного развития несколько не противоречат наблюдения над возвращением к вегетативному росту, или, иначе, израстанием, растений, уже перешедших к цветению, хотя они нередко и толковались как опровержение этой теории. Такого рода «обратимость» наблюдалась и нами при исследованиях над фотопериодическим последствием у хризантемы, проведенных в 1932 и 1933 гг. Она заключалась в том, что уже начавшие цвести растения при переносе в противоположные фотопериодические условия вновь начинали израстать, давая в зоне репродукции вегетативные побеги. Это же явление в еще более яркой форме наблюдалось нами несколько позже у периллы масличной. Опыт с последней заключался в следующем: на растения периллы, выращенные со всходов до 30-суточного возраста на непрерывном освещении, было произведено воздействие 10-часовым днем, длившимся с 8 часов утра до 6 часов вечера в течение 3, 6, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 18, 21, 24, 27 и 30 суток, после чего растения каждой группы снова переносились на непрерывное освещение. Таким образом, кроме контрольной (все время непрерывное освещение), в опыте было еще 14 групп, отличающихся друг от друга по продолжительности пребывания на коротком дне. В каждом варианте было по 6 растений, а всего в опыте 90.

Появление бутонов и цветов, первых на 16-е, а вторых на 22-е сутки после начала воздействия коротким днем, наблюдалось одновременно во всех группах опыта, начиная с той, где растения получили только 9 коротких дней, и кончая последней, получившей 30. Следовательно, в месячном возрасте для перехода периллы к репродукции достаточно 9 коротких дней, после получения которых она цветет даже на непрерывном освещении. Это и есть фотопериодическое последствие.

Дальнейшее наблюдение за растениями из всех групп этого опыта обнаружало значительные различия в их поведении. Перилла, получившая 21 короткий день и больше, цвела и плодоносила, а после созревания семян погибла. Все другие растения, начиная с получивших 18 коротких дней, хотя и перешли к репродукции, но не окончили вегетативного роста, и поэтому в конце концов фотопериодическое последствие, постепенно ослабевая, прекратилось вовсе, причем тем скорее, чем меньше коротких дней получали данные растения. Таковы факты прекращения «снятия» фотопериодического последствия.



Оба эти явления будут объяснены ниже, исходя из наших представлений о сущности фотопериодизма.

Вторым, и пожалуй еще более значительным шагом вперед как к пониманию физиологической природы фотопериодизма, так и вообще расширению наших представлений об онтогенезе растений явилось указательство, что органом, воспринимающим фотопериодические условия и непосредственно реагирующим на них, является лист. Вопреки некоторым зарубежным авторам, связывающим его с именем американского исследователя Нотта, в действительности и это открытие принадлежит также науке нашей страны.

Как известно, после выявления Гарнером и Аллардом (Garner and Allard, 1925) фотопериодической локализации, заключающейся в передаче фотопериодического эффекта от одной зоны в другую при локальных воздействиях на отдельные этажи и ветви растений, с подобными же исследованиями выступил Нотт (Knott, 1926). Его стремлением было доказать, что фотопериодическая реакция растений связана исключительно с вершинами стеблей и даже может быть с их точками роста.

Ставя опыты с короткодневным видом космосом, Нотт давал короткий день верхушкам опытных растений, на которых кроме точек роста были листья. Это методическое упущение — присутствие на вершине листьев — ввело его в заблуждение. Позднее, излагая опыты 1933—1934 гг. по локальному воздействию на шпинат, Нотт (1934), несмотря на явную неудачу доказательства значения вершины в восприятии фотопериодических условий, не отказывается от своей первоначальной идеи, полагая, что «все таки фотопериодическая реакция может быть локализована в точке, листья лишь несколько ускоряют течение репродуктивного процесса». Такая осторожность Нотта в отношении листьев вполне законна, ибо у него не было ни одного прямого опыта, позволявшего сделать более определенное заключение. Вот схемы двух самых поздних экспериментов, заставивших его сделать оговорку о листьях.

В одном случае Нотт все растения шпината, являющегося видом длинного дня, помещал на короткий день и только на верхнюю почку направлял узкий пучок света, или электрического или дневного, при помощи трубок и небольших отверстий в затемняющей крышке. Отрицательный результат этого опыта, естественно, не дает прямых доказательств в пользу листьев.

В другом случае Нотт, помещая розетки шпината на 15-часовой день, который он считал длинным, хотя в действительности для шпината критический фотопериод является критическим и поэтому сильно задерживает его репродукцию, закрывал вершины их наперстком таким образом, что последние получали 10-часовой день.

По свидетельству автора, в результате такого воздействия шпинат, хотя и значительно позже по сравнению с растениями, у которых на вершину не надевался наперсток, все же перешел к репродукции, что казалось бы окончательно подрывало гипотезу о значении вершин, но также не давало прямых указаний и на роль листьев. Нам представляется, что, исходя из описанных весьма несовершенных методически опытов Нотта, нельзя приписывать ему открытие роли листьев в фотопериодизме, что делают не только американцы, но и Чайлахян, который выразил это в следующих словах: «Опыты Мошкова и Исарева, как и ранее проведенные опыты Нотта (1934) касались главным образом изучения роли листьев». Ставить на один уровень наши опыты, впервые действительно показавшие роль листьев в фотопериодизме, с опытами Нотта, о которых мы ничего не знали до завершения своих исследований, могло заставить

Чайлахяна только желание умалить наш приоритет в этом открытии.

Между тем, уже в 1931 г. мы поставили первые опыты, прямо показавшие, что без листьев фотопериодическая реакция не осуществляется.

Объектами этого исследования были древесные растения, а критерием фотопериодической реакции изменение их морозоустойчивости. Об эти обстоятельства несколько не умаляют их значения. Исходя из результатов опытов 1931 г., подтвержденных в 1932 г., мы летом 1933 г. перешли к опытам, доказавшим подобную фотопериодическую роль листьев и в случае перехода травянистых растений (хризантема) от роста к репродукции. Вслед за нами к аналогичным взглядам на значение листьев в фотопериодизме пришли М. Х. Чайлахян и Г. М. Псарев. С аналогичными исследованиями выступили также Любименко и Буслова (1937) и Ермолаева (1938), пришедшие к тем же выводам о роли листьев в фотопериодизме.

Что касается американских исследователей Гэмнера и Боннера (Hamner and Bonner, 1938) и других, то они начали пользоваться фотопериодическим воздействием на лист еще позже, только после выхода из печати наших работ, в свете которых они заметили «открытие» Нотта. Почти одновременно с американскими исследователями выступил с подобными интересными работами Мельхерс (Melchers, 1937, 1939), уже целиком ссылающийся на советских исследователей.

Характерно, что еще до последнего времени некоторые американские авторы, например Циммерман (Zimmerman, 1942), продолжают разделять убеждение Нотта о решающем значении вершины стебля в восприятии растениями фотопериодических условий.

Нельзя обойти молчанием взгляды Псарева, полагающего, что лист не является единственным органом мезофитного растения, воспринимающим фотопериодические условия. При этом он утверждает без всяких доказательств, что «способность к восприятию фотопериодического воздействия у взрослого растения рассеяна по всей зеленой ткани растения». Наши многочисленные исследования показали несостоятельность последнего утверждения Псарева. Мы считали и считаем, что единственным органом, активно воспринимающим фотопериодические условия, являются листья растений. Это доказывается очень простыми и ясными опытами.

С короткодневными видами они ставятся при помощи светонепроницаемого пакета так, что короткий день получает только лист. Тогда роста и образующийся из нее побег находятся на непрерывном освещении. В том случае, когда опыт производится с длиннодневным видом, наоборот, все растение находится на коротком дне, где оно не может цвести, а один лист получает непрерывное освещение. Можно пользоваться и обратной схемой, тогда о роли листьев в фотопериодизме мы судим по отрицательному эффекту, например по отсутствию цветения ветви, находящейся на непрерывном освещении под воздействием листа, получающего короткий день. Указанные схемы были широко использованы нами для проведения ряда опытов как с короткодневными видами (хризантемой и периллой), так и с длиннодневными (шпинатом и абиссинской капустой *Brassica carinata*). Последняя выращивалась на коротком дне (8-часовом), где она не цветет до формирования 6-го листа. После этого все растения были декапитированы и на них оставлен только один 6-й лист и находящаяся в его пазухе точка роста (рис. 1).

Растения 1-й группы, бывшие с момента хирургической подготовки на непрерывном освещении, дали бутоны через 2 недели после начала опыта. Растения 2-го варианта, находясь полностью на коротком дне, естественно до конца опыта не цвели.

В 3-й группе все растения находились на непрерывном освещении, но лист, контролирующий онтогенез находящегося в его пазухе побега, — на коротком 8-часовом дне. Все вновь образующиеся листья на боковом побеге обрывались, или весь побег заключался в темноту. В результате и в первом и во втором случае он остался вегетативным.

В 4-й группе, где, наоборот, все растение, включая и боковой побег, находилось на коротком дне (8-часовом), а лист, контролирующий развитие побега, на непрерывном освещении при условии, что вновь нарастающие листья удалялись, цветение началось почти в тот же срок, как у растений 1-й группы, бывших все время на непрерывном освещении (рис. 1).

Говоря о природе явления, лежащего в основе подобных опытов, мы с самого начала (1934) были весьма осторожны и ограничились лишь

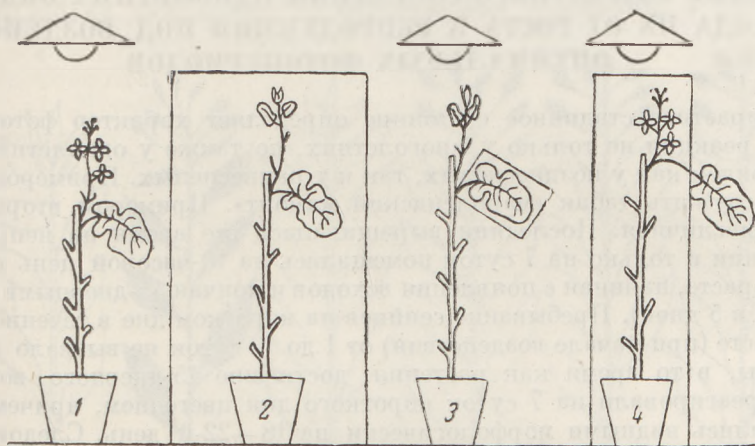


Рис. 1. Абиссинская капуста.

1 — все растение на непрерывном освещении; 2 — все растение на коротком дне; 3 — все растение на непрерывном освещении, но лист на коротком дне; 4 — все растение на коротком дне, но лист на непрерывном освещении.

предположением (отнюдь не считая его доказанным), что в листьях под воздействием оптимальных фотопериодов могут синтезироваться, помимо известного, специфические вещества типа гормонов, ферментов, витаминов и т. п. При этом мы исходили из разобщенности листьев и точек роста, находившихся в противоположных фотопериодах, что указывало на движение от листа к точке роста. Последнее дает право предполагать наличие определенной, связанной с этим движением материи или вещества, которое, образуясь в листе, вызывает цветение конуса нарастания. Делая подобное допущение, мы исходили из известного положения диалектики, сформулированного В. И. Лениным следующим образом: «Существенно то, что попытка мыслить движение без материи протаскивает мысль, оторванную от материи, а это и есть философский идеализм».<sup>1</sup>

При этом мы никогда не сомневались, что вещества, вызывающие цветение, если они существуют, могут синтезироваться только «половозрелыми» листьями растений, прошедших весь предшествующий цикл своего онтогенеза. В этом отношении мы всегда занимали позицию, противоположную Чайлахяну, который считал, что «открытие фотопериодизма окончательно решило одну из наиболее существенных задач в области физиологии развития растений, доказав, что половое созревание растений не связано с их возрастом» (1937, стр. 20).

<sup>1</sup> В. И. Ленин, Соч., т. XIII, изд. 3-е, 1935, стр. 220.

Наши опыты показали как раз обратное. Например при воздействии оптимальными для перехода к цветению фотопериодами на всходы и черенковые растения смородины или лимона, при условии, что черенки взяты со взрослых растений, сеянцы не перейдут к цветению в течение 2 ближайших лет, а черенки будут цвести. Та же картина получится и в том случае, если фотопериодическое воздействие начать параллельно на укоренившиеся черенки лимона, срезанные с одно- двухлетних саженцев и с плодовыхносящих деревьев. В этом случае первые не будут, а вторые будут цвести, потому что стадийное состояние растений, с которых взяты черенки, определяет их фотопериодическую реакцию.

### ЗНАЧЕНИЕ ВОЗРАСТНОГО СОСТОЯНИЯ ОДНОЛЕТНИХ ВИДОВ ДЛЯ ПЕРЕХОДА ИХ ОТ РОСТА К РЕПРОДУКЦИИ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ ОПТИМАЛЬНЫХ ФОТОПЕРИОДОВ

Возрастное стадийное состояние определяет характер фотопериодической реакции не только у многолетних, но также у однолетних растений, причем как у позднеспелых, так и у раннеспелых. Примером первых может служить табак «мэрилендский мамонт». Примером вторых — перилла масличная. Последняя выращивалась все время на непрерывном освещении и только на 7 суток помещалась на 10-часовой день в разном возрасте, начиная с появления всходов и кончая 45-дневными (с интервалами в 5 дней). Пребывание сеянцев на коротком дне в течение 7 суток в возрасте (при начале воздействия) от 1 до 10 суток не вызвало цветения периллы, в то время как растения, достигшие 15-дневного возраста и выше, реагировали на 7 суток короткого дня цветением, причем бутоны становились видными морфологически на 18—22-й день. Следовательно, для периллы в возрасте до 10 суток мало 7 дней с оптимальными фотопериодами, но их вполне достаточно в возрасте, начиная с 15 суток. Очевидно, даже такое скороспелое в условиях короткого дня растение, как масличная перилла, первую неделю жизни не реагирует репродуктивным развитием на фотопериодические условия, так как еще не вступило в световую стадию развития. Понятно, что это явление еще ярче выражено у позднеспелых видов, примером которых может служить табак «мэрилендский мамонт», не реагирующий цветением на фотопериодические условия в течение двух первых месяцев жизни.

Опыт, установивший это явление, проводился нами в 1938 г. в оранжевых условиях. Проросшие на стерилизованных опилках семена «мамонта» были распикированы в небольшие горшки и размещены: одна часть на непрерывном освещении, а другая на коротком дне.

Непрерывное освещение слагалось из дневного солнечного и ночного электрического. Короткий день — 10-часовой, при 14-часовой ночи, создавался путем закрывания части оранжевой стеллажа светопроницаемыми матерчатыми занавесками. По мере роста сеянцы табачные пересаживались в горшки большего объема одновременно во всех группах. Опыт состоял из 26 вариантов с пятикратной повторностью (130 сосудов с растениями). Два первых варианта являлись контрольными ко всем другим. Растения 1-го варианта все время, начиная со всходов и до конца опыта, выращивались на непрерывном освещении (рис. 2, 1). Растения 2-го варианта в течение этого же срока находились на 10-часовом дне (рис. 2, 2).

В первом случае растения оставались вегетативными без всяких признаков перехода от роста к репродукции. Во втором случае они дали

бутоны на 86-й день после пикировки всходов, а затем и плодоносили. Все остальные 24 варианта составили 3 серии, различные по характеру фотопериодического воздействия.

В 1-й серии, объединяющей 8 вариантов, растения получали различное число коротких дней в начале вегетации с дальнейшим переносом их на непрерывное освещение. В различных группах данной серии растения табака получили 10, 20, 30, 40, 50, 60, 80 и 100 коротких дней, считая от срока пикировки. В этой серии перешли к цветению растения, получившие не менее 80 коротких дней. Они дали бутоны на 92-й день после начала опыта (рис. 2, 5). Растения, получившие 60 коротких дней, не бутонизировали (рис. 2, 3).

Вторая серия была обратная первой. В ней после распикировки всходы табака находились на непрерывном освещении, а затем перено-



Рис. 2. Схематическое изображение фотопериодической реакции «мамонта».

1 — непрерывное освещение (н. о.); 2 — короткий день (к. д.); 3 — 60 к. д. в начале, потом н. о.; 4 — сначала 60 суток н. о., потом к. д.; 5 — 80 к. д., потом н. о.; 6 — сначала 60 суток н. о., потом 20 к. д. и снова н. о.

сились на короткий день. В эту серию входило 7 вариантов, отличающихся друг от друга числом суток непрерывного освещения в начале жизни растений. В зависимости от группы опыта составляющие ее растения «мамонта» получили 10, 20, 30, 40, 50, 60 и 80 суток с непрерывным освещением перед воздействием на них коротким днем, продолжавшимся до конца опыта. Интересно, что бутоны во всех группах, за исключением последней, появились в один и тот же день, на 84-е сутки после распикировки растений (рис. 2, 4).

Понятно, что в этом случае для перехода табака от роста к цветению имело основное значение стадийное состояние растений, а не срок начала воздействия коротким днем.

В следующей серии растения «мамонта» первое время выращивались на непрерывном освещении в течение 30, 40, 50 и 60 суток, затем получали различное число коротких дней (от 10 до 50) и снова переносились в условия непрерывного освещения. Данная схема воздействия была применена с целью выяснения возраста «мамонта», в котором начинается активное восприятие его листьями оптимальных для развития фотопери-

дов, т. е. наступает его световая стадия развития. Кроме того, эти же опыты должны были дать представление о минимальной продолжительности короткодневного воздействия, приводящего табак «мамонт» к цветению. Полученные результаты приводят нас к предположению, что первые 60 суток своей жизни табак «мэрилендский мамонт» не реагирует — переходом от роста к репродукции — на изменение фотопериодических условий. Поэтому в возрасте около 2 месяцев для цветения «мамонта» достаточно 20 суток с коротким днем (рис. 2, б), тогда как в возрасте 20—30 суток он нуждается уже в 60—70 коротких днях. Точнее, короткий день «мамонту» для начала репродукции нужен не в течение всей его жизни, а лишь в пределах 20 суток в 2-месячном возрасте.

После всего изложенного совершенно очевидно, что фотопериодическое ускорение развития растений становится возможным только на определенной стадии их онтогенеза. Чем короче жизнь растительного организма, чем он скороспелее, тем скорее протекают стадийные изменения, необходимые для активного восприятия листьями фотопериодических условий, приводящих их к цветению. В последней работе Н. П. Кренке (1940) имеется следующее положение: «для возможности цветения... наряду с прочими условиями, необходим лишь определенный возрастной минимум». С. Д. Львов (1940) прямо указывает, что, раньше чем фотопериодический импульс листьев может повлиять на цветение древесных видов, они должны быть к тому подготовлены медленным ходом соответствующих фаз развития. Критерий стадийности нельзя выкинуть из онтогенеза растений, если подходить к нему с единственно правильных позиций диалектического материализма.

## ПОПЫТКИ ВЫДЕЛЕНИЯ ГИПОТЕТИЧЕСКОГО «ЦВЕТООБРАЗУЮЩЕГО ВЕЩЕСТВА»

Значение стадийного состояния растений для выявления ими фотопериодической реакции развитием показывает несостоятельность утверждения М. Х. Чайлахяна, что, «начиная с появления первого зеленого листа, растения в любом возрасте восприимчивы к действию светового фактора, ускоряющего половое развитие», а также несостоятельность его схемы: любой зеленый лист — соответствующая длина дня — образование флоригена — переход к репродукции. Но вопрос о гормональной природе фотопериодической реакции листа оставался поставленным и не решенным. Поэтому, начиная с 1935 г., мы делали многочисленные попытки разбраться в этой сложнейшей проблеме. Прежде всего мы пытались получить предполагаемое цветообразующее вещество вне живого растения. Для этого была использована разнообразная методика гормональных исследований. Начали мы с того, что у опытных растений хризантемы в условиях длинного дня удаляли вершины и верхние листья и на их место закрепляли стеклянные трубочки (рис. 3, 1). В последние 2 раза в сутки, утром и вечером, вводился клеточный сок, выжатый прессом из листьев или бутонов хризантемы, находящейся на коротком дне. Получив отрицательные результаты, мы тут же перешли к попытке заставить проходить интересующее нас вещество через тонкий слой дистиллированной воды и агара.

В агаре листья быстро вяли, в воде сохранялись значительно лучше, но в обоих случаях растения-рецепторы оставались вегетативными. Поэтому способ нахождения «цветообразующего» вещества был изменен и приближен к методу выделения ростовых гормонов на агаровые блоки. Для этого агар-агар в виде 0,5%, 1%, 2% и 3%-го растворов наливался в стеклянные трубочки в 2—3 мм диаметром, 2—3 см длиной. В эти тру-

бочки с агаром, помещенные в небольшие кристаллизаторы, ежедневно утром и вечером заключались черешки листьев, взятых с растений хризантемы, находившейся на коротком дне (рис. 3, 2).

После «зарядки» их листьями они ставились в большие кристаллизаторы, на дно которых наливалась вода, и покрывались стеклянными колоколами, во избежание завядания листьев. Весь этот «аппарат» помещался в темноту (рис. 3, 3).

Срезанные листья находились на агар-агаре в течение 10—12 часов в одном опыте и 6—8 часов в другом. После этого трубочки с агаром освобождались от листьев и надевались на черешки верхних листьев хризантемы, находящейся в условиях непрерывного освещения (рис. 3, 3а). Менялись трубочки или ежедневно, или через несколько дней, причем в одних вариантах это происходило вечером, в других утром, а в третьих и утром и вечером. На каждое опытное растение в течение 25 суток надевалось

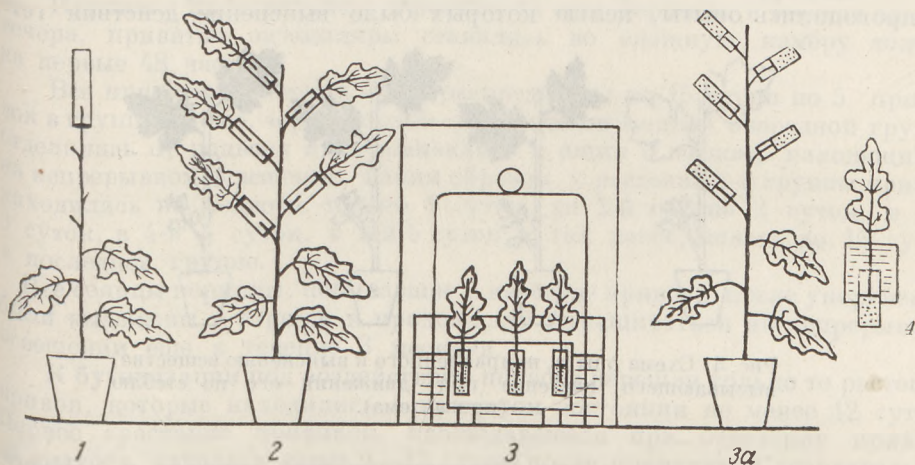


рис. 3. Схема опытов, направленных к выявлению вещества, вызывающего цветение (объяснение в тексте).

ежедневно по 6 трубочек с агаром. Нижние листья в одних случаях удалялись, в других нет. Однако ни одно из опытных растений хризантемы не перешло к бутонобразованию.

Затем была сделана еще одна попытка проследить прохождение интересующего нас вещества из листа в стебель путем создания фотопериодической связи между отрезанным листом и точками роста хризантемы, находящейся на непрерывном дне. Для того чтобы отрезанный лист не завядал в течение 10—15 суток, необходимых для выявления фотопериодической реакции, верхняя часть его черешка заключалась в трубочку с водой, напаянную на нижнюю более узкую, в которой находился основной конец черешка, погруженный в агар-агар или в желатину, или в ланолиновую пасту (рис. 3, 4).

Такие листья-доноры могли сообщаться с растениями-рецепторами через прослойки упомянутых сред. Несмотря на то что листья не увядали в течение всего опыта, т. е. 10—15 суток, они не вызвали появления бутонов.

В заключение мы пытались заставить передвигаться вещество, вызывающее цветение, через «гормональные» среды при прохождении его по стеблю. Для этого были взяты растения хризантемы, достигшие в условиях непрерывного освещения высоты в 20 см, у них удалены верхушки

и все листья, за исключением двух самых верхних, и все точки роста, кроме одной нижней (рис. 4). После такой хирургической подготовки листья начали получать 9-часовой день, а несущие их растения продолжали оставаться на непрерывном освещении. Между верхними листьями и нижней точкой роста находилось 6 междоузлий. В верхней части этого отрезка стебля у всех опытных растений вырезалось кольцо (до древесины) шириной в 0.5 см и вокруг кольца наносились среды из агара, ланолина или желатины (рис. 4, 2, 3, 4).

Результаты получились следующие: контрольные растения, т. е. некольцованные (рис. 4, 1) дали бутоны на 24-й день; кольцованные бутонов не дали. Над верхним краем кольца образовались значительные наплывы вне зависимости от того, было ли кольцо чистым или на него наносились указанные выше среды.

Одновременно с попыткой выделения «цветообразующего» вещества проводились опыты, целью которых было выяснение действия гетеро-



Рис. 4. Схема опыта, направленного к выяснению вещества, вызывающего цветение при движении его по стеблю (хризантема).

ауксина и ауксина на ход фотопериодической реакции у хризантемы и масличной периллы.

Растворы гетероауксина и ауксина в концентрации 0.005% вводились в течение 15 суток в стеклянные трубочки, напаянные на концы побегов или на черешки листьев хризантемы и периллы (рис. 3, 1 и 3), в количестве 0.5 куб. см ежедневно. Часть опытных растений, предварительно выращенных на непрерывном освещении, находилась и после начала опыта в этих же условиях, другая группа их — на 9-часовом дне. Действие гетероауксина и ауксина при этом в первый же день сказалось только на положении листьев и отчасти стеблей, вызвав их эпинанию. Это не помешало растениям, находившимся на коротком дне, зацвести в те же сроки, что и обычно, т. е. данные вещества не ускорили и не задержали фотопериодической реакции перехода к цветению. Естественно, что растения в условиях непрерывного освещения остались вегетативными.

Следовательно, с полной определенностью можно сказать, что вещество, синтезируемое листьями растений в условиях оптимальных фотопериодов и вызывающее их цветение, не подобно гетероауксину и ауксину и не вступает с ними в реакции, так или иначе отражающиеся на репродуктивном развитии растений.

Попытки выделить предполагаемое цветообразующее вещество, хотя бы проследить его взаимодействие с другими гормональными веществами внутри растения, делались и другими авторами, в частности особенно в большом масштабе Гэмнером и Боннером (Hamner a. Bonner, 1938), но все они не увенчались успехом.



**ОТСУТСТВИЕ АККУМУЛЯЦИИ «ЦВЕТООБРАЗУЮЩЕГО ВЕЩЕСТВА»**

Разгадку многочисленных неудач выделения «цветообразующего вещества» надо искать в результате наших опытов с прививкой сеянцев периллы, описанных ниже.

Как подвоями, так и привоями в данном исследовании служили растения одного сорта периллы масличной. Сперва подвои (в количестве 75 штук) выращивались на непрерывном освещении до распускания 4-й пары листьев. После этого они были помещены на 20 суток в условия короткого 9-часового дня. Растения привои с начала и до конца опыта находились на непрерывном освещении. Прививка была произведена сразу же после отставления подвоев с короткого дня. Перед прививкой на подвоях были удалены все точки роста, но оставлено по 3—4 пары листьев. Привои представляли собою сеянцы в фазе распускания листьев первого узла.

Прививка производилась в расщеп на срез вершины в течение одного вечера, привитые экземпляры ставились во влажную камеру только на первые 48 часов.

Все привитые растения были распределены на 15 групп по 5 прививок в группе. Далее, через каждые сутки привои в одной очередной группе отделялись от подвоев и высаживались в ящик с песком, находящийся на непрерывном освещении. Таким образом, у растений 1-й группы привои находились на подвоях только 1 сутки, во 2-й группе 2 суток, в 3-й 3 суток, в 4-й 4 суток, в 5-й 5 суток и так далее, вплоть до 15 суток в последней группе.

Все сеянцы периллы, побывавшие в качестве привоев, после укоренения были высажены в горшки и продолжали выращиваться на непрерывном освещении еще в течение 3 месяцев.

К бутонизации под воздействием подвоев перешли только те растения привои, которые находились в привитом состоянии не менее 12 суток. Первое срастание прививок, наблюдавшееся при отделении привоев от подвоев, началось через 9—12 суток после прививки. Следовательно, даже 10 суток тесного соприкосновения тканей привоя с тканями подвоя оказалось недостаточным для получения привоями фотопериодической «зарядки» подвоев. Только после того как началось срастание тканей привоев и подвоев, листья последних смогли оказать свое влияние на точки роста первых.

Еще убедительнее результаты другого опыта, проведенного также с периллой, но в несколько ином плане. Масличная перилла, служившая подвоем, выращивалась первоначально на непрерывном освещении. Достигнув 30 см высоты, она была помещена на 15 суток в условия 10-часового дня. Как известно, этого срока достаточно для зацветания периллы в условиях непрерывного освещения. В день прекращения короткодневного воздействия собственные вершины масличной периллы были путем прививок заменены вершинами 45-дневных растений красной периллы, находившейся все время на непрерывном освещении. Привитые растения составили 5 групп опыта с 6-кратной повторностью. Отдельные варианты его отличались друг от друга только по дальнейшим мероприятиям в отношении подвоев. Привои во всех вариантах находились на непрерывном освещении и не подвергались дополнительным операциям, за исключением удаления 2 нижних пар листьев, во избежание ухода привоя от влияния подвоя.

В 1-й группе подвои после прививки получали 10-часовой день при помощи светонепроницаемых картонных муфт, обтянутых сверху двойной материей (рис. 5, 1).

Во 2-й группе подвои находились все время с момента прививки и до конца опыта в условиях непрерывного освещения. Несмотря на различные условия нахождения подвоев, привои зацвели одновременно в обеих группах. Следовательно, 15 коротких дней было достаточно для того, чтобы растения-подвои смогли осуществить свое влияние на привои, заставив их перейти в условиях непрерывного освещения от роста к репродукции.

Встав на «аккумуляционную» точку зрения Чайлахяна, необходимо признать, что за 15 суток пребывания на коротком дне подвои накопили «цветообразователя» в достаточном количестве для перевода к цветению привоев. Судя по результатам 2-й группы, дальнейшая гормональная зарядка подвоев коротким днем кажется излишней. У растений, составивших третью группу, после переноса с короткого дня в момент прививки

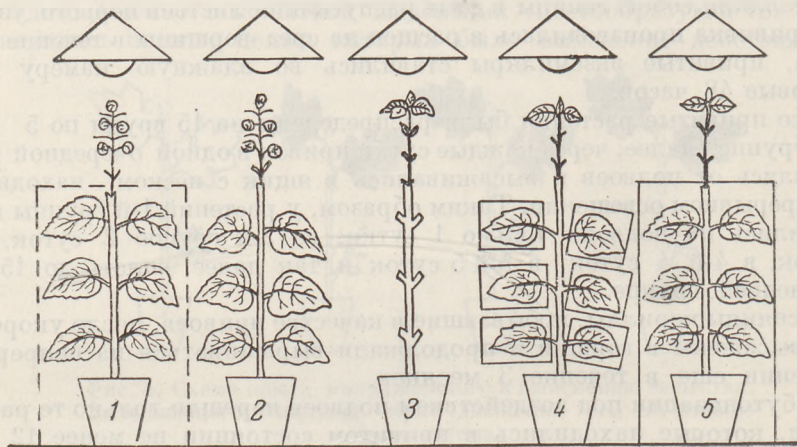


Рис. 5. Перилла красная, привитая на перилле масличной.

1 — подвой на коротком дне; 2 — подвой на непрерывном освещении; 3 — листья на подвое удалены; 4 — листья на подвое заключены в темноту; 5 — весь подвой в темноте.

удалялись все листья на подвоях, вследствие чего привои могли получить «накопленный гормон» только из стебля донора, где он, по мнению Чайлахяна, должен аккумулироваться так же, как и в листьях. В результате привои 3-го варианта до конца опыта остались вегетативными. Конечно, можно предположить, что в стеблях периллы откладывалось недостаточное количество гормона, оставшегося в основном в листьях, но это не так. В этом нас убеждает поведение привоев 4-й серии, где в момент прививки листья на подвоях были заключены в темноту при помощи двойных не пропускающих свет пакетов. Эти привои так и не перешли к бутонизации до конца опыта.

Наконец в 5-й группе в темноту при помощи картонных муфт были заключены целиком все подвои. На непрерывном освещении оставались только привои, которые до конца опыта не перешли к бутонизации.

Анализируя результаты описанного опыта, мы вправе сделать заключение, что там, где устраняется новый послепрививочный синтез листьев подвоев, нет и цветения привоев. Оно не наблюдается у привоев в 3 последних группах опыта вследствие или обрыва листьев, или заключения их в темноту. Если бы в данных случаях имелась аккумуляция гормона цветения, последний перешел бы из стебля или листьев подвоев в привои, вызвав их бутонизацию. Темнота способствует

оттоку веществ от листа к точкам роста, и во всяком случае, как было показано в наших специальных опытах, не нарушает возможности цветения.

Одновременное цветение привоев в 1-й и 2-й группах под воздействием листьев, ранее получивших 15 коротких дней, но после прививки находящихся в противоположных фотопериодических условиях, говорит скорее за физиологическую перестройку листьев, идущую на коротком дне. Синтез, происходящий после такой фотопериодической перестройки, имеет, возможно, один характер как на коротком, так и на длинном дне. Только исключением повседневной жизнедеятельности листьев можно объяснить отсутствие цветения привоев там, где листья на подвоях или обрывались, или заключались в темноту как отдельно, так и вместе со стеблем.

Несомненно, что из листьев подвоев в привои переходят какие-то вполне материальные стимулы, под воздействием которых точки роста привоев переходят к репродукции. Вопрос о том, были ли эти вещества накоплены в листьях подвоев за время их пребывания на коротком дне (и потом только перешли в привои) или же они синтезировались листьями подвоев и после прививки (за счет чего привои и цвели) решается нами в пользу второго предположения. Понятно, что в этом случае отпадает нужда в понятии о «фотопериодической аккумуляции». Вместо нее мы можем предложить другое толкование. Суть его заключается в том, что под воздействием оптимальных фотопериодических условий в листьях подготовленных онтогенетически растений проходят необратимые физиологические процессы, изменяющие характер их синтетической деятельности. На подобную фотопериодическую перестройку листа необходим определенный сравнительно небольшой отрезок времени, в течение которого лист или листья должны находиться в оптимальных фотопериодических условиях. Но как скоро эта фотопериодическая перестройка листа (листьев) прошла, они становятся способными вызывать цветение несущего их растения в любых фотопериодических условиях. То, что принято называть фотопериодическим последствием, есть морфологическое выражение физиологической перестройки листьев, прошедшей за кратковременное пребывание или только их, или целого растения в условиях оптимальных фотопериодов.

Эта перестройка листа, вероятно, является определенной и скорее всего заключительной фазой онтогенеза растений. Из всего изложенного ясно, что фотопериодическая реакция как таковая не имеет ничего общего с гормональной теорией развития растений.

### ПРИЧИНЫ КАЖУЩЕЙСЯ ОБРАТИМОСТИ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКОЙ РЕАКЦИИ

Разбирая фотопериодическое последствие, мы говорили о его кажущейся обратимости. Но в действительности физиологический процесс, определяющий фотопериодическую реакцию растений, осуществляющийся в листьях, не обратим. Об этом можно судить на основании ряда наших исследований.

Объектом одного из них была перилла масличная, и само исследование состояло в прививочном воздействии листьями подвоев на точки роста привоев. Первые до месячного возраста выращивались на непрерывном освещении. После этого у них были удалены вершинные почки и началось воздействие 10-часовым днем, продолжавшееся 20 суток.

В течение опыта все боковые побеги, появляющиеся на подвоях, обрывались. Привоями служили вершины молодых сеянцев периллы,

выращенной в условиях непрерывного освещения. Привитые растения до конца опыта находились на непрерывном освещении. После перенесения с короткого дня все растения, предназначенные для роли подвоев, были разбиты на 16 групп по 5 растений в каждой.

На растения 1-й группы прививка вершин была сделана в день переноса их с короткого дня; на растения 2-й группы через сутки; на растения 3-й группы через 2 суток; на растения 4-й группы через 3 суток; на растения 5-й группы через 4 дня после отстановки с короткого дня и т. д., через каждые сутки делалась прививка очередного варианта. На растения последней 16-й группы вершины были привиты через 15 суток после переноса подвоев с короткого дня на непрерывное освещение.

Целью данного опыта было выяснение вопроса — теряют ли листья подвоев (и если теряют, то через сколько дней) способность вызывать появление репродуктивных органов у привоев, приобретенную ими за время пребывания в условиях оптимальных фотопериодов. Оказалось, что за срок в 15 суток эта способность не теряется. Все привои зацвели в условиях непрерывного освещения под влиянием листьев подвоев в сроки от 24 до 44 дней после прививки во всех группах опыта.

После того как на привоях появились бутоны, что примерно произошло через 30 суток после прививки, у 2 растений из 11-го и 12-го вариантов были отрезаны первые привои и на их место снова привиты вершины сеянцев периллы с непрерывного освещения. И несмотря на то что с момента отставления подвоев с короткого дня прошло 40 суток и что на подвоях уже находились в течение 30 суток давшие бутоны первые привои, новые привои также перешли к бутонизации.

В последующем нам удалось как на масличной, так и на красной декоративной перилле вызвать цветение привоев под воздействием листьев подвоев, получивших короткий день за 3 месяца до прививки. Даже 90 суток непрерывного освещения не могли снова перестроить листья на «вегетативный лад». Еще более длительные выдерживания подвоев периллы на непрерывном освещении перед прививкой осложняются задачей сохранения в течение столь длительного времени необходимой физиологической активности их листьев. Таким образом, можно утверждать, что каждый лист стебля вне зависимости от других листьев становится способным направлять заложение репродуктивных органов только после прохождения его тканями необходимой для того фотопериодической перестройки. Эффект «фотопериодического последствия» как раз и заключается в прохождении листьями или листом необходимых для этого физиологических процессов. А последующее израстание уже начавших цвести побегов объясняется не обратимостью этой реакции в листьях, а появлением или распусканьем новых листьев, не подвергнувшихся фотопериодической перестройке. Во всех случаях израстания растений, уже заложивших бутоны, прежде всего появляются или распускаются новые листья. Например в том случае, когда сеянцы периллы получают только 9, 10, 11, 12 и т. д. до 18 коротких дней, на их вершине всегда имеется хотя бы одна пара зачаточных листьев, являющихся до разветвления не активными и потому не реагирующими на воздействие оптимальными фотопериодами.

В этом легко убедиться экспериментальным путем, проследя за «уходом» вершины побега от фотопериодического воздействия листьев, находящихся на коротком дне. Вот схема одного из подобных опытов.

Выращенные в условиях непрерывного освещения до высоты в 30—35 см, растения хризантемы были подвергнуты фотопериодическому воздействию при помощи матерчатых двойных муфт. Последние закрывали все растение, за исключением вершины в 5 см длиною, 14 часов в сутки. В том случае когда зона короткого дня не увеличивалась по мере роста растения, вершина «уходила» от воздействия листьев, получающих короткий день. Но этот уход легко преодолевался или идущим вслед за ростом растения увеличением короткодневной зоны, приводящим к тому, что на непрерывном освещении все время оставалась вершина около 5 см длиною, или же обрывом листьев, находящихся на вершине, сразу же вслед за их полным распусканьем.

В силу коррелятивных закономерностей верхние или вообще ближайшие топографически листья оказывают наибольшее влияние на морфогенез точки роста. Поэтому, когда после их распускания к ним переходит контроль над конусом нарастания, начинается процесс израстания.

Уход вершины побега от воздействия постоянной короткодневной зоны сопряжен с развитием на вершине новых листьев. Лишь путем их удаления можно сохранить связь конуса нарастания с нижележащей короткодневной зоной. Так как самые молодые, еще недостаточно раскрывшиеся листочки являются фотопериодически не активными, встает вопрос, могут ли они препятствовать фотопериодическому воздействию листьев, расположенных ниже их, и в связи с этим вообще о возрасте листьев, в котором они начинают препятствовать связи конуса нарастания с более старыми листьями. Для решения этого вопроса были поставлены опыты с хризантемой, изложенные ниже. Перед началом фотопериодического воздействия растения хризантемы, выращенные в условиях непрерывного освещения до 25—30 см в высоту, т. е. до появления 20-го листа, срезанные снизу, были декапированы на высоте 17 листа. В это же время у них были удалены все листья и точки роста кроме верхних. Таким образом, на каждом растении находилось по одному листу и точке роста, находящейся в его пазухе.

Все подготовленные таким образом растения в количестве 70 штук были разбиты на 7 групп, по 10 штук в каждом варианте.

Растения 1-го варианта — контрольного — находились полностью на непрерывном освещении и, конечно, остались до конца опыта строго вегетативными.

Во всех остальных вариантах проводилось воздействие коротким днем при помощи ежедневного помещения листа на 16 часов в двойные тканевые пакеты, причем почки и начавшие рост побеги оставались на непрерывном освещении.

Во 2-й группе воздействие коротким днем началось сразу же после хирургической подготовки растений; в 3-й группе через 2 суток; в 4-й через 4 суток; в 5-й через 6 суток; в 6-й через 8 суток и в 7-й через 10 суток после той же операции. В течение опыта у 5 из 10 растений в каждом варианте все появляющиеся по мере роста бокового побега листья обрывались, у 5 других не обрывались. Таким образом, в каждом варианте были растения, у которых находившийся в пазухе листа побег был без листьев и с листьями. В результате оказалось (табл. 1 и рис. 6), что у всех растений, где листья на боковых побегах обрывались по мере распускания, бутоны появились вне зависимости от начала воздействия на 20-й и 24-й день.

В том случае, когда листья не обрывались, бутоны появились только в группах 2-й, 3-й и 4-й, т. е. в тех, где воздействие коротким днем началось не позже, чем через 4 дня после заложения опыта. Уже

6-дневного запоздания воздействия коротким днем было достаточно для того, чтобы в случае оставления всех листьев на боковом побеге, последний ушел бы от воздействия на него листа, в пазухе которого он находился.

Очевидно, за 11—13 суток, пока листья хризантемы находились на непрерывном освещении (6 суток) и пока они перестраивались под воздействием короткого дня (5—7 суток), листья на боковом побеге настолько сформировались, что сами приняли его на свое «иждивение», сделав ненужной связь вершины побега с пазушным листом. За 10—15

Таблица 1

Начало фотопериодического воздействия на лист после хирургической подготовки	Появление бутонов на боковой ветви	
	без листьев	с листьями
Контроль — непрерывное освещение . . . . .	Не было	Не было
Воздействие: сразу . . . . .	Через 24 дня	Через 24 дня
через 2 суток . . . . .	» 24 »	» 24 »
» 4 » . . . . .	» 24 »	» 24 »
» 6 » . . . . .	» 24 »	Не было
» 8 » . . . . .	Через 26 дней	» »
» 10 » . . . . .	» 27 »	» »

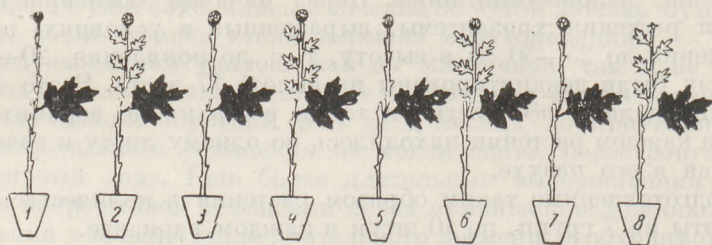


Рис. 6. Уход побега хризантемы от короткодневного листа (показан черным) (объяснение в тексте).

Варианты опыта: 1 — контроль, 2 — первая группа, 3 — вторая, 4 — третья, 5 — четвертая, 6 — пятая, 7 — шестая; 8 — седьмая группа.

суток онтогенез бокового побега продвигался настолько далеко, что он уже уходил от влияния основного листа и начинал самостоятельную жизнь за счет своих листьев.

## ЗАВИСИМОСТЬ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКОЙ РЕАКЦИИ ЛИСТА ОТ ЕГО ВОЗРАСТА И ПОЛОЖЕНИЯ НА СТЕБЛЕ

Таким образом, у нас возникло предположение, что молодые листья растения, прошедшего соответствующие стадийные изменения, очень быстро становятся активными в смысле направления морфогенеза конусов нарастания.

Чтобы точнее установить значение их собственного возраста для выявления фотопериодической реакции, выражающейся развитием, были проведены многочисленные опыты.

Объектом одного из них служила хризантема крупноцветная, выращенная с посадки черенков до появления 23—25 листа (считая снизу) в условиях непрерывного освещения.

Опыт начался с одновременной хирургической подготовки растений. Последняя состояла в удалении всех точек роста, за исключением одной, находящейся в пазухе листа первого снизу. Затем все растения были распределены на 3 группы по 35 растений в каждой и произведен обрыв

Таблица 2

Способ и продолжительность воздействия	Число дней от начала воздействия до бутонов		
	на коротком дне лист		
	1-й сверху	5-й сверху	20-й сверху
Непрерывное освещение . . .	Нет бутонов	Нет бутонов	Нет бутонов
5 коротких дней . . . . .	» »	Дней 37	» »
10 » » . . . . .	» »	» 29	» »
15 » » . . . . .	Дней 37	» 24	» »
20 » » . . . . .	» 36	» 24	» »
25 » » . . . . .	» 36	» 24	» »
30 » » . . . . .	» 34	» 25	Дней 44

всех листьев, за исключением 1-го сверху в 1-й группе, 5-го сверху во 2-й группе и 20-го сверху в 3-й группе. Предварительная декапитация растений, произведенная одновременно с удалением всех точек роста, была выполнена с таким расчетом, чтобы верхним листом оказался только что развернувшийся и еще не вполне сформировавшийся лист.

Первый вариант каждой группы контролировал хирургическую подготовку растений, оставшихся до конца опыта в условиях непрерывного освещения. Во всех остальных вариантах листовая пластинка листа получала 8-часовой день в течение 5 суток (2-й вариант), 10 (3-й), 15 (4-й), 20 (5-й), 25 (6-й) и 30 суток в 7-м варианте. Опыт проходил в условиях непрерывного освещения. Короткий день листовым пластинкам создавался при помощи двойных бумажных пакетов (внутри — черных, сверху — белых), надеваемых на листья.

В результате (табл. 2 и рис. 7) бутоны появились во всех вариантах только в группе 2, где короткий день получал 5-й лист. Для этого листа оказалось достаточно уже 5 коротких дней. Этот

факт с полной очевидностью говорит за наибольшую активность 5-го листа по сравнению с двумя другими, бывшими в опыте.

При воздействии на 1-й лист переход хризантемы к цветению осуществлялся только в том случае, если он получил не менее 15 коротких

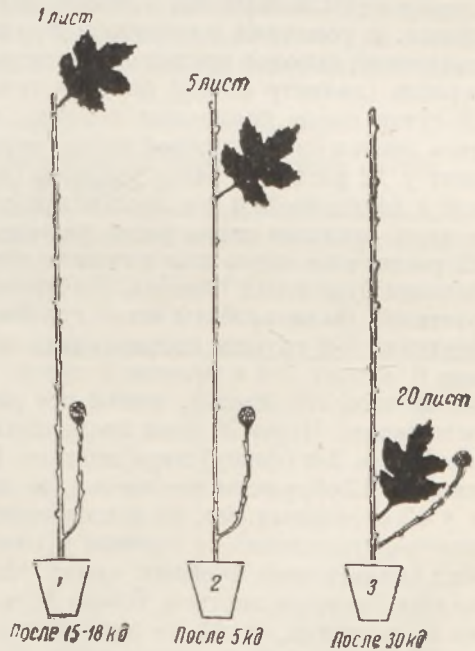


Рис. 7. Схема и результат фотопериодического воздействия на разновозрастные листья хризантемы.

дней. Фотопериодическое воздействие в продолжение 5 и 10 суток оставалось безрезультатным. Очевидно, 1-й лист при начале воздействия был или вовсе не активным или его активность была значительно ниже, чем у 5-го листа. Прежде чем он достиг необходимой активности, т. е. определенного физиологического состояния, вероятно, прошло около 10 суток.

Наконец, воздействие коротким днем на 20-й лист привело хризантему к бутонобразованию только в том случае, если оно проводилось в течение 30 суток (рис. 7).

Этот факт приобретает особенное значение при сопоставлении его с поведением растений 2-й группы (на коротком дне 5-й лист), у которых за это время появились хорошо развившиеся бутоны даже в варианте, получившем только 5 коротких дней. Первому листу, для активного восприятия фотопериодических условий, потребовалось около 10 суток на его физиологическую «подготовку». Двадцатому листу для этой же цели пришлось затратить не менее  $11\frac{1}{2}$ —2 декад. Во всяком случае, с полной уверенностью можно утверждать, что в начале воздействия физиологическая активность листьев 1-го, 5-го и 20-го была совершенно различной, наибольшей у 5-го и наименьшей у 20-го. К сожалению, изложенные факты не дают еще права судить о причине неодинаковой активности листьев одного и того же побега, но сам этот факт устанавливается с полной очевидностью.

Объектом другого опыта служила перилла красная декоративная. Семена ее были высеяны в начале мая в оранжерее на непрерывном освещении, в условиях которого и проходил весь опыт. Через 3 дня после появления всходов последние были распикированы (23 V 1940) в большие горшки (диаметр 20 см) по 3 растения в каждый. Опыт начался через 18 суток после появления всходов, когда у растений вполне распустились листья самой нижней пары (первого от семядолей узла).<sup>1</sup> В этот момент у 12 растений были удалены все точки роста, кроме двух: пазушной и вершинной, и все листья, кроме одного, в самом нижнем узле. Оставленная нижняя точка роста находилась в его пазухе. Этот лист у всех 12 растений с этого дня начал получать короткий (8-часовой день) при помощи бумажных пакетов. По продолжительности воздействия на листья растения были разбиты на 4 группы, по 3 растения в каждой. Листья растений 1-й группы подвергались короткодневному воздействию в течение 6 суток; 2-й в течение 9 суток; 3-й 12-й и 4-й в течение 15 суток; после чего эти листья, как и все растения, подвергались непрерывному освещению. Через 26 дней после появления всходов пригодной для опыта оказалась 2-я (снизу) пара листьев. В тот раз было взято уже 24 растения и у 12 оборваны все листья, за исключением одного из нижней пары, а у 12 остальных все, за исключением одного из второй пары. Дальнейшее распределение на группы и способ фотопериодического воздействия был аналогичным первому сроку. Через 35 дней после всходов сформировалась 3-я пара листьев. В этот день снова началось воздействие, но уже на 36 растений, у 12 на первый лист, у других 12 на 2-й лист и у третьих 12 на третий лист снизу. Через 40 суток началось воздействие на лист 4-й пары и одновременно на листья 3-й, 2-й и 1-й пары. Через 49 дней пригодной для воздействия оказалась 5-я пара листьев, и снова была повторена вся схема опыта для каждого листа предыдущих узлов. Наконец на 58-й день в опыт были включены листья 6-й пары и одновре-

<sup>1</sup> Медленный рост сеянцев периллы объясняется как повреждениями, связанными с пикировкой, так и, главным образом, м. холодной весной. Оранжерея не отапливалась, поэтому температура по ночам и в пасмурные дни была значительно ниже оптимальной для этого теплолюбивого вида.



менно, согласно схеме, листья 5-го, 4-го, 3-го, 2-го и 1-го узлов. Таким образом, данный опыт состоял из 84 вариантов, не считая контрольных.

Фотопериодическому воздействию в течение 6, 9, 12 и 15 суток подверглись листья 1-й пары в возрасте растения в 18, 26, 35, 40, 49 и 58 суток; листья 2-й пары в возрасте растений в 26, 35, 40, 49 и 58 дней; листья 3-й пары в возрасте растений в 35, 40, 49 и 58 суток; листья 4-й пары в возрасте растений в 40, 49 и 58 дней; листья 5-й пары в возрасте растений в 49 и 58 суток; листья 6-й пары в возрасте 58 дней. Такая довольно сложная схема имела целью проследить изменения в активности оставленных листьев в связи с их возрастом и морфологическим положением на стебле. Результаты этого опыта, приведенные в табл. 3, характеризуются, во-первых, отсутствием бутонов в группах, где короткий день получали листовые пластинки листа 1-й снизу пары; во-вторых, почти тем же явлением для листьев 2-го узла и, в-третьих, появлением бутонов при воздействии на 3-й лист в течение 12 и 15 суток, вне зависимости от возраста растений. Образование бутонов после 9 дней воздействия на 3-й лист наблюдалось только в том случае, если он достигал к началу опыта 58-дневного возраста, тогда как у последующих групп (4-й и 5-й листья) воздействие коротким днем в течение 9 суток было достаточным для 49-дневных листьев. Эти данные говорят за принципиальное отличие листьев самых нижних узлов от расположенных выше, независимо от их возраста. Листья 1-го и 2-го узлов отличаются своей фотопериодической реакцией от остальных не тем, что они с возрастом теряют или передают свою активность, а тем, что они вообще не имеют ее или имеют, но в очень ослабленной степени. Листья 3-й пары, хотя и вполне активны, но листья

Таблица 3

Перилла красная. Фотопериодическая реакция листьев разных ярусов в зависимости от возраста

Возраст растений и порядок листьев при начале фотопериодического воздействия	На какой день появились бутоны в группах, где листья находились на коротком дне в течение			
	6 дней	9 дней	12 дней	15 дней
1-я пара, возраст 18 дней . . .	Нет	Нет	Нет	Нет
1-я » » 26 » . . .	»	»	»	»
1-я » » 35 » . . .	»	»	»	»
1-я » » 40 » . . .	»	»	»	»
1-я » » 49 » . . .	»	»	»	»
1-я » » 58 » . . .	»	»	»	»
2-я » » 26 » . . .	»	»	»	»
2-я » » 35 » . . .	»	»	»	У 2 и 3
2-я » » 40 » . . .	»	»	»	1 из 3
2-я » » 49 » . . .	»	»	»	Нет
2-я » » 58 » . . .	»	»	»	»
3-я » » 35 » . . .	»	»	58	27
3-я » » 40 » . . .	»	»	28	28
3-я » » 49 » . . .	»	»	34	22
3-я » » 58 » . . .	»	»	35	32
4-я » » 40 » . . .	»	Нет	30	30
4-я » » 49 » . . .	»	22	22	20
4-я » » 58 » . . .	»	28	28	28
5-я » » 49 » . . .	»	Нет	35	22
5-я » » 58 » . . .	»	28	28	28
6-я » » 58 » . . .	»	Нет	Нет	34

последующих узлов у периллы еще активнее. Верхние листья не активны только в первые дни их жизни, в момент их морфологического и физиологического формирования.

### СКОРОСТЬ ПЕРЕДАЧИ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКОГО ЭФФЕКТА ОТ ЛИСТА К ВЕРШИНЕ ПОБЕГА

Вслед за выяснением минимального количества суток с оптимальными фотопериодами, необходимого для фотопериодической перестройки физиологически активных листьев, возник вопрос о быстроте их влияния на контролируемые ими точки роста. Решение его заключается в результатах следующих опытов.

У хризантемы крупноцветной, выращенной на непрерывном освещении до полуторамесячного возраста, оставалось только по одному активному листу и по одной точке роста, находившейся в его пазухе.

Листовые пластинки получали короткий день при помощи обычных пакетов в течение 3, 5, 7, 9, 11, 13 и 15 суток, после чего у трех растений (из 6, составляющих каждый вариант) лист, получавший короткий день, удалялся. Листья на пазушных побегах не удалялись. Результаты (табл. 4) оказались следующими. Прежде всего растения, лист которых получили 5 и 7 коротких дней, бутонов не дали. Воздействие на листовую пластинку коротким днем в течение 9 суток без последующего ее удаления привело к появлению бутонов на вершине пазушного побега через 29 суток после начала воздействия. Обрыв листьев-доноров не снял бутонообразования, а лишь задержал его на несколько суток во всех группах, получивших не менее 11 коротких дней. Дело здесь не в продолжительности пребывания листьев на коротком дне, а именно в раннем их удалении; это можно видеть из дополнительного варианта, в котором у растений, получивших 9 коротких дней, лист после этого был оставлен еще в течение 5 суток на непрерывном освещении. Эти растения образовали бутоны одновременно с теми, у которых листья не обрывались.

Таблица 4

Продолжительность воздействия коротким днем на листовую пластинку	Появление бутонов	
	листья, получавшие короткий день, оставлены	листья, получавшие короткий день, удалены
3 суток . . . . .	Бутонов нет	Бутонов нет
5 » . . . . .	» »	» »
7 » . . . . .	» »	» »
9 » . . . . .	Бутоны на 29-й день	» »
11 » . . . . .	То же	Бутоны на 35-е сутки
13 » . . . . .	»	Бутоны на 30-е сутки
15 » . . . . .	»	То же
9 суток (после еще 5 суток на непрерывном освещении) . . . . .		Бутоны на 30-е сутки

Аналогичный опыт был проведен и с красной периллой, которая до начала опыта, в течение 45 суток, выращивалась в оранжерее на непрерывном освещении. После того у каждого растения был оставлен один

лист и одна находящаяся в его пазухе почка. Воздействие коротким днем (8-часовым) на листовую пластинку проводилось в течение 3, 5, 7, 8, 11, 13, 15, 17, 19 и 21 суток. В каждом из этих вариантов было по 12 растений, которые при прекращении воздействия делились на 4 группы. В 1-й группе лист, получивший короткий день, оставлялся в условиях непрерывного освещения, а листья на боковом побеге, по достижении ими нормальных размеров, удалялись. Во 2-й группе лист, получивший

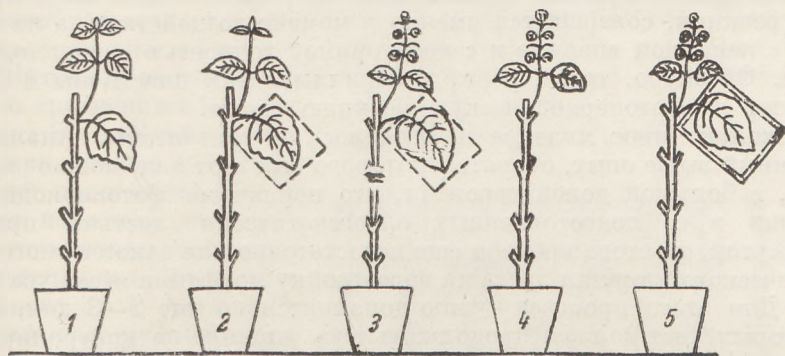


Рис. 8. Быстрота передачи фотопериодической реакции листа к точке роста у красной периллы.

1 — при непрерывном освещении; 2 — 5 суток к. д.; 3, 4, 5 — 7 суток к. д.

короткий день, сохранялся, но листья на боковых побегах так же, как и во всех других группах, не обрывались. В 3-й группе лист, получивший короткий день, отрезался. Наконец, в 4-й группе этот лист заключался в темноту до конца опыта. При всех условиях бутоны появились у растений, лист которых получил 7 коротких дней, на 25-е сутки после начала воздействия (рис. 8). После 9-дневного воздействия бутоны во всех группах появились на 20-й день и, наконец, в остальных группах, начиная с той, где лист получил 11 коротких дней, на 14-е сутки после начала

Таблица 5

Перилла красная, 1940 г.

Продолжительность воздействия коротким днем на листовую пластинку	Появление бутонов			
	листья, получающие короткий день			помещены в темноту
	оставлены		удалены	
	листья на побеге		листья на побеге оставлены	листья на побеге оставлены
оставлены	удалены			
3 суток . . . . .	Нет бутонов	Нет бутонов	Нет бутонов	Нет бутонов
5 » . . . . .	» »	» »	» »	» »
7 » . . . . .	Бут. на 25-й д.	Бут. на 25-й д.	Бут. на 25-й д.	Бут. на 25-й д.
9 » . . . . .	» 20 »	» 20 »	» 20 »	» 20 »
11 » . . . . .	» 14 »	» 14 »	» 14 »	» 14 »
13 » . . . . .	» 14 »	» 14 »	» 14 »	» 14 »
15 » . . . . .	» 14 »	» 14 »	» 14 »	» 14 »
17 » . . . . .	» 14 »	» 14 »	» 14 »	» 14 »
19 » . . . . .	» 14 »	» 14 »	» 14 »	» 14 »

опыта (табл. 5). Реакция всех растений в пределах 1-го варианта была совершенно одинаковой. Очевидно, у красной периллы за один и тот же срок, в данном случае 7 суток, под воздействием 8-часового дня лист не только прореагировал сам, но и направил развитие почки в сторону репродукции.

Совершенно понятно, что после всего изложенного, говорить о «фотопериодическом последствии» нет никаких оснований. Больше того, физиологический эффект, приводящий к определенной фотопериодической реакции, совершается именно в момент воздействия, а не после. Опыты с периллой впервые и с неоспоримой точностью свидетельствуют об этом. Очевидно, точки роста у периллы очень пластичны и быстро реагируют на фотопериодическую реакцию листа.

Несколько иное явление наблюдалось у хризантемы. Анализируя изложенный выше опыт, объектом которого был этот вид, можно предположить, с большой долей вероятности, что первичные фотопериодические изменения в ее подготовленных онтогенетически листьях проходят за 5—7 суток, но этого времени еще недостаточно для законченного фотопериодического влияния листа на перестройку морфогенеза конуса нарастания. Для этого процесса нужно дополнительно еще 2—3 дня, в течение которых лист должен продолжить свое влияние на контролируруемую им точку роста уже вне зависимости от фотопериодических условий.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ЛОКАЛЬНЫХ ВОЗДЕЙСТВИЙ НА РАЗЛИЧНЫЕ ЗОНЫ ОДНОГО ЛИСТА

Прежде чем сделать какое-либо заключение о физиологической природе фотопериодической реакции листьев, приводящей к образованию органов плодоношения, мы вынуждены поставить и решить следующие вопросы: 1) о локализации фотопериодической перестройки в пределах листовой пластинки; 2) о роли темноты и света в фотопериодической перестройке листа; 3) о взаимном влиянии различных частей листа, находящихся на противоположных фотопериодах, на одну и ту же точку роста.

Для решения этих вопросов проводилось немало опытов и с хризантемой и с периллой, давших сходные результаты. Перилла для подобных опытов выращивалась из семян в условиях непрерывного освещения. Фотопериодическое воздействие начиналось после того, как растения периллы масляной образовали 4-ю пару листьев. Хирургическая подготовка состояла в декапитации растений и в удалении всех листьев и точек роста кроме одного 4-го снизу и находящейся в его пазухе почки. Изложенный ниже опыт проводился в условиях непрерывного освещения в середине лета. В нем было 18 вариантов. Вариант 1-й. Листовые пластинки на непрерывном освещении. За все время опыта растения оставались растущими и не приступили к бутонобразованию (рис. 9, 1). Вариант 2-й — контрольный для всех последующих групп. Листовые пластинки полностью получали короткий 8-часовой день. Бутоны у всех растений этой группы появились через 18 дней после начала воздействия (рис. 9, 2). Вариант 3-й. Листовые пластинки на время опыта заключались в темноту. Растения не только не развивались, но и не росли и вскоре погибли (рис. 9, 3). Бутонизация на 18-е сутки является нормальной для периллы, находящейся на коротком дне, поэтому все результаты в других группах сравниваются с данными 2-й группы. Вариант 4-й. Половина листовой пластинки вдоль главного нерва отрезана. Оставшаяся половина получала короткий день. Бутоны появились в нормальный срок, одновременно с растениями 2-й группы (рис. 9, 4).

Вариант 5-й. Половина листа отрезана поперек главного нерва, оставшаяся нижняя половина (основание листа) получала короткий день. Бутонообразование в нормальные сроки одновременно со 2-м вариантом (рис. 9, 5). Вариант 6-й. Нижняя базальная половина листа отрезана, за исключением центрального нерва, верхняя — на коротком дне. Бутоны без опоздания по сравнению со 2-й группой (рис. 9, 6). Вариант 7-й. Короткий день получала только нижняя  $\frac{1}{4}$  листа,  $\frac{3}{4}$  отрезаны. Бутоны у всех растений появились в нормальный срок одновременно с бутонообразованием у растений 2-й группы (рис. 9, 7). Вариант 8-й. На коротком дне верхняя  $\frac{1}{4}$  листовой пластинки, остальные  $\frac{3}{4}$  отрезаны. Бутоны у растений этого варианта появились с 5-дневным запозданием по сравнению с контролем (рис. 9, 8). Вариант 9-й.

Одна продольная половина листовой пластинки находилась на коротком дне, другая — в условиях непрерывного освещения. Бутоны появились на 8—15 дней позже, чем у растений 2-й группы (рис. 9, 9). Вариант 10-й. Нижняя, — основная половина листа получала короткий день, верхняя половина находилась на непрерывном освещении. Бутоны появились на 8—15 дней позже по сравнению с контролем (рис. 9, 10). Вариант 11-й. Воздействие коротким днем производилось на верхнюю поперечную половину листа, нижняя базальная находилась на непрерывном освещении. Бутоны появились позже по сравнению с растениями 2-й группы на 10—15 суток (рис. 9, 11).

Вариант 12-й. Короткий день получала нижняя четверть листовой пластинки,  $\frac{3}{4}$  ее находилась в условиях непрерывного освещения. Бутоны у растений этой группы появились на 15 дней позже по сравнению с контролем (рис. 9, 12). Вариант 13-й. На коротком дне находилась верхняя четверть листа, остальные  $\frac{3}{4}$  листовой пластинки были в условиях непрерывного освещения. У растений этой группы бутонов не было до конца опыта (рис. 9, 13). Вариант 14-й. Одна продольная половина листа получала короткий день, а другая все время находилась в не пропускающем свет пакете, т. е. в темноте. Бутоны у растений этой группы появились без опоздания, одновременно с контролем (рис. 9, 14). Вариант 15-й. Короткий день получала верхняя поперечная половина листа, нижняя находилась в темноте. Бутонизация одновременно с контролем (рис. 9, 15). Вариант 16-й. Нижняя основная половина листовой пластинки получала короткий день, верхняя находилась в темноте. Бутоны появились одновременно с контролем, на 18-й день после начала воздействия (рис. 9, 16). Вариант 17-й. Воздействию коротким днем подвергалась нижняя четверть листа, остальные  $\frac{3}{4}$  на все время опыта были заключены в темноту. Опоздание в появлении бутонов у растений данной группы, по срав-

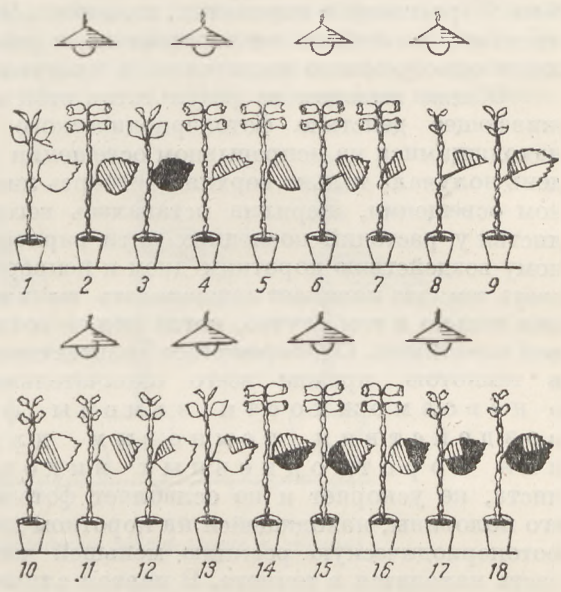


Рис. 9. Схема и результаты различного листового и хирургического воздействия на лист периллы масляной (объяснение в тексте).

нению с растениями 2-го варианта, выразилось в 6—10 днях (рис. 9, 17). Вариант 18-й. Воздействию коротким днем подвергалась верхняя четверть листа, остальные  $\frac{3}{4}$  находились в непрерывной темноте. Бутоны в этой группе появились на 10—15 дней позже по сравнению с контрольным — 2-м вариантом (рис. 9, 18).

Таким образом, с 4-го по 8-й вариант включительно у всех растений оставалась только та часть листовой пластинки основного листа, которая получала короткий день. Части листа, не получавшие короткого дня, отрезались. Наблюдение за бутонизацией показало, что отрезание значительных зон листовой пластинки не изменяет скорости фотопериодического реагирования оставшихся частей листа, за исключением варианта 8-го. У растений в вариантах, начиная с 9-го и кончая 13-м, целостность листовой пластинки не нарушалась, и различные зоны одного и того же листа одновременно находились в противоположных световых условиях.

Общим выводом из результатов этой серии опытов является задерживающее действие фотопериодического эффекта листовыми зонами, находящимися на непрерывном освещении. В том случае, когда короткий день получала только верхняя четверть листа, а  $\frac{3}{4}$  его были на непрерывном освещении, перилла оставалась вегетативной. Наконец, основные листья у растений последних пяти вариантов подвергались одновременному воздействию коротким днем и непрерывной темнотой. В отличие от света темнота начинает задерживать выявление фотопериодической реакции только в том случае, когда под ее воздействием находится  $\frac{3}{4}$  листовой пластинки. Одновременное воздействие на один лист коротким днем и темнотой прежде всего окончательно устанавливает положение о невозможности замены фотопериодического воздействия темновым для получения цветения короткодневных видов. Темнота, данная половине листа, не ускоряет и не ослабляет фотопериодической реакции другой его половины, находящейся на коротком дне. Напротив, она задерживает фотопериодическую реакцию меньшей части листа, если его большая часть находится в темноте. В первом случае помещение половины листа в темноту дает такой же эффект, как и ее удаление, т. е. в данном случае заключение в темноту, так же как и отрезание листовой половинки полностью, выключает влияние последней из общей цепи процессов, определяющих фотопериодическую реакцию растения.

На основании изложенных фактов прежде всего неизбежен вывод, что первичные физиологические изменения, вызывающие фотопериодическую реакцию растений, локализованы только в той части листа, которая подвергалась непосредственному фотопериодическому воздействию. Если бы это было не так, а иначе, оставление отдельных зон листа в условиях непрерывного освещения не могло бы задержать фотопериодического эффекта, вызываемого частью листа, находящегося на коротком дне. Именно потому, что зоны листа, находящиеся на непрерывном освещении, не испытывают непосредственного воздействия коротким днем, физиологически не перестраиваются и не меняют своих синтетических функций, и сказывается их задерживающее влияние.

Поэтому, когда опыт ставится так, что короткий день дается сегодня одной половине листа, а завтра другой, при оставлении их также попеременно на непрерывном освещении, цветения периллы не наблюдается. В нашем опыте воздействие

на разные половины одного листа противоположными фотопериодами проводилось в течение 45 суток без положительного эффекта.

Результаты всех этих опытов говорят против предположения о гормональной природе фотопериодической реакции листа. Вместо этого они приводят нас к признанию необходимости физиологической перестройки листа под воздействием оптимальных фотопериодов. В том, что это какая-то перестройка листа, а не просто изменение в характере его синтеза, убеждает нас еще одно небольшое видоизменение в серии только что упомянутых опытов.

В системе — один лист и находящийся в пазухе его побег — короткий день давался только продольной половине листа периллы масличной, другая находилась все время на непрерывном освещении (рис. 9, 1). После 15 суток такого воздействия половина листа, получавшая короткий день, была отрезана. Вершина бокового побега удалена и на ее место

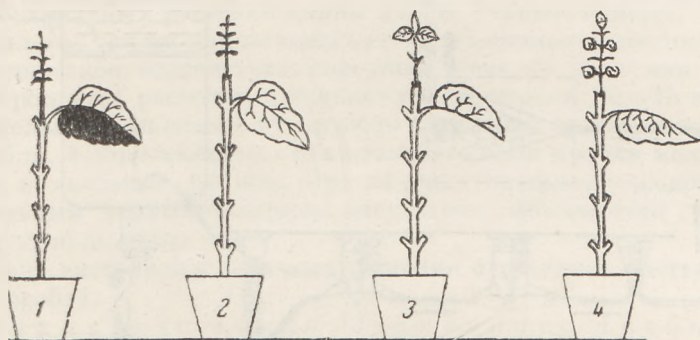


Рис. 9. Перилла масличная (объяснение в тексте).

привита вершина сеянца периллы с непрерывного освещения. Находясь под воздействием половины листа, последняя так и не зацвела до конца опыта (рис. 9, 3). В том же случае, когда отрезалась половина листа, находившаяся на непрерывном освещении, привитая вершина сеянца периллы цвела (рис. 9, 4).

В этом опыте был еще вариант, в котором после 15-дневного воздействия коротким днем на одну продольную половину листа (другая половина находилась на непрерывном освещении), последний не подвергался хирургическому воздействию и был полностью выставлен на непрерывное освещение. В этом случае привой, представляющий собою также вершину периллы с непрерывного освещения, зацвел почти на 2 недели позже по сравнению с вариантом, где донором являлась половина листа, получавшего короткий день (рис. 9, 2). Сопоставляя эти факты с добытыми ранее, проще всего предположить, что под воздействием оптимальных фотопериодов происходит физиологическая перестройка листа, скорее всего плазменного порядка, после чего изменяется и характер его синтеза.

Следствием этой листовой фотопериодической перестройки, лежащей в основе прохождения световой стадии развития, является переход растения к образованию репродуктивных органов и, следовательно, их бутонизация, цветение и плодоношение.

## МАТЕРИАЛЫ К ХАРАКТЕРИСТИКЕ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКОЙ ПЕРЕСТРОЙКИ ЛИСТЬЕВ

В последнее время нас больше всего занимал вопрос о сущности фотопериодической перестройки листа.

Приступая к его решению, мы исходили из своих представлений о фотопериодической роли листьев в онтогенезе растений, находящихся в полном противоречии с довольно распространенным в литературе убеждением, ярко выраженным С. Д. Львовым в его совместной с Обуховой работе (1940) следующими словами: «функциональная активность листа вообще не может рассматриваться как движущий фактор развития».

Так как обязательным компонентом фотопериодических условий является свет, мы полагали необходимым прежде всего выяснить, в ка-

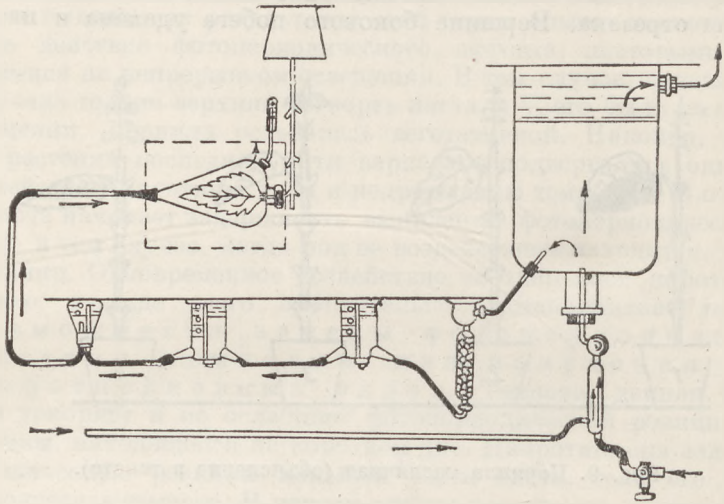


Рис. 10. Схема фотопериодического воздействия на лист периллы в атмосфере, лишенной  $\text{CO}_2$ .

кой мере световая часть фотопериодической реакции листа связана с фотосинтезом. Этот вопрос интересовал нас не с количественной стороны, как, например, Тагееву (1931), а с принципиальной: может ли фотопериодическая реакция листа протекать в атмосфере, лишенной углекислоты. Опыты на эту тему мы начали еще в 1938 г. и продолжали их вплоть до 1941 г., когда они были прерваны войной.

Схема опытов была следующая: лист, получающий короткий день, помещался в сферическую стеклянную камеру, через которую при помощи водоструйного насоса прогонялся воздух, лишенный углекислоты, проходящий прежде чем попасть в нее через ряд сосудов с сухой и растворенной едкой щелочью и контрольную банку с едким барьером. Кроме того, в некоторых опытах и в самые ассимиляционные камеры вводилась щелочь для поглощения углекислоты, выделяемой листом в процессе дыхания (рис. 10).

Контрольные пробы листа, находящегося в камере с воздухом, лишенным углекислоты по методу Сакса, уже на 2-й день после начала опыта показывали полное отсутствие в нем продуктов фотосинтеза. Объектом этих опытов была перилла масляничная, выращенная предварительно на непрерывном освещении до месячного возраста. После этого на всем



растении оставлялся один лист из 3-й пары (считая снизу) и находящаяся в его пазухе почка. Все остальные листья и почки, так же как и вершина побега, удалялись. В таком виде (рис. 10) растения поступали в опыт, для чего листовая пластинка помещалась в ассимиляционную камеру, герметически закрытую резиновой пробкой с прорезом для черешка листа. Для этой цели пробка разрезалась пополам и после пропускания в прорез черешка листа заклеивалась специальным клеем. Короткий (8-часовой) день создавался при помощи закрытия камеры с листом матерчатой двойной крышкой, снизу из плотной черной и сверху из белой материи. Как боковой побег, находящийся в пазухе листа, получающего короткий день, так и вообще все опытные растения находились в течение опыта на непрерывном освещении или комбинированном из дневного солнечного и ночного электрического или только на электрическом. Контрольные растения находились в тех же условиях. Их листья также помещались в таких же сферических камерах, через которые проходил воздух с обычным содержанием углекислоты. Для укорачивания листьев контрольных растений длины дня до 8 часов камеры, в которых они находились, так же обертывались светонепроницаемыми покрытиями. Фотопериодическое воздействие коротким днем на лист как опытных, так и контрольных растений продолжалось в течение 10—15 суток. Его продолжительность зависела от времени отделения листа опытных растений от стебля, с образованием отделительного слоя пробки между черешком листа и листовым рубцом. Это явление листопада может служить дополнительным доказательством отсутствия фотосинтеза у листьев, лишенных углекислоты.

В момент листопада у опытных растений отрезались листья и у контрольных особей.

В результате после 10-дневного пребывания листьев на коротком дне контрольные растения цвели в обычные для периллы сроки, а опытные растения оставались вегетативными и не переходили к репродукции.

Опыты позволяют заключить, что световая часть фотопериодической реакции листа находится в прямой зависимости от фотосинтеза. При этом у нас есть все основания полагать, что без фотосинтеза не только не идет перестройка листа, но и уже перестроившийся лист не обеспечивает фотопериодической реакции контролируемой точки роста.

К выводу о зависимости фотопериодической реакции от фотосинтеза пришли также Паркер и Бортвик (Parker and Bortwick, 1940), проведя опыты с соей, получавшей короткий день в камерах с воздухом, лишенным углекислоты.

Что касается продуктивности фотосинтеза, необходимой для выявления фотопериодической реакции листа развитием, то мы располагаем рядом косвенных доказательств, говорящих о небольшом значении ее для хода этой реакции. Так, например, при выращивании периллы на электрическом освещении в 15, 10, 8, 6 и 3 тысячи люксов на 9-часовом дне, бутонизация ее наблюдалась одновременно во всех вариантах на 28-е сутки после появления всходов, хотя растения в последнем варианте были значительно хуже, чем в остальных.

Еще больший интерес представляет другой опыт с этим же сортом периллы масличной, проведенный также на электрическом освещении. При его постановке были учтены данные более ранних работ Гарнера и Алларда (1931), Катунского (1937) и Гюббенет (1940). Заключался он в том, что семена периллы в одном случае с прорастания, а в другом

с 30-дневного возраста были поставлены в самые разнообразные фотопериодические условия, причем световой период в некоторых вариантах состоял из перемежающегося (мигающего) света. Последний создавался при помощи специальных автоматов, включающих и выключающих 100 W лампы накаливания с периодами в 1.5 секунды, т. е. в течение светлого периода суток 1.5 секунды света чередовались с 1.5 секундами темноты. Контролем служили растения периллы, выращенные при той же длине дня, но на сплошном освещении той же интенсивности.

В результате (табл. 6) растения, подвергнутые действию различных фотопериодов, — со всходов — дали бутоны при длине дня до 3 часов в случае, если свет был сплошным.

Мигающий свет при этой же длине дня дал отрицательные результаты. Растения в этом варианте были чрезвычайно слабыми, что указывает на незначительное накопление сухой массы и, следовательно, на недостаточность фотосинтеза.

Таблица 6

Зависимость бутонизации периллы масличной от световых условий (фотопериодических и перемежающихся) в различном возрасте

Световые условия	Число дней от начала воздействия до бутонизации	
	воздействие начато	
	с прорастания	в 30-дневном возрасте
8-часовой день . . . . .	23	15
8/2 <sup>1</sup> » » . . . . .	31	17
6 » » . . . . .	25	17
6/2 » » . . . . .	40	21
4 » » . . . . .	39	19
4/2 » » . . . . .	52	22
3 » » . . . . .	47	21
3/2 » » . . . . .	Не было	32
2 » » . . . . .	» »	23
2/2 » » . . . . .	» »	34
1 » » . . . . .	» »	34

Во втором случае, когда точно такой же схеме фотопериодических воздействий подвергались месячные растения, накопившие за 30 суток непрерывного освещения достаточную вегетативную массу, для выявления фотопериодической реакции развитием хватило даже одного часа света (табл. 6).

Следовательно, вообще для выявления фотопериодической реакции листьев достаточно очень кратких отрезков света, когда это не связано с необходимостью предварительного образования вегетативных частей растения. Поэтому у нас есть все основания предполагать, что фотопериодическая реакция развитием может протекать только на базе, хотя бы и самых минимальных, ростовых процессов. Сама же эта реакция связана с очень незначительными количествами синтетической деятельности листьев. Во всяком случае для ее выявления достаточно 1-часового ежедневного освещения в течение 7—10 суток.

<sup>1</sup> Дробный день — при перемежающемся свете.

Вот какова фотосинтетическая база фотопериодической реакции развитием. Сравнивая действие мигающего света с немигающим, следует признать, что при периодах в 1.5 секунды он оказывается для периллы менее благоприятным, чем сплошной, когда сравниваются два одинаковые по продолжительности дня фотопериода (8-часовой сплошной и 8-часовой мигающий, 3-часовой сплошной и 3-часовой мигающий и т. д.); дело меняется, когда сравниваются одинаковые количества света, но данные подряд и с перерывами (например 4 часа света подряд и 4 часа света, данных в течение 8-часового дня). В этом случае некоторое преимущество сохраняется за более длительными днями, особенно в случае раннего воздействия, с момента прорастания семян. Но особенно ярко выявляется, что мигающий свет это не то, что сплошной отрезок света, равный ему по времени, на примере длиннодневного вида абиссинской капусты. Последняя не переходит к цветению при длине дня, меньшей, чем 16 часов. На 18-часовом дне она дала бутоны через 28 дней после всходов. На 18-часовом мигающем дне через 38—40 суток, а на 9-часовом дне до конца опыта оставалась вегетативной. Ясно, что световая часть фотопериодической реакции может проходить сравнительно за краткие отрезки времени, что также говорит за ее связь с фотохимическими процессами фотосинтеза. Совсем по-иному протекают процессы фотопериодической реакции, идущие в темноте. Они длительны как у растений короткого дня, так и у видов длинного дня, хотя их конечный эффект диаметрально противоположен.

Так при работе с сортом периллы, цветущим на 15-часовом дне и уже не цветущим при длине дня в 15 час. 30 минут, любая разбивка 9-часового периода темноты снимает фотопериодическую реакцию.

Отсюда было сделано заключение, что для цветения данного сорта нужна суточная темнота в количестве не меньше чем 9 часов. Поэтому прежде всего был поставлен опыт, где темная часть суток в фотопериоде с 15-часовым днем разбивалась пополам световым интервалом в 30 минут той же интенсивности, при которой выращивались растения. Методически это осуществлялось путем переноса опытных растений из темноты на свет через 4 часа после того, как они были поставлены в темную камеру. Через 30 минут они вновь помещались в темноту. Растения этой группы до конца опыта оставались вегетативном состоянии, очевидно, потому, что было прервано течение темнового процесса фотопериодической реакции.

В следующем варианте опыта, когда перилла выращивалась также на 15-часовом дне, ночной период прерывался светом через полчаса после его начала, чтобы выяснить, как скоро после помещения в темноту начинается темновая часть фотопериодической реакции.

Отсутствие бутонов у растений этой группы показало, что темновые процессы не могут быть прерваны и при начальной стадии. В 3-м варианте была сделана попытка выяснить конец темнового процесса фотопериодической реакции периллы, находящейся на 15-часовом дне. Для этого растения данной группы через 8 часов после переноса их в темноту выставлялись на 30 минут на свет прежней интенсивности, а затем снова убирались в темноту. И в этом случае растения не перешли к репродукции, показав тем самым, что за 8 часов темновая часть фотопериодической реакции еще не осуществляется.

Получив описанные факты, установившие продолжительность темновой части метаболизма периллы не менее, чем в 9 часов, как это пока-

зали и основные фотопериодические исследования, мы проделали еще три дополнительных опыта. В первом из них 9-часовая ночь была разбита примерно пополам 30-минутным интервалом, но уже не сплошного, а перемежающегося света с периодами в 1.5 секунды. И хотя в этом варианте общее количество света, прерывающего темноту, составило всего 15 минут, действие оказалось столь же отрицательным, как и в 4-м варианте. Поэтому растения, составлявшие данную группу, не перешли к бутону образованию. Во 2-м дополнительном варианте 9-часовая ночь была разбита пополам 15-минутным световым интервалом. Результатом этого явилось устранение процесса репродуктивного развития. Наконец, в 3-м дополнительном варианте после 15-часового периода света, перед помещением на 8.5 часов в темноту растения периллы получали 30 минут перемежающегося света при помощи того же автомата с 1.5-секундным периодом мигания. И в этом случае перилла не перешла к цветению, а продолжала вегетировать до конца опыта.

Исходя из знания фотопериодической реакции растений и результатов только что изложенных опытов, мы считаем ошибочными выводы Уизроу (Withrow and Withrow, 1944). В работе, довольно близкой по характеру с нашей, они результат перерывов темноты краткими световыми воздействиями различного напряжения сводят в основном к общему энергетическому балансу, получаемому опытными растениями.

Следовательно, темновые процессы фотопериодической реакции короткодневных видов по своей продолжительности во много раз превышают световые. Даже очень небольшие интервалы света прерывают течение темновых процессов, и в то же время темнота, перемежающая световые периоды, не меняет направления световых реакций.

Длиннодневное растение абиссинская капуста не цветет на 15-часовом дне, но если разбить ночной период пополам 30-минутным интервалом света, она зацветет при этой длине дня.

Исходя из всего сказанного выше, в порядке гипотезы следует предположить, что фотопериодическую реакцию растений определяет суточное соотношение между фотосинтезом и вторичным синтезом, идущим в темноте, т. е. вообще суточным обменом веществ растений.

Но особенно значительная и, пожалуй, ведущая роль в фотопериодической реакции растений принадлежит ежесуточной темноте. Именно в отсутствие света проходят, как мы видели, длительные и, вероятно, весьма сложные процессы метаболизма, которые у растений короткого дня направляют, а у растений длинного дня задерживают репродуктивное развитие.

К сожалению, сейчас мы не имеем даже гипотетических возможностей определить, какие процессы общего обмена веществ, идущего в клетках листа, проходят на свету и какие в темноте, тем не менее для нормального прохождения стадийных процессов у одних растений нужна ежесуточная темнота, а для других не нужна. Можно смело утверждать, что такая фотопериодическая особенность растительных видов связана с их географическим происхождением и эволюцией.

Основные физиологические различия между растениями короткого и длинного дня заключаются в противоположном действии ежесуточной темноты на ход их онтогенеза. У первых темная часть суток определяет, а у вторых задерживает прохождение световой стадии.

Но это не означает, что воздействие ежесуточной темнотой может быть заменено с одинаковым эффектом одним не чередующимся со светом

периодом темноты. Автор доказал это давно и обстоятельно многими опытами.

Во-первых, мы брали растения крупноцветной хризантемы, выращенные на непрерывном освещении до 30—45-дневного возраста, и начинали воздействовать на их вершины в 15—20 см протяжении в одном случае коротким днем (10-часовым), во втором случае сплошной темнотой, а в третьем случае вершины, как и все растения, продолжали оставаться на непрерывном освещении. Воздействие темнотой не на целые растения, а только на верхние части проводилось с целью устранить голодание, неизбежное при перемещении их в темноту полностью. Цветение хризантемы, невозможное в условиях непрерывного освещения, также не могло осуществиться и в случае получения их вершиной непрерывной темноты. Короткий день, даваемый вершине, как обычно, вызвал цветение хризантемы (рис. 11, верхний ряд).

Точно такая же картина наблюдалась и в том случае, если короткий день получали вершины хризантемы не до появления бутонов, а только в течение первых 10, 15 и 20 суток. Все они перешли к бутоннообразованию (рис. 11, средний ряд). За 10 коротких дней 10-часовая хризантема получила 140, за 15 коротких дней 210 и за 20 коротких дней 280 часов темноты. В соответствующих вариантах данного опыта вершины растений были подвергнуты действию сплошной темноты в течение 140 часов в одной группе, 210 в другой и 280 в третьей, причем после окончания срока воздействия все вершины снова попадали на непрерывное освещение. В результате растения трех последних вариантов остались вегетативными (рис. 11, нижний ряд).

Вывод из наших опытов ясен: темнота сама по себе не заменяет фотопериодического воздействия. Действенной она является только в определенных фотопериодических сочетаниях, причем как ее недостаток, так и избыток сказываются одинаково отрицательно на прохождении световой стадии у растений соответствующей фотопериодической группы. На растениях длинного дня отрицательно отражается только избыток, а на видах короткого дня — и недостаток и избыток суточной темноты. В последнем нетрудно убедиться, выращивая короткодневные растения на предельно коротком дне. Так, например, хризантема крупноцветная (сорт Хризантемист Лиона), цветущая на 5-часовом дне, не может цвести при выращивании ее на 4-часовом дне. Но еще яснее отрицательная роль темноты в развитии короткодневных видов сказывается в наших специальных опытах с хризантемой, подвергавшейся кратковременным фотопериодическим воздействиям.

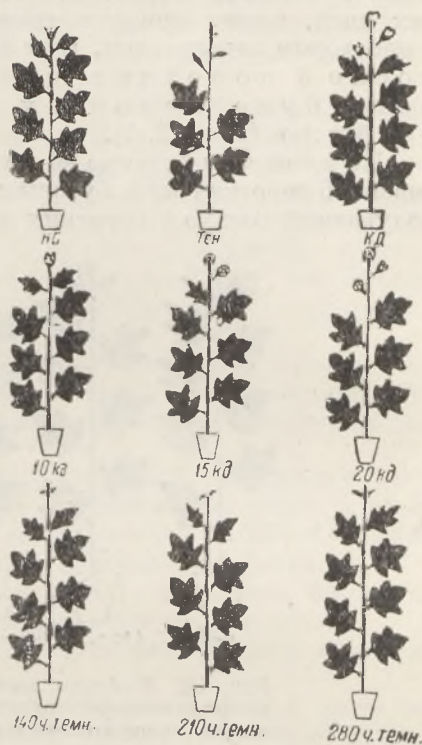


Рис. 11. Результат замены темнотой фотопериодического воздействия у хризантемы (объяснение в тексте).

В результате растения трех послед-

В этом исследовании было 70 вариантов. Результаты его свелись в основном к следующему: клон хризантемы, выращенный предварительно на непрерывном освещении до 45-дневного возраста, оказался способным перейти к бутанообразованию, получив 5 коротких 9-часовых дней. Растения, получившее 4 коротких дня, до конца опыта остались вегетативными (рис. 12, 1). В группе, где после 4 коротких дней было дано подряд 24 часа темноты, бутоны появились одновременно с группой, получившей 5 коротких дней (рис. 12, 2). 72 часа темноты, данные после 4-х коротких дней, также привели хризантему к бутанообразованию, но уже с некоторым запозданием. В той же группе опыта, где после 4 коротких дней было дано 96 часов темноты, бутонизация у растений до конца опыта не была (рис. 12, 3).

Но в том случае, когда 96 часов темноты были даны растениям, получившим 5 коротких дней, бутоны появились в тот же срок, что и в группе, получившей только 5 коротких дней (рис. 12, 4, 5).

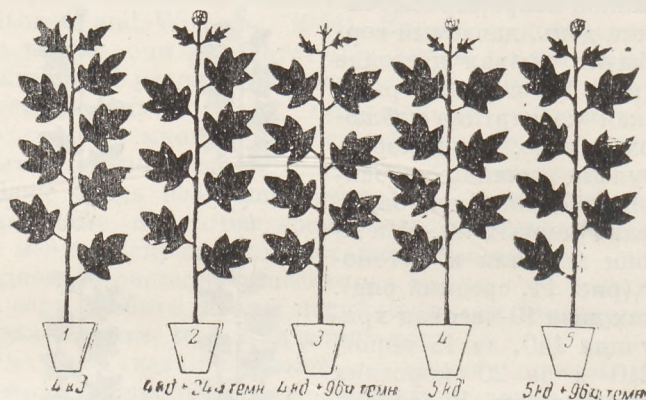


Рис. 12. Влияние длительных периодов темноты на репродуктивное развитие хризантемы, получившей минимальное количество суток с коротким днем (объяснение в тексте).

Характерно, что растения, получившие только 3 коротких дня, оставались вегетативными при любом дополнении темноты, данной подряд.

Эти любопытные факты заставляют думать, что темнота, данная в количестве до 72 часов растениям, получившим 4 коротких дня, доводит до конца какой-то физиологический процесс фотопериодической перестройки листьев, который не может закончиться в условиях непрерывного освещения. Причем, очевидно, непрерывная темнота может способствовать окончанию такого процесса только в том случае, если процесс дошел до определенного состояния, так как после 3 коротких дней дополнительное воздействие темнотой оказалось безрезультатным.

С другой стороны, в том случае, когда за 5 коротких дней процесс фотопериодической перестройки проходит значительно полнее (почти до конца), его не нарушают и 120 часов темноты. Если фотопериодическая перестройка листьев еще не прошла до конца, непрерывная темнота в количестве, не превышающем 3 суток (72 часа), способствует завершению этого процесса, но дальнейшее пребывание этих растений в темноте ведет к обратному эффекту. Очевидно, излишек темноты приводит к иным процессам обмена.

Во всяком случае мы видим, что темнота не всегда и не во всех случаях способствует развитию короткодневных видов. Подобное отрицательное действие темноты на развитие хризантемы наблюдалось и в других вариантах опыта.

Ежесуточное чередование короткого дня с темнотою, т. е. фактически цикл 9 часов света и 39 часов темноты, не помешало хризантеме перейти к бутанообразованию в нормальный срок, тогда как подобное чередование короткого дня с непрерывным освещением (цикл 33 часа света и 15 часов темноты) значительно задержало бутанообразование. Чередование же короткого дня с 2 сутками как темноты, так и непрерывного освещения дало отрицательный результат.

Таким образом, и из этого примера следует, что в фотопериодической реакции растений короткого дня главным является определенное соотношение между световыми и темновыми процессами, а не свет и темнота, взятые вне зависимости друг от друга. Но, несомненно, наиболее интересной и принципиальной является та часть фотопериодической реакции короткодневных видов, которая идет в темноте. Темновые процессы фотопериодического обмена веществ настолько длительны, что вселяют надежду на их раскрытие, если не при помощи биохимии, то при помощи физической химии.

Нельзя не отметить, что «снятие» фотопериодического эффекта темнотою у короткодневного вида несколько сближает отрицательный характер действия темноты в онтогенезе короткодневных и длиннодневных видов.

Положительного эффекта ежесуточной темноты на скорейшее цветение растений не наблюдается у типичных длиннодневных видов, и утверждение Уайта и Ольховикова (Whyte and Oljhovikov, 1939) о наличии у всех растений темновой фазы развития, очевидно, ошибочно.

«Свет и темнота, — писал Ф. Энгельс (1941), — являются безусловно самой резкой и решительной противоположностью в природе».

Отсюда фотопериоды нельзя не считать диалектическим единством этих противоположностей.

Физическое понятие темноты (не как антипода света, а лишь как предельное его ослабление и качественное изменение) несколько не противоречит двум первым положениям. Ибо существует очень тонкая грань, различная не только для видов, но и для еще более мелких систематических единиц, за которой свет, изменяясь качественно и количественно, начинает восприниматься зелеными растениями как темнота. Пока качество и напряженность света не дошли до определенной грани, идут процессы фотосинтеза. После перехода этой грани свет по отношению к биологическим процессам, идущим в растении, становится темнотою, и ассимиляция  $\text{CO}_2$  заменяется вторичными превращениями, столь же необходимыми в обмене веществ растения. Только в едином диалектическом представлении о процессе синтеза органической материи из неорганических элементов лежит объяснение исторической эволюционной роли суточного ритма лучистой энергии, т. е. фотопериодов в жизни растений.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализируя большой экспериментальный материал, изложенный выше, мы приходим к двум капитальным положениям, позволяющим хотя бы в самых общих чертах представить физиологическую сущность фотопериодической реакции листа.

Во-первых, мы устанавливаем, что в основе фотопериодической реакции листа лежит его физиологическая перестройка, или, точнее, его нормальное формирование, протекающее под воздействием суточных и сезонных ритмов лучистой энергии.

Во-вторых, нам ясна вся несостоятельность и недопустимость сведения природы фотопериодизма к гормональным явлениям, вероятно вообще не присущим растительным организмам. Именно поэтому надо со всей твердостью констатировать, что гормональная теория развития растений, когда-то имевшая немалый успех, на самом деле является миражем, с которым следует покончить как можно скорее.

Основой наших представлений об онтогенезе растений должна быть теория стадийности их развития, созданная Т. Д. Лысенко. Только ее дальнейшая разработка и углубление принесут настоящие знания о физиологических процессах, определяющих жизнедеятельность растительных организмов, и помогут выполнению заветов К. А. Тимирязева и И. В. Мичурина о произвольной лепке новых органических форм и о покорении природы воле человека.

Изучение фотопериодической реакции листа находится в самой начальной фазе, кой о чем мы еще, возможно, и не догадываемся, но ясно, что исследованию ее природы помогут гораздо больше точные методы физико-химии, чем общие рассуждения о регуляторных веществах универсального или специфического типа.

Главнейшая ценность фотопериодических обобщений и заключается в том, что они указывают новый и весьма плодотворный путь исследований жизнедеятельности растительных организмов, идущий мимо гормональных гипотез, которые часто выдвигаются при столкновениях с новыми явлениями, не укладывающимися в существующие привычные схемы.

Во всяком случае можно считать установленным, что в результате фотопериодических воздействий на листья изменяется их физиологическое состояние, причем этот процесс приобретает различный характер в зависимости от возраста и стадийного состояния как всего растения в целом, так и самих подвергающихся воздействию листьев.

После выявления роли листьев в фотопериодической реакции растений, вне зависимости от того, чем она выражается, стало очевидным их значение для онтогенеза частей растения, контролируемых ими, и отсюда отпала необходимость считаться с положением Гарнера и Алларда о фотопериодической локализации.

Наоборот, стало ясным отсутствие локализации в духе американских авторов, так как орган, воспринимающий фотопериодические условия — лист, и вершинная зона стебля, где осуществляется морфологическое выражение этой реакции, могут быть значительно отдалены друг от друга.

Их разобщенность приводит к представлению о движении между ними, а последнее неизбежно должно быть связано с определенным веществом.

Отсюда как самое простое появилось предположение о наличии у растений «цветообразующего вещества», возникающего в листьях под воздействием оптимальных фотопериодов и поступающего к точкам роста, которые под его воздействием переходят от роста к репродукции. Такая точка зрения высказывалась многими физиологами, но особенно убежденным сторонником этой концепции является Чайлахян, который весь онтогенез растений сводит к образованию в листе или листьях гормона цветения. Мы уже давно стоим на противоположной точке



зрения. Правильность ее доказывается очень четкими и распространенными фактами значения возрастного состояния любых растений, начиная от многолетних древесных и кончая однолетними травянистыми, для активного реагирования на оптимальные фотопериодические условия цветением.

В этом нас особенно убеждают исследования фотопериодической реакции различных зон одного листа, показавшие прежде всего полную локализацию фотопериодического эффекта внутри листа. Фотопериодически активной становилась только та часть листа, которая непосредственно подвергалась оптимальному фотопериодическому воздействию. Попеременное суточное воздействие то на одну, то на другую половину листа не приводит к фотопериодическому эффекту, потому что при таком режиме не может осуществиться физиологическая перестройка тканей листовой пластинки.

Длительность этой физиологической фотопериодической перестройки листа легко определяется обычными подробными опытами по так называемому «фотопериодическому последствию», которое как раз и связано с данным явлением.

Весьма любопытно, что у периллы за минимальный период, необходимый для перестройки активных листьев, осуществляется и их воздействие на морфогенез конусов нарастания.

Скорость фотопериодической перестройки листа растения, готового к цветению, зависит от его физиологического состояния и прежде всего от его собственного возраста и морфологического положения на стебле. В этом отношении листья даже одного стебля не равнозначны.

Израстание или уход вершины побега, вызванные переносом растения из оптимальных фотопериодических условий в противоположные или являющиеся результатом локальных фотопериодических воздействий, связаны с нарастанием новых листьев, встающих на пути от листьев, перестроившихся за время пребывания их на соответствующих фотопериодах, к конусу нарастания. Удаление этих не перестроенных фотопериодически промежуточных листьев или заключение их в темноту нарушает фотопериодическую локализацию, наблюдавшуюся впервые Гарнером и Аллардом.

Для выяснения связанности фотопериодической перестройки листьев с какими-либо новообразованиями в клетках листа или в характере его синтеза нами проводились специальные опыты, выяснившие зависимость фотопериодической реакции листа от фотосинтеза. Их результаты приводят нас к выводу, что в атмосфере, лишенной  $\text{CO}_2$ , фотопериодическая реакция листа не осуществляется. Если это не вполне доказано, то во всяком случае весьма вероятно.

Характерно, что Чайлахян не связывает фотопериодическую реакцию листа с фотосинтезом, он пишет: «Работами ряда исследователей было выяснено, что при фотопериодизме свет оказывает чисто формативное влияние, так как при интенсивностях света значительно ниже компенсационного пункта реакция растений выявляется в полной мере». Это глубоко ошибочное положение, как раз и приводящее к поискам гормонов, Чайлахян пытается подкрепить результатами своих опытов с хлорозными растениями, но как их методика, так и результаты заставляют желать много лучшего.

Фотопериодическая перестройка листа, а следовательно, и вообще вся фотопериодическая реакция как-то связана с ежесуточным метаболизмом растения, причем процессы этого метаболизма, идущие на свету, одинаково необходимы всем растениям и приводят их к одному резуль-

тату, процессы же суточного метаболизма, проходящие в темноте, направляют по-разному развитие растений, задерживая его у одних (растения длинного дня) и ускоряя у других (растения короткого дня).<sup>1</sup>

## ЛИТЕРАТУРА

- Г ю б б е н е т Е. Р., 1940. Влияние фотопериодической индукции постепенным и прерывистым светом на рост и развитие растений. Изв. научн. инст. им. Лесгафта, 23.
- Д о л г у ш и н Д. А., 1932. К вопросу о фотопериодическом последствии. Бюлл. яровиз., 1.
- Е р м о л а е в а Е. Я., 1938. О роли листьев и почек в фотопериодической реакции растений. Сов. бот., 1.
- Е р м о л а е в а Е. Я. и О. А. Щ е г л о в а, 1940. К вопросу о роли среды в фотопериодической реакции короткодневных растений. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. V, экспер. бот., 5.
- К а т у н с к и й В. М., 1936. Кратковременные периодические воздействия светом как метод управления развитием растительного организма. ДАН СССР, 3, 6.
- К р е н к е Н. П., 1946. Теория циклического старения и омоложения растений и практическое ее применение. М.
- Л е и н В. И., 1931. Материализм и эмпириокритицизм. М.—Л.
- Л ы с е н к о Т. Д., 1932. К вопросу о регулировании длины вегетационного периода сельскохозяйственных растений. Бюлл. яровиз., 1.
- Л ы с е н к о Т. Д., 1946. Агробиология. М.
- Л ю б и м е н к о В. Н., 1933. К теории искусственного регулирования длины вегетационного периода высших растений. Сов. бот., 6.
- Л ю б и м е н к о В. Н., 1935. Фотосинтез и хемосинтез в растительном мире. М.—Л.
- Л ю б и м е н к о В. Н. и О. А. Щ е г л о в а, 1927. О фотопериодической адаптации. Изв. Гл. бот. сада, 30.
- Л ю б и м е н к о В. Н. и О. А. Щ е г л о в а, 1930. Новые данные о фотопериодической индукции. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. IV, экспер. бот., 1.
- Л ю б и м е н к о В. Н. и Е. Д. Б у с л о в а, 1937. К теории фотопериодизма. ДАН СССР, 14, 3.
- Л ь в о в С. Д. и З. Н. О б у х о в а, 1940. Анализ фотопериодической реакции у редиса. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. IV, экспер. бот.
- М а к с и м о в Н. А., 1925. Фотопериодизм. Тр. прикл. бот., ген. и сел., 14, 5.
- М а к с и м о в Н. А., 1929. Физиологические факторы, определяющие длину вегетационного периода. Тр. прикл. бот., ген. и сел., 20.
- М и ч у р и н И. В., 1934. Итоги шестидесятилетних работ.
- М и ч у р и н И. В., 1935. Мой опыт субтропикам. Сов. субтропика, 1.
- М о ш к о в Б. С., 1927. Цветение растений короткого дня в условиях непрерывного освещения в результате прививки. Соц. растениев., 21.
- М о ш к о в Б. С., 1929—1930. О фотопериодизме у некоторых древесных пород. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 23, 2.
- М о ш к о в Б. С., 1932. Фотопериодизм древесных пород и его практическое значение. Соц. растениев., 2.
- М о ш к о в Б. С., 1935а. Свет и листопад древесных растений. Сов. субтропика, 7.
- М о ш к о в Б. С., 1935б. Фотопериодизм и морозоустойчивость многолетних растений. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 3, 6.
- М о ш к о в Б. С., 1937а. Фотопериодизм и гипотеза о гормонах цветения. ДАН СССР, 15, 4.
- М о ш к о в Б. С., 1937б. Повышение урожая хинного дерева фотопериодическим воздействием. Сов. субтропика, 7/35.
- М о ш к о в Б. С., 1938. Фотопериодизм и иммунитет. ДАН СССР, 19, 9.
- М о ш к о в Б. С., 1939а. О минимальных отрезках света и темноты, вызывающих цветение короткодневных растений. ДАН СССР, 22, 7.
- М о ш к о в Б. С., 1939б. Онтогенез и фотопериодизм растений. ДАН СССР, 22, 7.
- М о ш к о в Б. С., 1939в. О передаче фотопериодической реакции листьев точкам роста. ДАН СССР, 24, 5.

<sup>1</sup> Все изложенные выше экспериментальные работы, за исключением тех немногих, когда растения выращивались полностью на электрическом освещении, проведены в период с 1937 по 1940 г. в Отделе физиологии Всесоюзного Института растениеводства в г. Пушкине. Опыты, когда растения выращивались на искусственном освещении, были проведены в 1946 г. в Лаборатории светофизиологии Физио-агрономического института. Работа приготовлена к печати в начале 1947 г.

- Мошков Б. С., 1939г. Фотопериодизм и засухоустойчивость многолетних растений. ДАН СССР, 22, 4.
- Мошков Б. С., 1939д. Фотопериодизм и симбиоз бобовых растений с азотоусвояющими бактериями. ДАН СССР, 20, 4.
- Мошков Б. С., 1940. О критических и оптимальных фотопериодах. Сов. бот., 4.
- Мошков Б. С., 1941. О «фотопериодическом последствии». ДАН СССР, 31, 7.
- Псарев Г. И., 1936. О локализации фотопериодического стимула у сои. Сов. бот., 3.
- Разумов В. И., 1930. О фотопериодическом последствии в связи с влиянием на растения различных сроков посева. Тр. прикл. бот., ген. и сел., 23, 2.
- Разумов В. И., 1931. О локализации фотопериодического раздражения. Тр. прикл. бот., ген. и сел., 27, 5.
- Самыгин Г. А., 1946. Фотопериодизм растений. Тр. Инст. физиол. раст. им. К. А. Тимирязева, 3, 2.
- Тагеева С. В., 1931. Опыт изучения фотосинтеза в связи с фотопериодизмом. Тр. прикл. бот., ген. и сел., 27.
- Тимирязев К. А., 1937. Космическая роль растений. Соч., 1.
- Холодный Н. Г., 1939. Фитогормоны. Очерки по физиологии гормональных явлений в растительном организме. Киев.
- Чайлахян М. Х., 1937. Гормональная теория развития растений. М.—Л.
- Чайлахян М. Х. и В. А. Александровская, 1935. О характере фотопериодического последствия (индукция). ДАН СССР, 2, 2.
- Эгиз С. А., 1928. К вопросу о фотопериодизме у сои и кукурузы. Тр. Детскосельск. акклим. ст., 9.
- Энгельс Ф., 1941. Диалектика природы. М.—Л.
- Garner W. W. and H. A. Allard, 1920. Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. Journ. Agric. Res., 18.
- Garner W. W. and H. A. Allard, 1925. Localization of the response in plants to relative length of day and night. Journ. Agric. Res., 31, 6.
- Garner W. W. and H. A. Allard, 1931. Effect of abnormally long and short alternations of light and darkness on growth and development of plants. Journ. Agric. Res., 42, 10.
- Garner W. W., 1937. Recent work on photoperiodism. Bot. Rev., 3, 5.
- Hamner K., 1940. Interrelation of light and darkness in photoperiodic induction. Bot. Gaz., 101, 3.
- Hamner K. and J. Bonner, 1938. Photoperiodism in relation to hormones as factors in florum initiation and development. Bot. Gaz., 100, 2.
- Klebs G., 1918. Ueber die Blütenbildung von *Sempervivum*. Flora, 11—12.
- Knott Y. E., 1926. Further localization of the response in plant tissue to relative length of day and night. Proc. Am. Soc. Hort. Sci., 23.
- Knott Y. E., 1934. Effect of a localized photoperiod on spinach. Proc. Am. Soc. Hort. Sci., 31.
- Melchers G., 1939. Die Blühormone. Ber. Deut. Bot. Ges., 57.
- Parker M. W. and Bortwick, 1940. Floral initiation in Biloxi Soy-beans influenced by photosynthetic activity during the induction period. Bot. Gaz., 102.
- Withrow R. B. and A. P. Withrow, 1944. Effect of intermittent irradiation on photoperiodic responses. Plant. Physiol., 19, 1.
- Whyte K. O. and M. A. Oljovikov, 1939. Photoperiodism in the Plant kingdom. Chron. Bot., 5.
- Tournois M. J., 1942. Influence de la lumière sur la floraison du Houblon japonais (*Humulus japonicus* Sieb. et Zucc.) et du chanvre (*Cannabis sativa* L.). C. R. Ac. Sci. Paris, 155, 4.
- Zimmerman P. W., 1942. Formative influences of growth substances on plants. Cold Spring Harbor. Symp. Quant. biol., 10.

## ФИЗИОЛОГИЯ АДАПТАЦИИ РАСТЕНИЙ К ЗАСОЛЕНИЮ

П. А. Генкель

В учении об устойчивости растительных организмов к неблагоприятным факторам окружающей среды за последнюю четверть века намечился один общий биологический принцип. Сущность устойчивости организма к засухе, морозу и засолению видят не в отдельных признаках, а в способности растения адаптироваться в процессе онтогенеза к действию этих неблагоприятных для него факторов. Таким образом, устойчивость приобретает характер физиологического процесса, тесно связанного с развитием растения, а не отдельного признака.

Следует отметить, что это представление появилось не в одно мгновение, подобно возникновению Афины-Паллады из головы Зевса, а родилось в долгих и упорных поисках косвенных критериев диагностики устойчивости организмов. Как это часто бывает, в конечном итоге, нашли не то, что искали. Вместо косвенных методов для оценки сортов, хотя бы в отношении их засухоустойчивости, пришлось создавать прямые методы. Таков приближающийся к прямому способу метод завядания Туманова (1926, 1929), основанный на теоретических представлениях Максимова (1926) о засухоустойчивости как способности переносить длительное обезвоживание — завядание. Для прямого испытания засухоустойчивости был предложен метод сухого поля-засушника (Литвинов, 1933), а для определения жароустойчивости — суховейная камера и камера искусственного климата (Красносельская-Максимова, 1931; Цубербиллер, 1934). Одновременно выяснилось, что и морозоустойчивость приобретает в осенний период под влиянием укорочения длины дня и понижения температуры воздуха (Мошков, 1929—1930; Туманов, 1940). Соответственно и косвенные критерии морозоустойчивости сменились непосредственными определениями морозоустойчивости закаленных, вернее, адаптированных к морозу растений в специальных холодильных камерах и непосредственно в полевой обстановке. В установлении этих положений очень большую роль сыграла школа Максимова, объединенная в руководимой им в то время лаборатории физиологии растений Всесоюзного Института растениеводства.

Несмотря на большое значение всех перечисленных выше исследований, они по существу не дали правильного теоретического объяснения, почему устойчивость организма к неблагоприятным факторам окружающей среды непостоянна и почему она носит характер не статического признака, а динамического процесса. Принципиальное понимание пришло лишь с появлением созданной Т. Д. Лысенко (1935) теории стадийного развития растений. Теория эта не только сделала понятным связь устойчивости с развитием, но и дала возможность управлять развитием растения, уводя его от засухи и ранних заморозков.

На базе этой же теории стало возможным и непосредственно перед посевом адаптировать растения к засухе во время прохождения ими стадии яровизации.

Значительно дольше эти правильные взгляды о необходимости адаптации для приобретения устойчивости организмов не проникали в учение о солеустойчивости растений. Все же благодаря работам Келлера (1914, 1916, 1921, 1925, 1940), Гушина (1938), Генкеля (1946) и ряда других авторов стало ясным, что солеустойчивость есть не признак, а процесс.

Казалось, этому противоречит наличие в природе галофитов, которые являются растениями почти идеально приспособленными для развития на засоленных почвах. Однако более внимательное изучение показало, что разница между гликофитами и галофитами носит не качественный, а скорее количественный характер. Галофиты также приспосабливаются к высокому содержанию солей в почве, как и гликофиты, но только этот процесс идет у них более глубоко и значительно быстрее, чем у гликофитов.

Последнее обстоятельство, несомненно, подчеркивает вторичный характер наземных галофитов (в отличие от морских водорослей), выдавая их происхождение от гликофитных форм.

Эти представления об адаптации как основе устойчивости были использованы Генкелем (1946) для самого определения понятий ксерофит, мезофит, гигрофит, гликофит и галофит. Соответственно теме нашей статьи приведем лишь определение понятия галофит: «галофитами называются растения засоленных местообитаний, легко приспособляющиеся в процессе своего индивидуального развития к высокому содержанию солей в почве благодаря наличию ряда анатомо-физиологических особенностей».

Таким образом, устойчивость организма к неблагоприятным условиям окружающей среды формируется как приспособление в процессе онтогенеза, возможность реакции обусловлена всей предыдущей эволюционной историей организма.

Однако констатация самого факта адаптации еще не может нас удовлетворить и нам естественно хочется проникнуть глубже в сущность явления и выяснить, в чем же заключается процесс адаптации к неблагоприятным факторам окружающей среды.

Представление об устойчивости как процессе адаптации, несомненно, должно сразу же привести нас к выводу о специфичности этого процесса в отношении различных неблагоприятных факторов внешней среды (засуха, мороз, засоление).

Мысль фитофизиологов пошла, однако, по несколько иному пути. В целом ряде работ было отмечено наличие одинаковых изменений у растений при их адаптации к низким температурам зимы и к засухе.

Особенно это было подчеркнуто в очень важной для развития взглядов на сущность устойчивости статье Максимова (1929) о внутренних факторах устойчивости растения к засухе и морозу. В этой богатой мыслями работе автор подчеркивает наличие определенного сходства между процессами, обуславливающими засухоустойчивость и морозоустойчивость растений. Значение данной статьи заключается, однако, с нашей точки зрения, не в этом, а в том, что она выдвинула роль внутренних факторов в устойчивости растения к неблагоприятным факторам окружающей среды. Максимов, указав на сходство признаков, лежащих в основе устойчивости растений к засухе и морозу, совершенно не сделал вывода о их полном совпадении. Такой неверный вывод был сделан Сергеевым и Лебедевым (Sergejev und Lebedev, 1936) и Сергеевым (1939). Подробную критику взглядов этих авторов можно найти в книге Генкеля (1946) и в работе

Новикова (1942), почему мы и не будем повторять ее здесь. Не отрицая того, что в ряде случаев может наблюдаться известная корреляция между различными видами устойчивости, мы тем не менее подчеркиваем специфичность адаптации к различным неблагоприятным факторам окружающей среды: к засухе, морозу и засолению. Прежде чем перейти к более подробному анализу сущности адаптации к засолению, наметим в самых кратких чертах — в чем же заключается специфичность устойчивости растений к засухе и морозу.

Как это было подробно выяснено нами ранее (Генкель, 1946), засухоустойчивость различных и даже одинаковых (ксерофиты) экологических групп растений базируется на неодинаковом основании. Нам удалось показать, что тип ксерофитов, помимо ранее выделенных из него суккулентов, резко расчленяется на группы гемиксерофитов и эвксерофитов. Гемиксерофиты противостоят засухе за счет постоянного снабжения водой и высокой интенсивности транспирации, а эвксерофиты сравнительно хорошо переносят длительное обезвоживание и транспирируют значительно слабее гемиксерофитов.

Из приведенного примера видно, что нет не только единой физиологической устойчивости, но нет и единой даже для всех ксерофитов засухоустойчивости. Все же следует признать, что для некоторых групп растений мы можем наметить общие закономерности, лежащие в основе устойчивости. Для мезофитов, куда относятся большинство культурных растений, это будет способность выносить длительное обезвоживание, зависящее в первую очередь от гидрофильности коллоидов плазмы. Чем быстрее в процессе завядания растение увеличивает количество гидрофильных коллоидов, тем оно засухоустойчивее. С этим возрастанием степени гидрофильности до известного предела связан и тот подъем интенсивности обмена, который наблюдается у мезофитных растений во время засухи, приводящей к увеличению оводненности коллоидов плазмы и к уменьшению водного дефицита в растении (Львов, 1936; Генкель, 1946; Алексеев, 1937). Увеличение оводненности плазмы способствует более нормальному протеканию ростовых процессов, которые, как известно, приостанавливаются и идут ненормально во время засухи из-за малой оводненности коллоидов плазмы (Алексеев, 1937; Максимов, 1939). Сисакян (1940) установил, что процессы синтеза у засухоустойчивых растений менее подавляются при засухе, чем у неустойчивых. В основе жароустойчивости лежит степень гидрофильности коллоидов, качество белков плазмы и ее вязкость, а у ряда форм играет еще значительную роль интенсивность процесса транспирации. Таковы в самых общих чертах основные факторы, обуславливающие устойчивость мезофитных растений к засухе. Морозоустойчивость растений покоится на совершенно другом основании. В отличие от адаптации к засухе, адаптация к низким температурам носит обратный характер. Обратимость этого процесса, очевидно, связана с циклическим характером влияния низких температур на растения. Поэтому неудивительно, что процесс обратимой адаптации, получившей неудачное название «закаливания» к низким температурам, может проходить только у озимых, двухлетних и многолетних растений. Процесса настоящей адаптации (закаливания) к морозу у однолетних форм не происходит. Отчета в этом различии, повидимому, не дают себе многие авторы, работавшие и писавшие по этому вопросу. Однолетние растения могут в какой-то мере переносить низкие температуры, например заморозки весеннего периода, причем здесь часто наблюдаются значительные различия между отдельными сортами, но специфического процесса адаптации к морозу они не проходят. Устойчивость их к низким температурам покоится

на неспецифических чертах, а именно на величине осмотического давления, общем содержании воды и т. д.

Определяющим, с нашей точки зрения, морозоустойчивость у двухлетних и многолетних растений будет процесс вступления в состояние покоя и связанное с ним обособление плазмы. По развиваемым нами представлениям (Генкель и Окнина, 1945; Генкель и Окнина, 1948), период покоя состоит из двух процессов. Один из них связан с обеспечением нормального роста, а другой — с перезимовыванием. Вот этот второй процесс и заключается в обособлении протоплазмы от стенок клетки и в их индивидуализации, т. е. многоклетный организм становится на зиму суммой одноклетных, или скорее колониальным организмом в физиологическом смысле слова. При этом плазма может очень сильно обезвоживаться без риска обрыва от стенок клетки, а также и от механического повреждения кристаллами льда, образовавшимися в межклетниках. Процесс обособления плазмы является обратимым, и весной растение опять восстанавливает протоплазматическую связь между своими клетками. Однолетнее, а также прошедшее стадию яровизации (Генкель и Окнина, 1948) озимое растение уже не способно к процессу обособления плазмы, почему и не может быть в полной мере морозоустойчивым.

Как видно из изложенного, сущность процесса адаптации к засухе и к низким температурам (морозу) покоится на совершенно различных основаниях.

Нам остается теперь рассмотреть третий процесс, а именно — приспособления к засолению, который и является предметом нашего специального внимания в данной статье. Прежде всего следует отметить, что в отличие от рассмотренных нами предыдущих двух процессов механизм адаптации к засолению изучен в значительно меньшей степени. Мы не преувеличим, если скажем, что сущность адаптации к засолению до сих пор оставалась неясной, и исследователи обращали свое главное внимание на доказательство ее необходимости, а не на рассмотрение сущности этого процесса.

Свою статью о характере обмена у растений на засоленном субстрате А. В. Благовещенский (1942) заканчивает следующими словами: «весь вопрос об обмене веществ галофитного растения и процессе адаптации растения к засолению может считаться совершенно девственным полем исследования» (стр. 16).

Разгадку процесса приспособления растения к засолению давно уже пытались найти в изучении физиологии галофитов. В этом направлении шли работы Баталина (Batalin, 1885); Келлера (1921, 1925, 1940); Рихтера (1927, 1933); Руланда (1915); Штоккера (Stocker, 1928, 1933); Монфора (Monfort, 1927a, б); Халкет (Halket, 1915); Шутова с сотрудниками (1936) и ряда других авторов. Однако, если мы сравним сродку по галофитизму, данную Штоккером еще в 1928 г. и 1933 г., и последнюю, мало удачную, американскую обзорную статью Упгофа (Uphof, 1941), то мы увидим, что крупных принципиальных сдвигов в этой области пока по существу не имеется.

Начнем наше изложение вопроса о сущности адаптации растений к засолению с анализа процесса адаптации у галофитов.

Мы уже отмечали, что не только гликофиты, но и галофиты проходят процесс адаптации к засолению, чтобы приобрести устойчивость к этому неблагоприятному фактору. Особенно рельефно последнее обстоятельство обнаруживается у однолетних солянок: солероса и сведы. Как это было отмечено в работах Келлера, а также в исследовании Шратца (Schratz, 1934), семена галофитов лучше прорастают на пресном фоне, и в первые

моменты своей вегетации они чувствительны к засолению. Для того чтобы представить себе, как же происходит процесс адаптации, обратимся прежде всего к рассмотрению тех признаков, которые характеризуют солеустойчивые растения и, в частности, галофиты. Как показали исследования Келлера (1925), Руланда (1915) и Рихтера (1927, 1932), тип галофитов неоднороден. Среди галофитов можно отметить три группы форм, которые мы предложили называть эвгалофитами, криногалофитами и гликогалофитами (Генкель и Шахов, 1945). К первым относятся типичные солянки (*Salicornia*, *Suaeda*), ко вторым солянки, выделяющие избыток солей (*Statice*, *Tamarix*, *Cressa cretica*, *Frankenia* и др.), а к гликогалофитам растения, осмотическое давление которых обусловлено не столько солями, сколько органическими веществами (*Artemisia*, *Elaeagnus* и др.). Общим признаком у всех видов галофитов является высокое осмотическое давление, помогающее им поглощать воду из засоленного почвенного раствора, а также высокая устойчивость к значительным концентрациям солей. Из работ Келлера, ван Эйка (Van Eijk, 1939) и других авторов известно, что многие галофиты развиваются значительно лучше при большом содержании солей в почве. Ван Эйк (1939) указывает, что солерос обладает способностью накапливать значительные количества солей в своих клетках даже и на пресном субстрате.

Подводя итоги этому вопросу, мы все же можем сказать, что для многих галофитов наличие известного засоления субстрата несколько стимулирует их рост. Из других физиологических особенностей галофитов характерной является сравнительно низкая проницаемость плазмы для солей.

Следует сразу же отметить, что проницаемость протоплазмы не будет одинакова у различных групп галофитов и всего меньше она, несомненно, у гликогалофитов. Тем не менее нам хочется подчеркнуть положение о сравнительно низкой проницаемости плазмы для солей у галофитов, которое с первого взгляда резко противоречит всем имеющимся в литературе по этому вопросу представлениям. В работах Рихтера (1927, 1933) было в свое время выдвинуто положение о высокой проницаемости плазмы ряда галофитов для солей. По признаку сравнительно малой проницаемости протоплазмы для солей Рихтер и выделил особую группу галофитов, которую мы называем гликогалофитами. Не отрицая этой существенной разницы в типе осмотического актива у эвгалофитов<sup>1</sup> и гликогалофитов, мы хотим все же указать, что отмеченное нами выше противоречие является чисто кажущимся. При тех концентрациях почвенного раствора, при которых растут галофиты, накопление солей у гликофитов было бы во много раз выше, если бы они смогли выдерживать подобную концентрацию. При повышении концентрации раствора поглощение солей, как мы знаем, относительно падает, но абсолютно оно возрастает. Различие в отношении к высокой концентрации солей между галофитами и гликофитами заключается в том, что у гликофитов в этих условиях начинается повреждение плазмы (прорыв непроницаемости по Рихтеру), влекущее за собою пассивное поглощение солей из почвенного раствора, как это показано Генкелем с сотрудниками (1944), Ратнером (1945) и Окниной (1945). У галофитов в этих условиях продолжается нормальный процесс поглощения солей за счет дыхания и обменной адсорбции. Как показала Окнина, в неуравновешенных растворах у галофитов также происходит пассивное поглощение, т. е. для них, как это в свое время

<sup>1</sup> Шматок (1938) подтвердила положение, что у мясистых солянок осмотический актив обусловлен солями, а не растворами углеводов.



было отмечено Рихтером (1927), неуравновешенный раствор является токсичным и вызывает повреждение плазмы, обуславливающее пассивное поглощение солей.

Последним обстоятельством, видимо, и вызвано то уменьшение содержания необходимых растению минеральных веществ, которое обнаружил Ковда (1940) у хлопчатника на засоленной почве. Факт, установленный Ковда, был подтвержден Амановым (1942), показавшим, что внекорневое питание повышает солеустойчивость и урожай растений. Приводя ссылку на работу Аманова, следует отметить ее весьма предварительный характер и мало удовлетворительный метод учета урожая. Ковда считает, что обилие легкорастворимых солей вызывает выпадение в нерастворимой форме ряда необходимых растению минеральных ве-

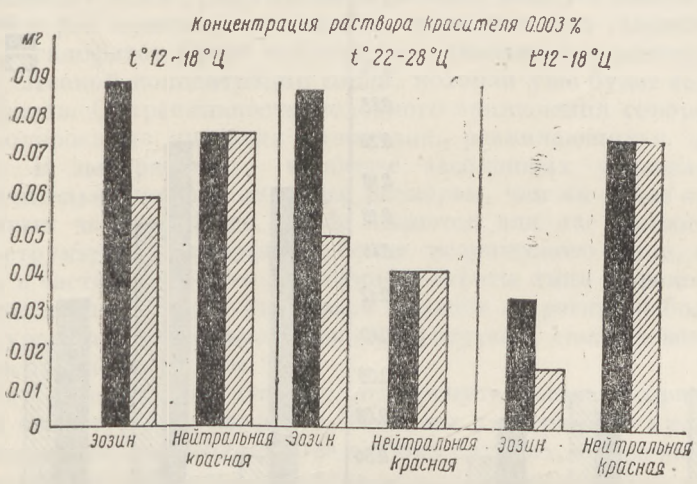


Рис. 1. Поглощение красителей (мг) у *Zea Mays* за 3 часа в зависимости от транспирации (по данным Е. З. Окниной).

ществ, чем и обуславливается их недостаток в растении. Не отрицая этого, нам хочется подчеркнуть, что основную причину мы видим в нарушении проницаемости и повреждении плазмы. Ясно, что при преобладании пассивного поглощения над активным в растении накапливаются главным образом те соли, которые находятся в избытке в почвенном растворе, т. е. как раз соли, засоляющие почву.

Возвращаясь к проницаемости плазмы и к поглощению минеральных веществ галофитами, мы устанавливаем положение, что для галофитов характерен не только высокий уровень процесса поглощения как сохранение его нормального характера при тех концентрациях, где у гликофитов уже начинается повреждение и отклонение от нормального хода. Ван Эйк для *Aster Tripolium* обнаружил активное поглощение солей из раствора на засоленном фоне.

О повреждении плазмы как причине пассивного поглощения говорят также и опыты Окниной (1945) над поглощением красителей гликофитами и галофитами (рис. 1 и 2). Мало ядовитые для гликофитов красители, как нейтральная красная и метиленовая синь, поглощаются независимо от процесса транспирации, а ядовитые, зозин и эритрозин, поглощаются тем интенсивнее, чем выше процесс испарения воды растением. Для солероса, очень чувствительного к красителям, все перечисленные выше кислые и основные красители обнаруживают зависимость

от транспирации, т. е. наличие пассивного поглощения в то время, как у менее солеустойчивой *Suaeda linifolia* основные красители дали аналогичные гликофитам результаты, т. е. отсутствие соответствия между поглощением красителя и процессом транспирации.

Помимо вопроса о проницаемости и поглощении солей галофитами необходимо остановиться на причинах суккулентности, характерной для многих галофитов, а также и для гликофитов на засоленном субстрате [Лесаж (Lesage), 1890]. Суккулентность галофитов, как это резко подчеркнул Шермезон (Chermeson, 1910), а затем Штоккер (Stocker, 1928), сильно отличается от суккулентности ксерической. Они имеют лишь

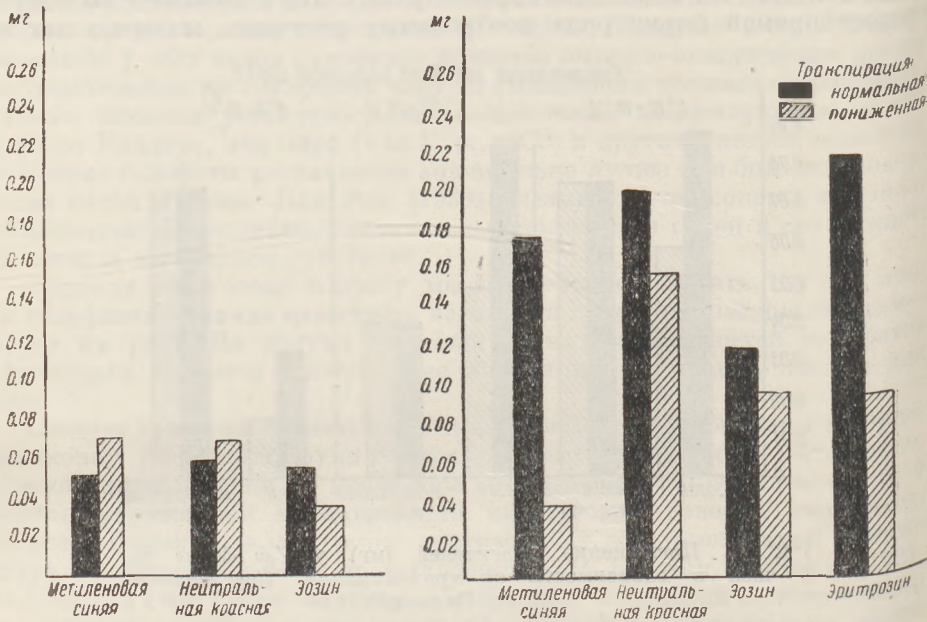


Рис. 2. Поглощение красителя (мг) у *Suaeda linifolia* и *Salicornia herbacea* за 3 часа в зависимости от транспирации (по данным Е. З. Окниной).

чисто внешнее сходство, и, с нашей точки зрения, покоятся на неодинаковых основаниях.

Если в первом случае это не наблюдается. При ксерической суккулентности по данным Генкеля и Марголиной (1947), имеется очень высокая вязкость плазмы и значительная, подчас основная, часть воды находится в связанном состоянии. У наиболее характерных суккулентов — кактусов — количество связанной воды достигает в некоторых случаях до 70%. У галофитов мы вряд ли можем предполагать подобную закономерность. Здесь очевидно, водоудерживающие силы связаны в значительной степени с высоким осмотическим давлением клеточного сока и протоплазмы.

Интересно, что Келлер отмечал факт значительного увеличения размеров клеток и клеточных ядер у солероса на засоленном фоне по сравнению с пресным. В этом обстоятельстве кроется очень важная сторона дела. Адаптация к засолению у галофитов приводит к увеличению размеров клеток, а не к их уменьшению, как при действии засухи. На это правда, можно возразить, что у гликофитов сильное засоление вызывает

уменьшение размеров клеток и в то же время увеличение степени суккулентности растения. Следует, однако, иметь в виду, что при воздействии засоления гликофитное растение испытывает сильное угнетение, влекущее за собой замедление в первую очередь деления, а затем растяжения клеток и образование суккулентной структуры у хлопчатника (Бровцына, 1940, 1946). Генкель и Колотова (1945) показали, что у прорастающего при сильном засолении хлопчатника не происходит правильной дифференцировки тканей. Так как рядом авторов было отмечено стимулирующее действие небольших доз засоления на гликофитные растения, то можно предполагать, что в этом случае и у гликофитов будет наблюдаться не уменьшение, а некоторое увеличение размеров клеток и их ядер за счет увеличения набухаемости коллоидов плазмы ионами натрия и калия. По развиваемому нами представлению различия между гликофитами и галофитами скорее количественного, чем качественного характера. Очевидно, и у галофитов будет наблюдаться уменьшение размеров клеток при очень высокой концентрации солей, которая уже будет задерживать рост галофитов. О правильности подобного заключения говорит габитус того же солероса на участках солончака, различающихся по степени засоления. В центральных, наиболее засоленных участках, солерос всегда значительно меньше по своим размерам, чем на менее засоленных периферийных частях. Менее ясным является для нас вопрос о ксероморфизме структуры у галофитов более ксерического типа, к которым относятся, в частности, некоторые гликогалофиты типа морской полыни. Можно предполагать, что у этих форм должны встретиться более резкие признаки увеличения ксероморфизма структуры в связи с возрастанием степени засоленности почвы.

Особому рассмотрению следует подвергнуть вопрос о причинах суккулентной структуры у галофитов. Если мы уже раньше признали, что основа суккулентности неодинакова в обоих случаях, то все же бросаются в глаза черты несомненного сходства между обоими типами суккулентности в отношении характерной морфологической черты, а именно мясистости листьев и стеблей у обоих типов растений. Повидимому, и в том и в другом случае эта особенность связана с измененным обменом веществ в клетках. В обоих случаях накапливается значительное количество органических кислот, которые, очевидно, являются результатом несколько замедленного обмена веществ и, в частности, процесса дыхания. Процесс дыхания идет у этих растений своеобразно, при этом накапливаются органические кислоты, которые и увеличивают набухаемость протоплазмы клеток.

Вопрос о наличии органических кислот в галофитах отражен в литературе. Было установлено очень высокое содержание органических кислот и, в частности, лимонной кислоты в солянках Туркмении. Общее количество органических кислот достигало до 25% на сухой вес. Баславская (1946) считает, что богатство органических кислот в солянках связано с богатством этих растений катионами. Приводя литературный материал, Баславская подчеркивает, что особенно богаты органическими кислотами, по ее терминологии, некрайние галофиты, не содержащие значительных количеств хлор- и сульфатионов. Автору, действительно, удалось показать, что у крайнего галофита солероса имеется 6.83% органических кислот при засолении хлористым натрием и 10.72% на пресном фоне в вегетационном опыте. Баславская отмечает, что органические кислоты у галофитов находятся не в свободном, а в связанном виде. Причиной накопления органических кислот у галофитов автор так же, как и Кокина (1939), считает ослабленный окислительный аппарат

этих растений. Очень интересны данные Баславской, показавшей, что в отличие от ксерических суккулентов у галофитов не наблюдается суточных изменений в содержании органических кислот. Последнее обстоятельство автор объясняет тем, что у галофитов кислоты находятся не в свободном, а в связанном виде.

Приведенные данные позволяют, как мы видим, подчеркнуть не только сходство, но и различие между ксерическими и галическими суккулентами. В то время как ксерические суккуленты отличаются несколько повышенной кислотностью клеточного сока, галофиты имеют реакцию среды, близкую к нейтральной благодаря тому, что кислоты у них находятся не в свободном, а в связанном виде. Может быть последнее обстоятельство и обуславливает значительную разницу в характере галической и ксерической суккулентности. Если и там и тут суккулентность связана с характером обмена, то, очевидно, конечные результаты этой суккулентности различны. В то время как повышенное набухание коллоидов плазмы, вызванное только значительным содержанием кислот, приводит к развитию ксеричности, суккулентность, вызванная совместным влиянием минеральных ионов и кислотности, приводит к несколько другому результату, так как транспирация у галофитов протекает со значительной интенсивностью (см. литературу в работе Генкеля и Шахова 1945, и Генкеля, 1946).

Совершенно ясно, что приведенное нами мнение является гипотезой, требующей дальнейшей экспериментальной разработки.

Отметив основные физиологические особенности галофитов, перейдем к анализу того, что же представляет собой адаптация растений к засолению и как она ими приобретается. Для этого сравним поведение и свойства галофитов на пресном и засоленном фоне. Такой материал имеется в довольно большом числе работ, из которых мы и можем сделать соответственные сопоставления. Больше всего в этом отношении данных получено по солеросу. Солерос на пресном фоне резко изменяет свой внешний вид (Баталин, 1882, Келлер, 1921). Он становится более темнозеленым и менее суккулентным, размеры клеток у него уменьшаются, а интенсивность физиологических процессов увеличивается. При этом резко возрастает транспирация (Келлер), а также резко увеличивается фотосинтез [Гриффон (Griffon), 1898]. Все это должно отражаться и на дыхании, а также на поступлении минеральных веществ в растение. Одновременно резко падает устойчивость клеток к засолению. Растения начинают проявлять большую чувствительность к солям. Галофит, выращенный на пресном фоне, оказывается значительно менее устойчивым, чем галофит, выросший на засоленном фоне.

В этом же направлении идут изменения и у гликофитов. Под влиянием приспособления к засолению устойчивость клеток гликофита начинает возрастать. Нами был разработан микроскопический метод сравнительного определения устойчивости клеток хлопчатника к засолению. Для указанной цели срезы эпидермиса подкрашивались нейтральной красной в течение 10 минут и погружались в молярный раствор хлористого натрия или роданистого калия, через 30—60 минут в роданистом калии и через 4—12 часов в хлористом натрии производился подсчет оставшихся плазмолизированными клеток или, вернее, топопластов. Чем больше клеток оставалось в живом (плазмолизированном) состоянии, тем устойчивее оказывался объект. Не претендуя на какое-нибудь заключение в отношении корреляции с урожаем, метод дает определенные указания на степень солеустойчивости клеток в ту или иную фазу развития растения.

Определения устойчивости клеток, произведенные по данному методу, показали, что растения, взятые с пресного фона, отличаются меньшей устойчивостью, чем растения с засоленного фона, на котором произошла их адаптация к солевому воздействию.

Как видно из табл. 1, устойчивость клеток хлопчатника к действию гипертонического раствора хлористого натрия значительно выше с засо-

Таблица 1

Влияние хлористого натрия (молярный раствор) на устойчивость клеток хлопчатника С-460 на пресном и засоленном фоне (засоление 0.15 по хлору) в вегетационном опыте

Схема опыта	Ярус листа	Число живых клеток в поле зрения	Продолжительность опыта в часах	$\frac{M_1 - M_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}}$
Пресный фон . . . . .	9	15±2.3	7	—
Засоленный фон . . . . .	9	29±1.6	—	5
Пресный фон . . . . .	9	4±0.7	8	4
Засоленный фон . . . . .	9	12±1.8	—	—

ленного, чем с пресного фона, что доказано здесь вариационно-статистическим методом. С другой стороны, растения с одинакового засоления, но различные по степени своей урожайности, также обнаруживают неодинаковую реакцию на токсическое действие солей. Сильно угнетенные экземпляры слабо адаптированы, имея мало устойчивые к солям клетки, в то время как мощные экземпляры являются хорошо адаптированными и соответственно имеют более устойчивые к солям клетки.

Таблица 2

Влияние раствора роданистого калия (молярный раствор) на устойчивость клеток хлопчатника, сорт 8196 (по данным П. Генкеля)

№ растения	Состояние растений	Ярус листа	Продолжительность воздействия	Число живых клеток в поле зрения	$\frac{M_1 - M_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}}$
1	Сильно угнетенный (без коробочек)	15	1 час	29±1.8	1-е и 3-е 9.3
2	Сильно угнетенный (без коробочек)	15	1 час	33±1.4	2-е и 3-е 8.0
3	Слабо угнетенный (с коробочками)	15	1 час	57±2.5	1-е и 4-е 10.6
4	Слабо угнетенный (с коробочками)	15	1 час	61±2.5	2-е и 4-е 10.0

Приведенный в табл. 2 материал взят с полевого сильно засоленного участка на опытной мелиоративной станции Всесоюзного Научно-исследовательского хлопкового института (СОЮЗНИХИ) Золотая Орда в 1942 г. Сильно угнетенные экземпляры, росшие в непосредственном соседстве (40—50 см) со слабо угнетенными, не имели коробочек и были примерно на половину ниже ростом по сравнению со слабо угнетенными. Разница в устойчивости клеток между слабо и сильно угнетенным хлопчатником хорошо доказана вариационно-статистически.

Таким образом, адаптация к засолению проявляется в одинаковом направлении как у галофитов, так и у гликофитов. Трудность анализа

условий адаптации у последних заключается в том, что часто остается неясным, где тот или иной автор имеет дело с угнетением, а где с адаптацией, так как для адаптированных к засолению гликофитов характерно так же, как и для галофитов, снижение обмена веществ. Строгонов (1940) и Строгонов и Остапенко (1946а, 1946б, 1946в) установили, что азотистый и углеводный обмен у хлопчатника на засолении идут ненормально. Ростовые процессы угнетаются сильнее, чем азотистый и углеводный обмены, и в результате хлопчатник на засолении имеет повышенное содержание белкового и общего азота, увеличивается содержание дисахаров, и в листьях накапливаются значительные количества крахмала, так что, по мнению Строгонова, лист принимает на себя роль запасающего органа. Накопление сухого вещества и отток при этом сильно снижаются. Снижение накопления органического вещества у хлопчатника на единицу поверхности было отмечено Туевой (1940). По мнению Строгонова, нарушения в азотистом обмене хлопчатника на засолении идут так далеко, что приводят даже к накоплению аммиака и к частичному отравлению растений.

Обмену веществ у гало- и гликофитов при засолении субстрата, как мы уже отмечали, посвящена специальная работа Благовещенского (1942). Статья эта носит обзорный характер с привлечением некоторых экспериментальных результатов, полученных автором и его сотрудниками.

К сожалению, эта ценная сводка не объединена какой-либо рабочей гипотезой, а лишь излагает имеющийся фактический материал, во многих отношениях противоречивый, по отдельным сторонам обмена веществ растений под влиянием засоления. Из нее можно сделать несколько выводов: 1) обмен веществ у гликофитных и даже, по видимому, у галофитных растений становится менее интенсивным на засоленном фоне (Гриффон 1898; Келлер); 2) небольшие количества солей стимулируют развитие гликофитов (Якушкин, 1913). Галофиты стимулируются более высоким содержанием солей в почве, от которых гликофитные растения уже угнетаются [Халкет (Halket, 1915); Келлер, 1925 и др.]; 3) у галофитов при высоком содержании солей нормально осуществляется фотосинтез и ряд энзиматических процессов, в то время как у гликофитов содержание хлорофилла падает, ослабляется фотосинтез и расстраивается ход энзиматических реакций [Монфор (Monfort, 1927); Благовещенский и Баславская (1936); Баславская и Сыроежкина (1936) и др.].

В отношении изменения интенсивности дыхания у галофитов в связи с возрастанием засоления мы можем сослаться на опыты М. Д. Кушниренко, проведенные в нашей лаборатории. Кушниренко показала (табл. 3), что уже небольшое засоление вегетационного сосуда 0.1 по хлору вызывает очень значительное падение интенсивности дыхания у *Suaeda corniculata*. Дальнейшее сильное увеличение засоления вызывает уже сравнительно незначительное падение дыхания, подчеркивая этим его большую устойчивость у адаптированных к засолению галофитов.<sup>1</sup>

В общем мы можем сделать вывод о резком снижении метаболизма у адаптированных форм. Все же надо сделать оговорку, что это снижение носит здесь характер не столько угнетения, сколько известной перестройки обмена на новых основаниях в направлении его большей устойчивости при снижении уровня, в то время как для угнетенных характерно просто резкое и прогрессивно возрастающее снижение уровня обмена.

<sup>1</sup> В опытах Шматок (1938) дыхание у солероса под влиянием засоления  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  увеличивалось.

Таблица 3

Дыхание *Suaeda corniculata* при различном засолении почвы, по данным Кушниренко (метод Петтенкофера)

№ варианта	Засоление почвы	В миллиграммах CO <sub>2</sub> на 100 г сырого веса в 1 час	В процентах к контролю
I	Контроль (засоление отсутствует)	68.65	100
II	0.1% по Cl	28.63	41.7
III	0.5% по Cl	26.60	38.7
IV	0.75% по Cl	20.67	30.1

Естественно, что перед нами возникает вопрос, в чем же существо той устойчивости и снижения интенсивности обмена? На этот вопрос следует искать ответа в некоторых особенностях протоплазмы адаптированных к засолению растений. По развиваемым нами представлениям амфотерные белки протоплазмы клеток при адаптации растения к засолению вступают в лабильные химические соединения с катионами и анионами солей, в частности с ионами натрия и хлора. При этом и происходят все те изменения в свойствах протоплазмы клеток, которые мы уже отметили, а именно резкое уменьшение проницаемости и увеличение устойчивости к солям. Обмен веществ резко снижается, а поглощение солей из почвы сильно падает. В литературе имеются взгляды близкие, но не идентичные с нашими. Так, например, о двух формах хлора в растении, связанной и свободной, говорят Строгонов и Остапенко. Они показали, что на засолении хлопчатник образует повышенные количества сахарозы и альбуминов. Строгонов считает, что альбумины играют роль защитного коллоида по отношению к хлору, способствуя устойчивости растения в отношении засоления. Считая факт, обнаруженный Строгоновым, очень интересным и имеющим большое значение в приспособительной реакции растения к засолению, мы в то же время предполагаем, что дело обстоит несколько сложнее. Если бы был прав Строгонов, то, очевидно, между количеством белков (альбуминов) и степенью устойчивости были бы определенные отношения. По этому представлению наиболее устойчивыми к засолению должны были бы быть прорастающие семена и проростки хлопчатника, наиболее богатые белками. Фактически, как это хорошо известно из ряда работ (Генкель и Колотова, 1945; Новиков, 1942), хлопчатник отличается в этот период особенной чувствительностью к солям. По данным Ковальской (1945), томаты и люцерна увеличивают свою солеустойчивость до фазы цветения, когда она резко падает, а затем уже следует ее дальнейшее повышение.

Нам кажется, что защитная или, вернее, приспособительная реакция носит более активный характер, чем это считает Строгонов, и прежде всего захватывает самую протоплазму, белки которой как бы непосредственно вступают в соединение с соответственными катионами и анионами солей.

Интересно, что у солероса, по данным Ермошенко (1942), отношение между белковым и небелковым азотом значительно ниже, чем у хлопчатника. Таким образом, это наиболее приспособленное к засолению растение имеет значительно меньше белков, чем хлопчатник. Последнее обстоятельство лишний раз свидетельствует в пользу нашего мнения

об активной роли протоплазмы в повышении солеустойчивости и, в частности, о соединениях белков плазмы с катионами и анионами солей как основе их адаптации к засолению. О связывании минеральных ионов белками плазмы в связи с вопросом о поглощении и передвижении калия и хлора в растениях говорит Брукс (Brooks, 1935).

Рассмотрим имеющиеся в нашем распоряжении данные о наличии подобной связи между белками и ионами, а затем уже разберем и вопрос о причинах падения устойчивости в период цветения.

В настоящее время мы предполагаем двумя косвенными доказательствами наличия связи между белками плазмы и ионами хлора. Первое доказательство базируется на методе электродиализа. Применяя электродиализ к адаптированным к засолению томатам, Ковальская показала, что кривая электродиализа сильно различается в отдельные фазы развития растения. В молодом возрасте кривая выхода хлора идет довольно круто, в бутониза-

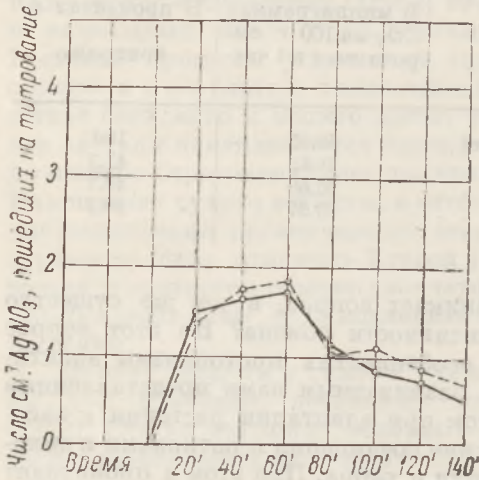


Рис. 3. Выход хлора при электродиализе листьев томатов сорта Плановый штамбовый. Засоление в фазу бутонизации (по данным Е. М. Ковальской).

цию более замедленно, и очень крутая кривая характерна для фазы цветения (рис. 3 и 4). Таким образом, в фазу цветения хлор, видимо, начинает отщепляться, и количество свободного хлора увеличивается в клетках растения в это время. Здесь кроется причина повышенной чувствительности растения в этот период развития. По данным Генкеля и Марголиной (1947), вязкость плазмы у растений резко падает в период цветения, а в связи с этим, очевидно, стоит и освобождение свободного хлора, что косвенно свидетельствует скорее об адсорбционном характере соединения хлора с белками плазмы. В молодом возрасте растение, по данным тех же авторов, имеет сравнительно малую вязкость плазмы, а соответственно и устойчивость к солям несколько понижена. Таким образом, процесс адаптации к засолению является динамическим процессом, связанным в первую очередь с прохождением растением определенных стадий — фаз онтогенеза.

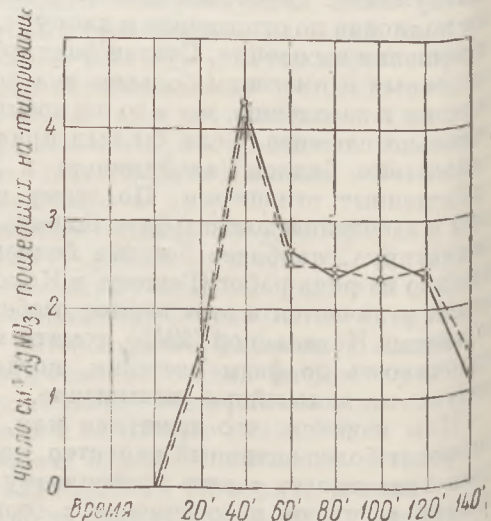


Рис. 4. Выход хлора при электродиализе листьев томатов сорта Плановый штамбовый. Засоление в фазу цветения (по данным Е. М. Ковальской).



Аналогичные данные с электродиализом были получены Богословской (1946) при изучении растений хлопчатника, прошедшего предпосевное адаптирование к засолению по предложенному нами ранее методу Генкель и Колотова, 1940а; Генкель с сотрудниками, 1945).

Адаптированные перед посевом растения хлопчатника обнаружили разницу в кривых выхода хлора при электродиализе по сравнению с контролем с того же засоленного фона. Содержание хлора было у них на 2% ниже, чем у контрольных, а кривая выхода шла более плавно, что, несомненно, свидетельствует о тесной связи хлора с белками плазмы (рис. 5 и 6).

Полученные данные, с нашей точки зрения, объясняют ряд физиологических особенностей растений, прошедших предпосевную адаптацию

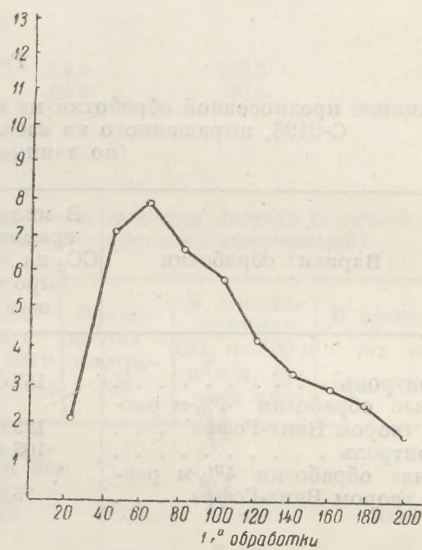
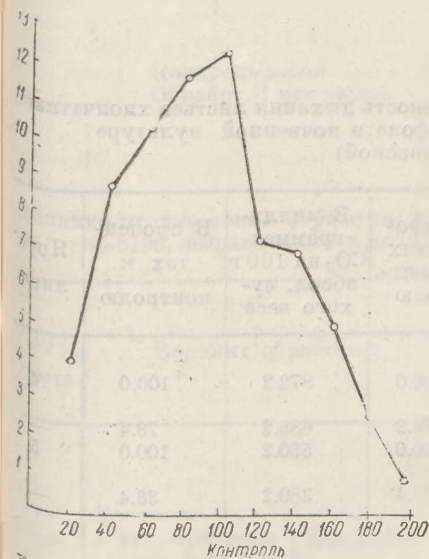


Рис. 5 6. Выход свободного хлора из листьев хлопчатника С-460 (по данным Е. В. Богословской).

к засолению. Как известно из ряда работ Генкеля и его сотрудников (1940—1945), подобные растения обнаруживают уменьшенное поглощение хлора и повышенную к нему устойчивость. Весь обмен веществ этих растений идет менее интенсивно и имеет более устойчивый характер.

Последнее видно из приведенных ниже таблиц. В табл. 4 отмечена сниженная активность пероксидазы у семян хлопчатника, прошедших предпосевную обработку солевым раствором. В табл. 5 отмечена меньшая интенсивность дыхания, а в табл. 6 и 7 — более низкое поглощение воды и менее интенсивная транспирация опытных растений. О более устойчивом характере обмена веществ опытных растений свидетельствуют данные табл. 8 по дыханию растений, перенесенных с засоленного на пресный фон. В то время как при значительном засолении в водной культуре контроль дает меньшую интенсивность дыхания, при переносе на пресный фон он начинает опять значительно превосходить опытные растения.

Приведенный опыт показывает, что для адаптированных растений характерно не столько уменьшение или увеличение интенсивности дыхания, сколько его более устойчивый характер.

Таблица 4

Активность пероксидазы (по методу Баха и Збарского) в семенах хлопчатника С-460 под влиянием солевого воздействия (по данным Богословской)

Вариант обработки	В кубических сантиметрах на 1 г абсол. сухого веса	В процентах к контролю
Контроль . . . . .	7.27	100.0
1 час обработки 4%-м раствором Вант-Гоффа . . . . .	6.84	81.8
Контроль . . . . .	6.06	100.0
1 час обработки 4%-м раствором Вант-Гоффа . . . . .	2.1	35.6

Таблица 5

Влияние предпосевной обработки на интенсивность дыхания листьев хлопчатника С-8196, выращенного на засоленном фоне в почвенной культуре (по данным Богословской)

Вариант обработки	В миллиграммах CO <sub>2</sub> на 100 г сырого веса	В процентах к контролю	В миллиграммах CO <sub>2</sub> на 100 г абсол. сухого веса	В процентах к контролю	Ярус листа
Контроль . . . . .	157.0	100.0	872.2	100.0	4
1 час обработки 4%-м раствором Вант-Гоффа . . . . .	123.0	78.3	683.2	78.4	—
Контроль . . . . .	103.4	100.0	530.2	100.0	5
1 час обработки 4%-м раствором Вант-Гоффа . . . . .	75.9	73.4	389.2	33.4	—

Таблица 6

Поглощение воды хлопчатником С-460 из потометра с раствором Гельригеля (по данным Богословской)

Вариант опыта	В куб. сантиметрах на 1 кв. м листьев	В процентах к контролю	В куб. сантиметрах на 100 куб. см объема корней	В процентах к контролю
Пресный фон				
Контроль . . . . .	340	100.0	28.0	100.0
1 час обработки 4%-м раствором Вант-Гоффа . . . . .	253	74.0	23.8	84.4
Засоление 0.1%				
Контроль . . . . .	450	100.0	30.8	100.0
2 часа обработки 4%-м раствором Вант-Гоффа . . . . .	230	51.0	25.3	82.0

Таблица 7.

Интенсивность транспирации контрольного и опытного хлопчатника С-460 за 14 дней (по данным Генкеля и Марголиной)

Вариант	Количество испаренной воды на 1 г листа, в граммах	Процент испаряемой воды от контроля
Контроль засол. . . . .	69.2	100.0
Обработ. 1 час засол. . . . .	51.1	74.8
С-8196		
Контроль засол. . . . .	74.6	100.0
Обработ. 1 час засол. . . . .	52.6	70.5

Таблица 8

Влияние предпосевной обработки на интенсивность дыхания листьев хлопчатника С-8196, выращенного в водной культуре (по данным Богословской)

Ярус листа	Вариант обработки	В миллиграммах CO <sub>2</sub> на 100 г сырого веса	В процентах к контролю	В миллиграммах CO <sub>2</sub> на 100 г абсол. сухого веса	В процентах к контролю
Засоленный фон					
—	Контроль . . . . .	63.0	100.0	850	100.0
4	1 час обработки 4%-м раствором Вант-Гоффа . . . . .	81.0	129.2	452	129.0
Опыт с переносом растений на пресный фон					
—	Контроль . . . . .	85.0	100.0	472	100.0
—	1 час обработки 4%-м раствором Вант-Гоффа . . . . .	65.0	76.4	361	76.0

Как правило, обмен веществ у опытных растений понижается, но при угнетении контроля на засоленном субстрате он может его значительно превосходить благодаря отмеченной нами выше большей своей устойчивости. Таким образом, и здесь наблюдается та же самая картина, как в случае адаптации галофитов.

Приведенные выше опыты свидетельствуют, кроме того, что метод предпосевной обработки набухших семян гипертоническими растворами является действительной адаптацией растения к засолению. Адаптацией, которая протекает, очевидно, очень быстро при обработке раствором солей в связи с тем, что здесь удачно комбинируется ионное и осмотическое воздействие, когда обособление плазмы, наблюдаемое в семенах, позволяет растению более или менее безвредно пережить плазмолиз

клеток от гипертонического раствора, что совершенно невозможно при начавшейся вегетации растения. Адаптация к засолению может, очевидно, проходить далеко не у всех видов растений. Ряд растений, как люцерна, кукуруза и др., способны к ней в чрезвычайно ограниченной мере.

Развиваемое нами представление объясняет и благоприятное действие бора на уменьшение поступления хлора в растение и увеличение его солеустойчивости. Известно, что бор увеличивает солеустойчивость при внесении в почву (Школьник, 1939; Бобко и Агирян, 1940), а также при предпосевном намачивании семян по методу Новикова и Садовской (1939). Школьник отмечал образование соединений белков плазмы с бором, что, повидимому, приводит к тем же последствиям, как и связывание ионов натрия и хлора, о котором мы говорили выше. В ряде работ было показано, что цинк и марганец повышают устойчивость к засолению. очевидно, по той же самой причине [Липман и Герике (Lipman and Gericke, 1918); Бушуев (1915); Мякин (1931)].

Таково в общих чертах первое из доказательств наличия связанного протоплазмы клеток хлора у адаптированных к засолению растений.

Второе доказательство сводится к наблюдениям над высокой чувствительностью клеток галофитов к красителям.

Впервые Ковальская обнаружила факт чрезвычайно высокой чувствительности клеток у солероса к красителям.

Специально проведенные нами опыты показали, что микроскопические срезы солероса теряют свою непроницаемость в течение двух-трех минут в растворе нейтральной красной и только метиленовая синь действует менее ядовито, хотя, повидимому, и к ней клетки также очень чувствительны (табл. 9). Интересно, что хотя клетки сведы (*Suaeda linifolia*)

Таблица 9

Действие красителей на *Salicornia herbacea*  
(по данным Генкеля и Марголиной)

Нейтральная красная	Эозин	Эритрозин	Метиленовая синь
2 мин. в красителе, а затем плазмолиз в расворе хлористого натрия или сахарозы			
Плазмолиз	Плазмолиза нет	Плазмолиза нет	Плазмолиз
5 минут в красителе			
Плазмолиза нет	Плазмолиза нет	Плазмолиза нет	Плазмолиз

ли) чувствительны к красителям, но не в такой степени, как клетки солероса. В то же время и устойчивость сведы к засолению ниже, чем устойчивость солероса. Высокую чувствительность галофитов к краскам мы объясняем тем, что красители легко вступают в соединение с белками у галофитов аналогично тому, как хлор связывается их плазмой. Связанная краска действует на белок токсически, вызывая сначала интенсивное гранулообразование, затем потерю полупроницаемости и в конечном итоге коагуляцию протоплазмы и смерть клетки.

Дальнейшее подтверждение нашего взгляда мы видим в том, что токсическое действие красителей повышается у галофитов на засоленном фоне. Как видно из табл. 10, у *Suaeda corniculata*, выращенной в вегетационном опыте при различном содержании солей, чувствительность к красителям сильно возрастала при увеличении засоленности почвы. Это связано, по нашему мнению, с вытеснением хлора и натрия красителями из соединения их с белками плазмы и, соответственно, с более быстрой коагуляцией протоплазмы этих растений.

Таблица 10

Действие красителей на сведу (*Suaeda corniculata*), выращенную при различных степенях засоления

Вариант	Нейтральная красная 1 : 5000			Метиленовая синь 1 : 5000		
	5 мин.	10 мин.	15 мин.	5 мин.	10 мин.	15 мин.
Контроль (пресный фон)	Плазмолиз во многих клетках	Плазмолиз во всех клетках. Образование гранул	Плазмолиз в немногих клетках. Образование гранул	Плазмолиз в немногих клетках	Плазмолиз в некоторых клетках. Образование гранул	Плазмолиз в единичных клетках. Образование гранул
Засоленные 0.1% по хлору	Плазмолиз во многих клетках. Образование гранул	Плазмолиз в некоторых клетках. Образование гранул	Плазмолиз в 1—2 клетках. Образование гранул	Плазмолиз в некоторых клетках	Плазмолиза нет	—
Засоленные 0.5% по хлору	Плазмолиз в единичных клетках. Образование гранул	Плазмолиз в единичных клетках. Образование гранул	Плазмолиза нет	Плазмолиза нет	—	—
Засоленные 0.75% по хлору	Плазмолиз в единичных клетках. Сгустки плазмы	Плазмолиз в 1—2 клетках. Сгустки плазмы	Плазмолиза нет	Плазмолиза нет	—	—

Таковы, в общих чертах, факты, лежащие в основе процесса адаптации растения к засолению. Как видно, сущность адаптации к засолению изучена значительно слабее, чем адаптация растений к засухе и морозу. Тем не менее мы считаем, что первые очертания этого процесса уже начинают вырисовываться. Сказанное нами выше еще в значительной мере гипотетично, но все же эта гипотеза строится на определенном экспериментальном материале.

Последующие исследования должны показать, что является недоработанным в развиваемых нами представлениях и какие вопросы должны быть дополнены и углублены. В то же время мы считаем, что предложенная нами рабочая гипотеза дает первоначальные контуры теории адаптации растения к засолению, т. е. по существу теории солеустойчивости растений.

## ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев А. М., 1937. Физиологические основы влияния засухи на растения. Уч. зап. Казанск. унив., 97, 5—6.
- Аманов Х., 1942. Повышение солеустойчивости хлопчатника предпосевной яровизацией семян в питательных растворах. Тр. Узб. фил. АН СССР, сер. 11, бот., 3.
- Баславская С. С., 1946. Исследования над содержанием органических кислот у некоторых соляноквых Туркмении. Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. биол., 50, 2.
- Баславская С. С. и М. М. Сыроежкина, 1936. Влияние хлор-иона на содержание хлорофилла в листьях картофеля. Тр. Научн.-иссл. инст. удобр., 130.
- Благовещенский А. В., 1942. Современное состояние вопроса об обмене веществ у галофитов. Тр. Узб. фил. АН СССР, сер. 11, бот., 5.
- Благовещенский А. В. и С. С. Баславская, 1936. О влиянии хлорного иона на содержание хлорофилла и фотосинтез у картофеля. Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. биол., 45.
- Бобко Е. В. и А. А. Агриян, 1940. О действии микроудобрений при засолении. Почвоведение, 4.
- Богословская Е. В., 1946. Физиологические и биохимические особенности хлопчатника, предпосевно адаптированного к засолению. Кандидатская диссертация.
- Бровцына В. Л., 1940. Влияние почвенного засоления на анатомическое строение листа хлопчатника. Тез. докл. совещ. по физиол. раст.
- Бровцына В. Л., 1946. Влияние почвенного засоления на анатомическое строение листьев хлопчатника. Тр. Инст. физиол. раст. АН СССР, 4, 1.
- Бушуев М. М., 1915. Изв. Голодностепн. оп. станц. Ташкент (привожу по Новикову, 1942).
- Генкель П. А., 1945. О микроскопическом методе оценки солеустойчивости хлопчатника. Рефер. работ учрежд. отд. биол. наук АН СССР за 1941—1943 гг. М.—Л.
- Генкель П. А., 1946. Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения. Тр. Инст. физиол. раст. АН СССР, 5, 1.
- Генкель П. А., А. Ф. Клешнин и Б. П. Строгонов, 1945. Физиологическая характеристика адаптированного к засолению хлопчатника. Рефер. работ учрежд. отд. биол. наук АН СССР за 1941—1943 гг. М.—Л.
- Генкель П. А. и С. С. Колотова, 1940а. О предпосевном повышении засухоустойчивости и солеустойчивости растений. Тез. докл. совещ. по физиол. раст. М.—Л.
- Генкель П. А. и С. С. Колотова, 1940б. О предпосевном повышении солеустойчивости. Изв. АН СССР, сер. биол., 4.
- Генкель П. А. и С. С. Колотова, 1941. Предпосевное повышение солеустойчивости хлопчатника. Рефер. работ учрежд. отд. биол. наук АН СССР за 1940 г. М.—Л.
- Генкель П. А. и С. С. Колотова, 1945. О характере гибели всходов хлопчатника на засоленных почвах. Рефер. работ учрежд. отд. биол. наук АН СССР за 1941—1943 гг. М.—Л.
- Генкель П. А., С. С. Колотова и В. А. Новиков, 1942. Повышение солеустойчивости хлопчатника на засоленных почвах путем предпосевной обработки семян (краткое наставление). Ташкент.
- Генкель П. А., С. С. Колотова и Н. Н. Щербаков, 1944. Поглощение солей хлопчатником из растворов высокой концентрации. ДАН СССР, 42, 1.
- Генкель П. А. и К. П. Марголина, 1947. О вязкости плазмы у некоторых ксерофитов и суккулентов. Рефер. научно-иссл. работ за 1945 г. Отд. биол. наук АН СССР. М.—Л.
- Генкель П. А. и К. П. Марголина, 1948. О причинах устойчивости суккулентов к высоким температурам. Сов. бот., 16, 1.
- Генкель П. А. и Е. З. Окнина, 1945. Изменения состояния протоплазмы клеток у растений во время периода покоя. Рефер. научно-иссл. работ за 1944 г. Отд. биол. наук АН СССР. М.—Л.
- Генкель П. А. и Е. З. Окнина, 1948. Период покоя растений как процесс обособления плазмы. Тр. Инст. физиол. раст. АН СССР, 6, 1.
- Генкель П. А. и А. А. Шахов, 1945. Экологическое значение водного режима некоторых галофитов. Бот. журн. СССР, 30, 4.
- Гущин И., 1938. Солеустойчивость различных сортов пшеницы и ячменя и факторы, обуславливающие ее. Тр. конфер. по почвов. и физиол. культ. раст.. 2. Саратов.

- Ермошенко М. А., 1942. Азотный обмен у хлопчатника в условиях почвенного засоления. Тр. Узб. фил. АН СССР, сер. 11, бот., 3.
- Келлер Б. А., 1914. Об осмотической силе клеточного сока у растений в связи с характером почв. Почвоведение, 4, 1—2.
- Келлер Б. А., 1918. Несколько данных об осмотической силе клеточного сока у растений в связи с характером местообитаний. Зап. Воронежск. с.-х. инст., 3.
- Келлер Б. А., 1921. Опыт и некоторые общие выводы по экологии солончакового растения *Salicornia herbacea*. Вестн. опыт. дела, 1—2. Воронеж.
- Келлер Б. А., 1940. Явления крайней солеустойчивости у высших растений в дикой природе и проблема приспособления. Тр. Лаб. эвол. морф. и экол. АН СССР, 1.
- Ковальская Е. М., 1945. Изучение физиологических изменений растительных клеток некоторых гликофитов и галофитов в процессе их адаптации к засолению. Рефер. научно-иссл. работ за 1944 г. Отд. биол. наук АН СССР. М.—Л.
- Ковда В. А., 1940. Влияние засоленности почв на качество хлопчатника. Соц. сельск. хоз. Узбекистана, 7—8.
- Коккина С. И., 1939. Об окислительно-восстановительных процессах у пустынных растений. Бот. журн. СССР, 24, 1.
- Красносельская-Максимова Т. А., 1931. Опыт физиологического анализа захвата при помощи искусственного суховея. Тр. прикл. бот., ген. и сел., 25, 3.
- Литвинов Л. С., 1933. Методы оценки засухоустойчивости. Семеноводство, 6.
- Львов С. Д. и С. С. Фихтенгольц, 1936. К вопросу о биохимических основах засухоустойчивости. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 5, экспер. бот., 2.
- Лысенко Т. Д., 1935. Теоретические основы яровизации.
- Максимов Н. А., 1926. Физиологические основы засухоустойчивости. Прилож. 26 к «Тр. прикл. бот., ген. и сел.». Л.
- Максимов Н. А., 1929. Внутренние факторы устойчивости растений к морозу и засухе. Тр. прикл. бот., ген. и сел., 21, 1.
- Максимов Н. А., 1939. Подавление ростовых процессов как основная причина снижения урожая при засухе. Усп. совр. биол., 11, 1.
- Мокин Н. Н., 1931. О повышении оплаты удобрения хлопчатника методом стимуляции. Удобр. и урожай, 11—12.
- Мошков Б. С., 1929—1930. О фотопериодизме некоторых древесных пород. Тр. прикл. бот., ген. и сел., 23, 2.
- Новиков В. А., 1942. Исследование солеустойчивости хлопчатника. Тр. Узб. фил. АН СССР, сер. 11, бот., 3.
- Новиков В. А., 1943. Исследование солеустойчивости хлопчатника. Изв. АН СССР, сер. биол., 6.
- Новиков В. А. и Р. О. Садовская, 1939. Намачивание семян хлопчатника в борной кислоте как одна из возможностей удовлетворения бором и повышения солеустойчивости. ДАН СССР, 23, 3.
- Окнина Е. З., 1945. Влияние неравновесных растворов на растительную клетку. Рефер. научно-иссл. работ за 1944 г. Отд. биол. наук АН СССР. М.—Л.
- Ратер Е. И., 1945. О роли транспирации в поглощении минеральных веществ растением в связи с культурой засоленных почв. Изв. АН СССР, сер. биол., 5.
- Рихтер А. А., 1927. Физиологические основы устойчивости растений Юго-Востока. К вопросу о солеустойчивости. Журн. опытно-агрон. Юго-Вост., 3, 2.
- Рихтер А. А., 1932. О солеустойчивости растений. Сб. Проблемы Урало-Кузбасского комбината, 1, М.—Л.
- Сергеев Л. И., 1939. Стойкость растительного организма с точки зрения биологии. Усп. совр. биол., 11, 1.
- Свасакян Н. М., 1940. Биохимическая характеристика засухоустойчивых растений. АН СССР.
- Строгонов Б. П., 1940. Азотистый обмен у хлопчатника на засоленных почвах. Тез. докл. совещ. по физиол. раст. М.—Л.
- Строгонов Б. П., 1946. Связывание минеральных ионов в растении при засолении почвы. ДАН СССР, 54, 9.
- Строгонов Б. П. и Л. А. Остапенко, 1946а. Влияние почвенного засоления на азотистый обмен хлопчатника. Тр. Инст. физиол. раст. АН СССР, 4, 1.
- Строгонов Б. П. и Л. А. Остапенко, 1946б. Об аммиачном отравлении хлопчатника в условиях засоления. ДАН СССР, 54, 4.
- Строгонов Б. П. и Л. А. Остапенко, 1946в. Об углеводном обмене хлопчатника в условиях засоления. ДАН СССР, 54, 3.

- Т у е в а О. Ф., 1940. Темпы развития и структура урожая хлопчатника засоленных местообитаний. Тез. докл. совещ. по физиол. раст. М.—Л.
- Т у м а н о в И. И., 1926. Недостаточное водоснабжение и завядание растения как средство повышения его засухоустойчивости. Тр. прикл. бот., ген. и сел., 16, 4.
- Т у м а н о в И. И., 1929. Завядание и засухоустойчивость. Тр. прикл. бот., ген. и сел., 22, 1.
- Т у м а н о в И. И., 1940. Физиологические основы зимостойкости культурных растений. М.—Л.
- Т у м а н о в И. И., 1941. Физиологические процессы вымерзания и закаливания растений. Сб. работ по физиол. раст. памяти К. А. Тимирязева. М.—Л.
- Ц у б е р б и л л е р Е. А., 1934. Опыт воспроизведения суховея в камере лабораторного климата. Вестн. Един. гидро-мет. службы, 1.
- Ш к о л ь н и к М. Я., 1939. Влияние микроэлементов на засуху, солевыносливость и на химический состав зерна. Сов. бот., 6—7.
- Ш м а т о к И. Д., 1938. Содержание углеводов у некоторых растений каспийской полупустыни. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 5, экспер. бот., 3.
- Ш м а т о к И. Д., 1938. Влияние засоления на рост и накопление углеводов и азота у *Salicornia herbacea* и *A Artemisia pauciflora*. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 5, экспер. бот., 3.
- Ш у т о в Д. А., В. Н. Наугольных, К. А. Ярошенко, М. Г. Абу-талибов и Г. Р. Шапиро, 1936. Vegetационные опыты с солянками. Изв. Азерб. фил. АН СССР, 15.
- Я к у ш к и н И. В., 1913. Из результатов вегетационных опытов, 8.
- B a t a l i n, 1885. Wirkung des Chlornatriums auf die Entwicklung von *Salicornia herbacea*, 2. Bull. Congr. Intern. Horticult. à St. Pétersbourg le 5—15 mai. 1884. Spb.
- B r o o k s S., 1935. The accumulation of ions relations between protoplasm and sap in *Valeria*. Journ. Cell. Comp. Physiol., 6.
- C h e r m e z o n H., 1910. Recherches anatomiques sur les plantes littorales. Ann. Sci. Nat., ser. 9, Bot., 12.
- G r i f f o n E., 1898. L'assimilation chlorophyllienne et la structure des plantes. Scient. Biol., 10. Paris (привожу по Благовещенскому).
- H a l k e t A. C., 1915. The effect of salt on the growth of *Salicornia*. Ann. Bot., 29.
- K e l l e r B., 1925. Halophyten und Xerophytenstudien. Journ. Ecol., 13, 2.
- L e s a g e P., 1890. Recherches expérimentales sur les modifications des feuilles chez plants maritimes. Rev. Gén. Bot., 2.
- L i p m a n C. B. and W. F. G e r i c k e, 1918. Copper and zinc as autogonistic agents to the «alkali» salts in soils. Am. Journ. Bot., 31, 5.
- M o n t f o r t C., 1927a. Ueber Hallobiose und ihre Abstufungen. Versuch einer synthetischen Verknüpfung isolierter analytischen Probleme. Flora. N. F., 121.
- M o n t f o r t C. and W. B r a n d r u p, 1927b. Physiologische und pflanzengeographische Seesalzwirkungen. 11. Oekologische Studien über Keimung und erste Entwicklung der Halophyten. Jahrb. Wiss. Bot., 66, H. 5.
- R u h l a n d W., 1915. Untersuchungen über die Hautdrüsen der Plumbaginaceae. Einn-Beitrag zur Biologie der Halophyten. Jahrb. Wiss. Bot., 55, H. 3.
- S e r g e j e w L. I. und A. M. L e b e d e w, 1936. Beiträge zu einer physiologischen Resistenztheorie der Kulturgräser. Planta, 25.
- S t o c k e r O., 1928. Das Halophytenproblem. Ergebn. Biol., 3.
- S t o c k e r O., 1933. Salzpflanzen. Handwörterbuch der Naturwissenschaften. 2 Aufl. Berlin.
- S c h r a t z E., 1934. Beiträge zur Biologie der Halophyten. 1. Zur Keimungsphysiologie. Jahrb. Wiss. Bot., 80, 1.
- U p h o f J. C. Th., 1941. Halophytes. Bot. Rew., 7, 1.
- V a n E i j k M., 1939. Analyse der Wirkung der NaCl auf die Entwicklung bei *Salicornia herbacea*, sowie Untersuchungen über den Einfluss der Salzaufnahme auf die Wurzelatmung bei *Aster Tripolium*. Rec. Trav. Bot. Néerl., 36, 2.



## ПУТИ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ РАСТЕНИЙ К УСЛОВИЯМ ПИТАНИЯ КАТИОНАМИ В ПОЧВЕ

Е. И. Ратнер

Учение о минеральном питании растений и роли минеральных веществ в жизни клетки развивалось главным образом на основе познания законов взаимодействия растения с растворами солей (водные и песчаные культуры). Достигнутые на этом пути успехи трудно переоценить; они сыграли большую роль в развитии всего современного естествознания.

Однако все наши стремления к познанию роли и значения минеральных веществ для жизни клетки имеют своей конечной целью подойти к условиям существования растений в естественной обстановке, т. е. в почве, и научиться этими условиями управлять. Между тем, условия питания растений в почве имеют ряд существенных особенностей, весьма отличных от условий их питания в инертной среде, какой являются водные и песчаные культуры. «Вода и большинство элементов пищи, — говорит акад. В. Р. Вильямс (1947), — могут влиять на развитие растений только через посредника — почву».

Не подлежит сомнению, что в процессе эволюции растительного мира шло приспособление растений к условиям их питания в почве, приспособление, направленное к более полному использованию наличных условий плодородия почвы в интересах продолжения вида. Всестороннее познание тех сторон внутреннего строя организма, которые выражают это приспособление, должно представлять собой не только теоретический, но и практический интерес.

Своеобразие условий минерального питания растений в почве наиболее четко выражено в отношении их питания катионами. Своеобразие это заключается в том, что основной первоочередный запас доступных для растений катионов в почве находится обычно не в растворе, а на границе твердой и жидкой фазы в адсорбционно-связанном состоянии на поверхности почвенных коллоидов (так называемые «обменные катионы» почвы).

Такое состояние катионов в почве имеет положительное значение для сохранения плодородия почвы, так как таким путем катионы предохраняются от вымывания из почвы и остаются в пределах малого (биологического) круговорота веществ в природе. Однако в отношении питания растений такое состояние катионов не всегда является благоприятным, так как эти катионы удерживаются почвенными частичками под воздействием сил электростатического притяжения.

Вопрос о том, насколько обменные катионы почвы могут явиться подходящими источниками питания для растений, имеет за собой уже некоторую историю.

Еще сравнительно недавно растению отводилась пассивная роль в использовании обменных катионов почвы. так как считалось, что поглощение их корнями может осуществиться лишь после вытеснения их в раствор катионом какой-нибудь соли, вносимой извне. Такая точка зрения отвечала господствовавшему тогда представлениям о пассивном поглощении растением минеральных веществ совместно с водой. Однако к настоящему времени накоплен уже обширный экспериментальный материал, не оставляющий никакого сомнения в том, что поглощение растением обменных катионов почвы может идти и непосредственно на основе активного воздействия самого растения на твердую фазу почвы (Ярусов, 1938; Ратнер, 1938, 1944, 1946; Петербургский, 1942, 1944, 1948, и др.).

Покажем это хотя бы на примере одного из наших опытов, проведенных в 1940 г. по методу так называемого изолированного питания. В этом опыте источником калия для растений служил пермутит, насыщенный в результате специальной обработки на 70% от его емкости обмена калием, а на остальные 30% кальцием. Навеска такого пермутита, содержащего около 340 мг калия в адсорбированной (обменной) форме, давалась отдельной пряди корней кукурузы изолированно от всей остальной питательной смеси. Таким образом, при такой постановке опыта возможность вытеснения адсорбированного калия в раствор катионом какой-нибудь другой соли из питательной смеси была устранена. Этот калий мог быть усвоен растением лишь в результате активного воздействия самого растения на адсорбент.

Опыт показал, что растения кукурузы за небольшое время (37 дней) извлекли из пермутита без всякой помощи внешнего агента половину содержащегося в нем адсорбированного калия и дали урожай в 22.4 г вместо 5.3 г у контрольных растений (не получивших калия). При этом, как показали контрольные анализы, разрушение пермутита не имело места (емкость обмена адсорбента осталась без изменений). Не менее убедительными являются результаты ряда исследований недавнего времени, в частности исследования А. В. Петербургского в Тимирязевской сельскохозяйственной академии, показывающие нормальное развитие растений в таких условиях, когда корнеобитаемая среда совсем не содержит растворимых солей, а все питательные вещества, как катионы, так и анионы, даны в адсорбированной форме (Петербургский, 1948).

Таким образом, долго длившийся спор о способности растений к непосредственному использованию питательных веществ из твердой почвы в настоящее время с несомненностью решается в положительном смысле.

Сложнее обстоит дело с выяснением вопроса о механизме поглощения растением питательных веществ из твердой фазы почвы. С замечательной простотой и наглядностью и вместе с тем с глубиной, надолго вперед предвосхитившей направление исследовательской мысли позднейшего времени, этот вопрос был поставлен еще свыше 70 лет тому назад в известной книге К. А. Тимирязева «Жизнь растения» (1876). Неоднократно подчеркивая, что растение в состоянии заимствовать свою пищу как от растворов, так и от твердых частиц почвы, К. А. Тимирязев для объяснения механизма поглощения растением веществ из твердой фазы почвы не ограничивается ссылкой на действие выделяемой корнями углекислоты, что уже было общепринято тогда на основе, главным образом, работ Либиха, а предлагает еще и добавочный механизм, связанный с прямым взаимодействием корневых волосков и мелких корешков с почвенными частичками при их тесном контакте.

В качестве модели такого взаимодействия Тимирязев демонстрировал известный опыт с постепенным растворением мела, посыпанного на сухой поверхности пузыря, который обтягивал горло стеклянной банки, до краев наполненной слабым раствором уксусной кислоты. Благодаря соприкосновению нижней поверхности пузыря с кислотой, последняя пропитывала стенки пузыря и растворяла мел, несмотря на то, что наружная поверхность пузыря оставалась на вид сухой. При этом растворенный кальций проникал внутрь раствора, находящегося под пузырем. Этим опытом иллюстрировалась возможность растворяющего действия на твердую фазу почвы кислот клеточного сока без выделения их наружу, т. е. без участия почвенного раствора, а лишь при тесном контакте клеток корня с почвенными частичками.

Именно в этом контактном поглощении Тимирязев видел биологический смысл неограниченного пространственного роста корней и их тесное срастание с почвенными частичками. «Корни сами должны идти навстречу своей пище, — заключает Тимирязев, — для них обыкновенно недостаточно жидкой пищи, доставляемой водой».

Указания Тимирязева о первенствующем значении контактного поглощения в питании растений были, однако, надолго забыты. Мало того, широко развившиеся в конце прошлого столетия исследования почвенных растворов и лизиметрических вод повернули исследовательскую мысль в сторону отрицания вообще за растением активной роли в добычании себе пищи из почвы. Наиболее яркое выражение это нашло в работах американских исследователей, выдвинувших тезис, который Рессель еще в недавнее время считал общепринятым, а именно, что «растение является скорее пассивным поглотителем ранее существовавших веществ, чем приготовителем своей пищи» (Рессель, 1933).

Такое направление исследовательской мысли оказалось явно порочным. Оно не разрешало ряда затруднений в объяснении путей питания растений в почве, например их питания железом на карбонатных почвах, не содержащих в почвенном растворе даже следов железа, или же питания фосфорной кислотой и образования высокого урожая на почвах, содержащих в растворе лишь следы фосфорной кислоты.

Дальнейшее исследование этого вопроса принесло ряд новых фактов, свидетельствующих об активности растений в добычании себе пищи из твердой фазы почвы в условиях непосредственного контакта между корнями и почвенными частичками (Коссович, 1902, 1916; Комбер, 1922; Паркер, 1928; Труог, 1928; Чириков, 1937; Клечковский, 1945, и др.).

Весьма важной вехой на этом пути следует считать достижение существенного прогресса в вопросе о корневых выделениях. В свое время Д. Н. Прянишников (1904, 1905) дал уничтожающую критику той аргументации, на которой Чапек строил свои выводы об угольной кислоте как единственной, выделяемой корнями.

В развитии этих положений там же, в лаборатории Д. Н. Прянишникова, в опытах И. С. Шулова (1913), в строгих условиях стерильных культур было с несомненностью показано выделение корнями сахаров и органических кислот.

Этой работой Шулова, позднее подтвержденной и развитой рядом других исследователей (Минина, 1927; Демиденко, 1928; Красильников, 1934, 1940; Исакова, 1944, и др.), были показаны более широкие возможности воздействия растения на твердую фазу почвы, чем это рисовалось раньше на основе представлений об угольной кислоте как единственной, выделяемой корнями.

Идеи контактного поглощения нашли свое дальнейшее развитие по мере совершенствования наших знаний о механизме поглощения растениями минеральных веществ из внешней среды и роли обменной адсорбции в осуществлении первоначального этапа процесса поглощения.

В настоящее время, на основе большого числа работ как наших, так и зарубежных исследователей можно считать твердо установленным, что первоначальный этап поглощения растением катионов из внешней среды реализуется путем адсорбционного связывания их на поглощающей поверхности корня. Такое поглощение имеет черты полярной (обменной) адсорбции, причем «обменным фондом» растения, за счет которого идет поглощение катионов из внешней среды, являются, в основном, ионы водорода, продуцируемые в клетке в процессе дыхания и постоянно подтекающие к ее поглощающей поверхности, становясь способными к обмену. Интересно отметить, что, как это предположительно допускал Тимирязев, исследования последнего времени показывают, что источником этого водорода является не только и даже не столько углекислота, сколько органические кислоты, образование которых в растительной клетке тесно связано, как мы увидим ниже, с поглощением катионов.

Приспособительный смысл изложенного механизма поглощения катионов заключается в том, что он позволяет растению удовлетворять свою потребность в питательных веществах при весьма слабой их концентрации в растворе, что для почвенных условий является скорее правилом, чем исключением. Адсорбционное связывание катионов на поглощающей поверхности клеток корня в значительной мере определяет собой и поглощение анионов, так как работы И. И. Колосова позволяют допустить, что, помимо адсорбционного поглощения анионов по тому же, хотя и более осложненному типу, как и поглощение катионов, анионы могут фиксироваться на поглощающей поверхности корня через свободные валентности адсорбируемых многовалентных катионов (Колосов, 1948).

Однако с особой рельефностью приспособительный смысл поглощения катионов корнями при помощи обменной адсорбции выявляется в случае питания растений за счет обменных катионов почвы.

Мы уже указывали выше, что обменные катионы почвы удерживаются почвенными коллоидами некоторыми силами электростатического притяжения. Прочность связи того или иного катиона с почвой зависит от природы, в частности минералогического состава, почвенных коллоидов, состава сопутствующих обменных катионов, степени насыщенности почвы каждым из них и ряда других факторов, подробное рассмотрение которых отвлекло бы нас в сторону от прямой задачи нашего сообщения. Мы хотим здесь только подчеркнуть, что за известными пределами снижения степени насыщенности почвы тем или иным необходимым растению катионом и повышения его прочности связи с почвенными коллоидами концентрация этого катиона в межмицеллярной жидкости, т. е. в почвенном растворе, становится неадекватной физиологическим требованиям растения. В этом случае первенствующее значение в питании растений данным катионом приобретает контактный обмен между коллоидами клеток поглощающей поверхности корня и коллоидами почвы при их тесном соприкосновении своими водными пленками. При таком тесном контакте поглощение растением адсорбированных катионов в обмен на водород осуществляется непосредственно из мицеллового раствора, минуя межмицеллярную жидкость.

Отметим, кстати, что именно такая трактовка природы контактного обмена между двумя столь резко выраженными гидрофильными системами, какими в основном являются как коллоиды почвы, так и коллоиды скелета корня, представляется нам ближе отвечающей совокупности современных представлений о механизме поглощения растением катионов из внешней среды, чем механистическая в своей основе концепция американских исследователей Иенни и Оверстрит (Jenny and Overstreet, 1939) о «перепрыгивании» катионов с одной поглощающей поверхности на другую без всякого участия жидкой фазы.

Повышение роли контактного обмена в поглощении растениями адсорбированных катионов по мере повышения прочности их связи с адсорбентом может быть иллюстрировано результатами некоторых из наших опытов, показанных на рис. 1. В этих опытах тот или иной источник адсорбированного калия давался молодым растениям двойным образом. В одном случае корни растений находились непосредственно в контакте с адсорбентами, а в другом — изолированы от них при помощи коллоидной или пергаментной мембраны (суспензии адсорбентов подвешивались в жидкости сосудов в коллоидных или пергаментных мешочках, вокруг которых располагались корни). В последнем случае растения могли поглотить лишь тот калий, который диффундировал из мешочков после отщепления его из адсорбента в результате гидролиза и под воздействием углекислоты, выделяемой корнями. Для ускорения диффузии жидкость в мешочках и вне их постоянно перемешивалась.

Как видно из рисунка, по мере повышения прочности связи и снижения подвижности калия на адсорбенте (что выражается уменьшением цифр, отложенных на оси абсцисс и выражающих количества калия, поглощенные растением при изоляции его корней от адсорбента), роль контактного обмена все более растет, независимо от природы растений (кукуруза в 1-м опыте, ячмень во 2-м), качества мембраны (коллоид в 1-м опыте, пергамент во 2-м) и независимо от способа снижения подвижности калия на адсорбенте (влиянием природы адсорбента в 1-м опыте, влиянием состава сопутствующих катионов во 2-м опыте и влиянием степени насыщенности калием в обоих).<sup>1</sup>

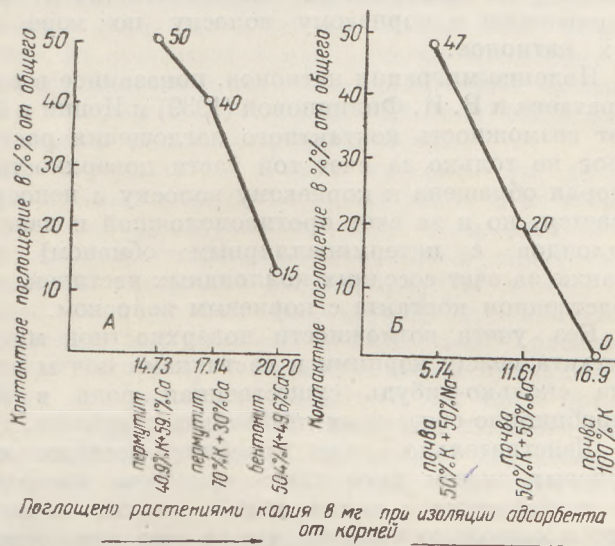


Рис. 1. Роль контакта при поглощении растениями обменного калия в зависимости от степени его подвижности на адсорбенте.

A — опыт 1-й; B — опыт 2-й.

<sup>1</sup> Более подробно об этих опытах см. в специальном сообщении (Ратнер, Акимова и Марголина, 1946).

Если мысленно продолжить кривую в левую сторону, т. е. в сторону еще меньшей подвижности обменного калия, мы должны встретиться с условиями решающего значения контактного поглощения для усвоения растениями обменного калия. Такие условия ближе отвечали бы естественной обстановке, где насыщенность почвы калием обычно измеряется лишь несколькими процентами от ее емкости обмена.

Следует подчеркнуть, что значение контактного обмена в питании растений адсорбированными катионами почвы в естественных условиях может быть понято лишь при учете роли и значения другого сопутствующего фактора в этом процессе, а именно миграции обменных катионов по поверхности соприкасающихся почвенных частичек по направлению к корневому волоску по мере потребления растением этих катионов.

Явление миграции катионов, показанное в работах И. Н. Антипова-Каратаева и В. И. Филипповой (1939) и Иенни и Оверстрит (1939), объясняет возможность контактного поглощения растением адсорбированных ионов не только за счет той части поверхности коллоидной частички, которая обращена к корневому волоску и непосредственно с ним соприкасается, но и за счет противоположной и даже внутренних (в случае коллоидов с интермицеллярным обменом) частей ее поверхности а также за счет соседних коллоидных частичек, не находящихся в непосредственном контакте с корневым волоском.

Без учета возможности поверхностной миграции ионов наличием контакта между корнями и частичками почвы не могла бы быть признана сколько-нибудь существенная роль в поглощении растениями адсорбционно-связанных питательных веществ.

Действительно, даже новейшие исследования мощности развития корневых систем дают такие величины поверхности корней, которые в сопоставлении с величинами поверхности почвенных частиц оказываются настолько малыми, что за счет непосредственного контакта, без учета возможности поверхностной миграции ионов, растения могли бы усвоить лишь ничтожную часть фактически поглощаемых ими катионов из почвы.

Об этом говорят, например, исследования Савинова и Панковой (1942), которые рассчитали, что суммарная поверхность всей корневой системы (включая и корневые волоски) для изученной ими типчаково-пиретровой растительной группировки на каштановой почве Заволяжья

оставляет для слоя почвы в 1 м глубины лишь  $\frac{1}{256\ 000}$  часть от суммарной поверхности всех почвенных частиц в этом же объеме почвы, вычисленной по Митчерлиху. Иначе говоря, в этом случае удовлетворение потребности растений в кальции<sup>1</sup> за счет обменного кальция той части почвенных частичек, которые непосредственно соприкасаются с корневой системой, может обеспечить лишь совершенно ничтожную часть того количества этого катиона, которое фактически выносится растениями из почвы (по нашим расчетам лишь около 300 г (!) Са на гектар), считая вес метрового слоя почвы в 15 млн кг и содержание обменного кальция — 25 м.-экв. на 100 г почвы.

3. Совершенно очевидно, что использование растениями обменного кальция почвы не ограничивается здесь только поглощением его с поверхности почвенных частичек, отвечающей суммарной поверхности всех частей корневой системы растений. Несомненно, что благодаря миграции ионов сюда вовлекаются и другие близлежащие поверхности

<sup>1</sup> То же в еще более резкой степени относится и к калию.

почвенных частичек, не находящиеся в непосредственном контакте с корневым волоском.)

Значение контакта между корнями растения и частичками почвы не ограничивается, однако, возможностью контактного обмена ионами. В условиях замкнутой системы корневой волосок—почвенная частичка большое значение приобретает воздействие растения на твердую фазу почвы при помощи своих корневых выделений. При этом, как показали специальные модельные опыты, для поглощения обменных катионов из почвы, высоко насыщенной ими, решающее значение среди этих выделений принадлежит углекислоте; в других же случаях, например при поглощении сорбированной фосфорной кислоты, а также, повидимому, при поглощении необменных форм катионов из почвы (что связано с освобождением катионов из кристаллической решетки высокодисперсных почвенных минералов), решающее значение приобретают органические корневые выделения, в основном органические кислоты, обладающие значительной поверхностной и химической активностью.

К сказанному нужно добавить, что в зоне контакта не должна остаться без влияния на мобилизацию питательных веществ из твердой фазы почвы и жизнедеятельность огромного мира микроорганизмов, сосредоточенных вокруг корней, питающихся корневыми выделениями и, несомненно, входящих составной частью в эту замкнутую систему корневой волосок—почвенная частичка. Эти микроорганизмы, в значительной мере специализированные (как показали исследования Красильникова, 1934, 1940; Исаковой, 1940, и др.), являются также продуцентами углекислоты и различных органических веществ, в том числе органических кислот, представляющих собой как продукты биологической переработки некоторых составных частей корневых выделений, в частности сахаров, так и более сложные продукты, синтезированные бактериальными клетками.

Известно, какое огромное значение придавал В. Р. Вильямс (1947) воздействию продуктов жизнедеятельности грибов и бактерий на минеральный скелет почвы. Как показали исследования Б. Б. Полынова и его сотрудников (1945), даже первые стадии почвообразования на массивно-кристаллических породах, которые обычно рассматривались как стерильные процессы выветривания, связаны с жизнедеятельностью организмов, включающей в конечном счете разрушение кремнеглиноземного ядра алюмосиликатов.

На роль живого вещества (бактерий и диатомей) в разложении силикатов и алюмосиликатов настойчиво указывал В. И. Вернадский (1927). Он придавал этому биогеохимическому процессу большое значение в экономике природы. «Эта реакция, — писал В. И. Вернадский, — по своему значению и по своему характеру напоминает другую, еще более геохимически важную: разрушение столь устойчивых молекул, как  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$  зеленым живым веществом в хлорофильных пластидах».

Идеи В. И. Вернадского о наличии в природе специализированных «силикатных» бактерий нашли недавно экспериментальное подтверждение в работах Н. П. Ремезова и его сотрудников (1947), показавших способность бактерий, полученных в накопительных культурах из подзолистых почв и солодей, к разрушению ряда природных минералов пород — микролина, оливниновой породы, каолинита, биотита и полевого шпата. Выделенная в этих исследованиях слизистая палочка, встречающаяся в значительных количествах во всех колбах, где шло разложение минералов, в опытах с микроклином оказалась способной к его разрушению.

Все эти факты и соображения заставляют признать, что в области ризосферы твердая фаза почвы, в том числе различные калий- и магний-содержащие силикаты и алюмосиликаты испытывают значительное воздействие со стороны биологических агентов. Внешним проявлением этого воздействия биологических агентов можно считать накопление в почве под влиянием растительности свободных (несиликатных) окислов железа, которые, по Тюлину (1946), являются результатом интенсивного разрушения минералов в прикорневых микрizonaх. Как показало проведенное В. М. Ключковским (1947) сравнительное изучение группового состава почвенных коллоидов в подзолистой почве из бессменного пара и из участков, находящихся в культуре в течение 32 лет на полях Тимирязевской сельскохозяйственной академии, результаты биологического выветривания под влиянием растительности находят уже за этот сравнительно небольшой период ясное свое выражение в увеличении содержания в почве так называемого «мелкозема 2-й группы», по Тюлину, т. е. частиц, обогащенных свободными окислами железа. Несомненно, что все эти факты теснейшим образом связаны с проблемой использования растениями минеральных веществ из твердой фазы почвы, в частности обменного калия почвы.

Таким образом, зона непосредственного контакта между корневым волоском и почвенными частичками, а также примыкающая к ней несколько более отдаленная зона почвенных частичек, не находящихся в непосредственном контакте с корневым волоском, но испытывающих его влияние (область так называемой «ризосферы»), представляет собой арену активного воздействия живого растения на твердую фазу почвы. Воздействие это осуществляется как самим растением через посредство своей корневой системы, так и косвенно через активируемый этой корневой системой мир ризосферных микроорганизмов.

В свете всего сказанного становится ясным, что тезис американских исследователей о том, что растение является скорее пассивным поглотителем ранее существовавших веществ, чем приготовителем своей пищи, должен быть поставлен с головы на ноги и заменен тезисом Тимирязева об активности растений в добывании себе пищи из твердой фазы почвы, так как для них обыкновенно недостаточно жидкой пищи, доставляемой водой.

Реализация активности растения в поглощении питательных веществ из твердой фазы почвы возможна лишь в условиях достаточно мощного развития поверхности контакта мелких корней и корневых волосков с почвенными частичками, т. е. в условиях достаточно мощного развития корневых систем растений и достаточно полного освоения ими почвенного субстрата.

Если учесть, что по развитым в недавнее время акад. Н. А. Максимовым (1944) представлениям и водное питание растений, особенно в условиях недостаточного увлажнения почвы, связано с движением корней навстречу этой воде, а не наоборот, как это обычно принято было считать, то станет ясным, какое огромное значение для корневого питания растения в целом приобретает создание условий, способствующих мощному и беспрепятственному развитию корневых систем растений в почве.

Созданная на основе учения Докучаева—Костычева—Вильямса травопольная система земледелия является надежным орудием для решения этой задачи. Тщательный анализ условий поглощения растениями минеральных веществ и воды из почвы позволяет утверждать, что в прочной комковатой структуре почвы, создающей условия для беспре-

10/29/48



пятственного развития в ней корневых систем растений, вне оздоровления, так сказать, санитарной обстановки для роста корней путем известкования кислых почв и гипсования солонцов, эффективное плодородие почвы в значительной мере остается не использованным.

Приспособление растения к условиям своего питания в почве, в частности к условиям питания катионами, <sup>23</sup>отнюдь не ограничивается явлением контактного обмена, или даже контактного поглощения в том широком смысле, в каком мы его рассмотрели выше.

Условия поглощения растением катионов из солевого раствора и из адсорбционно-связанного состояния в почве существенно отличаются также по характеру использования данным поколением растений наличного запаса этих катионов. В случае солевого раствора, при недостатке того или иного катиона в корнеобитаемой среде, наличные запасы его могут в течение непродолжительного времени исчерпаны растением практически нацело, если только растение еще сохранило способность к поглощению этого катиона из внешней среды. Совершенно иное имеем в случае поглощения этого же катиона из адсорбционно-связанного состояния в почве. В этом случае, благодаря конкуренции почвенных коллоидов за связывание и удержание этого катиона, поглощение его растением возможно лишь до некоторого, предельного для данных условий насыщения им тканей самого растения.

Чем выше прочность связи этого катиона с коллоидами почвы, тем быстрее наступает та предельная насыщенность им тканей растений, при которой дальнейшее поглощение его из почвы уже не может иметь места.

Покажем это на примере поглощения молодыми растениями ячменя обменного калия из черноземной почвы в зависимости от степени насыщенности тканей растений этим катионом.

Растения предварительно выращивались для этого опыта в водных культурах при разной степени их обеспеченности калием. В результате получены были растения, резко различающиеся по содержанию в них калия: 1.24, 2.65 и 5.46% на абсолютно сухое вещество. Эти растения перенесены были затем на 48 часов на суспензии черноземной почвы с возрастающей прочностью связи ее обменного калия с коллоидами почвы. Последнее достигалось снижением степени насыщенности почвы калием за счет его последовательного замещения натрием, при одной и той же неизменной насыщенности кальцием (20% от емкости обмена) и при близких значениях рН. Наряду с почвенными суспензиями в опыт включен был также вариант, по которому калий, натрий и кальций давались растению в виде раствора хлоридов в тех же количествах, в каких эти катионы содержались в обменной форме в наименее благоприятной для растений почвенной суспензии (почва, насыщенная на 10% калием, на 70% натрием и на 20% кальцием). Количество калия, предоставленного растениям в растворе, или в адсорбированном состоянии, во всех случаях было одинаковым — около 100 мг на сосуд. Результаты опыта представлены в табл. 1 и изображены графически на рис. 2.

Из таблицы и рисунка наглядно видно, что по мере повышения прочности связи обменного калия с коллоидами почвы его доступность растениям падает во всех трех сериях опыта, т. е. независимо от исходной степени насыщенности растений этим катионом. Однако критический уровень насыщенности почвы калием, т. е. та минимальная насыщенность почвы калием, при которой этот катион еще остается доступным для растений, корневым образом зависит от исходной степени насыщенности им тканей опытных растений. В случае слабо-насыщенных расте-

ний критический уровень не был в опыте достигнут — растения поглощали калий даже из образцов почвы с максимальной в опыте прочностью связи обменного калия с почвой. В случае растений средней насыщенности калием критический уровень насыщенности почвы этим катионом лежал уже между 10 и 30% от емкости обмена почвы (точка пересечения кривой с осью абсцисс). Ниже этого критического уровня почва не только не отдавала своего калия растениям, но десорбировала калий из растения. Наконец, в случае растений, высоко насыщенных калием,

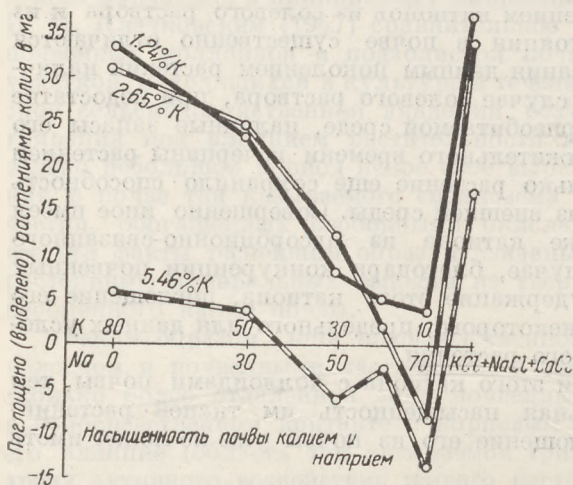


Рис. 2. Движение калия в системе растение—почва в зависимости от степени насыщенности растения и степени насыщенности почвы этим катионом.

коллоидов за связывание и удержание этого катиона. При низкой насыщенности почвы калием и высокой прочности его связи с коллоидами почвы поглощение его растением может протекать успешно лишь при низкой насыщенности тканей растения этим катионом.

Каким же образом реализуется использование растениями обменного калия почвы в естественных условиях, где насыщенность почвы калием обычно весьма незначительна?

Ответ на этот вопрос мы находим еще в одном замечательном свойстве растения, приспособительный смысл которого становится понятным лишь при учете специфических условий его питания в почве. Мы имеем в виду обнаруженные нами закономерности в распределении минеральных веществ между корнями и надземными органами растения в зависимости от обеспеченности среды этими веществами. Закономерности эти хорошо видны из рис. 3, на котором изображены результаты анализа на калий, кальций и фосфорную кислоту корней и надземных органов молодых растений ячменя, выращенных при трех различных уровнях минерального питания условно обозначены на рисунке как «низкий», «средний» и «высокий». Как видно из верхнего левого графика (вес 100 растений в граммах), эти уровни лежат в пределах кривой положительного действия концентрации питательных веществ.

Результаты анализов показывают, что изменение уровня минерального питания наиболее резко сказалось на содержании минеральных

критический уровень насыщенности им почвы лежал очень высоко (около 50% от ее емкости обмена), хотя из солевого раствора эти же растения обильно поглощали калий даже при сочетании его с натрием и кальцием в тех же соотношениях, как и в наименее благоприятной почвенной суспензии. Аналогичные закономерности обнаружены также и в отношении кальция.

Таким образом, в отличие от поглощения из солевого раствора, поглощение калия (или другого катиона) из адсорбционно-связанного состояния проходит под знаком конкуренции почвенных

Поглощение калия ячменем в зависимости от степени насыщенности почвы и тканей растений этим катионом

Источник калия	Растения низкого уровня насыщенности калием (1.24% на сухое вещество)		Растения среднего уровня насыщенности калием (2.65%)		Растения высокого уровня насыщенности калием (5.46%)	
	общее содержание калия в растениях (в мг на сосуд)	поглощено за время опыта	общее содержание калия в растениях (в мг на сосуд)	поглощено за время опыта	общее содержание калия в растениях на сосуд	поглощено за время опыта
на 80% K + 20% Ca . . . . .	62.22	+33.43	86.81	+30.93	80.71	+5.99
на 50% K + 30% Na + 20% Ca . . . . .	51.93	+23.14	81.01	+25.13	78.19	+3.47
на 30% K + 50% Na + 20% Ca . . . . .	36.87	+8.08	68.73	+12.85	68.47	-6.25
на 20% K + 60% Na + 20% Ca . . . . .	34.02	+5.23	58.08	+2.20	72.25	-2.47
на 10% K + 70% Na + 20% Ca . . . . .	32.98	+4.19	47.28	-8.60	60.77	-13.95
Раствор KCl + NaCl + CaCl <sub>2</sub> . . . . .	64.48	+35.69	89.74	+33.86	91.63	+16.91
Контрольные растения (перед опытом) . . . . .	28.79	—	55.88	—	74.72	—

Успешная почва, насыщенность

веществ в корнях. Так, при переходе от среднего к низкому (явно голодному) уровню минерального питания содержание калия, кальция и фосфорной кислоты в надземных органах снизилось лишь на 20—30% (для калия даже только на 16%), между тем как в корнях содержание калия и кальция снизилось более чем в 3 раза, а содержание фосфорной кислоты в 2 раза.

Наоборот, при высоком уровне минерального питания содержание этих же минеральных веществ наиболее резко возрастает именно в корнях.

Таким образом, корневая система растений является тем резервуаром, в котором, с одной стороны, накапливаются запасы минеральных веществ при избыточном снабжении растений этими веществами и из которого, с другой стороны, надземные органы растения легко можно скатать исчерпывающе, извлекая эти вещества при их недостатке во внешней среде. Иначе говоря, связь минеральных веществ, в особенности катионов, в корневой системе отличается значительной пластичностью и легко поддается воздействию со стороны надземных органов растения. Интересно отметить, что, как показали исследования, проведенные в

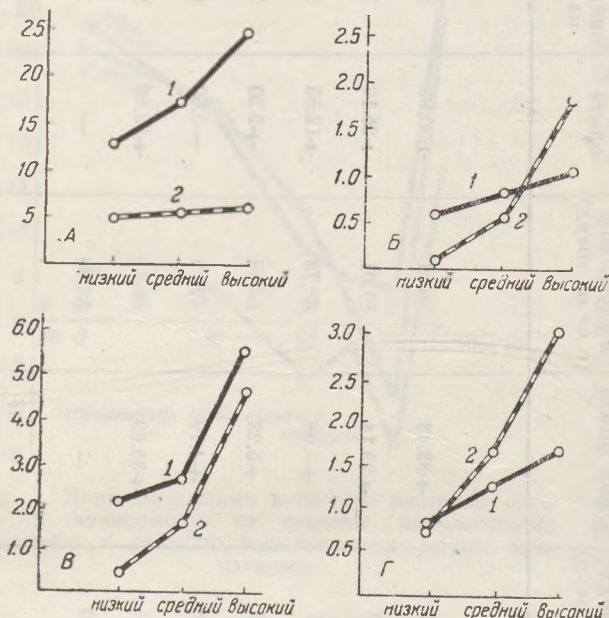


Рис. 3. Содержание минеральных веществ в корнях и подземных органах растений в зависимости от уровня минерального питания. Ячмень 26-дневного возраста (по оси абсцисс — уровень минерального питания).

А — вес 100 растений в г; Б — содержание Са; В — содержание К; Г — содержание P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>. 1 — надземные органы; 2 — корни.

нашей лаборатории О. Ф. Туевой, отмеченная выше способность растений к усиленной переброске минеральных веществ из корней в надземные органы при их резком недостатке во внешней среде сохраняется еще некоторое время и после устранения голодания растений в отношении этих веществ, во всяком случае некоторых из них. Так, в случае растений, испытывавших фосфорное голодание, последующее снабжение их этим элементом минерального питания вызывает настолько резкую переброску его корнями в надземные органы, что растение обнаруживает заметные признаки страдания, связанные с серьезным расстройством обмена веществ (Туева, 1947).

В свете всего того, что сказано было выше, становится понятным приспособительное значение отмеченного факта усиленного истощения корней надземными органами в отношении содержания минеральных веществ, при их недостатке во внешней среде. Поддержание поглощающего органа растения, его корневой системы на весьма низком уровне насыщенности минеральными веществами при их недостатке во внешней

среде создает предпосылки для высокой активности растения в поглощении тех или иных обменных катионов из почвы, даже весьма слабо насыщенной этими катионами. С другой стороны, наиболее быстрое нарастание содержания минеральных веществ именно в корнях при улучшении условий минерального питания растений устраняет или ослабляет возможность избыточного потребления минеральных веществ из почвы в отличие от водных и песчаных культур, где это обычно имеет место.

Поскольку же насыщенность растения, в частности его корневой системы, минеральными веществами при прочих равных условиях определяется интенсивностью ростовых процессов, новообразованием органического вещества, постольку рост растений сам по себе и все то, что ему способствует, является фактором, облегчающим растению усвоение минеральных веществ из твердой фазы почвы.

Любопытно, что и здесь мы наблюдаем известную аналогию с условиями поглощения растениями из почвы также и воды. Исследования нашей лаборатории (Ратнер, 1948), так же как и лаборатории А. М. Алексеева (1948), показывают, что и при водном голодании растений корневая система является тем органом, который сильнее всего отражает недостаток воды во внешней среде и слабее всего удерживает эту воду. В условиях водного голодания содержание воды в листьях может еще некоторое время поддерживаться на сравнительно высоком уровне за счет крайнего истощения запасов воды в корнях. Именно эта особенность (если только обезвоживание корня не перешло известного предела) поддерживает высокую сосущую силу в корнях при недостатке воды во внешней среде, что позволяет растению путем постоянного освоения все новых и новых частичек почвы удовлетворять свою потребность в воде, преодолевая и здесь конкуренцию почвенных коллоидов, «обсаивая», по образному выражению Н. А. Максимова, «каждую встречную песчинку и „слизывает“ с нее, если так можно выразиться, те тончайшие пленки воды, которые ее одевают» (Максимов, 1944).

Как мы видели выше, подобные же, так сказать, «сосущие силы» развиваются в корнях и в отношении минеральных веществ при их недостатке во внешней среде, что позволяет растению в условиях контактного поглощения извлекать необходимые ему катионы, например тот же калий, из мицеллового раствора слабо насыщенных им почвенных коллоидов, обменивая его на водород.

Активность растения в поглощении обменных катионов почвы не остается постоянной на всем протяжении его жизненного цикла. В зависимости от возрастных и стадийных изменений в организме эта активность претерпевает весьма существенные изменения. «Возрастные изменения организма, указывает В. Р. Вильямс (1947, стр. 23), глубоко влияют на количественную сторону отношений организма к условиям его жизни». И здесь опять-таки условия питания в почве существенно отличаются от условий питания в водных и песчаных культурах, где возрастные и стадийные изменения в поглотительной деятельности растения часто не выявляются, а иногда имеют даже иной знак, чем в почвенных условиях.

Покажем это на примере поглощения калия овсом из солевого раствора и из адсорбционно-связанного состояния в зависимости от стадии развития растений, а именно в зависимости от прохождения им световой стадии.

Растения предварительно выращивались на питательной смеси Гельригеля с пониженным содержанием калия ( $\frac{1}{4}$  от нормы Гельригеля).

В целях получения одновозрастных, но разностадийных растений, часть опытных растений, начиная с 28-дневного возраста, выдерживалась в течение месяца на 10-часовом дне, явно неблагоприятном для прохождения овсом световой стадии своего развития. Действительно, ко времени постановки опыта с поглощением контрольные растения находились в фазе цветения, между тем как короткодневные растения еще не выбросили метелок, хотя по мощности развития они не уступали контрольным растениям.

В этом состоянии растения, после тщательного отмывания их корней от питательного раствора, помещались затем на 48 часов на тройного рода источники калия: 1) на раствор хлористого калия с добавлением некоторого количества хлористого кальция; 2) на суспензию черноземной почвы, высоконасыщенной калием (50% от емкости обмена замещено было калием, остальное кальцием) и 3) на суспензию той же почвы слабонасыщенной калием (10% от емкости обмена замещено калием, остальное кальцием) при близком значении рН. Количество калия, предоставленного растениям в растворе или в адсорбционно-связанной форме, во всех случаях было одинаковым — около 120 мг на сосуд.

Таблица 2

Поглощение калия растениями в зависимости от прохождения световой стадии. Овес Победа

Источник калия	Нецветущие растения			Цветущие растения			Поглощено калия (в мг на 100 см <sup>3</sup> объема корней)		
	общее содержание в растениях калия (в мг на сосуд)	поглощено за время опыта		общее содержание в растениях калия (в мг на сосуд)	поглощено за время опыта		нецветущие	цветущие	
		мг	%		мг	%			
Раствор KCl + CaCl <sub>2</sub> . . . . .	98.02	39.30	100	101.66	36.26	100	111.0	156.3	
Суспензия почвы, насыщенной	на 50 % K + 50 % Ca .	85.88	27.16	69	83.92	18.52	51	79.5	79.5
	на 10 % K + 90 % Ca .	81.36	22.64	58	74.71	9.31	26	64.0	40.1
Контроль (перед опытом) . . .	58.72	—	—	65.40	—	—	—	—	

Как видно из результатов опыта, изложенных в табл. 2, количества калия, поглощенные из раствора хлористого калия растениями двух взятых нами серий, почти не отличаются между собой и не вскрывают каких-нибудь существенных различий в поглотительной активности растения в зависимости от прохождения им световой стадии и вступления в репродуктивную фазу своего развития. Мало того, при расчете интенсивности поглощения калия не на сосуд (5 растений), а на единицу объема корней, мы для цветущих растений получаем в случае растворимого калия почти в 1½ раза более интенсивное поглощение, чем для растений нецветущих (что связано, повидимому, с большим объемом корней в последнем случае, при одинаковой мощности развития надзем-

ных органов).<sup>1</sup> Совершенно иное обнаруживается при поглощении растениями обменного калия почвы. В этом случае ясно вырисовывается падение активности растения, вступившего в репродуктивную фазу своего развития, в поглощении калия из почвы, особенно при возрастании конкуренции почвенных коллоидов за связывание и удержание этого калия. Так, из суспензии почвы, насыщенной на 50% от ее емкости обмена калием, а на остальные 50% кальцием, цветущие растения поглощали в  $1\frac{1}{2}$  раза меньше калия, чем растения нецветущие, а из суспензии почвы, слабо насыщенной калием, — в  $2\frac{1}{2}$  раза меньше.<sup>2</sup>

Такое падение активности растения в его взаимодействии с коллоидами почвы связано с падением интенсивности ростовых процессов при вступлении растения в репродуктивную фазу своего развития и снижением уровня метаболизма в корнях, в частности снижением интенсивности дыхания (в нашем случае в  $1\frac{1}{2}$  раза).

Следует подчеркнуть, что исходная насыщенность тканей растений калием была у нецветущих растений даже выше, чем у цветущих (соответственно в корнях 0.399 и 0.183%, а в листьях 0.812 и 0.649%). Так что факт различной активности цветущих и нецветущих растений в поглощении обменного калия почвы не может быть объяснен здесь различиями в исходной насыщенности тканей опытных растений этим катионом. Он должен быть объяснен возрастными изменениями во взаимоотношении организма с внешней средой, соответственно положению Д. Н. Прянишникова, что «внутреннее состояние растения, направление и интенсивность процессов обмена веществ в нем, в значительной степени определяют его отношение к условиям внешней среды, способность растения использовать тот или другой источник питания, притекающий извне» (Прянишников, 1947).

Не менее четко изменение активности растения в поглощении обменного калия почвы выявляется и при прохождении растением первой стадии своего развития — именно стадии яровизации.

Покажем это на примере подобного же опыта с 13-дневными растениями озимой пшеницы Московская 2411, полученными из яровизованных и неяровизованных семян (табл. 3).

Из табл. 3 ясно видно, что при поглощении калия из солевого раствора яровизованные растения не имеют преимущества перед неяровизованными и даже уступают им, что совпадает с аналогичными данными, полученными в отношении молодых растений в работе Овечкина и Бурьяна (1936), а также в работе М. С. Миллер (1939). Однако дело совершенно меняется при поглощении калия из адсорбционно-связанного состояния его в почве. В этом случае прохождение растениями стадии яровизации ведет к резкому повышению его активности в преодолении конкуренции почвенных коллоидов за связывание и удержание этого катиона. В результате мы в случае суспензии почвы, слабо насыщенной калием, обнаруживаем у яровизованных растений в два раза более интенсивное поглощение калия, чем у растений неяровизованных.

<sup>1</sup> Следует подчеркнуть, что мы имели дело с растениями, выращенными в условиях сильного недостатка калия в питательном растворе ( $\frac{1}{4}$  нормы Гельригеля). Отмечаемое нередко в литературе отсутствие поглощения калия даже из солевого раствора в позднейшие фазы развития растений относится к растениям, выращенным при явно избыточном насыщении их питательными веществами.

<sup>2</sup> Аналогичные данные получены были и в наших более ранних опытах с ячменем при изучении интенсивности поглощения калия из разных источников растениями в фазе кущения и в фазе цветения (Ратнер, 1944).

Таблица 3

Поглощение калия растениями в зависимости от прохождения стадии яровизации  
Озимая пшеница Московская 2411

Источник калия	Неяровизованные растения			Яровизованные растения			Поглощено калия (в мг на 100 см <sup>3</sup> объема корней)		
	общее содержание в растениях калия (в мг на соеул)	поглощено за время опыта		общее содержание в растениях калия (в мг на соеул)	поглощено за время опыта				
		мг	%		мг	%	неяровизованные растения	яровизованные	
Раствор KCl + CaCl <sub>2</sub> . . . . .	57.85	33.58	100	46.01	25.75	100	455	387	
усилены почвы, насыщенной	на 50 % K + 50 % Ca . . . . .	59.83	35.56	105	49.39	29.13	113	482	436
	на 10 % K + 90 % Ca . . . . .	34.27	10.00	30	38.55	18.29	71	135	274
Контроль (перед опытом) . . . . .	24.27	—	—	20.26	—	—	—	—	

Близкие результаты получены были в опытах с озимой рожью.

Наконец, та же закономерность вытекает из сопоставления результатов ряда опытов по поглощению калия растениями озимой пшеницы, выращенными из яровизованных и неяровизованных семян на различных почвах, резко отличающихся по содержанию в них доступного для растений калия. Растения убирались в молодом возрасте (20—25 дней); вес убранных растений из яровизованных и неяровизованных семян мало отличался между собой.

Из рис. 4 наглядно видно, что в случае почв, богатых легко доступным калием (что выражается весьма высоким содержанием этого катиона в контрольных — неяровизованных растениях), влияние яровизации на поглощение калия растениями не обнаруживается в заметной степени. В случае же резкого недостатка доступного калия в корнеобитаемой среде, преимущество яровизованных растений перед неяровизованными в поглощении калия из почвы выявляется достаточно четко.

Природа вызываемых яровизацией изменений в активности растений при поглощении труднорасположенного калия почвы еще недостаточно ясна. Этот вопрос должен явиться предметом дальнейших исследований. Мы привели изложенные выше опыты лишь для того, чтобы показать, насколько односторонними могут быть представления о стадийных изменениях в способности растений к поглощению питательных веществ из почвы, если судить об этом на основе опытов в водных и песчаных культурах, без учета значения почвы как посредника в питании растений.

Изложенные опыты вместе с тем показывают, что наибольшей активностью в поглощении обменного калия из почвы, насыщенность которой калием в природных условиях обычно весьма незначительна, растения обладают в период наиболее интенсивного вегетативного роста, после прохождения стадии яровизации и до наступления репродуктивной фазы (колошение—цветение). В самый ранний период развития, до прохожде-



ия стадии яровизации, а в особенности в более поздний период, после начала цветения, активность растения в поглощении обменного калия почвы понижена. Для улучшения условий калийного питания растений в эти периоды их развития (например для улучшения калийного питания озимых с осени в целях повышения их морозостойкости) необходимо снабжение растений растворимыми формами калия или создание в почве очагов высокой насыщенности обменным калием.

Падение способности растения, вступившего в репродуктивную фазу своего развития, к поглощению обменных катионов из почвы усугубляется еще тем обстоятельством, что с этого периода развития растений начинает существенно снижаться интенсивность нарастания корневой

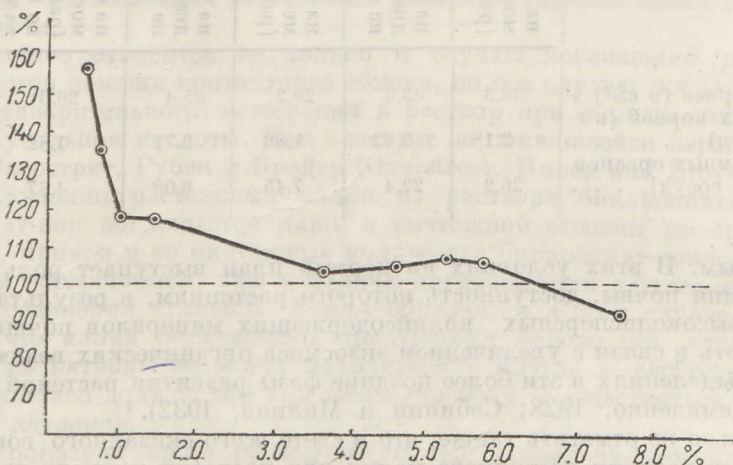


Рис. 4. Влияние яровизации семян озимой пшеницы на способность растений к поглощению калия при разной его доступности в почве.

По оси абсцисс — содержание калия в неяровизованных растениях, в % на сухое вещество. По оси ординат — содержание калия в яровизованных растениях, в % от содержания его в неяровизованных.

системы, а следовательно, и интенсивность освоения растением новых почвенных частичек. Сказанное иллюстрируется данными табл. 4, в которой сопоставлены размеры корневых систем овса, ячменя и периллы, выращенных в водных культурах на смеси Гельригеля в условиях, благоприятных и неблагоприятных для прохождения ими световой стадии и вступления в репродуктивную фазу своего развития.

Из табл. 4 видно, что независимо от того, каким путем достигалась задержка в прохождении растениями световой стадии (помещением длиннодневных растений — овса и ячменя — на короткий день или помещением короткодневного растения периллы на длинный московский день), растения, задержанные на вегетативной фазе своего развития, образовали за тот же календарный срок более мощную корневую систему, чем растения, успевшие за тот же период времени достигнуть фазы цветения.

Совокупность изложенных данных заставляет считать, что при той ничтожной степени насыщенности почвы калием, которая обычно наблюдается в естественных условиях, обменный калий почвы может считаться реальным источником калия для растения лишь до вступления его в репродуктивную фазу своего развития. В более поздние фазы развития растений этот источник калия становится уже для них весьма трудно-

Таблица 4

Развитие корней и надземных органов у одновозрастных и разновозрастных растений

	Ячмень Винер 01163		Овес Победа		Перилла красно- листая	
	на естественном московском дне (растения цвевут)	на 10-часовом дне (растения еще не колосились) <sup>1</sup>	на естественном московском дне (растения цвевут)	на 10-часовом дне (растения еще не колосились) <sup>2</sup>	на естественном московском дне (растения еще не бутонизиро- вали)	на 10-часовом дне (растения цвевут) <sup>3</sup>
Объем корней (в см <sup>3</sup> ) . . . . .	36.3	43.6	23.2	35.4	26.6	20.6
Вес сухих корней (в г на сосуд) . . . . .	2.18	2.62	1.86	2.71	1.82	1.47
Вес надземных органов (в г на сосуд) . . . . .	26.2	22.4	7.45	6.08	4.67	5.03

доступным. В этих условиях на первый план выступает роль необходимого калия почвы, доступность которого растениям, в результате разрушения высокодисперсных калийсодержащих минералов почвы, должна возрастать в связи с увеличением экзосмоса органических веществ в корневых выделениях в эти более поздние фазы развития растений (Минина, 1927; Демиденко, 1928; Сабинин и Минина, 1932).<sup>4</sup>

Нельзя не отметить также, что в свете всего сказанного вопрос о методах определения доступного калия для растений и путях воздействия на условия калийного питания растений не может решаться в отрыве от учета онтогенетических изменений в активности растения при его взаимодействии с твердой фазой почвы.

Рассмотренные до сих пор особенности питания растений катионами в почве касались в основном самого процесса их поглощения корнями, не затрагивая вопроса о влиянии катионов внутри растения в зависимости от источника их поглощения корнями. А priori казалось бы, что действие поступившего калия или другого катиона в растении должно идти в одном направлении, независимо от того, поглощен ли он корнями из солевого раствора, или из адсорбционно-связанного состояния в почве. Оказывается, что это далеко не так. Исследования последнего времени, проведенные в нашей лаборатории, показывают, что отличия в питании растений катионами из твердой фазы почвы и из солевого раствора значительно глубже, чем только отличия в самом процессе поглощения; они затрагивают также и коренные вопросы внутриклеточного обмена в растении.

В основе этих отличий лежит тот факт, что при поглощении растениями того или иного катиона из солевого раствора (например калия из

<sup>1</sup> Растения переведены на короткий день через 31 день после закладки опыта.

<sup>2</sup> Растения переведены на короткий день через 22 дня после закладки опыта.

<sup>3</sup> Растения переведены на короткий день через 32 дня после закладки опыта.

<sup>4</sup> Во всех изложенных выше опытах, при кратковременном взаимодействии корней с почвенной суспензией растения могли усвоить из почвы только обменный калий. Многократные контрольные опыты показали, что при такой методике эксперимента необходимый калий почвы остается недоступным для растений, независимо от вида и возраста растений, состава сопутствующих обменных катионов в почве и т. д.

калийных удобрений, представленных обычно хлоридами или сульфатами) его поглощение в той или иной мере сопровождается одновременным поглощением сопутствующего ему аниона. Поглощение же обменных катионов почвы протекает совершенно независимо от поглощения анионов и может иметь место и при полном отсутствии последних в корнеобитаемой среде или в тех очагах ее, откуда корень в данный момент поглощает катионы.

Иначе говоря, небалансированное поглощение катионов и анионов из внешней среды, нередко наблюдаемое и при поглощении ионов из солевого раствора, в случае питания растений за счет обменных катионов почвы является неотъемлемым свойством, вытекающим из существа самого механизма поглощения растениями адсорбционно-связанных питательных веществ.

Сказанное относится не только к случаю поглощения обменных катионов при помощи контактного обмена, но и к случаю поглощения их путем предварительного вытеснения в раствор при помощи выделяемой корнями угольной кислоты. Как явствует из появившейся перед войной работы Оверстрит, Рубен и Бройер (Overstreet, Ruben and Broyer, 1940), при поглощении растениями калия из раствора бикарбоната калия бикарбонат-ион поглощается лишь в ничтожной степени по сравнению с калием, причем и те ничтожные количества бикарбонат-иона, которые растением поглощаются, уже в корнях превращаются в более восстановленные соединения углерода. Таким образом, и в этом случае следует считать, что калий поглощается практически нацело без аниона. Поскольку же катионы не могут находиться в клетке в свободном виде, постольку в ней должно тем или иным способом осуществиться связывание этих катионов.

Как показали наши исследования, это связывание осуществляется растениями по меньшей мере троякого рода путями:

1) усиленным образованием органических кислот, 2) добавочным поглощением анионов из корнеобитаемой среды (если они там имеются) и 3) усиленным адсорбционным связыванием катионов клеточными коллоидами. В зависимости от условий среды, природы катионов, состояния растения, а также в зависимости от видовых особенностей растений, тот или иной путь связывания катионов в клетке находит различную степень своего выражения. Однако первый из названных путей — усиленное образование органических кислот, обнаруживающий и в случае питания растений из раствора тесную связь с солевым составом растений (Прянишников, 1947; Владимиров, 1941, 1948; Баславская, 1946), — имеет и здесь наиболее универсальное значение. В проведенных опытах он был четко выражен в отношении столь различных по своей физиологической роли в растении катионов, как калий, натрий, кальций, магний и в отношении столь различных по типу обмена веществ растений, как сведа, сахарная свекла, махорка, пшеница, кукуруза.

Не имея возможности привести здесь подробные данные для иллюстрации этих положений,<sup>1</sup> ограничимся изложением результатов одного только опыта с махоркой как растением, для которого обмен органических кислот представляет собой не только теоретический, но и практический интерес.

Этот опыт проводился в песчаной культуре на фоне питательной смеси Прянишникова с удвоенной дозой калия. Последний вносился

<sup>1</sup> Более подробные данные сданы нами в печать (Известия АН СССР, серия биологическая).

в одном случае в виде раствора хлористого калия, а в другом — в виде небольшой навески черноземной почвы, искусственно насыщенной на 50% от ее емкости обмена калием и на 50% кальцием при рН около 6.8.

Таблица 5

Содержание органических кислот и зольных веществ в листьях и стеблях махорки в зависимости от источников калия

Источник калия	Сумма органических кислот (в м-экв. на 100 г сухого вещества)	К	Са	Mg	Cl	SO <sub>4</sub>	PO <sub>4</sub>
Листья							
КСl . . . . .	51.9	7.01	2.00	0.46	7.02	2.81	1.63
К-почва . . . . .	99.0	6.12	1.85	0.44	0.26	6.19	1.65
Стебли							
КСl . . . . .	34.0	4.95	0.86	0.09	3.50	0.47	0.60
К-почва . . . . .	68.0	3.36	0.72	0.08	0.35	0.56	0.70

Как видно из табл. 5, при близком содержании катионов (калия, кальция, магния), растения почвенной серии отличались резко повышенным содержанием органических кислот в стеблях и листьях и столь же резко повышенным содержанием в листьях сульфатной серы (определение по методу Штоца).

Растения же хлоркалийевой серии отличались высоким содержанием хлора, т. е. того аниона, с которым калий вносился.

В некоторых опытах, при усиленном одностороннем поглощении растениями натрия и повышении в связи с этим адсорбционных свойств клеточных коллоидов, связывание катионов шло в значительной мере за счет адсорбционного связывания их на клеточных структурах. Однако и в этих случаях усиленное образование органических кислот оставалось ярко выраженной формой приспособления внутриклеточного обмена к условиям питания растений катионами в почве.

Усиленное образование органических кислот оказывало влияние и на ряд других сторон обмена веществ в растении, в первую очередь на углеводный обмен. Так, например, содержание сахаров в листьях растений, питавшихся за счет обменного калия почвы, в ряде случаев оказывалось существенно пониженным, что связано, повидимому, с потреблением сахаров для усиленного образования органических кислот. Таким образом, регулируя питание растений катионами, представляя их корням в виде солевого раствора (например при подкормках калийными солями), или же преимущественно в адсорбционно-связанной форме (например при внесении тех же калийных солей с осени), мы можем придать желательное нам направление воздействия на весь ход обмена веществ в растении.

Заканчивая свое сообщение, мы хотели бы подчеркнуть, что ставили себе задачей показать на некоторых примерах из наших исследований

в области питания растений продуктивность того направления в мичуринской биологии, которое подходит к решению вопросов направленного воздействия на растение через всестороннее познание путей его приспособления к условиям жизни. Дальнейшее развитие рассматриваемого направления, в его применении к познанию особенностей питания растений в почве, должно, как нам представляется, послужить основой для пересмотра ряда положений о взаимосвязи между минеральным питанием и различными внутриклеточными процессами и жизненными управлениями растительного организма. Оно должно послужить также, отчасти уже послужило, основой для решения ряда вопросов в области физиологии растений и в области удобрения и мелиорации почв.

## ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев А. М., 1948. Водный режим растения и влияние на него засухи. Татгосиздат, Казань.
- Антипов-Каратаев И. Н. и В. Н. Филиппова, 1939. О скорости выравнивания состава обменных катионов при перемешивании различных горизонтов почвы. Почвоведение, 2, 42.
- Баславская, 1946. Исследования над содержанием органических кислот у некоторых солянокислых Туркмени. Бюл. Моск. общ. испыт. прир., Отд. биологии, 51 (2), 21.
- Вернадский В. И., 1927. Очерки геохимии.
- Вильямс В. Р., 1947. Почвоведение. Сельхозгиз.
- Владимиров А. В., 1941. Действие различных форм азотных и калийных удобрений на обмен веществ в растениях. Вестн. с.-х. науки, 3, 26.
- Владимиров А. В., 1948. Физиологические основы применения азотистых и калийных удобрений. Сельхозгиз.
- Демиденко Т. Т., 1928. Взаимодействие между растением и раствором у табака и кукурузы. Научно-агроном. журн., 7—8, 528.
- Сакова А. А., 1940. Об отборе корнями растений специфической микрофлоры. Тр. Инст. физиол. раст. АН СССР, 3, 1, 5.
- Исакова, 1944. Взаимоотношение между растениями и бактериями ризосферы.
- Клечковский В. М., 1945. Об усвоении растениями поглощенных почвами фосфатов. Докл. Научн. конф. ТСХА, 2, 120.
- Клечковский В. М., 1947. О влиянии культуры растений на некоторые свойства мелкодисперсной фракции почвы. Докл. Научн. конф. Московск. с.-х. акад. им. Тимирязева, 5, 105.
- Клосов Н. И., 1948. Влияние катионов на поглощение кислых красок и анионов минеральных солей корнями растений. Тр. Инст. физиол. раст. АН СССР, 6, 1, 139.
- Косович П. С., 1902. Роль растений в растворении питательных веществ почвы, находящихся в ней в нерастворимом состоянии. Журн. опытно-агроном., 3, 2, 145.
- Косович П. С., 1916. О растворяющей роли корневых выделений и об участии в этом процессе выделяемой ими углекислоты. Сб., посв. К. А. Тимирязеву его учениками. М., 150.
- Красильников Н. А., 1934. Влияние корневых выделений на развитие азотобактера и других почвенных микробов. Микробиология, 3, 3, 343.
- Красильников Н. А., 1940. Микрофлора ризосферы и ее влияние на урожай. Химиз. соед. земл., 7, 36.
- Максимов Н. А., 1944. Развитие учения о водном режиме и засухоустойчивости растений от Тимирязева до наших дней. Изд. АН СССР.
- Миллер М. С., 1939. Поступление питательных элементов в связи с яровизацией растений. Зап. Ленингр. с.-х. инст. 2.
- Минина Е. Г., 1927. К вопросу о кислотности корневых выделений. Изв. Биол. п.-н. инст. при Пермском Гос. унив., 5, 6, 233.
- Овечкин С. К. и В. Ф. Бурьян, 1936. Вбирания минеральных речовин в рослинах на різних стадіях їх розвитку в день і вночі. Збірник праць з агрофізіології, 2, 22.
- Петербургский А. В., 1942. К вопросу об усвоении растениями калия из адсорбентов — пермюта и цеолита. Изв. АН СССР, сер. биол., 6, 351.

- Петербургский А. В., 1944. Контактный обмен и его роль при усвоении растениями кальция и магния из твердой фазы. Изв. Акад. Наук СССР, сер. биол., 4, 205.
- Петербургский А. В., 1948. О характере питания растений за счет ионов из адсорбентов. ДАН СССР, 60, 5, 849.
- Полынов Б. Б., 1945. Первые стадии почвообразования на массивно-кристаллических породах. Почвоведение, 7, 327.
- Прянишников Д. Н., 1904. К вопросу о растворяющем воздействии корневой системы на минеральный субстрат. Из юб. сб. ст. и научн. работ Д. Н. Прянишникова, М., 1928, 2, 436.
- Прянишников Д. Н., 1905. Опыты с фосфорами, относящиеся к вопросу о корневых выделениях. Там же, 382.
- Прянишников Д. Н., 1947. Обмен азотистых веществ и питание растений. Юб. сб. АН СССР, посв. 30-летию Октябрьской революции, 2, 306.
- Ратнер Е. И., 1938. О доступности растениям обменных катионов. Изв. АН СССР, сер. биол., 5/6, 1153.
- Ратнер Е. И., 1944. Взаимодействие корней с коллоидами почвы как одна из проблем физиологии минерального питания растений. ДАН СССР, 42, 7, 327; 43, 3, 130; 44, 1, 40.
- Ратнер Е. И., 1946. Особенности и механизм поглощения растениями адсорбционно-связанных питательных веществ почвы.
- Ратнер Е. И., 1948. Распределение воды и минеральных веществ в растении и поглощательная деятельность корней. Почвоведение, 10, 622.
- Ратнер Е. И., Т. А. Акимочкина и К. П. Марголина, 1946. О механизме поглощения растениями адсорбционно-связанных питательных веществ. ДАН СССР, 52, 5, 449.
- Ремезов Н. П., 1947. О процессе образования подзолистого горизонта. Почвоведение, 5, 265.
- Рессель Э. Д., 1933. Почвенные условия и рост растений.
- Сабинин Д. А. и Е. Г. Минина, 1932. О влиянии высшего растения на микрофлору. Химиз. соц. земл., 6, 16.
- Савинов Н. И. и Н. А. Панкова, 1942. Корневая система растительности целинных участков степей Заволжья и новый метод ее изучения. Сб. памяти акад. В. Р. Вильямса. Изд. АН СССР, 179.
- Тимирязев К. А., 1876. Жизнь растения. IV. Корень. Русск. вестн., 125, стр. 291.
- Туева О. Ф., 1947. О некоторых особенностях в азотно-фосфатном питании растений. Тр. Инст. физиол. раст. АН СССР, 5, 2.
- Тюлин А. Ф., 1946. Коллоидно-химическое изучение почв в агрономических целях. Тр. ВИУА, 27.
- Ярусов С. С., 1938. О доступности растениям почвенных обменных катионов. Почвоведение, 6, 799.
- Чириков Ф. В., 1937. Усвоение растением почвенных фосфатов. ДАН СССР, 18, 3, 139.
- Шулов И. С., 1913. Исследования в области физиологии питания высших растений.
- Соммер N. M., 1922. The availability of mineral plant food. A modification of the present hypothesis. Journ. of Agric. Sci., 12, 4, 363.
- Jenny H. and R. Overstreet, 1939. Cation interchange between plant roots and soil colloids. Soil Sci., 47, 4, 257.
- Overstreet K., S. Ruben and T. Broyer. 1940. The absorption of bicarbonate ion by barley plants as indicated with radioactive carbon. Proc. Nat. Acad. Sci., 26, 12, 688.
- Parker F. W., 1928. Recent studies on the phosphate content of the soil solution and its relation to the phosphorus nutrition of the plant. Proc. and papers of the I Internat. Congr. of soil Sci., 2, 384.
- Troog E., 1928. How plants feed. Proc. and papers of I Internat. Congr. of soil Sci., 3, 628.

Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева  
Академии Наук СССР.  
Москва.

## О НЕКОТОРЫХ ОСНОВНЫХ ВОПРОСАХ ФИТОЦЕНОЛОГИИ

В. Н. Сукачев

Фитоценология, или учение о растительных сообществах, возникнув сравнительно в недавнее время как особая область знания, почти сразу приобрела несколько довольно существенно различающихся направлений. Это явилось следствием ряда причин. Во-первых, эта ветвь ботаники развилась из описательной ботанической географии. Местный характер описательных работ, выполнение которых часто не требовало знания всей такой же описательной литературы, привел к тому, что приемы изучения растительности были различны в разных странах и даже у различных авторов одной и той же страны. Во-вторых, большое влияние оказало различие целей таких исследований. Если в одних странах (у нас и в США) изучение растительности предпринималось в связи с запросами луговодства, лесоводства и других отраслей народного хозяйства, т. е. было тесно связано с практикой, то в других странах (Западная Европа) этой связи с практикой почти не было. Кроме того, имело значение и то, что исследователи нередко стояли на различных философских, методологических позициях.

Наконец, нужно учесть, что обособление фитоценологии как особой ветви ботаники, в зарубежных странах совпало с периодом первой мировой войны и непосредственно последовавшим за ней временем, когда международные связи были сильно ослаблены.

Даже наши так называемые «фитоценологические школы», возникнув в различных центрах нашей обширной родины, имели неодинаковые побудительные силы к своему развитию и формировались в условиях различного отношения к запросам практики, а поэтому и в условиях различного соотношения с другими соседними научными дисциплинами.

Все это в совокупности вызвало то, что в настоящее время даже по основным вопросам фитоценологии имеются острые разногласия и не только между советскими и зарубежными фитоценологами, но и среди наших ученых.

Такое положение фитоценологии является в известной степени благоприятным фактором для ее прогрессивного развития, если исключить, конечно, всякие идеалистические, метафизические высказывания в этой области. У нас уже давно с самых различных сторон начал изучаться растительный покров; нет случайного доминирования одного какого-либо направления, одной школы; вокруг многих основных вопросов разгорелись горячие дискуссии; нет подавляющего влияния какого-либо одного авторитетного имени. Все это залог того, что в процессе столкновения различных мнений будут найдены верные решения спорных вопросов, будут выдвинуты новые проблемы и будет обеспечен быстрый дальнейший рост фитоценологии, не только важной для разрешения крупней-

ших общебиологических вопросов, но и призванной оказывать большую непосредственную помощь народному хозяйству.

Фитоценология, начав обособляться в качестве самостоятельной ветви ботаники всего лишь около 50 лет тому назад, в начальном этапе своего развития имела практическое применение почти исключительно лишь при освоении новых территорий и в некоторых областях луговодства и лесоводства. Теперь же она выходит на значительно более широкую дорогу. Создание новых наиболее урожайных и стойких против неблагоприятных условий всевозможных культур в полеводстве, садоводстве, огородничестве, лесоводстве, в полесазитном степном лесоразведении, все фитомелиоративные мероприятия, направленные на повышение плодородия территории и придание ему устойчивости, на борьбу с засухой и на защиту почв от эрозии, а водных и сухопутных путей транспорта и инженерных сооружений от разрушения стихийными процессами, а также с целью улучшения жизненных условий человека и домашних животных, — все это может быть осуществлено наиболее рационально и в наиболее короткий срок лишь при использовании данных фитоценологии.

Успехи изучения микроорганизмов (бактерий, грибов, актиномицетов) в почве и в воздухе и зависимости развития и жизни высших растений, животных и человека от них заставило и микробиологов подойти вплотную к вопросам фитоценологии (см. Гаузе, 1944; Красильников, 1944 и др.). Этим чрезвычайно расширяются рамки фитоценологии и повышается ее практическая значимость.

Е. Н. Павловский (1937), Д. Н. Кашкаров (1945) и некоторые другие зоологи прекрасно показали практическое значение биоценологии, и, в частности, то, что многие биоценозы имеют вредоносное значение в самых различных отраслях сельского хозяйства, здравоохранения (природная очаговость паразитарных и инфекционных болезней) и ветеринарии и что рациональная борьба с вредителями сельского хозяйства, животноводства и человека может быть организована лишь при углубленном изучении биоценозов в целом и, в первую очередь, их компонентов — фитоценозов. Затем изучение фитоценозов и биоценозов в целом, населяющих наши моря, реки и озера, и продуктов их жизнедеятельности необходимо для оценки биологической продуктивности водоемов и рациональной организации рыбного хозяйства.

Помимо вышеназванной практической роли, изучение фитоценозов имеет и крупное теоретическое, общебиологическое значение, так как процесс эволюции у растений в большинстве случаев протекает внутри фитоценозов и в связи с фитоценологическими отношениями внутри растительных группировок, в первую очередь в связи с борьбой за существование и благоприятными и неблагоприятными взаимодействиями как высших, так и низших растений в фитоценозе. Вместе с тем, и направленное изменение эволюционного процесса человеком, т. е. выведение, селекция новых более ценных сортов растений, не может вестись без учета закономерностей, управляющих взаимоотношениями растений при их совместном произрастании, поскольку, как было отмечено, растения в культуре воспитываются в большинстве случаев в условиях искусственного фитоценоза и от фитоценологической среды меняются и их хозяйственные свойства.

Не менее велико значение фитоценологии и для познания биогеохимической роли растительности в природе, которая так блестяще была показана В. И. Вернадским. В сущности жизнь фитоценозов в основном сводится к превращению вещества и энергии в них, или точнее в фито-



геосфере, понятие о которой ныне разрабатывается Е. М. Лавренко.

В настоящей небольшой статье я хотел бы назвать лишь некоторые, на мой взгляд наиболее существенные проблемы современной фитоценологии, которые все еще остаются спорными и заслуживают всестороннего обсуждения с привлечением всей совокупности полученных в новейшее время фактов. Объединение фитоценологов вокруг решения этих проблем и принятие общих решений, которое может явиться результатом такой дискуссии, имело бы огромное значение и для теории, и для практики фитоценологии.

Касаясь этих вопросов, я не буду излагать их историю, так как история теоретических вопросов фитоценологии обстоятельно изложена в статьях А. П. Шенникова (1937), С. Я. Соколова (1937, 1938), Е. М. Лавренко (1943) и В. Б. Сочавы (1944).

И. Повидимому, нет разногласий в том, что основным объектом изучения фитоценологии является фитоценоз (растительное сообщество). Однако на вопрос, что такое фитоценоз (растительное сообщество), каковы его основные признаки, каков объем этого понятия, — различные ученые отвечают различно. Не останавливаясь на многочисленных высказываниях в литературе и на различных оттенках в трактовке этого понятия, можно выделить две основные точки зрения. Одни авторы, пользуясь термином «растительное сообщество», трактуют его как общее выражение общественной жизни растений. Такое понимание ведет свое начало еще от Варминга и наиболее ясно было выражено в известной записке Флао и Шретера (Flaohault und Schröter, 1911) к III Международному ботаническому конгрессу. Оно затем неизменно повторяется в той или иной, но близкой форме большинством западноевропейских и американских авторов. Так, Рюбель (Rübel, 1930) пишет: «Растительное сообщество» (plant community) есть общее выражение для социологической<sup>1</sup> единицы каждого ранга, от наименьшей до самой крупной», т. е., следовательно, по мнению Рюбеля, и растительная ассоциация и тип растительности суть растительные сообщества.

В близком смысле употребляет выражение «фитоценоз» Дю-Риэ (Du Rietz, 1930), подчеркивая, однако, что хотя его фитоценоз обнимает все единицы фитоценологии, начиная от наименьшей, социации, и кончая наибольшей, панформации, но во всех этих случаях фитоценоз вполне конкретное понятие. Выражение же растительное сообщество (Pflanzengesellschaft, plant community) он употребляет как общее нейтральное обозначение для всех различных фитоценологических объектов изучения. А так как элементарными основными единицами, из которых складывается растительность, он считает синузии (ярусы), то выражение «растительное сообщество» Дю-Риэ прилагает и к ним. Таким образом, Дю-Риэ, по существу, различает понятия «растительное сообщество» и «фитоценоз». Однако в советской литературе обычно термин «фитоценоз», считают синонимом выражения «растительное сообщество». Точка зрения Дю-Риэ нашла свое выражение и дальнейшее развитие в работах Липмаа (Lippmaa, 1934, 1946) и Вага (Vaga, 1940).

Столь неопределенное понимание термина «фитоценоз» и «растительное сообщество» имеет место до настоящего времени и у некоторых наших авторов [ср., например, Алехин, 1944; Лаасимер (Laasimer), 1946].

<sup>1</sup> В данном случае понимается в смысле «фитосоциологической», или фитоценологической, единицы.

Другими авторами растительное сообщество (фитоценоз) понимается как конкретная заросль растений, однородная в своем составе и сложенная на известном протяжении. Из таких конкретных отдельных растительных сообществ то большей, то меньшей величины слагается весь растительный покров земли. Это своего рода «индивидуум растительности», называемый Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1928) «индивидуумом ассоциации». Такое понимание растительного сообщества является наиболее распространенным у нас. Оно было в определенной форме предложено нами еще сорок лет тому назад (Сукачев, 1908, 1910). Необходимость такого понятия вытекает прежде всего из того, что основным объектом изучения фитоценологии является всегда конкретный участок растительного покрова, который требует наименования.

Разница между этими двумя пониманиями фитоценоза (растительного сообщества) вовсе не в том, что в первом случае фитоценоз понимается более широко, а во втором более узко. В действительности между ними существует более глубокое принципиальное различие. Если, согласно первому определению, фитоценоз обнимает таксономические единицы в фитоценологии всех рангов, то во втором понимании, принимаемом мною, фитоценоз отнюдь не является какой-либо таксономической единицей или их объединением. В моем смысле понятие фитоценоза аналогично понятию вообще растения в ботанике. Это есть исходное понятие фитоценологии, но к категории систематических единиц оно не относится.

Ни в систематике растений, ни в одной из наук, вообще, нет понятия, отвечающего понятию растительного сообщества в смысле Флао и Шретера, Рюбеля или фитоценоза в смысле Дю-Риэ, Липмаа и других, потому что оно совершенно не нужно, без него можно вполне обойтись.

В недавнее время Фурсаев и Хохлов (1945) свое понимание фитоценоза сформулировали так: «Группировки растений с однородными взаимоотношениями между слагающими их видами называются фитоценозами». Это определение фитоценоза нельзя признать удачным. Скорее оно могло бы относиться к ассоциации растений. Фитоценоз же почти всегда слагается из экологически различных растений и внутри одного фитоценоза взаимоотношения между растениями очень неоднородны. Однородны они в пределах только синузий, которые являются структурными частями фитоценозов (о синузиях см. ниже). Но из всего изложения учения об агрофитоценозах, развиваемого этими авторами, видно, что они применяют понятие фитоценоза так, как это принимается мною. Вообще надо отметить, что даже ботаники, придерживающиеся зарубежной концепции фитоценозов, в своей практической работе применяют термин «фитоценоз» чаще всего в смысле определенной конкретной заросли (группировки) растений.

В то же время наличие в литературе столь различных пониманий терминов «растительное сообщество» и «фитоценоз» вносит большую путаницу и неясность в самую основу фитоценологии. Поэтому является насущно необходимым договориться по этому основному вопросу. Я считаю, что надо понимать фитоценоз только как определенное явление природы, как конкретную заросль (группировку) растений. Подобно тому как флора любой местности состоит из растений, ее населяющих, так растительность ее слагается из фитоценозов (растительных сообществ). И подобно тому как растения данной области относятся к тем или иным видам, так точно и фитоценозы принадлежат к тем или иным растительным ассоциациям (типам фитоценозов). Как систематик, изучая и сравни-

вая отдельные растения (их гербарные или живые экземпляры), относит их к тем или иным видам, так и фитоценолог, изучая и сравнивая отдельные конкретные фитоценозы, устанавливает те или иные типы их, т. е. ассоциации. Все это, казалось бы, очень элементарно, однако, на практике далеко не все фитоценологи, особенно зарубежные, так трактуют фитоценоз и ассоциацию. Поэтому часто между фитоценологами нет общего языка.

II. Различное понимание терминов «фитоценоз» и «растительное сообщество» приводит к тому, что некоторые авторы находят возможным говорить о сообществе мхов или лишайников в лесу, о фитоценозе микроорганизмов в почве и т. п. С защищаемой выше точки зрения следует говорить лишь о различных синузиях в фитоценозе, который обнимает всю растительность, обитающую на данном участке территории. В состав одного фитоценоза, но относясь обычно к различным синузиям, входят и все высшие и все низшие растения. Однако такое понимание синузии как структурной части фитоценоза не является сейчас общепринятым. Если Лаасимер (1946) пишет, что на русском языке нет термина, отвечающего пониманию одноярусных единиц Липмаа (*society* американских авторов, по-эстонски *ühing*), и он пользуется условно словом «сообщество», то я бы сказал, что в такой таксономической единице в фитоценологии и надобности нет, так как Лаасимер имеет в виду в этом случае лишь сходные синузии разных фитоценозов. Употребление в данном случае выражения «растительное сообщество» еще более вносит путаницу. Изображая строй фитоценоза в вертикальной и горизонтальной проекции (его рис. 9, 10, 11), Лаасимер в подписи к рисункам пишет о распределении растительных сообществ в сосняках и ельниках. В данном случае следовало бы говорить лишь о сложении фитоценозов сосняков и ельников из таких-то и таких-то синузий.

Пользуясь термином, предложенным Гамсом (Gams, 1918), но употребляемым, однако, не всеми авторами одинаково, следует понимать под синузиями структурные части фитоценоза, пространственно или во времени фенологического развития обособленные и отличающиеся флористически, экологически и фитоценологически. Эту пространственную или во времени обособленность синузий надо считать важнейшей их характерной чертой. В таком смысле термин синузия начал употребляться у нас с 1925 г. (Сукачев), в близком смысле его применил и Дю-Риэ (1930).

Некоторые авторы (например Алехин и др.) от синузии не требуют обязательно пространственной или во времени обособленности, считая за одну синузию все растения одной и той же жизненной формы, хотя бы они были перемешаны с растениями другой жизненной формы. В таком понимании синузии не отличаются от жизненной формы, или биоморфы. Хотя часто полагают, что термин «общежитие» растений, предложенный Келлером (1923), является синонимом «синузии», однако правильнее будет считать, что Келлер выражение «общежитие» употреблял в смысле именно жизненной формы. Биоморфа же, или жизненная форма, представляет собой не фитоценологическое, а эколого-биологическое понятие. Липмаа, если даже судить по его последней статье (1946), основным признаком, отличающим различные синузии, считает различия в жизненных формах в смысле Раункиэра, не подчеркивая обособленности их в пространстве и времени, хотя он и отмечает, что местообитания различных синузий могут быть весьма различны. Более удачно, мне кажется, говорить, что среда существования (а не местообитание) различных синузий различна, имея в виду, что различия в среде обитания

обычно зависят не только от экзогенных, но и от эндогенных факторов, порождаемых самой же синузией.

Сложность синузиальной структуры фитоценозов в нашем представлении сильно возрастет, если мы примем во внимание микроорганизмы, обитающие в почве и в воздухе данного фитоценоза. Ризосферы высших растений как факторы отбора микробов изменяют состав микрофлоры почвы. Лесная подстилка в лесу или калдан (ветошь) в степи слагаются из различных синузий микроорганизмов (грибов, бактерий, актиномицетов). Листья различных растений, сгнивающие на почве, представляют собою местообитание различных синузий микробов, к тому же отличных на разных стадиях разложения листа. Таким образом, даже в одном слое лесной подстилки сосредоточено несколько синузий. В каждом фитоценозе синузий много. Чтобы понять жизнь фитоценоза как целого надо обстоятельно проанализировать его с точки зрения синузиальной структуры. Однако самое детальное изучение синузий не должно заслонять от нас основную задачу, познать жизнь фитоценоза как целого.

Поэтому, горячо приветствуя призыв Липмаа и его учеников к возможно подробному изучению синузий, надо решительно возражать против того, чтобы считать основным объектом изучения фитоценологии синузию и, в сущности, заменять фитоценологию синузиологией. Это учение, ведущее начало от Дю-Риэ (1930), получило развитие у нас в работах Липмаа и особенно его учеников Вага (1940) и Лаасимера (1946). Хотя в последней работе Липмаа (1946) и писал, что «метод синузий». ранее названный автором (т. е. Липмаа) методом одноярусных ассоциаций, не противоречит положению, что основной единицей фитоценологии является ассоциация (стр. 144), однако в работах и Липмаа и его учеников синузии выносятся на первое место по сравнению с фитоценозом как целым. В фитоценогической систематике необходимо создать наиболее рациональную систему фитоценозов, а не заменять ее классификацией синузий.

Вряд ли есть основание говорить об особом методе синузий в фитоценологии, выдвигаемом Липмаа и его учениками. В советской литературе на важность изучения структуры растительных сообществ всегда обращалось большое внимание. В частности, на необходимость изучения ярусности растительности (а в настоящее время синузиальное изучение, практикуемое Липмаа и его учениками, сводится почти исключительно к ярусности) обращалось внимание еще в наших «Программах для ботанико-географических исследований», изданных в 1909—1910 гг.

Нет никаких оснований отходить от нашего направления в фитоценологии, характеризующегося тем, что основным объектом считается фитоценоз как целое, который должен изучаться со всех сторон, в том числе, и в отношении его структуры, одним из элементов которой являются синузии. Одностороннее же выпячивание синузий, являющееся в известной степени отражением механистического подхода к изучению растительности, вряд ли может содействовать прогрессивному развитию фитоценологии.

III. Дискуссионен до сих пор вопрос о том, следует ли говорить о фитоценозе (растительном сообществе) только применительно к дикорастущей растительности или же это понятие можно применять и к созданным культурой растительным покровам, посевам сельскохозяйственных и огородных растений, к лесным посадкам и т. п. Зарубежная фитоценология, называемая там обычно фитосоциологией, или растительной социологией (название, у нас оставленное уже более 15 лет тому

назад), сформировалась целиком на изучении естественной растительности и круг своего ведения обычно ограничивает только естественными фитоценозами. У нас же, особенно в последнее время, определилось две точки зрения, которые наиболее ясно выявились во время дискуссии, организованной Ботаническим институтом Академии Наук СССР в 1934 г. Одни авторы (Сукачев, Шенников, Блюменталь и др.) высказывались определенно в том смысле, что понятие фитоценоза может быть с равным правом применимо ко всякому растительному покрову независимо от естественности или искусственности его происхождения. Другие авторы (П. Н. Овчинников, Н. А. Прозоровский, Н. Я. Кац и Б. А. Келлер) считали возможным применять этот термин только к естественной растительности. Последняя точка зрения разделялась и Алексиным (1944), а позднее за нее определенно высказался Вага (1946). Однако в последние годы вопрос о культурных фитоценозах весьма подробно разработан Ю. П. Бялловичем (1936, 1938) и А. Д. Фурсаевым и С. С. Хохловым (1945).

Интересна в этом отношении и работа В. И. Серпуховой (1947). Однако для меня совершенно неожиданным оказалось замечание автора (стр. 90 цитируемой работы), что «Сукачев (1934) посевы, в которых есть борьба за существование между растениями, признает за фитоценозы. Но он не касается посевов, чистых от сорняков (разрядка моя, — В. С.). Особенно интересно следующее его высказывание: „сорная растительность вместе с посевом будет ценоз“. Далее она причисляет меня к числу авторов, которые «чистые от сорняков посевы полевых культур считают незамкнутыми группировками».

Начиная с 1909 г., я всегда проводил мысль, что основным признаком фитоценоза является наличие определенного взаимного влияния растений друг на друга и что можно различать чистые и смешанные ценозы (сообщества), подразумевая под первыми односоставные. Во всех четырех изданиях моих «Растительных сообществ» (1916—1928) была ясно проведена эта мысль. Отсюда вытекало, что и всякого рода культурные посевы и посадки, при наличии в них определенного взаимодействия между растениями, должны рассматриваться за настоящие растительные сообщества, независимо от того — есть ли среди них сорняки или нет.

Мало того, на той же дискуссии, на которую ссылается Серпухова, я говорил (это и напечатано в «Советской ботанике» 1934, № 5), что «фитоценозами нужно называть не только естественные природные группировки растений, но и искусственные, созданные человеком, например посевы вместе с сорными растениями, посадка древесных пород и т. п.» (стр. 10). В пояснение вопроса о сорной растительности я писал: «Я имею в виду сорную растительность, засоряющую поля. Ее в отдельности, без культурного растения, нельзя рассматривать как ценоз, так как она образует ценоз вместе с той культурной растительностью, в которой она растет. Если же она растет отдельно, например на заброшенной пашне, то, понятно, это будет также ценоз» (стр. 47). Столь же определенно я высказывался и в следующем году (Сукачев, 1935): «искусственно создаваемые сочетания растений, например посевы, посадки, также надлежит относить к настоящим фитоценозам в том случае, когда между растениями есть влияние указанного характера. О фитоценозе можно говорить также в отношении всякого рода растительного покрова, будет ли он достаточно выработавшимся (стабильным в смысле Дю-Риэ) или невыработавшимся (лабильным, по Дю-Риэ)».

Во всех более поздних моих работах эта точка зрения неизменно поддерживалась, хотя она и оспаривалась рядом авторов. Поэтому вышеприведенные слова Серпуховой являются недоразумением, извращающим мне всегдашнее понимание фитоценоза, за которое я всегда считал необходимым бороться.

В цитированных выше работах Бялловича, Фурсаева и Хохлова подробно обосновывается положение, что и к искусственно созданным растительным покровам есть все основания применять термин фитоценоз. В этих работах, а также в названной выше статье Серпуховой и в статье М. В. Маркова (1942) хорошо показано практическое значение этого положения для полеводства и вообще для земледелия и для лесокультурного дела.

Рассматриваемые две точки зрения в данном случае связаны с различным определением, какое дается фитоценозу. Я определяю фитоценоз как всякую, находящуюся на однородном участке территории совокупность растений, характеризующуюся определенными взаимоотношениями как между растениями, так и между ними и средой, т. е. условиями местопроизрастания. Таким образом, я считаю единственным и достаточным признаком всякого фитоценоза наличие определенных взаимодействий между растениями и между ними и средой. Конечно, в природе все находится во взаимном влиянии, но для фитоценоза характерна определенная, т. е. особая система взаимоотношений, только ему свойственная. Я подчеркиваю, что взаимовлияния могут быть очень различны, но в пределах фитоценоза они образуют определенную систему. Влияния между растениями могут быть взаимные или односторонние, полезные или вредные. В значительном числе случаев эти взаимодействия являются прямым или косвенным следствием конкуренции между растениями из-за средств жизни и из-за пространства. Если понимать борьбу за существование между растениями в широком дарвиновском смысле, то можно сказать, что почти всегда взаимоотношения между растениями связаны с борьбой за существование между ними. О борьбе за существование как фитоценологическом факторе писалось уж очень много и писалось даже ранее, чем возникла сама фитоценология. Шенников (1938) совершенно правильно с этой точки зрения причисляет Дарвина к первым фитоценологам. Как известно, С. И. Коржинский (1891) один из первых применил с успехом принцип борьбы за существование к изучению растительности, но менее известно, что в этом отношении интересные высказывания имеются и у Костычева (1886). Морозов (1923) более чем кто-либо другой ясно показал значение борьбы за существование для жизни леса (см. краткую историю вопроса у Сукачева, 1946). Когда еще в 1909 г. впервые у нас сформировалось развиваемое здесь понимание фитоценоза (растительного сообщества) (Сукачев, 1940), то в качестве основного признака фитоценоза выдвигалось наличие указанных взаимоотношений между растениями.

Определяя так фитоценоз, можно это понятие применять к естественной и культурной растительности и к чистым и смешанным зарослям. Причем, если принять (а это необходимо сделать), что фитоценоз охватывает все растительные организмы, обитающие на данном участке территории, включая и высшие и низшие растения, в том числе и микроорганизмы как в воздухе, так и в почве, то в природе чистых, одновидовых фитоценозов нет.

Согласно определению Алехина и некоторых других авторов, «фитоценоз — закономерное сочетание растений, обусловленное: 1) историческим развитием, 2) экологическими условиями, 3) взаимодействием видов,

обладающее: а) известной структурой, б) способностью к восстановлению и в) способностью к определенному воздействию на среду». В пояснение Алексиным отмечается, что «на фитоценоз надо смотреть, как на некое законмерное целое, сложившееся в течение длительного процесса», и что «каждый фитоценоз то в большей, то в меньшей степени является пережитком прошлого» (Алексин, 1935, стр. 23).

Культурные фитоценозы (посевы, посадки) из этих признаков не обладают лишь двумя: 1) историческим развитием, если под последним понимать постепенное длительное формирование, и 2) способностью к восстановлению. Однако первый из этих признаков не применим и ко многим естественным фитоценозам, например к сравнительно молодым, к так называемым «невыработавшимся» фитоценозам; второй также не всегда наблюдается в естественных фитоценозах. Это указывает на необходимость считать названные два признака обязательными для всякого естественного фитоценоза и, основываясь на этом, не говорить о фитоценозах применительно к культурной растительности. Можно различать лишь две категории фитоценозов: 1) фитоценозы естественной растительности, которые было предложено называть натурфитоценозами, 2) культурфитоценозы (термин Ю. П. Бялловича) и как частный случай их — агрофитоценозы (термин Б. М. Козо-Полянского). Однако надо иметь в виду, что в природе между этими двумя категориями фитоценозов провести резкую границу нельзя. Но применяя понятие фитоценоза к культурной растительности и используя данные и методы фитоценологии в полеводстве, огородничестве, садоводстве, луговодстве и лесоводстве, мы можем дать очень много для практики земледелия в широком смысле слова. Несомненно, фитоценология должна сыграть огромную роль в дальнейшем развитии названных отраслей народного хозяйства.

IV. К числу основных и в то же время дискуссионных проблем фитоценологии должен быть отнесен и вопрос о динамике растительного покрова. Изучение растительного покрова учеными нашей родины было с самого начала проникнуто историзмом. Не только основоположники нашей фитоценологии: Коржинский, Пачоский, Крылов, но и ученые, являющиеся вообще ботанико-географами, как Бекетов, Литвинов, Танфильев, Краснов, Талиев, Кузнецов и др., главной задачей в изучении растительности России видели раскрытие путей ее происхождения и эволюции. Эта идея нашла свое наиболее полное выражение еще около 60 лет назад в замечательных трудах Коржинского и сформулирована была им с исчерпывающей ясностью в известных положениях, что «растительный покров, одевающий землю, не представляет чего-либо постоянного, неподвижного, но изменяется непрерывно в своем составе и характере» и что «современное состояние растительности какой-либо страны есть лишь одна из стадий непрерывных изменений ее растительного покрова, результат минувших условий, зачаток будущих» (Коржинский, 1891, стр. 144). Эта идея стала руководящей в работах почти всех наших как дореволюционных, так и советских ботанико-географов и фитоценологов. Этому, несомненно, способствовало то, что основное наше направление в геоботанике (в смысле Сочавы, т. е. части ботаники, объединяющей в известном смысле и географию растений и фитоценологию), развивалось в тесной связи с докучаевским, генетическим, почвоведением.

Поэтому нельзя согласиться с Городковым (1944), который, отметив, что в последние 40 лет наметилось два направления в геоботанике, одно — метафизическим уклоном (по преимуществу на континенте Западной Европы), другое — эволюционное (США и Англия), пишет, что «Россия

занимает среднее положение: в ней наряду с выдающимися представителями эволюционного направления в геоботанике (Коржинский, Пачоский) были и имеются до сих пор последователи формально-метафизических школ Западной Европы». Это неверно. Даже так называемая «московская фитоценологическая школа», которая была у нас в известной степени проводником идей скандинавской школы, наиболее метафизичной из зарубежных, все же не может быть обвинена в том, что у нее нет эволюционного подхода к растительности. Скорее мы можем сказать, что главенствующая в США фитоценологическая школа Клементса, хотя и много писала и пишет по вопросам смен (сукцессий) растительности, не является последовательной и до конца эволюционной. Хотя это англо-американское направление начало определенно оформляться с начала текущего столетия, т. е. лишь немного позже нашего направления фитоценологии, оно почти не имело влияния на развитие нашей фитоценологии. Единичные попытки использовать терминологию англо-американской школы (хотя бы, например, выражения «климакс» и «серийные ассоциации»), так же, как и ранее учение о заключительной формации шведской школы (Сернандер), успеха до сих пор у нас не имели. Лишь в самое последнее время пропагандистом англо-американского направления явился Горюков (1944, 1946), который, однако, внес в него несколько существенных поправок.

Нередко в литературе указывалось на северо-американскую школу Клементса как на пионера в разработке вопросов смен фитоценозов. Однако основные закономерности формирования растительного покрова были значительно ранее Клементса вскрыты Пачоским (1891). В дальнейшем по вопросам смен в растительном мире в северо-американской и английской литературе было написано очень много, подробно развито учение о климаксе и серийных ассоциациях и введена Клементсом сложная номенклатура для таксономических единиц климакса и серийных подразделений растительности. Однако проводимое в этих работах сравнение климакса с организмом, подобно которому он возникает, растет, созревает и умирает, и трактовка климакса как заключительного устойчивого звена в развитии растительного покрова, находящегося в полном соответствии с климатом страны и изменяющегося лишь тогда, когда меняется климат ее, являются в основе своей порочными, метафизическими. Проведение затем резкой разницы между серийной и климаксовой растительностью также совершенно неверно. Нельзя также считать правильным, что только в климаксе климат находит свое полное отражение в растительности. Помимо того, что само понятие климакса, даже с оговорками новейших авторов, очень относительно, вся так называемая «серийная растительность» не меньше, чем климакс, отражает климатические, как, впрочем, и почвенные особенности страны. В более позднее время Клементс и другие авторы, принимающие концепцию климакса, учитывая экологическое значение почвы, стали говорить и об эдафическом климаксе, установили несколько категорий климаксов и внесли ряд дополнений в учение Клементса о климаксе, однако основа этого учения осталась все же неизменной. См., например, дискуссию, проведенную в США и напечатанную в 1939 г. (*Plant and Animal communities, 1939*). В сущности понятие климакса совершенно лишнее, без него, как показал опыт фитоценологической работы у нас, можно вполне обойтись. Достаточно говорить лишь о более или менее выработавшихся взаимоотношениях в фитоценозах.

Однако это не исключает необходимости того, чтобы использовать то ценное, что есть в работах англо-американских фитоценологов. Так,



например, делаемый ими вывод, что смены (сукцессии) фитоценозов (следовало бы сказать — биогеоценозов), начинающиеся и с влажных местообитаний (гидрархные) и с сухих местообитаний (ксерархные) ведут к выработке сходных, мезофитных местообитаний, у нас, насколько мне известно, не был ясно высказан, но он очень интересен и важен как в теоретическом, так и в практическом отношении.

Вообще же в нашей литературе учение о динамике фитоценозов развито на других основаниях. Оно не признает наличия какой-либо заключительной, окончательной, устойчивой стадии в развитии растительности. Развитие это не имеет конца, независимо от того, меняется или не меняется климат. Могут лишь изменяться темпы развития, и растительность в каждый данный момент может быть относительно то более, то менее подвижна. При этом смены растительного покрова могут быть следствием следующих факторов.

1. Непрерывное расселение растений, т. е. частный случай того общего явления растекания живого вещества, геохимическая роль которого во всем ее объеме так ярко была показана Вернадским (1926, и другие работы). Этот процесс, который осуществляется семенами или другими диаспорами, никогда не прекращается, и уже в силу этого растительный покров даже небольшого участка поверхности земли не представляет собой чего-либо устойчивого, неизменного. При этом наблюдается, что всякий сомкнутый растительный покров всегда имеет тенденцию противостоять внедрению новых пришельцев. В то же время растения обладают средствами в процессе своего распространения внедряться в другие фитоценозы. Однако степень непроницаемости фитоценозов, с одной стороны, и конкурентная мощь растений, определяющая способность их внедряться в фитоценозы, с другой, — колеблется в крайне широких пределах. Но нет фитоценозов, вполне непроницаемых для чуждых им растений. Это зависит не только от того, что земная поверхность заселена очень большим числом видов с весьма различной амплитудой конкурентной мощности, но и от того, что в природе идет все время эволюция видов и вырабатываются все новые способности к конкуренции в определенных условиях среды, создаваемой не только физико-географическими (абиотическими) факторами, но и биотическими. Однако, как это было давно показано у нас Пачоским (1891, 1921) и др., растительный покров в процессе своего формирования на первоначально свободном участке земной поверхности приводит к сообществу с более выработавшимися взаимоотношениями растений как друг с другом, так и со средой. Этот процесс формирования растительного покрова я наименовал «сингенезом». Термин этот теперь часто применяется. Этот сингенез никогда не затухает, но временно может замедляться, чтобы потом снова в известное время ускориться. При формировании растительного покрова на заброшенной пашне среди обширных пространств мелколиственного леса, что имеет место нередко в средней части Сибири, постепенно складываются относительно устойчивые типы березняков или осинников со специфической растительностью, соответствующей определенным климатическим и почвенным условиям. При отсутствии налета семян ели или сосны эволюция таких березняков и осинников идет медленно, но когда до них достигают семена ели или сосны, то с внедрением этих пород изменяется очень быстро весь растительный покров; сингенез в известный период снова приобретает бурный характер. Хотя причиной изменений фитоценозов при сингенезе являются внутренние противоречивые взаимоотношения в них растений, но протекает этот процесс в самой тесной связи со средой. Среда, не только своими свойствами влияя на растения,

определяет направление и темпы смен фитоценозов, но и сама естественно меняется под влиянием растительности и ее смен. Но при сингенезе это изменение среды еще не столь значительно, чтобы стать причиной. источником самих смен.

2. Изменение среды обитания растений под влиянием жизнедеятельности их (и животных), связанное с накоплением гумуса, перекачиванием одних веществ из нижних горизонтов почвы в верхние, изменением реакции почвенной среды, ее газового режима, изменением почвенного раствора, изменением освещения, температурных и других условий воздуха и пр., т. е. процесса развития биогеоценоза в целом (Сукачев, 1947). Хотя развитие биогеоценоза является следствием взаимодействия всех его компонентов, но растительность при этом почти всегда играет главную роль. Этот процесс никогда не прекращается.

3. Воздействие на фитоценоз различных факторов, приходящих со стороны и с данным фитоценозом органически не связанных (различного рода воздействия человека, домашних животных, пожара, некоторых космических факторов и т. д.).

В соответствии с этим в динамике растительности находят выражение три процесса:

1) Сингенез — процесс заселения территории растениями, процесс борьбы между ними за территорию и средства жизни и процесс сживания растений и формирования взаимоотношений между ними — сингенетические сукцессии.

2) Эндозоогенез — изменение растительности вследствие изменения среды самими растениями в результате их жизнедеятельности и, вообще, благодаря развитию биогеоценоза в целом, — эндозоогенетические, или гологенетические, сукцессии.

3) Экзогенные смены растительности, вызванные воздействием внешних по отношению к данному биогеоценозу факторов, обусловленных развитием других то более близких, то более отдаленных по отношению к данному биогеоценозу явлений природы. Эти смены можно назвать также геитогенетическими сукцессиями. Среди этих смен совершенно исключительное место занимают смены, вызываемые воздействием человека на растительность благодаря его мощности и часто сознательной направленности.

Эти три процесса в природе редко проявляются в чистом виде; наблюдаемые сукцессии растительности большей частью включают все три или два из этих процессов, но обычно какой-либо из них преобладает.

Из сказанного ясно, что сингенез есть процесс саморазвития растительного покрова, а эндозоогенез есть следствие саморазвития биогеоценоза (биогеоценогенеза), понимаемая саморазвитие в том смысле, который ему придает материалистическая диалектика, т. е. рассматривая саморазвитие как процесс, протекающий все время в связи со средой, движущей силой которого являются «раскрытия противоречий, собственных предметам, явлениям, в порядке „борьбы“ противоположных тенденций, действующих на основе этих противоречий» [История Всесоюзной Коммунистической партии (большевиков), изд. 1938 г., стр. 104]. Такое саморазвитие растительного покрова и биогеоценозов, понятно, ничего не имеет общего с автогенезом метафизиков.

Параллельно в растительном покрове всегда имеет место процесс подбора видов и выработка фитоценологических отношений в растительных ассоциациях в течение длительного времени. Это неразрывно связано с филогенией систематических единиц, когда виды изменяются и приспосабливаются к среде, создаваемой данным биогеоценозом в целом. Этот

процесс получил название филоценогенеза (подробнее см. Сукачев, 1944). Такая трактовка динамики растительного покрова лишена свойственного англо-американскому направлению в фитоценологии формализма, она лучше вскрывает движущие силы растительных сукцессий, является строго эволюционной, материалистически-диалектической.

V. Последним дискуссионным вопросом, на котором я хочу остановиться, является вопрос об отношении фитоценологии к близким ботаническим и географическим дисциплинам.

Как известно, англо-американская школа рассматривает фитоценологию лишь как отдел экологии растений. В Советском Союзе, а затем на континенте Западной Европы фитоценология, именуемая на Западе обычно фитосоциологией (название, впервые предложенное Пачоским в России в 1896 г., но у нас оставленное в начале 30-х годов текущего столетия, чтобы не было поползновений переносить законы, управляющие жизнью человеческого общества в область отношений растений при их совместном произрастании, и наоборот), рассматривается чаще всего как самостоятельная область ботаники, подобно тому, как биоценология считается особой самостоятельной областью биологии. У нас было много высказываний за самостоятельность и менее за подчинение фитоценологии экологии растений.<sup>1</sup> Не повторяя здесь всех высказываний, можно лишь отметить, что решение этого вопроса прежде всего зависит от того, как понимать экологию вообще, и экологию растений, в частности. Если ее задачи расширить до изучения всех отношений организмов к среде и между собой, включая и взаимоотношения внутри биоценоза (соответственно фитоценоза), следовательно, и на все явления борьбы за существование между организмами в широком дарвиновском смысле, то тогда, конечно, биоценологию (соответственно, фитоценологию) надо рассматривать только как части экологии (соответственно экологии растений). Однако это не целесообразно. Экология при таком понимании становится очень гетерогенной областью знания, имеющей очень различные объекты изучения. Отделяя же биоценологию от экологии, мы принимаем, что последняя изучает отношения организма (в частности, растения) к условиям физико-географической среды, т. е. к почве и климату атмосферы, факторы которых определяют условия физиологических и формообразовательных процессов (в том числе и процессов, связанных с размножением) организмов. Объектом ее изучения является отдельный организм в его отношении к этим факторам физико-географической среды. Экология в таком смысле близка к физиологии. Биоценология же изучает все закономерности совместной жизни растений (фитоценология) и животных (зооценология), и в первую очередь происхождение, эволюцию и взаимосвязь со средой биоценозов в целом. Ее основным объектом изучения является именно биоценоз. Когда речь идет об отношении биоценоза (соответственно фитоценоза) в целом к физико-географической среде, то целесообразно пользоваться термином синэкология.

В соответствии со сказанным можно говорить и о географии биоценозов (соответственно фитоценозов) как части биоценологии (фитоценологии).

Рассмотрение истории многих частных наук в процессе их дифференциации показывает, что известная отрасль знаний, возникнув в недрах более общей науки, начинает развиваться, накапливать новые специфиче-

<sup>1</sup> Наиболее подробно доводы и за и против приведены в упомянутой дискуссии в Ботаническом институте в 1935 г. Вопрос в отношении биоценологии подробно освещен в книге Кашкарова (1944).

ского характера знания и, наконец, достигает такого состояния, когда сохранение ее в пределах породившей науки уже становится вредным для дальнейшего прогресса, тормозящим его. Напротив, обособление ее в качестве самостоятельной области является обычно мощным стимулом к ее развитию и в то же время к более четкому определению сферы ее практического народнохозяйственного применения. Биоценология и фитоценология как раз сейчас находятся в такой поре развития, когда включение их в экологию уже задерживает их прогресс, как это мы и замечаем в США и в Англии. Напротив, нельзя не видеть, что принимаемое большинством наших ботаников выделение фитоценологии в самостоятельную ветвь ботаники только содействует ее развитию.

Нет также никаких оснований включать экологию растений в фитоценологию, хотя, конечно, успешное развитие фитоценологии зависит в сильной степени от успехов экологии растений. Это всегда признавалось фитоценологами, которые иногда принуждены были, при отсутствии необходимых экологических данных, и сами братья за разрешение экологических вопросов. Однако это нисколько не говорит в пользу тех фитоценологов (например Н. Я. Кац), которые, говоря много о необходимости изучения экологии отдельных растений, входящих в фитоценоз, думают, что выдвигают особое направление в фитоценологии. Для успехов фитоценологии, помимо изучения экологии, биологических особенностей и вопросов дифференциальной систематики растений, образующих фитоценоз, необходимо глубокое познание почв и климата, но это ни в коей мере не влечет за собой отрицания самостоятельности этих наук. Тем более недопустимо включать в понятие биоценоза почву, как это предлагает А. П. Петров (1947). Доводы, приводимые им в пользу этого, говорят лишь о необходимости иметь особое понятие биогеоценоза.

Сложным является вопрос об отношении фитоценологии к геоботанике, которая понималась, да и понимается у нас по-разному (см. об этом ту же дискуссию 1935 г., а также работы Шенникова, 1937, Сукачева, 1938, Сочавы, 1948, и др.). Не вдаваясь в подробности, я отмечу лишь, что было бы наиболее целесообразным вовсе отказаться от этого неясного, неопределенного, понимаемого столь различно термина. Часто применяют слово «геоботаника» как синоним фитоценологии. Вряд ли это нужно, так как термин «фитоценология» ясен и всеми понимается одинаково.

Из рассмотрения некоторых дискуссионных вопросов можно было видеть, что фитоценология имеет близкое отношение к учению о географических ландшафтах и к биогеоценологии. Чтобы лучше уяснить этот вопрос, надо уточнить понятия «географический ландшафт» и «биогеоценоз». Географический ландшафт понимается ныне по-разному (см. у Сукачева, 1947 и особенно 1949, где дано развернутое определение биогеоценоза и выяснено отношение его к географическому ландшафту); но все же понятие биогеоценоза, отвечающее отдельному фитоценозу, всегда уже понятия географического ландшафта. Затем в противоположность географическому ландшафту в число компонентов биогеоценоза рельеф не входит. Нельзя включать в число компонентов биогеоценоза и человека с его хозяйственной деятельностью. Но и рельеф и деятельность человека являются чрезвычайно важными факторами, влияющими на биогеоценоз и на отдельные его компоненты. Главнейшим же отличием биогеоценоза от ландшафта является то, что все категории ландшафтов относятся к единицам районирования территории, т. е. к хорологическим единицам. Напротив, биогеоценологические таксономические единицы таковыми не являются. Конкретные биогеоценозы объединяются

в типы биогеоценозов и другие высшие таксономические единицы по признаку большего или меньшего сходства взаимодействий между их компонентами, независимо от близости или отдаленности их пространственного размещения. Биогеоценоз является составной частью ландшафта.

При изучении его главное внимание сосредоточивается на взаимодействиях составляющих компонентов и на процессе обмена веществом и энергией между ними, а также и с окружающими их явлениями природы.

Отсюда вытекает, что учение о географических ландшафтах (ландшафтоведение) и биогеоценология представляют собой различные отрасли географии, но успех ландшафтоведческого изучения страны всегда будет зависеть от успехов и глубины биогеоценологического ее изучения, подобно тому, как прогресс в развитии фитоценологии зависит от успехов в изучении экологии растений. Фитоценология тесно связана именно с биогеоценологией; прогресс биогеоценологии зависит от успехов в фитоценологии, как и от успехов в почвоведении, климатологии и других физико-географических науках. Ландшафтоведение, конечно, также заинтересовано и в фитоценологии, но последняя связана с ним, по преимуществу, через биогеоценологию.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алехин В. В., 1935. Основные понятия и основные единицы в фитоценологии. Сов. бот., 3.
- Алехин В. В., 1944. География растений (Основы фитогеографии, экологии и фитоценологии). М.
- Вернадский В. И., 1926. Биосфера. Л.
- Бяллович Ю. П., 1936. Введение в культур-фитоценологию. Сов. бот., 2.
- Бяллович Ю. П., 1938. К теории фитокультурных ландшафтов. Изв. Всес. Географ. общ. 70, 4—5.
- Гаузе Г. Ф., 1944. Некоторые проблемы химической биоценологии. Усп. совр. биол., 2.
- Городков Б. Н., 1944. Учение о сукцессиях и климаксе в геоботанике. Природа, 3.
- Городков Б. Н., 1946. Опыт классификации растительности Арктики. Сов. бот., 14, 1 и 2.
- Келлер Б. А., 1923. Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь. 1. Воронеж.
- Кашкаров Д. Н., 1945. Основы экологии животных. 2-е изд. М.—Л.
- Коржинский С. И., 1888 и 1891. Северная граница черноземно-степной области восточн. полосы Европ. Росс. Тр. Казанск. общ. естеств., 18, 5.
- Костычев П. А., 1886. Почвы черноземной области России, их происхождение, состав и свойства. 1. Образование чернозема. СПб.
- Красильников Н. А., 1944. Бактериальная масса ризосферы растений. Микробиол., 13, 4.
- Лавренко Е. М., 1943. Развитие основных идей советской геоботаники (фитоценологии) за 25 лет (1917—1942 г.). Почвоведение, 3.
- Лавренко Е. М., 1944. Очередные теоретические задачи советской геоботаники. Сов. бот., 4—5.
- Липмаа Т. М., 1946. О синузиях. Сов. бот., 14, 3.
- Марков М. В., 1942. Борьба за существование между растениями и урожай. Уч. зап. Казан. унив., 112.
- Морозов Г. Ф., 1923. Учение о лесе. Л.
- Павловский Е. Н., 1937. Учение о биоценозах в приложении к некоторым паразитологическим проблемам. Изв. АН СССР. Отд. мат. и естеств. наук, 4. М.
- Петров А. П., 1947. О некоторых принципиальных и методических вопросах лесной фитоценологии. Сов. бот., 1.
- Пачоский И. К., 1891. Стадии развития флоры. Вестн. естеств., 8.
- Пачоский И. К., 1921. Основы фитосоциологии. Херсон.
- Серпухова В. И., 1947. К познанию интенсивно-культурных фитоценозов. Бот. журн. СССР, 30, 2.

- Соколов С. Я., 1937, 1938. Успехи советской лесной геоботаники. Сов. бот., 6; 1.
- Сочава В. Б., 1944. Проблемы геоботаники и географическое познание земли. Изв. Всес. Геогр. общ., 76, 4.
- Сочава В. Б., 1948. К вопросу о содержании и методах геоботаники. Бот. журн., 33, 2.
- Сукачев В. Н., 1908. Лесные формации и их взаимоотношения в Брянских лесах. Тр. лесн. оп. делу, IX.
- Сукачев В. Н., 1910. О растительной формации. Дневн. 12-го съезда русск. естеств. и врачей в Москве. М.
- Сукачев В. Н., 1917. О терминологии в учении о растительных сообществах. Журн. Русск. бот. общ., 2.
- Сукачев В. Н., 1928. Растительные сообщества. 3-е изд. Л.
- Сукачев В. Н., 1935. Терминология основных понятий фитоценологии. Сов. бот., 5.
- Сукачев В. Н., 1944. О принципах генетической классификации в биоценологии. Журн. общ. биол., 5, 4.
- Сукачев В. Н., 1945. Биоценология и фитоценология. ДАН СССР, 4, 6, нов. сер.
- Сукачев В. Н., 1946. Проблемы борьбы за существование в биоценологии. Вестн. Лен. унив., 2.
- Сукачев В. Н., 1947. Основы теории биогеоценологии. Юбил. сб. посвященный 30-летию Великой Октябрьской социалистической революции. Изд. АН СССР, 2.
- Сукачев В. Н., 1949. О соотношении понятий географический ландшафт и биогеоценоз. Вопросы географии, вып. 16.
- Сукачев В. Н. и др., 1938. Дендрология с основами лесной геоботаники. 2-е изд. М.—Л.
- Фурсаев А. Д. и С. С. Хохлов, 1945. Агрофитоценоз. Саратов.
- Фурсаев А. Д. и С. С. Хохлов, 1945. О новом принципе в полеводстве. Саратов.
- Шенников А. П., 1934. Что такое геоботаника (к методологии геоботаники). Бот. журн. СССР, 19, 4.
- Шенников А. П., 1934. Что такое фитоценоз? Сов. бот., 5.
- Шенников А. П., 1937. Теоретическая геоботаника за последние 20 лет. Сов. бот., 5.
- Шенников А. П., 1938. Дарвинизм и фитоценология. Сов. бот., 3.
- Braun-Blanquet J., 1928. Pflanzensoziologie. Berlin.
- Du Rietz G. E., 1930. Vegetationsforschung auf soziationalistischer Grundlage. Abderhaldens Handb. biol. Arbeitsmeth. Abt. XI. Teil. 5.
- Gams H., 1918. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Vierteljahrs. Naturforsch. Ges. Zürich., 63.
- Flahault C. und C. Schröter, 1910. Phytogeographische Nomenclatur. Congr. internat. Bot. Bruxelles, 14—22 Mai 1910. Zürich.
- Laasimer L., 1946. Loometsa ökoloogiast. С резюме на русском языке «Экология альварного леса». Уч. зап. Тарт. унив., 2. Биол. науки.
- Lipshaa T., 1935. La méthode des associations unistrates et le système écologique des associations. Acta Inst. Horti bot. Univ. Tart., 4.
- Plant and animal communities, 1939. Am. Midl. Nat., 27, 1.
- Rübel E., 1930. Pflanzengesellschaften der Erde. Berlin.
- Vaga A., 1940. Fütotsönologia pohiküsimusi. С англ. резюме «On some fundamental problems in Phytocenology». Tartu. Acta et comm. Univ. Tart., 35, 6.

## ВОПРОСЫ ИЗУЧЕНИЯ СОСТАВА ПОПУЛЯЦИЙ ДЛЯ ЦЕЛЕЙ ФИТОЦЕНОЛОГИИ

Т. А. Работнов

### ПОНЯТИЕ О ПОПУЛЯЦИЯХ

Любой вид в ценозе представлен, как правило, многими особями, различающимися по возрасту и жизненному состоянию. Совокупность их образует популяцию. Численность и состав особей в популяциях тесно связаны с прошлым и настоящим ценозов. Они обусловлены как биологическими свойствами вида, так и характером экотопа и биоценотической среды, а также зависят от длительного периода, в течение которого вид существует в ценозе. Популяция представляет собой закономерную систему особей, которая участвует в той или иной степени в определении свойств ценоза. Популяции можно рассматривать как структурные элементы ценозов. Изучение численности и состава популяции имеет большое значение для более глубокого понимания структуры ценозов, для выяснения механизма их смен, а также для разрешения ряда прикладных вопросов.

В части изучения популяций животных — компонентов ценозов, зоологами уже проделана значительная работа. На основе ее представилось возможным сделать ряд существенных в теоретическом и прикладном отношении выводов.

Значительно меньше сделано в части изучения популяций растительных компонентов ценозов. В фитоценологии почти даже не используется это понятие о популяциях и сам термин. В ботанической литературе обычно принимается, что популяции являются объектами изучения генетиков. Исходя из установившихся традиций, многими считается неудобным использовать термин «популяция» для обозначения тех закономерных совокупностей особей, с которыми приходится иметь дело при изучении ценозов. Следует, однако, отметить, что зоологи давно трактуют термин «популяция» шире, нежели ботаники. Так, Фридерикс (1932) дает следующее определение: «Вся масса особей того или иного вида животных, обитающая в некотором ограниченном отрезке всего наполненного жизнью пространства, называется населением вида или популяцией». Аналогичное определение дает Перл (Pearl, 1937): «Популяция представляет собой группу живых существ, ограниченную во времени и в пространстве».<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Парк (1939) считает, что популяции могут состоять из особей как одного вида, так и нескольких видов. Такое расширенное понимание популяций нецелесообразно.

В последнее время в зоологической литературе появилось предложение заменить термин «популяция» словом «стадо» (Северцов, 1944). Этот термин не применим, однако, к растительным компонентам ценоза. Также не подходит термин «население», так как в русском языке это слово связано исключительно с человеком [смотри толковые словари русского языка Даля (1913) и Ушакова (1938)]. Учитывая все сказанное, следует признать возможным применение термина «популяция» в фитоценологии, во всяком случае, впредь до замены его более подходящим. Приемлемы, в общем, и приведенные выше определения популяции. Необходимо лишь ввести в них указания на пространственные границы. Под популяцией следует понимать совокупность особей вида, произрастающих в определенном ценозе (Работнов, 1945). Любой вид, если он встречался в нескольких ценозах, представлен в них особыми популяциями.

Для фитоценологии наибольший интерес представляет изучение не генотипического, а фенофазного состава популяций, в связи с различием в возрасте и в жизненном состоянии образующих их особей. Поэтому при изучении популяций для целей фитоценологии основной задачей должно быть изучение их фенофазного состава у видов или у более мелких, различимых при проведении работ в поле, систематических единиц, входящих в состав ценоза.

Изучение фенофазного состава популяций тесно связано с изучением онтогенеза растений, которое Е. М. Лавренко (1944) признает одной из очередных задач углубленного исследования ценозов.

Для этого необходимо предварительно установить группы особей, различающихся по фенотипическим признакам. Изменения фенотипа растений происходят с возрастом в процессе их онтогенеза. Кроме того, существенные изменения в фенотипе происходят в связи с различиями в условиях произрастания.

Обычно у растений, размножающихся семенами, при произрастании в условиях естественных ценозов происходит смена следующих фенотипических состояний:

1) семя; → 2) всход; → 3) ювенильные растения (молодые растения с листьями, отличающимися по размерам и форме от взрослых); → 4) прематурные растения (переходные от ювенильных к взрослым); → 5) растения с вегетативными органами взрослого типа, не достигшие еще половозрелого состояния; → 6) растения в генеративном состоянии; → 7) вегетативные растения, утратившие в силу старости способность цвести и плодоносить.

В условиях естественных ценозов многие растения, достигнув половозрелого состояния, цветут не ежегодно, а с перерывами. Поэтому половозрелые особи могут находиться здесь как в генеративном, так и вегетативном состоянии. При особо сильном угнетении многие растения не развивают надземных побегов, сохраняя длительное время жизнеспособность своих подземных органов. Соответственно, в составе популяций можно различать следующие группы особей; а) жизнеспособные семена (плоды) или разносимые вегетативные зачатки, б) всходы, в) ювенильные растения,<sup>1</sup> г) прематурные растения, д) взрослые вегетативные особи в виргинильном состоянии, е) генеративные особи, для двудомных растений нередко существенно разбивка по половому признаку, ж) половозрелые особи, находящиеся в вегетативном состоянии, з) взрослые особи в периоде постгенеративной вегетации и) особи, находящиеся в периоде

<sup>1</sup> Иногда молодые растения легко разбить на две группы: а) возникшие из семян, б) возникшие вегетативным путем.



вторичного (вынужденного) покоя в виде корневищ и других подземных органов.

Для характеристики положения любого вида в ценозе важно знать не только занимаемое им место и воздействие, оказываемое им на среду, но также и устойчивость его в ценозе, т. е. способность возобновляться и поддерживать определенную численность. Наиболее полное представление о роли растения в ценозе и о его устойчивости может дать изучение полного состава популяции. Наличие в составе популяции всходов, ювенильных, прематурных и взрослых особей может служить доказательством нормального хода возобновления растений в ценозе. По соотношению отдельных групп, по отсутствию некоторых из них можно составить достаточно точное представление о прошлом и настоящем положении в ценозе. Если бы удалось определить полный состав популяций всех видов, образующих ценоз, и установить их возрастной состав, то на основе этого можно было бы достаточно точно судить о прошлом, настоящем и частично будущем ценоза.

В настоящее время изучение ценозов обычно производится без учета состава популяций. Поэтому нередко фитоценологи не устанавливают даже полного списка видов высших растений, входящих в состав ценоза. Виды, популяции которых состоят лишь из жизнеспособных семян, жизнеспособных корневищ и ювенильных растений, не принимаются во внимание, за исключением древесных растений не отмечается наличие подраста. Нередко справедливо отмечается необходимость при изучении ботаниками ценозов принимать во внимание и низшие растения, входящие в состав ценозов (грибы, водоросли, бактерии). Не менее уместно обратить внимание на необходимость более углубленного изучения популяционного состава растений.

Изучение состава популяций в полном объеме представляет собой весьма трудную задачу, осуществимую лишь при стационарных исследованиях. Определение жизнеспособных семян в почве предусматривает применение специальной методики. Выделение всходов, ювенильных и прематурных растений по морфологическим признакам обычно легко выполнимо, хотя при этом возможно ошибочное отнесение в группу молодых растений особей, имеющих более значительный возраст. Разделение вегетативных особей на группы виргинильных, половозрелых и находящихся в периоде постгенеративной вегетации, возможно лишь при наблюдении над ними в течение длительного периода времени. Изучение особей, находящихся в состоянии вторичного (вынужденного) покоя, обычно не представляет методических трудностей, так как большая часть растений легко определима по их подземным органам. Определение числа особей, не давших надземных побегов, однако, сопряжено с необходимостью нарушения наблюдательной площадки и связано со значительной затратой труда. В ряде случаев приходится довольствоваться определением лишь числа генеративных и взрослых вегетативных особей и, если это не встречает особых затруднений, числа всходов и ювенильных растений. Последнюю группу часто приходится определять суммарно в виду трудностей ее разграничения. Во всяком случае при изучении ценозов необходимо возможно более полно выяснять состав популяций образующих их видов. Уже само представление о популяциях должно ориентировать исследователя на изучение не только взрослых растений, но и на выяснение, какими группами особей они представлены, имеется ли подраст и пр. Нецелесообразно проводить изучение всходов, жизнеспособных семян и т. д. оторванно от выяснения всего состава популяции, как это обычно делается.

## РАЗНООБРАЗИЕ СОСТАВА ПОПУЛЯЦИЙ

Разнообразие состава популяций характерно для растений, образующих естественные ценозы. Оно в значительной степени обусловлено теми сложными биоценотическими отношениями, которые имеют место в ценозах. Разнообразие состава популяций связано со способностью растений приобретать различное фенотипическое состояние в процессе всего онтогенеза и в зависимости от условий обитания. Несомненно, что способность разнообразить фенотипическое состояние у растений является следствием их приспособления к жизни в условиях ценозов. Среди ряда приспособительных свойств растений, которые способствуют устойчивости видов в ценозах и приводят к разнообразию состава их популяций, необходимо отметить следующее.

1) Способность семян прорасти не сразу и длительно сохранять свою жизнеспособность. Это свойство особенно существенно для поддержания устойчивости в ценозах однолетних и малолетних растений. Благодаря способности семян длительно сохранять всхожесть погребение их в почве в результате деятельности зоокомпонентов ценоза и др. не всегда является причиной их гибели.

2) Способность длительное время пребывать в ювенильном или в прематурном состоянии, довольствуясь ничтожными запасами питательных веществ и влаги, нередко в условиях сильно ослабленного освещения.

3) Способность взрослых растений длительное время переносить неблагоприятные условия произрастания, не отмирая, а лишь меняя характер своих надземных органов. Так, половозрелые особи при благоприятных условиях цветут и плодоносят. При менее благоприятных условиях они, не снижая мощности своих вегетативных органов, не цветут. При дальнейшем ухудшении условий произрастания растение дает лишь слабо развитые надземные побеги. При значительном угнетении листья его нередко не отличаются от листьев прематурных или ювенильных растений. Наконец, при особо неблагоприятном сочетании условий растение вовсе не развивает надземных побегов, сохраняя, однако, жизнеспособность подземных органов. Как только в ценозе создаются благоприятные условия произрастания для данного вида, так угнетенные особи быстро приобретают характер нормально развитых растений. Благодаря указанным выше приспособительным свойствам растений, состав их популяций существенно меняется в зависимости от условий произрастания, в частности от характера биоценотических отношений. Чем проще устроены ценозы, чем менее интенсивно выражены в них биоценотические отношения, тем менее разнообразен состав их популяций. Особенно прост состав популяций растений в питомниках, в условиях отсутствия или слабо выраженной конкуренции.

Наиболее разнообразен состав популяций в сложившихся ценозах, со сложными взаимными отношениями между их компонентами. Это имеет место в результате следующих причин.

1) Благодаря разнообразию состава популяций вид может более полно использовать среду в ценозе. Например ювенильные особи используют незанятые взрослыми растениями поверхностные слои почвы и припочвенный слой воздуха. Способность ювенильных растений длительно пребывать в условиях ослабленного освещения, потребления ничтожных количества питательных веществ и влаги, является весьма существенной для поддержания вида в ценозе. Дело в том, что жизнь ценозов характеризуется непрерывно, но неравномерно (в пространстве и во времени)

идущим процессом освобождения и замещения мест, пригодных для обоснования на них растений. Освобождение мест происходит в результате отмирания растений или благодаря перемещению их. Численность взрослых особей любого вида может быть устойчивой лишь в том случае, когда в составе его популяций имеется достаточно большое количество ювенильных или прематурных растений, способных быстро заместить освобождающиеся в ценозе места. У вегетативно подвижных растений это достигается способностью быстро занимать освобождающееся место своим вегетативным потомством.

2) Благодаря разнообразию состава популяций и способности изменять свое фенотипическое состояние растения могут существовать не только при оптимальных для жизни условиях, но и при значительно большем разнообразии условий. Так, они могут длительно существовать в явно неблагоприятной для них обстановке, не поглощая из почвы ни питательных веществ, ни влаги (жизнеспособные семена, корневища в состоянии вынужденного покоя). Растения могут также длительно существовать при мало благоприятных условиях, используя скудные источники света, питательных веществ и влаги (ювенильные, прематурные, угнетенные взрослые особи). Все это существенно важно для поддержания устойчивости видов.

3) Отдельные группы особей, входящие в состав популяции, характеризуются различными экологическими и биологическими свойствами. Поэтому одно и то же воздействие на ценоз может оказать различное влияние на разные группы особей в популяции. Например при внесении на субальпийский луг NP или NPK удобрений, взрослые особи ветреницы пучковатой положительно реагировали на них, в то время как прематурные особи ветреницы выявили отрицательное отношение. Мощность вегетативных и генеративных органов ветреницы на удобренном лугу сильно возросла. Численность прематурных особей под влиянием внесения удобрений существенно снизилась.<sup>1</sup>

Различное поведение отдельных групп ветреницы пучковатой отмечено также в опыте со скашиванием травостоев в различные сроки. Раннее скашивание угнетало взрослые растения, но благоприятно влияло на ювенильные особи. Чем раньше скашивался луг, тем сильнее угнетались взрослые особи, тем большее число их отмирало и переходило во вторично прематурное состояние. В то же время, чем раньше скашивался луг, тем большее число ювенильных растений переходило в прематурные (т. е. приживались в ценозе), тем меньшее число их отмирало.<sup>2</sup>

Способность отдельных групп особей по-разному реагировать на воздействие извне также является важным свойством, способствующим сохранению положения вида в ценозе.

4) Одним из существенных признаков естественных, установившихся ценозов можно считать то, что они образованы растениями, имеющими

<sup>1</sup> Следует отметить, что при этом проективное обилие ветреницы пучковатой осталось почти без изменений, в то время как численность ее популяции значительно снизилась, а состав изменился. Следовательно, для получения более точного представления о поведении растения при изучении отношения его к тому или иному воздействию нельзя ограничиваться лишь оценкой его обилия, основанного на определении проекции, веса и пр. Для этой цели необходим учет численности и состава популяций.

<sup>2</sup> После трехлетнего раннего скашивания численность взрослых особей ветреницы не изменилась, в то время как состав популяции, а также проективное и весовое обилие резко изменились. Отсюда следует, что наблюдения лишь над численностью популяции могут также привести к неправильному представлению о поведении вида.

популяции весьма разнообразного состава. Поэтому в условиях изменчивой среды сохраняется устойчивость видового состава ценоза. Благодаря участию в составе популяций большого числа ювенильных особей, а также взрослых растений, находящихся в угнетенном состоянии, осуществляется возможность при наличии благоприятной ситуации быстрого увеличения обилия вида в ценозе. Благодаря способности растений быстро изменять свое жизненное состояние в ценозах может происходить быстрое снижение весового и проективного обилия вида без существенного уменьшения численности его популяции.

5) Отдельные особи, входящие в состав популяций, в связи с различиями в возрасте и в жизненном состоянии сильно отличаются друг от друга по мощности развития подземных и надземных органов и по интенсивности влияния на среду и другие растения. Следовательно, ценоотическое значение популяции вида зависит не только от численности, но и от ее состава. О различиях особей, входящих в состав популяций, могут дать представление следующие цифры. Вес надземных органов ветреницы пучковатой в сухом состоянии на остепненном субальпийском дугу в 1945 г. варьировал от 5—40 мг до 12 820 мг, а проекция листьев изменялась от 2—3 кв. см до 500—600 кв. см. Различия сохранялись и в средних величинах по отдельным группам особей. Например средний вес надземных органов у генеративных особей был равен  $5060 \pm 245$  мг; у взрослых вегетативных особей (большой частью, видимо, половозрелых)  $2550 \pm 116$  мг, у слабо развитых взрослых вегетативных  $940 \pm 63$  мг; у прематурных  $205 \pm 14$  мг. С численностью и составом популяции связано важнейшее с хозяйственной точки зрения свойство растений и образованных ими ценозов — урожайность.

Ценозы обычно образованы растениями, различающимися по численности и по составу своих популяций. Примером может служить изученный нами злаково-разнотравный луг (асс. субальпийского разнотравья *Anemone fasciculata* + *Ranunculus oreophilus* + *Astrantia Biebersteinii* + *Polygonum carneum*). Численность популяций отдельных растений здесь варьировала от 0.2 на 1 кв. м (*Lilium monadelphum*, *Chamaescidium acaule*) до 150 (*Ranunculus*). Процент генеративных особей от общего числа взрослых особей варьировал от 0% (*Calamagrostis epigeios* и некоторые другие) до 40—50% (*Podanthum campanuloides*, *Vupleurum polyphyllum*). У 18 видов генеративных особей от общего числа взрослых было менее 10% (из них у 11 ниже 5%; у 14 видов число генеративных особей составляло 10—20%, у 11 видов 20—30%, у 2 видов 30—40%. у 5 видов 40—50%, у 1 вида 50—60%).

Существенно менялось содержание в популяции ювенильных растений, от 0% у некоторых растений до 36.8% у ветреницы пучковатой. У растений с выраженной способностью к вегетативному размножению число ювенильных особей значительно меньше, нежели у растений, размножающихся лишь семенами. Как численность, так и состав популяции в значительной степени обусловлены биологическими свойствами растений. Чем больше конкурентная мощность растения, тем обычно больше численность его популяции. Растения с выраженной способностью к вегетативному размножению обычно характеризуются популяциями с меньшим участием в их составе генеративных особей.

Численность и состав популяций однако существенно зависят от условий экотопа и ценоотических условий. В связи с этим популяции одного и того же вида могут сильно варьировать в численности и в составе от одного типа ценоза к другому. Об этом можно судить по данным, при-

веденным в таблице и основанным на изучении популяций ветреницы пучковатой в 5 ценозах в 1945 г.

Из данных можно сделать следующие выводы:

а) Численность популяций ветреницы сильно варьирует от ценоза к ценозу.

б) Состав популяций ветреницы существенно меняется от одного типа ценоза к другому; изменяется, главным образом, относительное число генеративных и прематурных особей. Существенно также варьирует процент генеративных особей от общего числа взрослых растений (генеративных, вегетативных, прематурных). Мало изменяется содержание в составе популяций ювенильных растений. Так, количество генеративных особей в составе популяции варьировало в 1945 г. от 4.6% на пустошном лугу до 30.5% на коротконожковом лугу; количество прематурных особей колебалось от 1.3% в коротконожковом лугу до 13% на разнотравно-злаковом лугу. Доля же ювенильных особей варьировала лишь от 44.3% на остепненном лугу до 57.0% на разнотравно-злаковом лугу. Таким образом, в то время, как участие генеративных и прематурных особей в составе популяций весьма сильно изменялось от ценоза к ценозу, доля ювенильных особей менялась в сравнительно небольшой степени. Существенные изменения происходят от ценоза к ценозу в количестве генеративных растений от общего числа взрослых (от 9.4% на пустошном лугу до 66.6% на коротконожковом лугу).<sup>1</sup>

Отмеченные изменения в составе популяций обусловлены различиями в условиях произрастания. Чем более условия ценоза соответствуют экологическому оптимуму растения, тем лучше его жизненное состояние, тем больше участие генеративных особей в составе популяции. Последнее объясняется тем, что в более благоприятных условиях произрастания молодые особи быстрее развиваются и скорее достигают половозрелого состояния, у половозрелых же особей перерывы в цветении случаются реже и бывают менее длительными. Из изученных нами ценозов наиболее благоприятные условия для произрастания ветреницы были на коротконожковом лугу. Здесь в составе ее популяции было отмечено наибольшее число генеративных особей. Наихудшим условиям для произрастания ветреницы соответствовало наименьшее содержание в ее популяции генеративных особей. По доле генеративных особей в составе популяции или по доле процента их от общего числа взрослых особей можно, следовательно, судить о степени соответствия условий обитания экологическому оптимуму изучаемого растения, о его жизненном состоянии. Очень показательным процентное содержание в составе популяции прематурных особей. Оно характеризует темпы превращения ювенильных растений во взрослые. Чем быстрее ювенильные особи превращаются во взрослые, тем меньше участие прематурных особей в составе популяции, и наоборот.

В соответствии с этим, основываясь на данных, приведенных в таблице, можно заключить, что развитие ювенильных особей в коротконож-

<sup>1</sup> Вывод о сравнительно малом изменении процента содержания ювенильных растений в составе популяций от ценоза к ценозу не согласуется с данными, полученными нами в 1943 г. (Рабогнов, 1945). Это объясняется тем, что в 1943 г. учет ювенильных особей достаточно точно был проведен лишь на 2 типах: на остепненном и на злаково-разнотравном. На остальных же типах учет их проведен неточно или вовсе не проводился (дестроовсяничник и высокогравье). На последних двух типах учитывались лишь прематурные особи, которые отнесены были к группе растений с ювенильными листьями. Кроме того, учет особей для большинства типов был проведен на небольшой площади, видимо, недостаточной для точного выявления состава популяции.

Численность и состав популяций ветреницы пучковой на различных типах субальпийских лугов (наблюдения 1945 г.)

Типы лугов	Научение площади	Число особей	Число особей в пере- счете на 100 кв. м	Число генеративных особей	То же в процентах от общего числа особей	Число вегетативных особей	То же, в процентах	Число прематурных особей	То же, в процентах	Число ювенильных особей	То же, в процентах	Общее число взрослых особей	Процент генеративных особей от общего числа взрослых
I. Остепненный луг на юго-восточ- ном склоне (Асс. <i>Bromus variegatus</i> + разнотравье + <i>Carex humilis</i> )	50	625	1250	93	14.9	199	31.8	55	8.8	278	44.5	347	26.8
II. Разнотравный луг на северном склоне (Асс. <i>Anemone fasciculata</i> + <i>Ranunculus acrop.</i> + <i>Astrantia</i> <i>Bieberst.</i> + <i>Polygonum carneum</i> )	34	2004	5890	95	4.7	509	25.4	259	12.9	1141	57.0	563	11.0
III. Разнотравно-коротконожковый луг в ложбине на крутом юго- восточном склоне (Асс. <i>Brachypodium pinnatum</i> + <i>Anemone fas-</i> <i>sciculata</i> + др.) . . . . .	30	3814	1280	116	30.0	53	13.5	5	1.3	210	54.7	174	66.2
IV. Пестрооцветный на крутом юго-восточном склоне (Асс. <i>Festuca varia</i> + <i>Carex humilis</i> )	50	410	820	75	18.2	113	27.5	25	6.1	197	48.2	213	35.0
V. Пустошный луг на плоской вер- шине (Асс. <i>Bromus var.</i> + <i>Festuca</i> <i>varia</i> + <i>Inula gland.</i> + <i>Betonica</i> <i>grand.</i> + <i>Rhytidium rugosum</i> ) . . .	50	243	486	12	5.0	80	33.0	25	10.3	126	51.7	117	10.2

ковом лугу идет очень быстро, а на пустошном и разнотравно-злаковом лугу — очень медленно. В некоторых случаях к числу прематурных особей можно ошибочно отнести взрослые угнетенные растения. Число таких вторично прематурных особей, за редким исключением, обычно невелико. Оно не может сколько-либо существенно изменить процентное содержание прематурных растений в составе популяции.

Судя по данным, приведенным в таблице, относительное число ювенильных особей мало показателью для состава популяций ветреницы в отдельных ценозах, несмотря на существенные различия в числе генеративных особей и в их семенной продуктивности, а следовательно, и в числе семян, опадающих на поверхность почвы. Повидимому, это можно объяснить тем, что длительность пребывания ветреницы в ювенильном состоянии в отдельных ценозах различна. Там, где условия произрастания для ветреницы особенно благоприятны, число опадающих на поверхность почвы семян и число возникающих всходов особенно велико. Однако ювенильные растения здесь или быстро превращаются во взрослые растения или отмирают, в силу чего число их не бывает очень большим. С другой стороны, в условиях менее благоприятных для произрастания ветреницы, число опадающих семян и число возникающих ежегодно всходов невелико. Однако молодые растения развиваются медленно. Длительность пребывания их в ювенильном состоянии значительна. Поэтому общее число ювенильных растений, несмотря на небольшое число ежегодно возникающих всходов, может быть относительно большим. Таким образом, резюмируя изложенное выше, можно сказать, что в изученных ценозах популяции ветреницы отличаются друг от друга в основном по участию в них генеративных и прематурных особей. То же отмечено при изучении состава популяций порезника горного. Дальнейшие исследования покажут — насколько применим этот вывод к другим растениям и к другим типам лугов.

Из данных, приведенных в таблице, видно, что между численностью популяции ветреницы и ее составом зависимости нет. Сильно отличающиеся по численности популяции ветреницы на пустошном и на разнотравно-злаковом лугах сходны по составу. Наиболее сходные по численности популяции ветреницы на остепненном и на коротконожковом лугах существенно отличаются по составу. Таким образом, численность популяции не может служить косвенным показателем ее состава.

Судя по значительному участию в популяциях ювенильных и прематурных особей, на пустошном и разнотравно-злаковом лугах возобновление ветреницы идет нормально. Состав популяций ветреницы на этих лугах сходен, но численность различна. На основании этого можно заключить, что при примерно одинаковом жизненном состоянии растение в одних экологических и ценотических условиях может достигать значительно большей численности, нежели в других.

На основе приведенных в таблице данных можно также заключить следующее.

- 1) Во всех изученных ценозах семенное возобновление ветреницы происходит нормально, на что указывает значительное число ювенильных и прематурных особей.
- 2) Превращение ювенильных особей во взрослые в отдельных ценозах идет с различной скоростью, о чем можно судить по различиям в доле прематурных особей в составе популяций.

В связи с изменением метеорологических условий по годам происходит изменение фенотипического состава популяций. Так же, как и изменения в обилии видов, изменения фенофазного состава, видимо, происхо-

дят в определенных специфических для каждого типа ценоза пределах. Значительно более существенные изменения происходят под влиянием деятельности человека.

## ПОПУЛЯЦИИ И СИНУЗИИ

Вопрос о строении ценозов изучен недостаточно полно. Наибольшее внимание уделялось и уделяется изучению их синузидальной структуры. Наличие в ценозах особых пространственно-разделенных структурных образований было известно еще Кернеру и отмечалось впоследствии рядом исследователей.<sup>1</sup>

Однако лишь Гамс (Gams, 1918) достаточно полно обосновал необходимость выделения и изучения таких структурных образований и предложил назвать их синузидами. Отдельные исследователи в понятие синузид вкладывают различный смысл и по-разному их определяют. Наиболее целесообразно вслед за В. Н. Сукачевым (1934, 1935) понимать под синузидами «пространственно или во времени разграниченные и экологически и фитоценологически обособленные группировки внутри ценоза».

Синузиды признаются за структурные элементы ценозов (Дю-Риз, 1930; Сукачев, 1934). Некоторые исследователи необоснованно считают, что синузиды являются основными единицами растительности, и потому они должны быть основными объектами изучения в фитоценологии (Дю-Риз, 1930; Липмаа, 1933, 1939). Изучением синузид занимались многие фитоценологи, однако вопрос о синузидальной структуре ценозов до сих пор изучен весьма неполно. Нет еще ясности в определении объема синузид и в дальнейшем их расчленении. Большим недостатком в изучении синузидальной структуры ценозов является формальный морфологический подход к выделению их, главным образом, на основе положений надземных органов растений или их зимующих почек. Это, несомненно, связано с малой изученностью корневых систем, их сезонной активности, а также с неразработанностью вопроса о средах, соответствующих отдельным синузидам в ценозе. Поскольку ценозы представляют единое целое с местообитанием (биогеоценоз Сукачева, 1942, 1944, 1945), постольку, выделяя в них экологически и биоценологически однородные группы организмов, т. е. синузиды, следует и в местообитании провести соответствующие расчленения.

Свойственную каждой синузиде среду Липмаа (1945) называет местообитанием. Это нельзя признать правильным, так как местообитанием принято называть среду ценоза в целом. Поэтому целесообразно для обозначения среды, занимаемой синузидами, использовать термин, применяемый зоологами, — «экологическая ниша» [Кашкаров (1945) и др.].

Можно принять, что каждой синузиде в ценозе свойственна особая, отличающаяся от других «экологическая ниша». Экологические ниши в применении к растениям следует понимать как пространственно отграниченные части местообитания как над почвой, так и в почве, которые занимаются в определенное время деятельными органами (листьями, активной частью корневой системы) растений, относящихся к особым, обособившимся в процессе развития геобиоценоза группам. Синузиды, следовательно, представляют собою группы организмов, занявших в процессе развития биогеоценоза определенные экологические ниши.

Так как синузиды сформировались в результате длительного отбора наиболее приспособленных к данным условиям растений, в частности

<sup>1</sup> Историю вопроса смотри у Дю-Риз (Du Rietz, 1930).



отбора растений, приспособленных к взаимному дополнению в использовании среды, то дальнейшее расчленение их следует проводить по различиям в использовании среды и в воздействии на среду отдельных групп растений, входящих в состав синузий.

Помимо синузий в фитоценологии не выделяется других структурных единиц. Между тем, в действительности ценозы состоят из популяций отдельных видов. Поэтому популяции следует также рассматривать как структурные единицы ценозов. Между синузиями и популяциями имеется некоторое сходство, но есть и существенные различия.

1) Популяции, как и синузии, формируются в процессе развития биоценозов.

2) Популяции образованы особями одного вида, в то время как в состав отдельных синузий может входить как один, так и многие виды.

3) Синузия — группа особей, однородных в биологическом отношении, занимающих одну и ту же экологическую нишу. Популяция — совокупность особей одного и того же вида, различающихся в силу отличия в возрасте и жизненном состоянии по своим биологическим свойствам и занимаемым ими экологическим нишам. Всем особям популяции, однако, свойственна способность со временем при известных обстоятельствах занять одну и ту же экологическую нишу и войти в состав одной и той же синузии.

4) В состав синузии обычно входит лишь часть популяции или части популяций, в то время, как одна и та же популяция может входить в состав нескольких синузий.

5) Границы синузий часто условны. Не во всех ценозах синузимальная структура выражена достаточно отчетливо. Все это допускает различия в понимании их сущности и объема. Эти трудности отсутствуют при изучении популяций.

Изучение популяций как структурных элементов ценоза не может, конечно, заменить изучения синузимальной структуры. То и другое необходимо для более полного познания сложения ценозов. В то же время изучение популяций может помочь в более четком выявлении границ синузий, а также при определении их устойчивости.

По числу синузий, в состав которых входят особи, образующие популяции, можно различать одно-, двух-, и т. д. синузимальные популяции. В травянистых ценозах, например, наиболее часты трехсинузимальные популяции, так как особи травянистых растений входят обычно в состав трех синузий: а) внутрпочвенный; б) синузии растений, занимающих приземный слой воздуха и верхние горизонты почвы; в) синузии или группы синузий высокорослых травянистых растений, занимающих не только и не столько верхние, но и более глубокие слои почвы.

В состав внутрпочвенной синузии входят жизнеспособные семена, всходы, ведущие подземный образ жизни, особи, находящиеся в состоянии вынужденного покоя. В состав приземной синузии входят всходы и ювенильные растения. Взрослые растения участвуют в образовании основной синузии травянистых растений.

Более редко, повидимому, на лугах встречаются двух-синузимальные популяции, состоящие из всходов и ювенильных растений, входящих в состав припочвенной синузии, и взрослых особей, образующих основную синузию. Сюда относятся популяции растений, семена которых не обладают способностью длительно сохранять всхожесть и обычно прорастают сразу после опадения на поверхность почвы. Еще более редки на лугах односинузимальные популяции. К ним можно отнести популяции

некоторых низкорослых трав, размножающихся исключительно вегетативным путем, например *Lysimachia Nummularia*.

Сюда также относятся популяции регрессивного типа, состоящие лишь из жизнеспособных семян или лишь из особей, пребывающих в состоянии вынужденного покоя.

Против отнесения особей одного и того же вида к различным синузиям можно сделать возражения, исходя из того, что пребывание особей в составе внутрипочвенной и припочвенной синузии является временным, и при благоприятных условиях молодые особи превратятся во взрослые и займут место в основной синузии. Встает также вопрос, можно ли говорить об участии вышедших растений, в частности трав, в синузии внутрипочвенных организмов. На оба вопроса следует ответить утвердительно. Семя представляет собой живой организм, пребывающий в состоянии покоя. Оно дышит, следовательно, изменяет газовый состав почвенного воздуха. Его поверхность выделяет вещества, препятствующие поселению на нем микроорганизмов. Следовательно, семя, хотя и слабо, проявляет свою жизнедеятельность, изменяет среду и тем самым участвует в жизни других организмов, ведущих внутрипочвенный образ жизни. В процессе же прорастания это влияние становится еще более значительным. Подземный же образ жизни у всходов некоторых растений может быть достаточно длительным. Например у некоторых орхидных он длится три года [Кэртис (Curtis), 1943].

Неосновательны возражения против отнесения особей одного и того же вида к различным синузиям благодаря временному характеру пребывания молодых особей во внутрипочвенной и припочвенной синузиях. Многие особи отмирают, не переходя в состав следующей синузии, поэтому пребывание их в составе внутрипочвенной или припочвенной синузии не является «временным». Кроме того, длительность пребывания в этих синузиях может быть значительна. Нередко особь пребывает во внутрипочвенной или в припочвенной синузии не меньше, а иногда даже большее время, чем в основной синузии. Например семена многих растений могут пребывать в жизнеспособном состоянии в почве десятки лет. Пребывание в ювенильном состоянии может длиться 10—20 лет. Исходя из этого, отнесение особей одного и того же вида к различным синузиям можно считать вполне обоснованным. Переход особей в процессе онтогенеза из одной синузии ценоза в другую является одной из причин отсутствия резких границ между синузиями в некоторых ценозах. Изучение этого перехода может доставить ценный материал для выяснения механизма устойчивости и изменчивости синузий.

## СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ И ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЕ ОПТИМУМЫ РАСТЕНИЙ

Распределение видов и их роль в ценозах, а следовательно, численность и состав их популяций определяются тремя группами факторов (Шенников, 1938, 1942): а) биологическими свойствами вида, б) характером физической среды, в) биологическими свойствами других организмов, во взаимных отношениях с которыми особи вида находятся в ценозе. Кроме того, несомненное значение имеет время, в течение которого вид существует в ценозе.

Зависимость растений от своих соседей может сильно изменяться с возрастом. Так, на пустошном лугу для популяции ветреницы пучковой характерно наличие большого числа ювенильных и слабо разви-

тых, близких к прематурным взрослых особей, наряду со сравнительно небольшим числом взрослых пышно развитых особей (см. таблицу). Такой состав популяции, повидимому, характерен для многих растений, размножающихся лишь семенами, в ценозах с хорошо развитым моховым покровом, но со слабым задержанием почвы. Окружение сплошным покровом мхов (*Pleurozium Schreberi*, *Rhytidium rugosum*) неблагоприятно для развития и для роста молодых растений ветреницы. Поэтому они длительное время пребывают в ювенильном, прематурном и угнетенном взрослом состояниях, очень медленно увеличивая свою вегетативную мощность. Однако, приобретая способность развивать надземные органы определенной мощности, они начинают отрицательно влиять на моховой покров. Мхи близ кустов ветреницы постепенно исчезают. С этого момента развитие ветреницы идет быстро, вегетативные и генеративные органы могут достигать значительной мощности.

По вопросу о значении длительности пребывания вида в ценозе для определения численности и состава его популяций необходимо отметить следующее.

1) Долговечность, а также длительность отдельных периодов жизни растений в естественных ценозах измеряются значительными промежутками времени. Поэтому нормальный состав популяция может приобрести лишь спустя значительное время после внедрения вида в ценоз.

2) Отдельные виды могут принимать участие в образовании ряда ценозов, существовавших на одном и том же участке территории и последовательно сменявших друг друга. Пребывание их в прошлом в других ценозах при иных экологических условиях может отразиться на составе популяции в настоящее время.

А. П. Шенниковым (1942) введены понятия экологического и фитоценологического оптимумов растений. Установление их, несомненно, должно базироваться на изучении численности и состава популяций. При изучении естественных ценозов представляется возможным говорить лишь о большем или меньшем соответствии изучаемого ценоза экологическому оптимуму того или иного растения. Соответствие условий ценоза экологическому оптимуму растения точнее всего можно определить по составу его популяции. Чем больше отношение генеративных особей к общему числу взрослых растений, при одновременном наличии молодых особей различного возраста, характеризующих нормальный ход возобновления, тем больше условия ценоза соответствуют экологическому оптимуму растения.

Необходимо, однако, отметить, что установление соответствия экологическому оптимуму по составу популяций часто бывает возможно лишь на основе многолетних наблюдений. Многие растения цветут не ежегодно, периодически (ряд деревьев, а из трав — чемерица), причем периодичность цветения меняется от места к месту. Годы массового цветения растений на различных местообитаниях могут не совпадать.

Следует также иметь в виду, что отсутствие подроста не всегда обусловлено экологическими факторами. Иногда подрост уничтожается животными.

Нельзя основываться в определении экологического оптимума на длительности жизни растений. Для двухлетних и многолетних монокарпиков установлено, что, чем более благоприятны условия произрастания, тем быстрее они развиваются и тем короче их жизнь. В то же время быстрота развития не всегда характеризует соответствие экологическому оптимуму. Наблюдаются случаи преждевременного развития растений в результате их повреждения. Не наблюдается корреляции между быстро-

той развития и длительностью жизни, с одной стороны, и мощностью вегетативных и генеративных органов растений, — с другой. Например порезник горный на сходных по степени задернения почвах в различных ценозах может одинаково быстро развиваться и иметь одинаковую длительность жизни, существенно отличаясь, однако, по мощности своих вегетативных и генеративных органов.

У многих растений, размножающихся вегетативно, условия, оптимальные для генеративного размножения, отличаются от оптимальных условий размножения вегетативным путем. Целесообразно в таких случаях различать эти два экологических оптимума.<sup>1</sup>

По А. П. Шенникову (1942) фитоценотический оптимум «измеряется относительным обилием особей вида среди конкурентов в ценозе, степенью его господства и устойчивости в ценозе». Для эдификаторов, — растений, обладающих большой конкурентной мощностью и средообразующей способностью под фитоценотическим оптимумом следует понимать такие условия, при которых отдельные особи данного вида в своих надземных или подземных частях образуют сомкнутый покров, при которых численность популяции определяется взаимными отношениями между особями одного и того же вида. Такое положение может реализоваться, однако, в довольно различной обстановке. При более благоприятных условиях в силу значительной мощности отдельных особей взаимное влияние между ними осуществляется при большем расстоянии друг от друга, в результате чего численность особей на единицу площади не может быть большой. При менее благоприятных условиях мощность вегетативных органов растения снижается, что обеспечивает возможность совместного существования большего числа особей на единицу площади. Такое положение давно установлено при изучении лесных ценозов. Таким образом, фитоценотический (биоценотический) оптимум в зависимости от условий произрастания может характеризоваться различной численностью особей. Поэтому нельзя считать правильным утверждение, что фитоценотический оптимум характеризуется максимальной экземплярной плотностью (Шахов, 1945). В понятие фитоценотического оптимума А. П. Шенников (1942) справедливо вводит, помимо прочего, признак устойчивости вида, т. е. способность его возобновляться. Следовательно, фитоценотический оптимум должен характеризоваться не только численностью, но и составом популяции, в частности наличием подроста различного возраста, подтверждающего нормальный ход возобновления. Способность к возобновлению присуща для растений в довольно широких пределах их жизненного состояния. Конкретизируя высказанное выше положение, можно говорить о том, что биоценотический оптимум может характеризоваться различной численностью взрослых особей при наличии подроста, указывающего на нормальный ход возобновления растения в ценозе.

Сказанное выше можно демонстрировать на примере ветреницы пучковатой в изученных нами ценозах (см. таблицу). Ветреница входит в состав доминантов и в разнотравно-коротконожковом и в разнотравном ценозах. Численность ее особей в обоих ценозах, видимо, достигла предела. Мощность листьев и семенная продуктивность у особей ветреницы на разнотравно-коротконожковом лугу в несколько раз превышает такую у особей разнотравного луга. Численность же взрослых особей ветреницы на разнотравно-коротконожковом лугу примерно в 5 раз меньше, чем на разнотравном. На этом примере видно, что ценотический эффект

<sup>1</sup> Необходимость оценки жизненного состояния по двум показателям (по характеру развития генеративных и вегетативных органов) отмечает Л. Г. Раменский (1938).

растения зависит как от числа его особей, так и от их мощности. Максимальный же ценотический эффект, который должен соответствовать биоценотическому оптимуму, может быть реализован при различных сочетаниях численности и мощности особей.

## ПОПУЛЯЦИИ И ДИНАМИКА ФИТОЦЕНОЗОВ

Смены одних ценозов другими — широко распространенное явление. При возникновении ценозов на вновь образованных субстратах или на месте уничтоженных старых сложившихся ценозов, смена одного ценоза другим происходит вначале очень быстро, а затем все более и более медленно. На определенной стадии развития геобиоценоза создаются условия относительно устойчивого состояния ценозов. Развитие их в это время происходит настолько медленно, что нередко не улавливается при краткосрочных наблюдениях. Это привело к неверному выводу о существовании заключительных ценозов-климаксов [Клементс (Clements), 1916, 1936 и др.]. Достигнув относительной устойчивости, ценозы могут почти не менять своего облика по годам или, сохраняя устойчивость состава, претерпевать резкие изменения в своем облике и в обилии компонентов от года к году или от одного периода лет к другому. Последнее характерно для многих типов лугов. В некоторых случаях изменения в составе доминантов и во внешнем облике бывают настолько значительны, что один и тот же участок на основании описаний, проведенных в разные годы, может быть отнесен к различным ассоциациям (типам ценозов). На самом деле в связи с изменениями в метеорологических и прочих условиях здесь происходит не смена ценозов, а лишь смена состояний ценозов, подобно тому, как происходит смена аспектов по сезону. Поэтому можно говорить о наличии в ценозах помимо пространственно-отграниченных и сезонных синузий, синузий разногодичных (разновременных синузий Шенникова, 1944).

Устойчивость облика ценозов зависит от ряда причин.

а) От свойств эдификаторов ценозов. Ценозы, образованные древесными растениями, например, менее изменчивы по годам, нежели травянистые ценозы.

б) От устойчивости режимов местообитания. Имеются местообитания с резкой переменностью в увлажнении по годам, например западины, в то время как другие местообитания (например ключевины) характеризуются большой устойчивостью увлажнения.

в) От наличия в составе ценозов растительноядных животных, отличающихся резким колебанием в численности по годам (мышевидные грызуны, выедающие клеверы, и борщевики на лугах, некоторые насекомые и пр.).

Соответственно этому можно различать следующие ценозы.

1) Кратковременные, характеризующие временные, преходящие условия местообитания при начальных стадиях развития геобиоценозов. Они часто образованы малолетними растениями. Структура их несовершенна.

2) Длительно существующие, характеризующие длительно же существующие, медленно меняющиеся условия местообитания.

Среди них можно различать ценозы:

1) Устойчивые в результате характера их эдификаторов.

2) Устойчивые в результате постоянства режимов их местообитания. Характерно отсутствие в их составе разногодичных синузий.

3) Ценозы с изменчивым обликом по годам, характеризующиеся наличием разногодичных синузид.

4) Ценозы, характеризующиеся изменчивым обликом в силу воздействия животных компонентов.

Можно предположить, что каждая выделенная выше группа характеризуется отличным по составу популяций набором видов. Следует иметь в виду, что по мере развития биогеоценоза: а) возрастает интенсивность взаимных отношений, в частности конкуренции в ценозе; это положение во всяком случае верно для многих ценозов до достижения ими определенной ступени развития; б) возрастает число видов, участвовавших в развитии геобиоценоза.

В связи с увеличением интенсивности конкуренции в составе популяций происходят изменения в направлении усложнения их состава и увеличения участия в них в той или иной степени угнетенных особей. Так, популяции растений кратковременных ценозов, как правило, характеризуются отсутствием или малым участием в их составе ювенильных и прематурных особей, большим относительным числом генеративных особей среди взрослых. Нередко группа взрослых особей в большей своей части или целиком состоит из генеративных особей. По мере развития биогеоценоза увеличивается число растений, в популяциях которых все большее участие принимают ювенильные и прематурные особи, а в группе взрослых особей начинают все больше преобладать растения в вегетативной фазе. По мере увеличения возраста ценоза увеличивается также число растений, популяции которых состоят лишь из жизнеспособных семян или пребывающих в состоянии покоя корневищ и пр. Учитывая, что семена имеют определенную длительность жизни, а число новых видов, внедряющихся в ценоз, с возрастом его снижается, можно предположить, что максимальное число видов, представленных в ценозе лишь жизнеспособными семенами, достигнув определенного максимума, затем снижается. Косвенно это подтверждается наблюдениями Устинга и Гэмфри (Oosting and Humphreys, 1940) над содержанием жизнеспособных семян в почвах одного сукцессионного ряда ценозов.

Ценозы с изменчивым обликом по годам характеризуются наличием большего числа видов, в популяциях которых большей удельный вес имеют взрослые особи в различной степени угнетенности (вплоть до особей, находящихся в периоде вторичного покоя).

## ТИПЫ ПОПУЛЯЦИЙ

В настоящее время представляется возможным несколько детализировать предложенную ранее (Работнов, 1945) схему типов популяций. Можно различать следующие типы популяций.

### 1. Популяции инвазионного типа

Растение находится в процессе обоснования (приживания) и не завершает в ценозе полного цикла своего развития.

1) Популяция состоит лишь из семян, занесенных извне. Возможен вариант: семена занесены в ценоз давно, но не смогли прорасти, хотя и не потеряли своей жизнеспособности.

2) Популяция состоит лишь из жизнеспособных семян и всходов (ювенильных растений) или только из всходов.

а) Всходы погибают в силу неблагоприятных экологических условий для их приживания.

б) Всходы погибают благодаря уничтожению их животными, под влиянием скашивания и прочих причин, связанных с деятельностью человека.

в) Переход всходов во взрослые растения не произошел благодаря краткости периода с начала инвазии.

3) Популяция состоит лишь из всходов и взрослых, находящихся в вегетативном состоянии растений или только из взрослых вегетативных особей (появление новых особей происходит за счет заносных диаспор).

а) Переход в генеративную фазу невозможен вследствие неблагоприятных для внедряющегося вида экологических и прочих условий.

б) Переход в генеративную фазу не произошел благодаря краткости периода с начала инвазии.

## II. Популяции нормального типа

Растение полностью заканчивает в ценозе свой жизненный цикл — от прорастания до образования семян.

1. Популяции однолетников, состоящие нормально из жизнеспособных семян и генеративных особей.

2. Популяции многолетних монокарпиков, состоящие нормально из жизнеспособных семян, всходов, ювенильных растений, взрослых вегетативных, не достигших половозрелого состояния особей, генеративных особей.

3. Популяции поликарпиков, отличающиеся от популяций многолетних монокарпиков тем, что в их составе, помимо перечисленных, обычно группа половозрелых особей, находящихся временно в вегетативном состоянии. Кроме того, в состав популяции поликарпиков могут входить особи, находящиеся в состоянии постгенеративной вегетации.

а) Популяции устойчивого состава, характеризующиеся относительно устойчивым составом по годам.

б) Популяции неустойчивого состава характерны для растений местообитаний, отличающихся неустойчивыми по годам режимами среды. Состав популяций от года к году или, чаще, от одного периода лет к другому может сильно меняться. Годы или периоды лет, когда условия среды благоприятны для данного растения, характеризуются нормальным составом его популяции (от всходов до генеративных особей). В другие годы или периоды лет, когда условия среды неблагоприятны для данного вида, популяция его состоит в массе из угнетенных особей, нередко лишь из особей, находящихся в состоянии вторичного покоя.

Эта группа популяций разбивается на ряд вариантов.<sup>1</sup>

Устойчивые популяции нормального типа можно разделить на группы по ряду признаков.

1. По предельному возрасту особей.

а) Популяции, в состав которых входят особи, достигшие предельного для данных условий возраста.

б) Популяции, в составе которых нет особей, достигших предельного для данных условий возраста (этот вариант, по видимому, широко распространен).

2. По выраженности непрерывности процесса возобновления.

а) Популяции разновозрастные, характеризующие непрерывно идущий процесс возобновления (видимо широко распространенный вариант в луговых ценозах).

<sup>1</sup> Можно выделить популяции, численность и состав которых резко меняются по годам в зависимости от степени интенсивности воздействия животных.

б) Популяции одновозрастного состава. Группа взрослых растений состоит из особей одного возраста. Иногда популяция состоит из нескольких (немногих) групп одновозрастных особей. Такие популяции характерны для ценозов, где благоприятные условия для возобновления реализуются не каждый год, а периодически (некоторые лесные ценозы, пустыни).

3. По степени соответствия условий ценоза экологическому оптимуму растения.

а) Популяции экологически-оптимальных условий произрастания, характеризующиеся наличием большого относительного числа генеративных особей, малым относительным числом прематурных особей, отсутствием особей в состоянии вторичного покоя.

б) Популяции экологически мало благоприятных условий произрастания, характеризующиеся относительно небольшим числом генеративных особей, относительно большим числом прематурных или взрослых угнетенных особей. Возможно наличие особей в состоянии вторичного покоя.

Возможна дальнейшая детализация по наличию жизнеспособных семян, характеру их распределения в почве и прочим признакам.

### III. Популяции регрессивного типа

(Генеративное возобновление растения прекратилось)

1. Растение цветет и дает семена, но появляющиеся проростки гибнут, что ведет к отсутствию в ценозе подроста.

а) Всходы и ювенильные особи гибнут в силу неблагоприятных условий, созданных в ценозе взрослыми растениями.

б) Гибель подроста происходит в результате деятельности животных или человека.

в) Подрост гибнет благодаря изменению экологических условий в неблагоприятном для произрастания растения направлении.

2. Растение цветет, но не дает семян.

3. Растение утратило способность цвести и встречается лишь в вегетативной фазе (возможно подразделение по выраженности вегетативного размножения).

4. Растение встречается лишь в виде особей, находящихся в анабиотическом состоянии, или в виде жизнеспособных семян.

Популяции III<sub>3</sub> и III<sub>4</sub> можно отнести к типу реликтовых, так как большей частью они характеризуют растения, оставшиеся в виде пережитков ценозов, существовавших здесь в прошлом.

Популяции могут изменяться, переходить из одного типа в другой. Нормально процесс их развития происходит, начиная от инвазионного типа к нормальному, а затем к регрессивному. При известных условиях, в особенности при нарушении почвенного покрова, некоторые популяции регрессивного типа могут превращаться в популяции нормального типа. Более часто происходит превращение популяций типа III<sub>1а</sub> и III<sub>1б</sub> из регрессивных в нормальные при устранении причин, препятствующих приживанию всходов.

### ЛИТЕРАТУРА

- Даль В. И., 1913. Толковый словарь живого великорусского языка. 4-е изд. 2, СПб.  
 Дорфман В. А., А. А. Парамонов, И. А. Эскин, 1944. Общая биология. М.



- Кашкаров Д. Н., 1945. Основы экологии животных. 2-е изд. М.
- Лавренко Е. М., 1944. Очередные теоретические задачи советской геоботаники. Сов. бот., 4—5.
- Липмаа Т. М., 1946. О синузиях. Сов. бот., 14, 3.
- Парамонов А. А., 1945. Курс дарвинизма. М.—Л.
- Парк Т., 1939. Аналитическое изучение популяции животных и его отношение к общей биологии. Усп. совр. биол., 10, 2.
- Работнов Т. А., 1945. Биологические наблюдения на субальпийских лугах Северного Кавказа. Бот. журн. СССР, 30, 4.
- Раменский Л. Г., 1938. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.—Л.
- Северцов С. А., 1941. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.—Л.
- Сукачев В. Н., 1934. Что такое фитоценоз. Сов. бот., 5.
- Сукачев В. Н., 1935. Терминология основных понятий фитоценологии. Сов. бот., 5.
- Сукачев В. Н., 1942. Идея развития в фитоценологии. Сов. бот., 1—3.
- Сукачев В. Н., 1944. О принципах генетической классификации в биоценологии. Журн. общ. биол., 5, 4.
- Сукачев В. Н., 1945. Биоценология и фитоценология. ДАН СССР, 47, 6.
- Ушаков Д. И. (ред.), 1938. Толковый словарь русского языка, 2. М.—Л.
- Фридерикс К., 1932. Экологические основы прикладной зоологии и энтомологии. М.—Л.
- Шахов А. А., 1945. Экологическая и фитоценологическая области солончакового ценоза. Бюлл. Моск. общ. исп. прир., Отд. биол., нов. сер., 50, 3—4.
- Шенников А. П., 1938. Дарвинизм и фитоценология. Сов. бот., 3.
- Шенников А. П., 1941. Луговедение. Л.
- Шенников А. П., 1942. Природные факторы распределения растений в экспериментальном освещении. Журн. общ. биол., 3, 5.
- Clements F. E., 1916. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Washington.
- Clements F. E., 1936. Nature and structure of climax. Journ. Ecol., 24.
- Curtis J. T., 1943. Germination and seedling development in five species of *Cypripedium* L. Am. Journ. Bot., 30, 3.
- Du Rietz G. E., 1930. Vegetationsforschung auf soziationsanalytischer Grundlage. Abderhaldens Handb. biolog. Arbeitsmeth. Abt. XI, 5.
- Gams H., 1918. Prinzipienfragen d. Vegetationsforschung. Vierteljahrss. natur. Ges. Zürich, 36, 3—4.
- Lippmaa T., 1933. Grundzüge der pflanzensoziologischen Methodik nebst einer Klassifikation der Pflanzenassoziationen Estlands. Acta Inst. et Horti Bot. Univ. Tart., 3, 4.
- Lippmaa T., 1939. The unistratal concept of plant communities (the Unions). Am. Mid. Nat., 21, 1.
- Oosting H. J. and M. E. Humphreys, 1940. Buried viable seeds in a successional series of old field and forest soils. Bull. Torr. Bot. Club, 67, 4.
- Pearl R., 1937. On biological principles affecting populations: human and other. Am. Nat., 71.

## КЛАССИФИКАЦИЯ ЗЕМЕЛЬ ПО ИХ РАСТИТЕЛЬНОМУ ПОКРОВУ

Л. Г. Раменский

1. Развивающееся социалистическое сельское и лесное хозяйство СССР предъявляет все возрастающие требования к пониманию и знанию природных ресурсов нашей страны, в том числе земель и их естественной продукции (леса, пастбища, сенокосы). Схематичное и неполное, одностороннее знание угодий сейчас, в четвертой Сталинской пятилетке, уже не может нас удовлетворить: в плане предстоящих великих преобразований природы нам надо знать и глубоко понимать явные и скрытые (потенциальные) природно-хозяйственные особенности площади каждого землепользования, каждого хозяйственного участка в его пределах.

2. Направленность и научный уровень исследования и учета земель, как в зеркале, отражаются в выделении и характеристике учетных единиц и в образуемой этими единицами системе — классификации. Построение классификации — один из самых ответственных моментов научной работы в области исследования угодий. Сейчас проблема классификации земель приобрела исключительное значение и остроту в связи с паспортизацией пастбищ и сенокосов. Формулируем общие требования к построению и содержанию классификации вообще и специально к классификации земель.

а) Каждый реальный предмет многогранен, может рассматриваться в различных направлениях — в его формах, внутреннем устройстве, функциях, в его географическом распределении, в историческом развитии и т. д. Это замечание справедливо и в отношении территории (земель), почв, растительности. В связи с многосторонней неисчерпаемостью объектов нет и не может быть единой всеохватывающей классификации их, пригодной на все времена и потребности; да и не нужна такая классификация. Мы нуждаемся в строго целенаправленных классификациях, служащих разрешению определенных научных и хозяйственных задач.

б) Классификация должна быть основана в первую очередь на существенных признаках, относительно устойчивых и в то же время управляющих целыми комплексами других частных признаков. Она должна с возможной полнотой отражать внутренние связи показателей.

в) Классификация должна отражать объект в его целостности и в движении, в его диалектическом противоречивом развитии, она должна быть динамична, обнимая как количественные, так и качественные изменения объектов. Единицы классификации относительно устойчивые должны быть четко ограничены от их изменчивых текущих состояний.

г) Производственно направленная классификация должна быть многостепенной, допускающей, смотря по потребности, любую детализацию и, наоборот, широкое обобщение и схематизацию. При этом си-

стема должна быть логически выдержанной, без сбивчивости и путаницы критериев в различных ее частях.

д) Классификация должна быть открытой, допускающей ее дальнейший рост по мере накопления новых материалов и дающей возможность научно обоснованной интерполяции и экстраполяции (классическим примером такой классификации является периодическая система элементов Менделеева).

е) В основании разработки классификации должны лежать объективно обоснованные приемы систематизации конкретных объектов и обобщения их признаков. Эти приемы должны обеспечить единообразие, непосредственную сравнимость и доступность взаимной увязке местных, региональных классификаций. На таких же объективных приемах должна основываться диагностика, типировка конкретных объектов по установленной классификации.

3. Наметим основные особенности полноценной природно-хозяйственной классификации земель, главным образом, естественных угодий. Первой задачей, возникающей при подходе к естественным кормовым и лесным угодьям, является задача таксационная — учета и оценки доставляемой этими угодьями полезной продукции. Эта задача сводится к определению урожайности, запасов древесины, качества древесины или кормовой массы, целесообразных и возможных сроков эксплуатации (выпаса, сенокосения), кормовой специфичности травостоев, фауны деревьев и т. д. Систематизируя эти данные, получаем таксационные разряды и группы угодий. Задача таксации (понимаемой в приведенном смысле, отвечающей практике лесоводства) кажется простой и чисто технической. Однако это не так: урожай пастбищ и сенокосов, зарослей ягодников и т. д. из года в год сильно колеблется, различно в разных природных условиях; изменчиво во времени и качестве их. Урожайность, т. е. способность давать урожай определенного среднего уровня с характерными колебаниями по годам, — сложное динамическое явление; чтобы его понять и овладеть им, нужно глубоко проникнуть в условия и ход жизни растительности. Это тем более необходимо, что уровень урожайности, качество урожая, сезонность использования — все эти показатели могут быть радикально изменены нередко за 2—3 года нормированного выпаса, отдыха и т. д. Таким образом, мы никак не можем ограничиваться простой регистрацией продуктивности угодий, не имеем права решать этот вопрос статически, в виде неподвижной характеристики угодья. А динамическая трактовка явления уводит нас далеко за пределы описательной чисто ботанической интерпретации. Мы должны в результате исследований дать хозяйству наметку возможных улучшений угодий поверхностными и интенсивными мероприятиями, а для этого никак нельзя ограничиться описательно-ботанической и учетной характеристикой угодья. Любое изменение режима использования, любое мероприятие оказывает прямое или косвенное влияние одновременно на растительность и на почву, на водный баланс, на микроклимат площади и т. д. Все эти моменты стоят друг с другом в неразрывной связи, образуя в своей совокупности одно природно-хозяйственное целое — фацию или биогеоценоз (Сукачев, 1942). Это обязывает к комплексному всестороннему анализу угодий и к комплексно обоснованной классификации их. Каждый тип, каждое подразделение классификации должно иметь выражение и в растительности (дикой и культурной — состав, урожайность, сорняки и пр.) и в почвах, в особенностях залегания в ландшафте и т. д. Нужны не классификации почв, растительности, местоположений и пр., разрозненные и лишь механически друг на друга накладываемые, нужна

классификация земель во всем многообразии и единстве их комплексной характеристики.

4. Комплексная установка в классификации и вообще в типологии земель декларировалась неоднократно; нет недостатка и в попытках ее осуществления. Однако до сих пор она не стала господствующим течением, последовательно проводимым, вплоть до детальнейших единиц территории. Этому несколько причин. Одна из них — традиции и навыки специализации работников в пределах узких дисциплин. До сих пор большинство геоботаников работает в отрыве от почвоведов и сами они в почвах не разбираются — и наоборот; то же относится к гидрологам, климатологам и т. д. Этой научной «функционалке» дают иногда принципиальное обоснование: объекты каждой дисциплины должны изучаться и систематизироваться по признакам этих объектов: растительность — по признакам ботаническим, почвы — по их особенностям и т. д. В такой общей формулировке принцип верен, но ведь это не значит, что объекты должны изучаться и систематизироваться в отрыве от факторов, их порождающих, что часть (растительность, почва) может рассматриваться вне ее порождения целым (биогеоценоз, фация), а на практике именно так оборачивается приведенный принцип. В результате — недиалектическое, формальное разрешение проблемы классификации, производственно бесперспективное (примеры ниже). Единицы растительного покрова должны получить четкую ботаническую характеристику, но не изолированно, а на основе глубокой увязки их с условиями местообитания и другими факторами (аналогично — почвы, местоположения).

Недостаточно сказать «комплексно», «всесторонне», надо выдвинуть ведущий момент, который должен стать основой построения классификации. Этот ведущий момент должен придать классификации внутреннее единство, он должен стать основным критерием в процессе систематизации объектов. Глубокая и детальная увязка всех разнородных показателей — ботанических, почвенных, условий местоположения и т. д. станет возможной лишь тогда, когда все они будут переведены и оценены в величинах одного порядка. Пока этого нет, мы не овладели комплексом, он остается для нас агрегатом, грудой сведений. Незавершенность принципа и метода этой унификации показателей является едва ли не главным затруднением, задерживающим развитие комплексной типологии земель.

5. Наметим отправные точки разрешения поставленного вопроса о ведущем начале и едином мериле разнородных показателей. Каждая территория может быть охарактеризована с различных сторон. 1) Морфологическая (в широком смысле) характеристика: состав, строение, формы растительного покрова, почвы, условия местоположения и пр. 2) Ценобиотические особенности: развитие и взаимодействие организмов биоценоза друг с другом и с внешней средой; влияния культуры на эти процессы. 3) Экологизм, уклад непосредственно действующих режимов местообитания (теплового, водного, питательного, аэрации и т. д.) — угодье как экотоп. 4) Приуроченность к определенным топологическим условиям, анализ экотипов, сочетаний непрямым условий (геоморфология, почвообразующая порода, окружение другими компонентами ландшафта и пр.). 5) Генетические отношения и направления смены, метаморфоза угодья, сукцессии его растительности: ее развитие на месте срубленного леса, усохшего болота, заброшенной пашни, пожарища, явления заболачивания, засоления, истощения почвы, развития дернового процесса и т. д. 6) Географизм, приуроченность типа к определенным территориям, его географический ареал и ландшафтная приуроченность внутри ареала.

7) Филогенетические (геолого-исторические) отношения: особенности, накладываемые на почву и растительность угожья историей развития местности, ее флоры и фауны, а также векового воздействия человека. 8) Таксационная характеристика угожья как источника полезного продукта (см. выше). 9) Потребность угожья в определенных улучшениях, пути и возможности их проведения (бонитировка и перспективно-хозяйственная оценка угожий).

Из перечисленных сторон две последние, дающие угождю непосредственную производственную характеристику и оценку, самые важные, они — цель исследований. Но в то же время они представляют конечное звено исследования, являясь хозяйственной таксационной и бонитировочно-перспективной группировкой уже установленных учетных единиц. Это результативный этап работ, в основу классификации кладутся иные моменты. Какие же из всех перечисленных? Нетрудно видеть, что интересам перспективной производственной характеристики в первую очередь отвечает освещение угожья как местообитания с определенным укладом экологических факторов (режимов), непосредственно определяющих продуктивность угожья, состав естественной растительности, ассортимент, урожайность и устойчивость возможных культур, потребности в определенных улучшениях. Именно этот экологический принцип и должен быть положен в основу классификации и типировки угожий. Связь почв и растительности с экологическими режимами наиболее непосредственная, простая и строгая; поэтому и классификация на экологической основе является наиболее простой и стройной. Прямо действующие экологические режимы должны стать объединяющим принципом всех разнородных показателей, их единым мерилom. Климатические данные, гидрологические, почвы, растительность, культурные режимы и мероприятия — все эти ряды показателей станут непосредственно сравнимыми и органически увяжутся, пройдя экологическую оценку их эффективности, переведенные на единый язык экологических режимов.

6. Экологическое начало не может быть единственным основанием классификации. Во-первых, некоторые непрямые топологические и общеландшафтные условия имеют непосредственное хозяйственное значение (нахождение в горах, в пойме реки, крутизна склонов, каменистость почвы). Во-вторых, некоторые топологические условия создают специфические комплексы режимов и должны быть целиком, без расчленения по факторам, включены в систему. Так, вполне обоснованно разделение пустынь Средней Азии на песчаные, глинистые, каменистые («гаммады»), выделение каменистых склонов в горах и т. д.

Динамика, метаморфоз угожий, смены их растительности и почв легко укладываются в экологическую схему классификации как движение по рядам увлажнения (процессы заболачивания), активного богатства почвы (процессы выщелачивания и истощения почвы) и т. д. Некоторые специальные ряды смен прорабатываются как таковые, тоже становясь частью классификации (ряды пастбищной депрессии, демултации залежей, осветления лесного полога, зарастания сыпучих песков). Помимо экологических и топологических моментов (категории, которые, к сожалению, очень часто путаются), помимо явлений метаморфоза, для понимания растительного покрова и почв необходимо уделить внимание и другим вышеупомянутым моментам, отразив их и в классификации (ценобиотические отношения, географизм, вековые процессы развития территории и ее населения).

7. Экологическая систематизация земель не представляет новизны: в грубо обобщенном виде она содержится в установленных народом

категориях степей, лугов, болот, солончаков и т. д. Экологическими делениями являются категории лесов и лугов сухих, влажных, сырых, болотистых, болот олиготрофных, мезотрофных и евтрофных, почв солончаковатых, солончаковых, солончаков и т. д. Общеизвестны экологические классификации лесов А. Каяндера (Cajander, 1909, 1927) и В. Н. Сукачева (1930). Однако до сих пор нет классификаций, в которых экологический принцип был бы проведен до конца последовательно и детально с далеко идущим расчленением факторов. Влияние некоторых факторов, например сезонной переменности увлажнения, до сих пор весьма мало освещено и не нашло полного отражения в классификациях. Причина этого, несомненно, прежде всего в отсутствии метода, позволяющего тонко и на объективном основании различать и определять различные местообитания. Без этого метода типировка конкретных участков земель даже по довольно грубым грациям часто оказывается далеко недостоверной (пример ниже). На основании изложенного приходим к следующему выводу: природно-хозяйственная классификация земель должна строиться на экологической основе (по прямо действующим режимам среды) со включением основных энтопических (топологических) моментов, с учетом внутренней динамики и метаморфоза угодий, их хозяйственного состояния (стадия пастбищной дегрессии, сорняки, кочки, пни и т. д.), географизма филогенетических и геолого-исторических отношений. Градации экологических факторов, непосредственная регистрация которых требует длительных стационарных наблюдений, читаются по растительному покрову, почвам, энтопическим и культурным условиям на основе взаимной увязки всех этих показателей. При этом основным критерием в оценке условий местообитания, несомненно, должен быть состав и другие особенности растительного покрова как наиболее тонкого и понятного реагента на внешние условия, одновременно и творца их.

8. Приняв во внимание изложенное выше, приходим к следующей схеме построения классификации земель.

а) Основной единицей является комплексно характеризуемый природный тип угодья (земель), отражающий относительно устойчивый уклад экологических режимов, обусловленный климатом и особенностями энтопия (рельеф, почвообразующая порода и пр.).

б) Свойства типа определяются его положением в экорядах: температурном (по термическим зонам равнины и горным поясам), увлажнения и его переменности, поемности, активного богатства почвы, ее засоленности и др. (напряженность делювиального или аллювиального процесса, в пустынях — проницаемость почвы в зависимости от ее механического состава и уплотнения с поверхности). Тип делится на мелкие единицы того же порядка — разности, отвечающие мельчайшим грациям экологических режимов (ступеням рядов). Наоборот, широкие объединения экологических граций приводят к экологическим подклассам и классам типов (классы солончаковых незаливаемых лугов бореального климата, незасоленных глинистых субтропических пустынь и т. п.). Как уже отмечено, некоторые комплексы экологических режимов входят в экологическую систему типов без расчленения на режимы, целиком, в их обусловленности непрямими топологическими факторами (каменистые, песчаные почвы).

в) Каждый тип земель представлен семьей культурных (природных) изменчивых, переходящих друг в друга состояний или модификаций;

Одна из них — исходная или коренная, складывающаяся вне влияния человека (первобытный лес, целинная степь и пр.), другие — производные (например временные березняки и осинники на месте елового леса, послелесные луга, пашни, залежи). Среди производных различаем первичные и вторичные в различной мере окультуренные и культурные (Раменский, 1938). Исходя из практических соображений и ради краткости целесообразно называть типами также основные группы модификаций типов земель (лесные, луговые, пахотные). В таком случае тип земель в полном объеме (во всех его модификациях) должен быть назван синтипом. Например рамень (незаболоченный еловый лес на мезотрофной суглинистой почве), осинник, полевично-разнотравный луг, пашня на месте бывшей рамени — все эти продукты метаморфоза одной природной основы, одного экотопа, все эти типы (метаморфические или метатипы) гомологичны, являясь метаморфитами единого синтипа земель. Одним из основных признаков модификаций является их практическая (неполная) обратимость: залежь возвращается в состояние, близкое к целинной степи, заброшенный сенокос вновь зарастает лесом и т. д.

г) Каждый тип представлен рядом географических вариантов, климатических и флористических (образованных представителями генетически различных флор — бореальными, передне-азиатскими и т. д.).

д) Связь растительности и почв с топологическими условиями (энтопиями) непрямая и потому весьма разнообразная и сложная, не укладывающаяся в простую схему (если иметь в виду действительно наблюдаемое разнообразие отношений, а не только «типичные» случаи). В связи с этим, каждый экологически (по прямым факторам) определенный тип занимает набор разнообразных энтопий, тем более широкий, чем обширнее область, для которой прорабатывается классификация. Поэтому, чтобы не загромождать и чрезмерно не усложнять основной (экологической) классификации, топологическая характеристика земель должна быть самостоятельной, на основе ландшафтно-геоморфологического анализа страны и классификации ее энтопий. При этом целесообразно различить широкие топоклассы (местоположения пойменные, низинные, верховые или суходольные и т. д.), подклассы, топогруппы и подгруппы (сложенные юрскими глинистыми сланцами крутые южные склоны внутреннего Дагестана и т. п.). Объединить топологические и экологические признаки в одной классификации, комплексной и достаточно простой можно лишь в пределах небольших и очень однородных природных районов. В классификации широко региональные могут быть введены лишь топоклассы и подклассы.

е) Ряды смен, метаморфоза земель, частью отражены в сериях и образуемых ими семьях модификаций, частью читаются как пути движений по экологическим рядам типов, движений однофакторной или смешанной обусловленности. Примером первых может служить постепенное истощение почвы и связанное с ним изменение травостоя на суходольном сенокосе, примером смешанных — прогрессирующее заболачивание лесосеки и накоплением торфа и в силу этого с одновременным переходом от мезотрофных условий корневого питания к олиготрофным (к верховому сфагновому болоту). Экологическая схема типов и разностей позволяет предвидеть и находить в действительности громадное разнообразие типов и путей смен, давая картину несравненно более богатую содержанием, чем обычно изображаемые цепи сукцессий; заболачивание, связанное с подъемом грунтовых вод, может сопровождаться сдвигом к эвтрофности, дренаж солончака — повышением переменности увлажнения в силу осолонцевания и т. д., в неисчерпаемом разнообразии комбинаций природных и культурных процессов.

ж) Анализ сложных явлений ценобиоза помогает не только лучше описать растительные группировки, их структуру, аспекты, синузии и т. д., но также вскрыть их внутреннюю динамику, объяснить их, обосновать в результате и пути управления растительностью и угодьем в целом. Однако строить классификацию на признаках структуры и внутренней динамики ценозов нет практической необходимости; да это было бы и преждевременно: наше знание процессов ценобиоза еще очень отрывочно и поверхностно.

9. Нами намечены общие контуры природно-хозяйственной классификации земель на основе учения о местообитаниях (точнее об экотопах). Спрашивается, насколько осуществлены приведенные установки в классификациях, предложенных различными авторами? Приходится ответить, что они осуществлены лишь в малой степени. Правда, нет классификаций, совершенно пренебрегающих условиями местообитания: в той или иной доле всегда присутствуют деления экологического порядка (по увлажнению, богатству почвы и пр.). Однако, как правило, авторы ограничиваются весьма грубыми градациями режимов — и этим градациям не дают точных диагностических признаков. В качестве примеров классификаций по крупным градациям двух экологических условий (увлажнение и богатство почвы или торфа элементами питания в доступной растению форме) можно привести классификации болот [Вебер (Weber), 1900, 1902; Аболин, 1914, 1922; и др.] и лесов [Каяндер, 1927; Сукачев, 1930]. В различной мере экологичны классификации почв отдельных авторов.

В дальнейшем (или с самого начала) авторы используют другие показатели.

1) Топология. Примерами выдержанно топологических классификаций являются классификации лесов Крюденера (1916—1917), почв — Д. Я. Афанасьева (1922); для степей топологической схемой пользовался Б. А. Келлер (1923), для лугов и степей — А. М. Дмитриев (1941). Припомнив сказанное о сложной зависимости экотопов, а с ними почвообразования и растительности от топологических условий, мы поймем неуспех сложных схем Крюденера и Афанасьева и схематизм других полутопологических схем, отражающих лишь некоторые типичные отношения, от которых в действительности наблюдаются всевозможные отклонения (например в степных лощинах и западинах с различным водосбором, с подтоком верховодки, на солоносных глинах или супесях и т. д.).

2) Цеховый подход: используются признаки данного объекта без должной увязки с факторами, которые эти признаки обусловили. Почвоведы классифицируют почвы в основном по их морфологии, не очень заботясь об экологическом основании применяемых ими признаков. Между тем, нетрудно видеть, что богатство почвы гумусом, уровень вскипания, мощности горизонтов и пр. в отдельных случаях обусловлены различными причинами. Умеренное содержание гумуса и светлая окраска почв может быть связана с малым накоплением органических остатков или с их энергичной минерализацией благодаря теплому климату (формально «каштановые» почвы и сероземы Закавказья, Средней Азии), либо хорошей аэрацией с обильным увлажнением при малом содержании извести (буроземы, лесостепные суглинки). Вскипание с поверхности в зоне северных пустынь может быть связано со слабостью инфильтрации вод осадков и с неустанным подъемом пленочных вод от грунтовых, залегающих на глубине нескольких метров, и т. д. Беря почвенные признаки без их экологической расшифровки, почвоведы приходят к единицам в большей или меньшей степени экологически смешанного, сборного



характера, меняющегося от района к району. Нет сомнения в экологически различном существовании каштановых почв Прикаспийской низменности, горных склонов Кавказа, гор Туркестана, обыкновенных и южных черноземов Украины и Западной Сибири и т. д. Вопрос в значительной мере разрешается выделением почвенных провинций, но надо не только выделить провинции и описать особенности их почв, но и истолковать наблюдаемые различия, исходя из экологизма почвенных процессов и законов почвообразования. При современном состоянии почвенных классификаций связь почв с растительностью вскрывается далеко не полно и не детально (особенно, если рассматривать ее в более широких географических рамках); для более глубокой увязки нужна иная, экологическая группировка почвенных разрезов, с самого начала согласованная с растительностью, хотя в итоге и выражающаяся в признаках самой почвы. Возможность такой группировки доказывают наши опыты ее проведения на заливных лугах различных рек и на водораздельных почвах у северных границ чернозема и в Псковской области (Раменский, 1937, 1938).

У геоботаников цеховый подход к предмету выражен, главным образом, в двух формах.

а) Группировка объектов по физиономическим особенностям растений. Такова, например, классификация лугов А. П. Шенникова. Она носит все черты искусственной системы, разъединяющей близкие и объединяющей далекие объекты. Согласно автору, луг юга Украины, выбитый до состояния сроя, заросшего спорышем (*Polygonum aviculare*) и другими одно- и двухлетниками, уже не луг, а «эфемеретум», хотя по всей своей природе он — луг и через несколько лет отдыха снова зарастет луговыми травами, теми же, что на соседних невыбитых участках. Зато лугом, по А. П. Шенникову, оказывается заросшая пыреем или острецом степная залежь на каштановой почве, а также синузии весенних трав в пустыне южного типа. В более детальную категорию мелкоосочников попадают покровы осоки обыкновенной (*Carex Goodenoughii*) на подзолисто-глеевой почве сырого материкового сильно выбитого луга лесной зоны, осоки Шребера (*C. Schreberi*) на темноцветных богатых почвах заливных лугов черноземной зоны, плах (*C. physodes*) песчаных пустынь Средней Азии и т. д. Ясно весьма ограниченное научное, а тем более, практическое значение физиономического принципа классификации (названные осоки совершенно различны не только в экологическом, но и в непосредственно кормовом отношении).

б) Группировка по систематическому признаку, по составу доминирующих видов, является у геоботаников наиболее распространенным приемом. И этот прием вносит черты искусственности и большого произвола. Для иллюстрации приведем выдержку из очерка естественных кормовых угодий Амасийского района Арм. ССР (Магакьян, 1941). Субальпийские луга делятся автором на злаковые, разнотравные, осоковые луга покатых и крутых склонов — и отдельно те же категории для «равнин» (пологих склонов), для последних плюс еще «бобовые». Отдельно выделены «влажные угодья» (луга сырые и болотистые). Дальше идет деление по доминантам: луга костровые (*Bromus variegatus*), мятликовые (*Poa longifolia*), овечьей овсяницы (*Festuca ovina*), пестрой овсяницы (*Festuca varia*) — среди злаковых, а среди разнотравных — луга с преобладанием *Betonica grandiflora*, *Inula glandulosa*, видов *Geranium*, *Anemone fasciculata* и т. д. Какие причины порождают это разнообразие травостоев, какие группировки отражают различные экотопы и какие являются переходящим хозяйственным состоянием, результатом выпаса и других влияний культуры, каковы генетические отношения ценозов? Автора

это мало интересует, его подход в основном описательный: такая-то группировка обычна, а такая-то редко встречается на крутых склонах такой-то горы и т. п.; иногда указывается экспозиция, иногда каменистость, но более или менее обстоятельного анализа условий нет. Получается статическая интерпретация ценозов, как если бы они были раз навсегда данными объектами, а не живым, вечно изменчивым покровом территории. Между тем, мы знаем, что выпас и сенокосение могут усилить злаковость травостоя или сделать его вторично разнотравным (флористически отличным от первичного разнотравья из видов, не выносящих выпаса), что травостой глубоко изменяется на различных стадиях пастбищной дегрессии, причем влияние выпаса на крутых и южных склонах рано осложняется эрозией, в свою очередь изменяющей состав травостоя и т. д. (для гор Кавказа эти вопросы в настоящее время в значительной мере разработаны Г. А. Толчаиным). А как быть со смешанными группировками, в которых 2—3 доминанта растут примерно в равном обилии, с группировками злаково- или осоково-разнотравными, с преобладанием *Betonica* и *Inula* и т. д.? Всякому, работавшему в природной обстановке, хорошо известно это неисчерпаемое разнообразие количественных комбинаций растений. Одно из двух: или придется безгранично умножать число единиц классификации, или совершенно условно и произвольно, «чтобы не усложнять», давать предпочтение одному из равноправных компонентов, относя ценоз в группу, называющую его именем. Что это так, нетрудно видеть и по материалу, приводимому в разбираемой работе. Дает ли нам подобная классификация возможность предвидеть новые, еще не найденные экотопы и растительные группировки, — или, наоборот, уверенность в том, что природное разнообразие его исчерпано? Ни то, ни другое; просто, найдя (непредусмотренную) группировку с иными доминантами, мы ее механически приплюсуем к уже имеющимся. И вот растет и растет список единиц, вырастая номинально до 200—350. Ясно, что составляя такого рода классификации, авторы идут по линии наименьшего сопротивления, что это в сущности не классификации (если отвлечься от нескольких крупных разделов), а каталогизации, скользящие по поверхности и лишенные перспективного хозяйственного значения.

в) Систематизация по «биоценологическому строю» при малой изученности ценобиоза имеет пока главным образом декларативный характер и сводится к морфологии ценоза (ярусы, аспекты). Самостоятельного значения этот принцип не имеет.

г) Неоднократно прокламировался генетический признак: классификация должна отражать происхождение угодья, его почв и растительности и его принадлежность к определенной природной линии развития. Теоретически это несомненно важные моменты, которые в той или иной мере надо учитывать. Гривы центральной и прирусловой поймы имеют несколько разные пути развития (Шенников, 1941), верховое болото, лишь недавно затянувшее своим торфом низинный торфяник, должно быть отличено от изначально верхового олиготрофного торфяника. Однако полное и последовательное проведение генетического (сукцессионного) принципа привело бы к очень сложным построениям, лишенным серьезного практического значения. Вспомним лишь о сложной истории различных участков пойм в связи с блужданием по ним речного русла, о том, что целостный торфяной массив иногда возник в одной своей части на месте заросшего озера, — в другой на выходе ключевых вод, в третьей — в результате заболачивания леса или даже пашни и т. д.

д) Географический принцип группировки объектов отражен в почвенных провинциях. Б. Н. Городков (1926) давно предложил отмечать про-

винциальные особенности ценозов в их названиях. Задача при этом заключается в том, чтобы не просто культивировать видимые отличия, а по возможности выявить их закономерность, сведя их к географически обусловленным различиям экологической среды и к генезису местных флор.

10. В предыдущем изложении мы наметили направление разработки полноценной природно-хозяйственной классификации, кратко обсудили существующие направления, а также отметили и основные трудности на избранном пути. Приходим к нашему опыту преодоления этих трудностей. Перед нами стояли следующие задачи. а) Найти способ тонко читать по растительности условия ее местообитания, с уверенностью, что читаются именно такие-то условия, без невольной подстановки состава растительности вместо определенного местообитания. Для этого, очевидно, нужно было найти соответствующие, объективно обоснованные приемы систематизации и экологической диагностики угодий. б) Искомые приемы должны обеспечить аналитическое различие выраженности отдельных факторов производительности угодья, и, в частности, позволить раздельно «прочитать» по растительности уклад природных экологических факторов угодья, его относительно устойчивую конституцию и изменчивые хозяйственные состояния угодья (под влиянием сенокосения, выпаса, выжигания и других воздействий). в) Приемы диагностики должны быть техникой, широко доступной любому работнику и обеспечивающей полное единообразие и непосредственную сравнимость оценок разных исследователей. г) Аналогичные приемы систематизации и обобщения должны быть применены к почвам и условиям местоположения, первоначально группируемым по грациям, установленным на основании состава растительности. д) Диагностика объектов приводит к оценке их по ряду экологических показателей, выражаемой соответствующими индексами (ступени по шкалам увлажнения, эффективного богатства почвы, стадии пастбищной депрессии и т. д.). Группируя объекты по этим индексам и обобщая признаки групп, получаем их классификацию. е) Проработав широкий фактический материал на основе метода, дать диагностические таблицы общего значения, которые позволят расценить объекты отдельных областей и, таким образом, положить основание местным региональным классификациям, обеспечив их непосредственную сравнимость и увязку.

11. Приступая к разработке нашей методической системы, мы исходим из следующего общего допущения: виды растений в условиях растительного покрова распределены по экологическим условиям неравномерно, поверхностями распределения, с вершиной, или коноптитумом, в котором вид достигает наивысшего обилия и устойчивости, часто становясь доминантом, со склонами полуустойчивого произрастания и сниженных обилий и периферической шлейфовой зоны произрастания в виде единичной неустойчивой примеси. Как правило (с исключениями), синэкологические поверхности распределения имеют одну вершину (коноптимум), иногда очень широкую, в остальном их форма, положение и амплитуда по грациям условий самая разнообразная, для каждого вида специфическая (Раменский, 1924). Точное адекватное выражение рассматриваемых отношений, включающее как количественные, так и качественные сдвиги и различия, отражающее как статику, так и динамику покрова, дает только координатная схема экологизма растительности в ее выражении графическом или табличном (таблицы и формулы распределения). Всякие неподвижные классификационные единицы (ассоциации и т. п.) являются отрезками, условно в тех или иных целях выделенными из единой картины распределения растительных группировок во времени и пространстве.

Нет оснований считать их самой природой данными индивидуумами, сопоставляя их с видами растений и животных.<sup>1</sup>

12. Прием интерпретации. Обычно исследователи стараются охарактеризовать выделенные ими количественные таксономические единицы объемно, во всем разнообразии охватываемых этими единицами объектов. В результате получаются характеристики, очень обедненные содержанием и расплывчатые, не обеспечивающие уверенного определения по ним конкретных объектов и не дающие твердой опоры для производственных выводов (урожайность от 4 до 10 ц и т. п.). Мы перешли к другой интерпретации таксономических единиц, характеризуя их через эталон или стандарт с возможно более точно определенным и полным набором признаков. Эти стандарты являются своего рода вехами, или реперами, для ориентировки между ними конкретных объектов. В связи с этим и метод следует называть реперным (это название предпочтительнее, чем «стандартный», поскольку со стандартизацией связано представление о неподвижных единицах, к которым должны быть подогнаны конкретные объекты — детали машин и т. п.).

13. Функциональное среднее (Раменский, 1929), репер, или стандарт группы объектов (почв, группировок растительности и пр.) должен с возможною полнотою выражать общие свойства объектов группы и в то же время в нем должны быть максимально сглажены все индивидуальные особенности отдельных объектов, связанные с влиянием на них разных побочных и часто случайных временных факторов. Этим условием наиболее удовлетворяет функциональное среднее группы, понимая под ним среднее в пределах группы по всем действующим факторам и стадиям смен (сукцессий). Исходя из формулированного выше допущения разнообразных поверхностей распределения отдельных показателей (видов растений, элементов морфологии почв), был выработан универсальный прием определения функционального среднего посредством методического отбора объектов (элективное среднее). В группах объектов, достаточно однородных по действующим факторам, функциональное среднее определяется совокупностью медианных значений всех показателей (имея в виду генеральную медиану, выводимую с учетом всех вариантов группы, в том числе и таких, где данный показатель равен нулю, т. е. отсутствует).<sup>2</sup>

14. Принцип суждения по совокупности. Учет 2—3 доминантов в составе растительности, 2—3 признаков в морфологии почвы недостаточен для определения местообитания и правильной ориентировки площади в системе местообитаний. Причинами этого являются широкие экологические амплитуды подавляющего большинства доминантов, а также многофакторная обусловленность обилия отдельных растений и выраженности других показателей: господство типчака может быть результатом водного режима, дающего ему перевес над конкурентами (сухие степи) или следствием выпаса (краткопоемные луга черноземной зоны), высокая гумозность почвы может быть результатом черноземообразования, или карбонатности породы, или наследием прошлых условий почвообразования и т. д. Каждый показатель дает свидетельство в различной мере широкое и притом не вполне определенное, которое может быть прочитано по-разному. Поэтому точный и уверенный вывод — диагноз — может быть сделан лишь на основе сопоставления свидетельств

<sup>1</sup> Сказанное огибодь не исключает наличия качественных различий и скачков; они неплохо выявляются в экологических рядах растительных группировок.

<sup>2</sup> На приведенное важное принципиальное значение медианы (генеральной) до сих пор не обращалось внимания.

всех или большинства характеризующих объекты показателей, друг друга дополняющих и контролирующих, как своего рода равнодействующая их показаний. Так, в типчаковых травостоях на дугу спутники типчака будут, конечно, иные, чем в сухой степи, в последней — иные, чем на черноземном столбчатом солонце и т. д.

15. Ориентировка по ряду. Если имеется ряд, хотя бы зачаточный, всего из 2—3 членов (ступеней), становится возможной ориентировка конкретных объектов по этому ряду, отнесение их к той или иной ступени

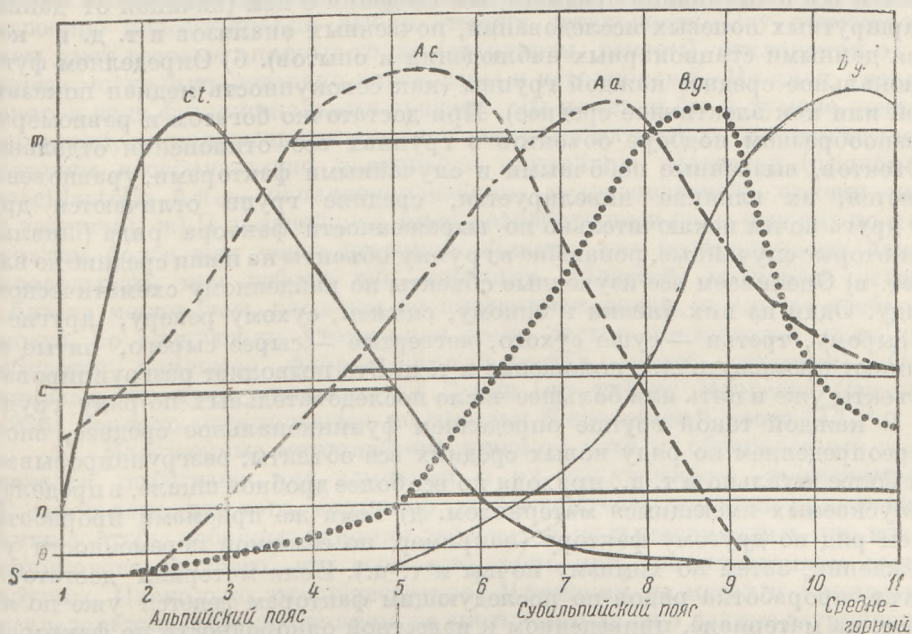


Рис. 1. Прием типизации конкретных группировок растительности по кривым распределения слагающих их видов растений. В качестве примера взят отрезок кавказской шкалы «высотности» (изменения растительности по градициям суровости горного климата). Показаны кривые распределения *Campanula tridentata* (обозначено С. т.), *Alchimilla caucasica* (А. с.), *Avenastrum asiaticum* (А. а.), *Betonica grandiflora* (В. г.), *Dactylis glomerata* (D. г.).

По вертикали отложены градации обилия ( $m$  — фоновое,  $c$  — сосогподствующее или массовое;  $n$  — обильное,  $p$  — редко вкрапленное,  $s$  — общий высотный ареал видов). В определяемой группировке *Campanula* и *Avenastrum* присутствуют в обилии «с», *Alchimilla* — в «n», *Betonica* — в обилии «m». Это дает по названным растениям амплитуды по шкале последовательно: от 1-й по 5-ю ступень, от 4-й по 6-ю, от 4-й по 11-ю и от 5-й за 11-ю. Эти амплитуды отмечены горизонтальными жирными «засечками». По графику нетрудно прочитать формулы распределения растений, например формула *Campanula*:  $m_2-3$ ;  $c_1-5$ ,  $n_{1-6}$ ;  $p_1-7$ ;  $s_{1-9}$ .

или к переходным между ними условиям. Для этого находим на кривой распределения каждого показателя ряда те точки или отрезки, в которых выраженность показателя (например обилие растения) равно или не ниже его выраженности в определяемом объекте. Сопоставляя полученные таким путем показания (точки, засечки), находим среднее, наиболее удовлетворяющее всей совокупности отметок. Иллюстрируем сказанное графиком (рис. 1). Нетрудно видеть, что рассматриваемый способ диагностики прямо вытекает из существа кривых распределения и никаких произвольных допущений не содержит.

16. Приведенные принципы и приемы достаточны для проработки ряда (шкалы) по любому действующему фактору или их совокупности.

Порядок работы таков. а) Формирование исходных групп объектов. Из всего фактического материала на основании всей суммы имеющихся сведений отбираются две или несколько крупных исходных групп объектов, достоверно отличающихся друг от друга по выраженности фактора, по которому предстоит построить ряд (шкалу), например по увлажнению, по засоленности почвы, по стадии пастбищной дегрессии и т. д. Остальные факторы в каждой группе более или менее широко варьируют во все стороны. Отбор исходных групп предопределяет все дальнейшее, в него вкладывается все наше знание предмета, все сведения о нем (начиная от данных маршрутных полевых исследований, почвенных анализов и т. д. и кончая данными стационарных наблюдений и опытов). б) Определяем функциональное среднее каждой группы (как совокупность медиан показателей или как элективное среднее). При достаточно богатом и равномерно-разнообразном подборе объектов в группах все отклонения отдельных объектов, вызванные побочными и случайными факторами, уравновешиваются, их влияние нивелируется, средние групп отличаются друг от друга почти исключительно по выраженности фактора ряда (шкалы); некоторые случайные, попавшие в группу объекты на наши средние не влияют. в) Оцениваем все изученные объекты по найденному схематическому ряду. Одни из них близки к одному, скажем, сухому реперу, другие — к сырому, третьи — суше сухого, четвертые — сырее сырого, пятые занимают промежуточное положение и т. д. Это позволяет разгруппировать объекты уже в пять или большее число последовательных по ряду групп. г) В каждой такой группе определяем функциональное среднее, вновь переопределяем по ряду новых средних все объекты, разгруппировываем их более детально и т. д., приходя ко все более дробной шкале, в пределах допусаемых имеющимся материалом. д) Теми же приемами прорабатываем ряд по другому фактору (например по сезонной переменности увлажнения, затем по химизму почвы и т. д.). Если материал достаточно богат, проработка рядов по последующим факторам ведется уже по частям, на материале, приведенном к известной однородности по факторам, по которым шкалы уже имеются (например, взяв ценозы с индексами увлажнения 61—65, затем 66—70 и т. д.). Установление шкал и оценка по ним объектов ведется, начиная от факторов и явлений наиболее общего значения и всего сильнее влияющих на растительность и переходя ко все менее универсальным и не столь резко влияющим. е) Ряды никогда не могут охватить всего разнообразия условий. Снабдив ценозы индексами по всем имеющимся рядам (шкалам) и отобрав ценозы с одинаковым набором индексов, например с одним индексом по горной высотности (начиная от верхне-альпийского пояса), увлажнению и стадии пастбищной дегрессии (Кавказ), мы всегда убеждаемся, что состав этих ценозов различен. Перед нами ценозы, экологически по ряду факторов соответствующие или равноценные, но далеко не тождественные.<sup>1</sup> Сопоставляем конкретные списки со стандартом (реперным списком), составленным по материалам шкал; находим ряд очевидных отличий от него: одни виды растений в испытуемом списке представлены в явно большем обилии, другие — в сниженном, есть некоторые, в стандарте отсутствующие, и наоборот. Отмечаем эти «+» и «-» отклонения и сопоставляем их с особенностями энтопия данного конкретного ценоза; обнаруживаем маломощную каменистую почву, залегание в обдуваемой холодными ветрами

<sup>1</sup> Понятие экологической равноценности различных ценозов является необходимым коррелятом к понятию биологической (точнее синэкологической) равноценности различных местообитаний.

седловине, либо в ложине с застоем влажного воздуха и т. д. Сопоставляем отклонения в составе растительности с условиями энтопия и предположительно объясняем их этими особыми условиями. Проверяем поставленную гипотезу на ряде других объектов с тем же набором индексов по шкалам и со смежными наборами. В результате проведенных таким образом перекрестных контролей приходим к обоснованным таблицам отклонений, отражающим положительное или отрицательное отношение разных видов к ряду факторов, не учтенных шкалами. Эти таблицы отклонений позволяют уже законченно провести систематизацию ценозов и построение классификации любой степени детальности. Эту возможность нам дают твердые опорные точки (стандарты, реперы), отклонения от которых могут быть детально определены и истолкованы. Не имея твердых опор в виде функциональных средних, мы плавали бы в тумане неопределенной, не поддающейся анализу пестроты материала, многим исследователям неосновательно кажущейся случайной пестротой (припомним «accidentelle Arten» западноевропейских исследователей; сравни ниже о залежах). ж) В дальнейшем, имея разработанные ряды реперов по материалам более или менее широкой области, нет необходимости заново проделывать всю работу для соседних областей: материал соседней области может быть расценен по имеющимся рядам, в случае необходимости, со следующим уточнением (если состав показателей этих двух областей, например флористический состав, сильно различен). Опыт показал, что даже списки лугов Дании [по работе Иверсена (Iversen), 1936] неплохо определяются по шкалам Европейской части СССР.

17. Изложенные методические приемы, хотя и обоснованные теоретически, вызывают ряд сомнений в их практической применимости. В самом деле, для того, например, чтобы получить хороший ряд средних, нужно, чтобы побочные влияния действительно выравнивались при выводе группового среднего, что возможно лишь при соответственном составе группы. Насколько это существенно? Применим ли метод к конкретным исследовательским материалам, не споткнется ли он о разные затруднения, в том числе и непредусмотренные? Ответить на эти вопросы могла только практика, которой и были посвящены работы нашего коллектива в последующий период. Во-первых, данными химических анализов почв были проверены и подтверждены отдельные положения и приемы метода: суждения по совокупности показателей, близость элективного среднего к функциональному среднему, определение конкретных объектов по ряду (некоторые данные см.: Раменский, 1937). Во-вторых, обработке на основе метода были подвергнуты десятки тысяч списков растительности, оригинальных и литературных, и более 2 тысяч почвенных описаний (оригинальных). Списки охватывают леса, болота, материковые, пойменные луга Европейской части СССР, горы Кавказа, степи и пустыни юго-востока и Казахстана и некоторые другие. Выявлено распределение по экологическим рядам (шкалам) более 2000 видов растений. Проведенная работа позволяет сделать следующие выводы.

а) Метод удовлетворительно разрешает выше формулированную задачу выработки системы объективно обоснованных технических приемов, обеспечивающих единообразие и сравнимость оценок конкретных объектов и их группировки в региональные классификации.

б) Объективное значение метода — вне сомнений. Многие ряды имеют пока только порядковое выражение, не поддающееся физико-химической интерпретации; некоторые уже сейчас доступны выражению в объективных аналитических показателях. Можно построить специальную шкалу минерализованности, начинающуюся почвами, резко выщелоченными и ки-

слыми, с очень слабо минерализованным почвенным раствором и кончающуюся солончаком.

в) Ряды стандартов могут быть построены по любому фактору или их совокупности, по которым только возможно выделение исходных групп объектов. К настоящему времени имеются ряды увлажнения, его переменнойности, богатства и засоленности почв (минерализованности почвенного раствора), по проницаемости пустынных почв (от сыпучих песков до солонцов и такыров), по солонцеватости, пойменности, интенсив-

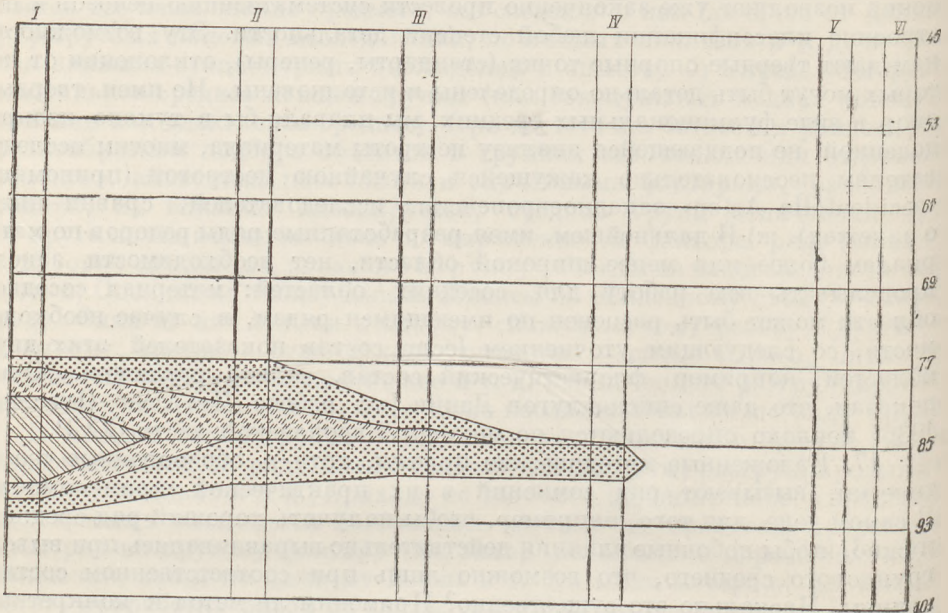


Рис. 2А.

Объяснение к рис. 2А — 2Ж. Изоплеты средних обилий видов растений по отрезкам течения поймы Волги (А—Д) и Дона (Е, Ж) Условия центральной поймы.

По вертикали — ступени увлажнения (45—101); по горизонтали — станции, слева направо вниз до течения: на Волге от с. Лысково (ниже г. Горького) до г. Сталинграда, на Дону от с. Урва (выше Лисок) до станции Нижне-Чирской. А — *Galium palustre* вниз по Волге сходит и с более сухих и с более влажных ступеней увлажнения, отрицательно реагируя на обе крайности возрастающей переменнойности увлажнения. Б — *Alopecurus pratensis* — то же, но сильнее реагируя на усиливающееся вымокание. В — *Plantago maxima* — ясный оптимум под г. Куйбышевским (III станция) и под г. Саратовом (IV станция), выклиниваясь к Дубовке и к устью Камы. Г — *Senecio Jacobaea* тяготеет к наибольшей переменнойности увлажнения под г. Сталинградом (V станция). Д — *Butomus umbellatus* — то же с резким расширением амплитуды к Дубовке (V станция) на более сухих местообитаниях. Под г. Сталинградом (VI станция) намечается расщепление на экологические формы разного влаголюбия. Е — *Festuca sulcata* вниз по Дону сходит с более влажных позиций, «подпираемая» растущим затоплением. В то же время наивысшего обилия достигает к югу от лесостепи (II и III станции, Павловск — Богучар). Ж — *Trifolium repens* — скачок вверх при переходе из лесостепной зоны (I станция) в степную связан с заменой мезофильной формы более ксерофильной (вниз по Дону, однако, выклинивающейся).

ности отложения наилка, по осветлению лесного полога, по реакции подзолистых почв (рН в слое 0—50 см), по высотности (суровости горного климата), по стадиям пастбищной депрессии и демуляции залежей.

г) Градации факторов в рядах получают примерно в 2—8 раз детальнее, чем обычно различавшиеся до сего времени.

д) По каждому ряду выявляются закономерные кривые распределения отдельных видов растений, их синэкоспектры, дающие наглядную меру отношения каждого вида к фактору ряда. Эти кривые подтверждают положение об экологической специфичности каждого вида, в то же время давая полное основание для их синэкологической группировки. Совокуи-



ность кривых распределения или выражающих их формул дает четкую синэкологическую характеристику вида, иначе недостижимую.

е) Как уже отмечено, шкалы широкого географического диапазона не теряют диагностической способности. Определив по ним ценозы отдельных природных районов, долин отдельных рек и т. п., формируем локальные, региональные ряды. Сопоставляя эти ряды с исходным (обобщенным) и друг с другом, констатируем характерные сдвиги по рядам обилий и амплитуд отдельных видов растений, деформации их кривых, связанные с различием местных экологических условий, а в отдельных случаях и с изменением наследственного состава растения (экологические, географические расы; в то же время экологизм подавляющего большинства растений оказывается достаточно устойчивым в широких географических пределах). Сказанное иллюстрируется графиками (рис. 2А—Ж).

Анализ географически обусловленных деформаций кривых распределения позволяет существенно дополнить и углубить синэкологические

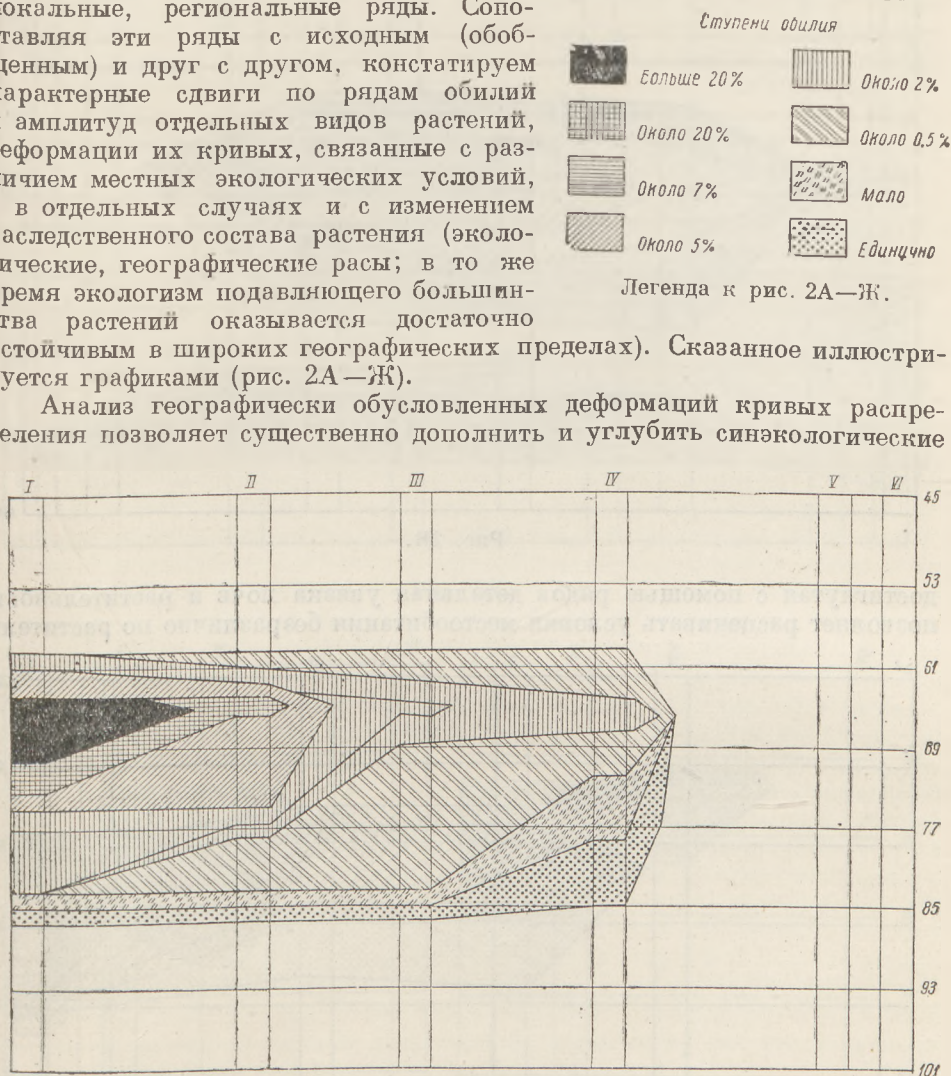


Рис. 2Б.

характеристики видов: экологизм вида в полной мере развертывается лишь на всем его ареале.

ж) Группируя почвенные разрезы самостоятельно или по определенным на основе растительности ступеням шкал, применяя к ним те же принципы и приемы суждения по совокупности, пользования средними и т. д., получаем почвенные ряды с плавными кривыми распределения по ним отдельных морфологических признаков. Эти ряды раза в 3—4 детальнее обычно применяемых градаций, почвенные анализы дают ря-

дам объективное подтверждение (Раменский, 1938). Почвенные ряды, привязанные к ботаническим, разрешают важную практическую задачу:

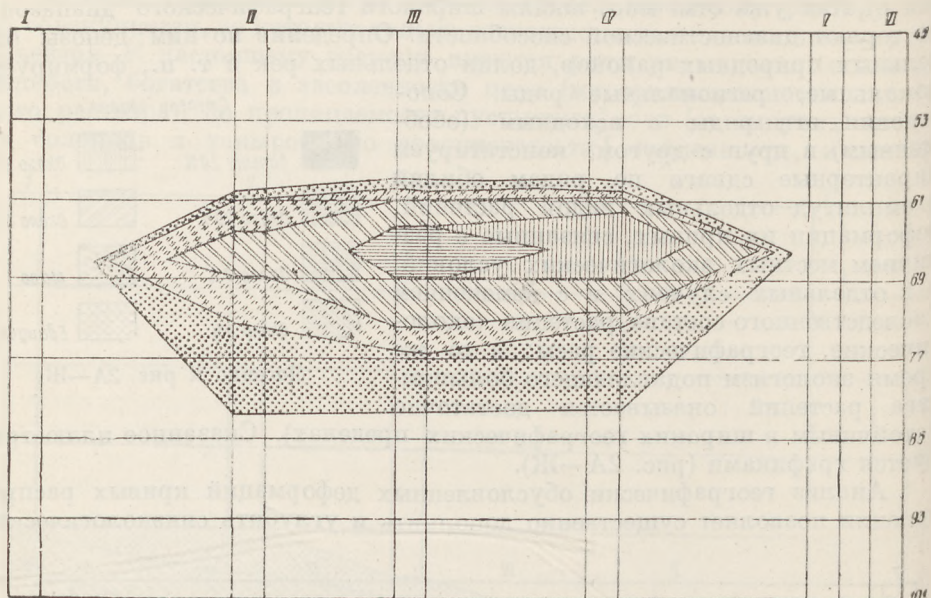


Рис. 2В.

достигнутая с помощью рядов детальная увязка почв и растительности позволяет расценивать условия местообитания безразлично по раститель-

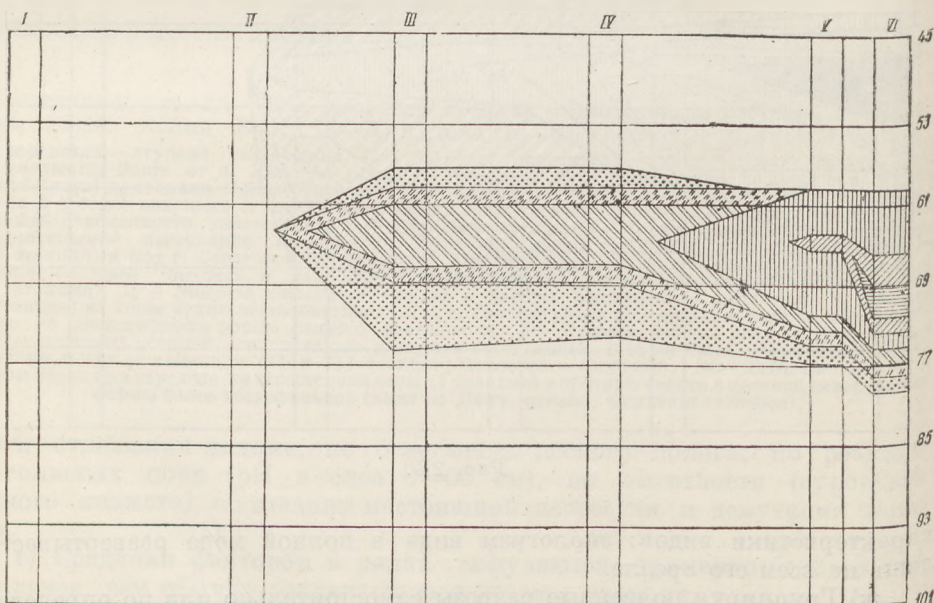


Рис. 2Г.

ности или по почвам (например — где естественный травостой уничтожен; это проверено по взаимно увязанным почвенным и ботаническим рядам увлажнения низинных и заливных лугов).

18. Для правильного понимания метода и результатов его применения следует неизменно помнить, что в основе его лежит биологическая, эколо-

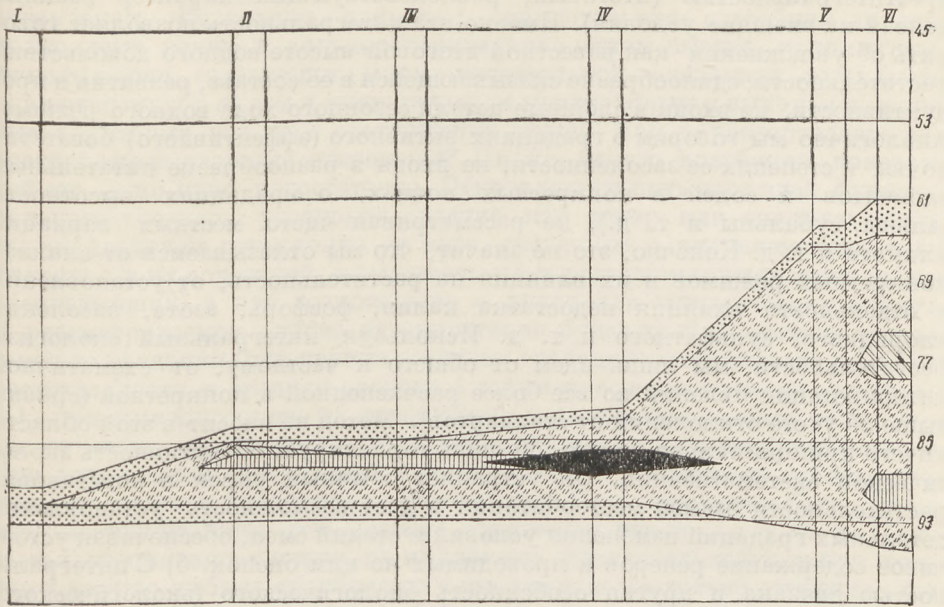


Рис. 2Д.

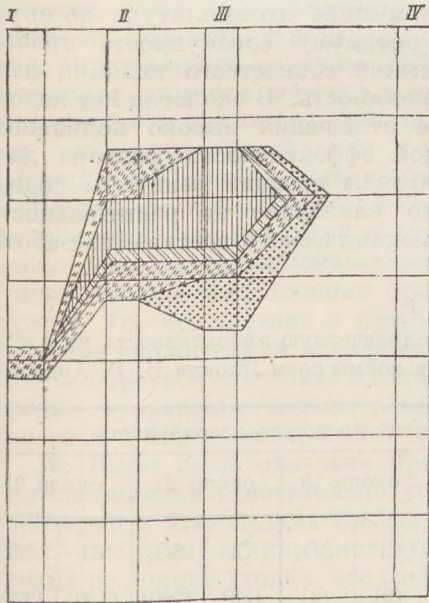


Рис. 2Е.

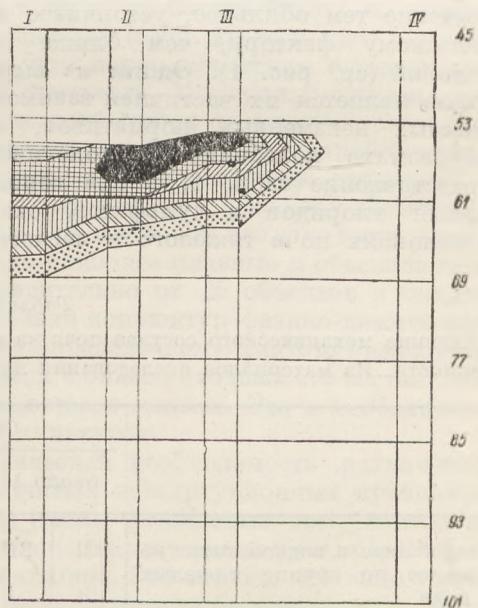


Рис. 2Ж.

гическая оценка условий местообитания через растительность. Биологическая оценка условий имеет громадное практическое значение, поскольку сельское хозяйство заинтересовано в угоде как в арене произрастания

диких и культурных растений (а также жизни полезных животных). Ее своеобразие может быть выражено в основном двумя положениями.

а) Интегральностью (итоговый, равнодействующий характер реакции ценоза на внешние условия). Именно эта интегральность позволяет говорить об увлажнении как известной итоговой высоте водного довольствия растительности, единообразно сказывающейся в ее составе, развитии и продуктивности, не входя в сложные детали сезонного хода водного режима. Аналогично мы говорим о грациях активного (эффективного) богатства почвы и степенях ее засоленности, не входя в разнообразие питательных элементов и солей в конкретных почвах, о грациях высотности (альпы, субальпы и т. д.), не рассматривая чисто местных вариаций климата и т. д. Конечно, это не значит, что мы отказываемся от анализа конкретных режимов и их влияния на растительность, от установления в отдельности влияния недостатка калия, фосфора, азота, засоления хлоридного, сульфатного и т. д. Используя интегральный экологизм растительности, мы лишь идем от общего к частному, от схематичной интерпретации явлений ко все более расчлененной и конкретной (сравни выше об учете отклонений от стандартов). Метод не вносит в этой области ничего принципиально нового, он лишь гарантирует объективность экологической систематизации. Он устраняет обычный упрек в подстановке растительности взамен местообитаний и даст возможность установления детальных граций изменения условий и стадий смен, обеспечивая устойчивое содержание реперов и проводимых по ним оценок.

б) С интегральностью связана и другая особенность биологического (экологического) критерия: реакция растительности на каждый отдельно взятый фактор находится в сильнейшей зависимости от «экологического фона», от уровня выраженности прочих факторов. При этом как общая закономерность растение тем обильнее, устойчивее и тем шире его амплитуда по определенному фактору, чем ближе к оптимуму совокупность прочих условий (ср. рис. 1). Одним из выражений совместного влияния факторов является их частичная взаимозаменяемость. В экологии нет неподвижных неизменных нормативов, все отношения высоко подвижны. О размахе колебаний в экологической эффективности фактора дает представление табл. 1, в ней сопоставлены средние величины содержания хлоридов и сульфатов, сходно влияющие на растительность в условиях почв тяжелого и легкого механического состава (из работы

Таблица 1

Влияние механического состава почв на экологическую эффективность их засоленности. Из материалов исследования лугов поймы реки Иловли И. Г. Андреева

	Степень по шкале засоленности							
	около 17		около 19		около 21		около 23	
	Cl	SO <sub>4</sub>	Cl	SO <sub>4</sub>	Cl	SO <sub>4</sub>	Cl	SO <sub>4</sub>
Содержание в водной вытяжке								
Среднее по группе тяжелых почв . . . . .	8	6	(3)	(3)	(38)	(290)	(190)	(900)
Среднее по группе легких почв	21	27	60	280	(114)	(497)	280	915

Примечание. Содержание ионов Cl и SO<sub>4</sub> дано в миллиграммах на 100 г почвы. Числа в скобках наименее достоверны в силу недостатка данных. Вообще все величины таблицы имеют ориентировочный характер, демонстрируя большое различие тяжелых и легких почв.

И. Г. Андреева о лугах по реке Иловле). Числа приближенные, но вывод ясен: гораздо бо́льшая биологическая эффективность солей в тяжелых почвах, это различие затухает только к резко выраженным солончакам. Вероятные причины: отрицательная адсорбция анионов коллоидами почвы и сильное пересыхание летом высоко капиллярных тяжелых почв, содержащих много недеятельной, связанной воды (материал относится к лугам и солончакам, не привязанным к выходам постоянных грунтовых вод, там соотношения иные). Как характеризовать рассматриваемые сложные отношения? Писать просто колебания показателей «от — до» явно недостаточно. Руководящую нить дает идея функционального среднего: установив средние как репер или опорную точку, мы анализируем отклонения от него, связанные с влиянием различных факторов и их сочетаний, и выражаем их в виде упомянутых выше таблиц распределения, а при возможности — рядов или эмпирических формул. В рассматриваемом случае интерпретация будет приблизительно такова: такая-то градация (или группа соседних градаций) засоленности по шкале растительности в среднем связана с таким-то содержанием ионов хлора и  $SO_4$ , при изменяющихся их отношениях к милли-эквиваленту иона хлора экологически равнозначно столько-то милли-эквивалентов сульфатона. При возрастании содержания в почве глины и коллоидов наблюдаются такие-то сдвиги в приведенных отношениях. При переходе к более влажным местообитаниям вся система сдвигается так-то... и т. д. Получается, несомненно, сложно, но не сложнее действительности, и при желании доступным любому огрублению и высоко содержательно, открывая широкие возможности анализа и обобщений. Другого рационального пути экологического, биологического анализа условий среды я не вижу. Привожу еще аналогично проработанную таблицу распределения некоторых растений лугов Волго-Ахтубинской поймы под Сталинградом по морфологически выделенным почвенным разностям (табл. 2); речь идет о разностях, определяемых по очень небольшим морфологическим отклонениям почвенных разрезов от группового стандарта. Мимоходом отметим, что пользование медианами — могущественный прием осреднения, отстранения всего случайного или резко уклоняющегося и приближения к функциональному среднему (генеральные медианы): уже средние 7—10 списков растительности или почвенных разрезов в каждой достаточно однородной группе описаний образуют ряд, в котором неплохо выявляются кривые распределения показателей (но наиболее плавные и обоснованные кривые получаются, начиная приблизительно от 25 объектов в каждой группе). То, что сказано о разнообразии конъюктур физико-химической среды под экологически сходными (по определенному фактору) ценозами, имеет и обратное значение: один экотоп в близко сходных его состояниях нередко производит сильно различающиеся ценозы. Это в особенности относится к изменениям, внесенным культурой.

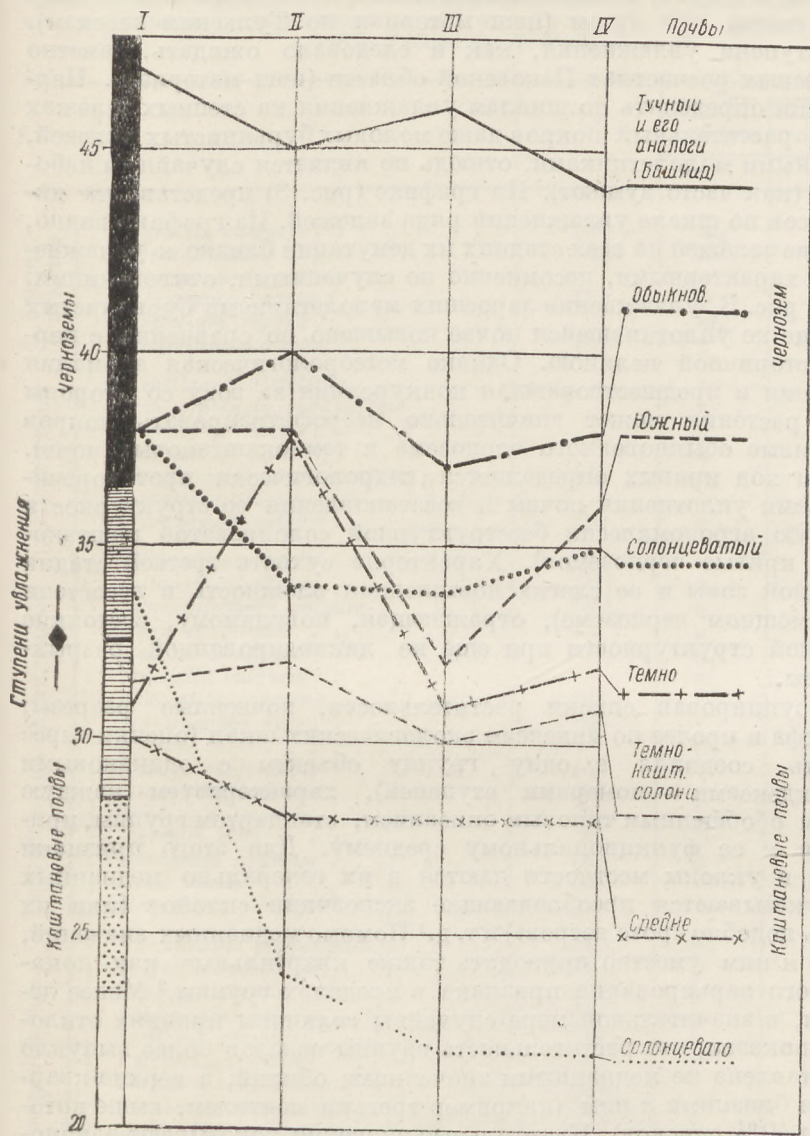
19. Выше была отмечена практическая необходимость различения в классификации относительно устойчивых конституционных признаков территории и отвечающих им единиц (типы, населенные ими местообитания — экотопы) и признаков функциональных, изменчивых, характеризующих состояние угодья, его модификацию. Это значит, что надо уметь «прочитать» по растительности не только наличную конкретную среду (местообитание в смысле многих авторов), непосредственно отвечающую современному состоянию покрова, но и ее устойчивую экологическую основу, обусловленную климатом, рельефом и прочими энтоническими факторами, ее местообитание-экотоп. Мы должны «прочитать» близко сходные: увлажнение, богатство почвы и т. д. под лесом, под соседней луговой

Таблица 2

Распределение растений лугов Волго-Ахтубинской поймы под Сталинградом по разностям почв

Экологические группы	Виды растений	Типично-максимальное обилие вида	Предпочитаемое угрядное	Предпочитаемая почвенная влажность	Избегает почвы
1	2	3	4	5	6
aa	<i>Carex uralensis</i> . . . . .	c	—27—38	aa	—
	<i>Potentilla bifurca</i> . . . . .	n	—24—46	aa <sub>1</sub> , (hs)	—
a	<i>Calamagrostis epigeios</i> . . . . .	c	—50—58	a <sub>1</sub> , h	—
	<i>Tragopogon brevirostris</i> . . . . .	n	—46—54	a <sub>1</sub> , (hs)	—
	<i>Galium verum</i> . . . . .	c	—44—58	a <sub>1</sub> , (h, hs)	—
	<i>Rumex haplorhizus</i> . . . . .	n	—49—58	a	—
l	<i>Gratiola officinalis</i> . . . . .	n	—67—73	a	—
	<i>Agrostis stolonizans</i> . . . . .	m	—71—75	e ↓ h ↑	s
	<i>Echinochloa crus gall</i> . . . . .	c	—72—74	e <sub>1</sub> , (a)	—
	<i>Allium angulosum</i> . . . . .	n	—59—69	e <sub>1</sub> , (a)	—
	<i>Althaea officinalis</i> . . . . .	n	—62—67	e <sub>1</sub> , es—hs	—
	<i>Calystegia sepium</i> . . . . .	n	—68—79	e	—
n,h	<i>Thalictrum flavum</i> . . . . .	c	—68—78	e	—
	<i>Sagittaria sagittifolia</i> . . . . .	m	—91—93	e	—
	<i>Euphorbia palustris</i> . . . . .	m	—73—79	h	—
	<i>Lysimachia Nummularia</i> . . . . .	m	—65—69	n <sub>1</sub> , a	e
	<i>Mentha austriaca</i> . . . . .	c	—72—77	n, (e)	—
	<i>Ranunculus repens</i> . . . . .	c	—66—71	n	—
	<i>Bidens tripartitus</i> . . . . .	n	—69—85	n	a
	<i>Alisma arcuatum</i> . . . . .	c	—77—83	n <sub>1</sub> , (a)	—
es	<i>Parnica cartilaginea</i> . . . . .	m	—71—83	n	—
	<i>Butomus umbellatus</i> . . . . .	m	—82—84	n <sub>1</sub> , eh ↑, hs	—
	<i>Bolboschoenus maritimus</i> . . . . .	m	—80—83	n	—
	<i>Hierochloë odorata</i> . . . . .	m	—61—72	es, hs ↓, h ↑	—
hs	<i>Digraphis arundinacea</i> . . . . .	c	—83—85	es	—
	<i>Rubia tatarica</i> . . . . .	c	—71—78	es	—
	<i>Stachys wolgensis</i> . . . . .	c	—71—87	es	—
	<i>Agropyrum cristatum</i> . . . . .	c	—28—49	hs	—
	<i>Eryngium planum</i> . . . . .	n	—47—62	hs	—
	<i>Agropyrum repens</i> . . . . .	m	—56—75	h <sub>1</sub> , hs	—
	<i>Inula britannica</i> . . . . .	c	—61—71	h <sub>1</sub> , hs <sub>1</sub> , (a), es ↑	—
es—hs	<i>Senecio jacobaea</i> . . . . .	c	—47—58	h <sub>1</sub> , hs	—
	<i>Plantago major</i> . . . . .	c	—70—73	h, hs, es ↑	—
	<i>Veronica longifolia</i> . . . . .	c	—73—76	h, hs	—
Более или менее безразличны	<i>Bromus inermis</i> . . . . .	m	—58—62	es—hs	—
	<i>Euphorbia uralensis</i> . . . . .	c	—57—61	es—hs	—
	<i>Asparagus officinalis</i> . . . . .	n	—43—54	es—hs	—
	<i>Carex melanostachys</i> . . . . .	m	—70—78	Безразлично	—
	<i>Cirsium incanum</i> . . . . .	m	—71—75	»	—
	<i>Carex Schreberi</i> . . . . .	m	—52—69	»	—
	<i>Lythrum virgatum</i> . . . . .	m	—71—77	»	—
	<i>Nasturtium brachycarpum</i> . . . . .	n	—58—69	»	—
	<i>Heleocharis uniglumis</i> . . . . .	c	—58—81	»	—
	<i>Scirpus lacustris</i> . . . . .	u	—84—87	»	—

расчисткой, из него происшедшей, под целинной степью и под залежами разного возраста, под степными пастбищами в различной мере изменен-



ными выпасами и т. д. Говорю «близко сходные», так как тождества ожидать мы не должны. Метод реперных шкал делает возможным такое «чтение» и соответствующую группировку объектов. Оценка увлажнения

Примечание к табл. 2. Виды растений (графа 2) даны по экологическим группам (графа 1), показано типично-максимальное обилие вида (графа 3), его приуроченность в высоком обилии к амплитуде увлажнения по шкале (графа 4), тяготение к почвенным разностям (графа 5) и резко избегаемые почвенные разности (графа 6); обозначения обилий (графа 3): m — Фоловое (проеция > 8%), с — массовое (проеция около 5%), n — обильное (около 1%); обозначения почвенных разностей: aa — песок с глубин 20 см, a — песок от 520—40 см, e — выщелоченная, es — выщелоченно-слабосолонцеватая, s — солонцеватая, sh — солонцевато-солончаковатая, h — солончаковатая, п — без выраженной выщелоченности, солончановатости (приближенный к поверхности гипс) и солонцеватости (горизонт уплотнения); стрелка вверх — на сухих уровнях поймы, и наоборот.

и богатства почвы молодых луговых расчисток и соседнего леса (на том же элементе рельефа и почвы) показывает небольшой сдвиг под лугом (на 1—2 ступени шкалы) в сторону повышения богатства, надо полагать, в силу активизации почвы под лугом (наш материал по Тульским засекам). Повышение ступени увлажнения, как и следовало ожидать, заметно у лугов на лесных расчистках Псковской области (наш материал). Первые же попытки определять по шкалам увлажнения на степных залежах показали, что растительный покров даже молодых бурьянистых залежей, заросших сорными малолетниками, отнюдь не является случайным набором растений (как часто думают). На графике (рис. 3) представлена динамика индексов по шкале увлажнения ряда залежей. Из графика видно, что увлажнение залежей на всех стадиях их демутации близко к увлажнению целин, с характерными, несомненно не случайными, отклонениями. Как видно из рис. 3, увлажнение заросших малолетниками бурьянистых залежей на еще не уплотнившейся почве повышено по сравнению с первичной или вторичной целиною. Однако метеорологическая аномалия года наблюдения и предшествовавшая конкуренция за воду со стороны культурного растения может значительно ксерофитизировать покров бурьянов (кривые обыкновенного чернозема и темнокаштановых почв). В дальнейшем ход кривых определяется гидрологически противоречивыми процессами уплотнения почвы и восстановления ее структурности (сравни кривую агрономически бесструктурной солонцеватой каштановой почвы и кривые черноземов). Характерна сухость третьей стадии залежей степной зоны и ее слегка повышенная влажность в лесостепи (на тучном, мощном черноземе), отражающая, по видимому, состояние восстановленной структурности при еще не ликвидированной разрыхленности почвы.

20. Разгруппировав списки растительности, почвенные разрезы, отметки рельефа и прочее по индексам экологических шкал (оценки через растительность, соединяя в одну группу объекты с одинаковыми смежными индексами — номерами ступеней), характеризуем каждую группу одним обобщенным типовым описанием, стандартом группы, приближающимся к ее функциональному среднему. Для этого признаки почв, высоты и уклоны местности даются в их генерально медианных величинах, указываются преобладающие экспозиции склонов (или их встречаемость подобно «розе ветров») и т. д.<sup>1</sup> Помимо медианных значений, в дополнение к ним уместно приводить также квартильные как показатели обычного варьирования признака в пределах группы.<sup>2</sup> Менее демонстративны, в значительной мере случайны величины крайних отклонений. Опыт показал, что растительность группы ценозов более выпукло бывает представлена не медианными значениями обилий, а верхне-квартильными или близкими к ним (например третьим пентилем, выше которого обилие в 40% списков). Квартильные значения показывают закономерно-обычный предел обилия данного растения внутри группы. При достаточной однородности ценозов группы квартильные средние очень наглядны и близки к конкретным спискам. Их можно с полным успехом выводить также из более или менее однородных групп списков, сформированных автором по его усмотрению. Пользование методически выведенными средними по правилу генеральной медианы (квартилей) теоретически обосновано, характеризуя или отграничивая функциональное среднее.

<sup>1</sup> Это обобщение несколько не отрицает целесообразности анализа отклонений в пределах группы, увязывая отметки высот с уклонами, экспозициями и т. д.

<sup>2</sup> 75% объектов группы имеют выраженность признака ниже верхнего (третьего) квартиля, 25% выше, у нижнего (первого) квартиля — наоборот.



Таблица 3

Сопоставление групповых средних списков умеренно влажных слабо делювиально или аллювиально деятельных лугов юга Тульской обл. (Крапивенский район, 1933). Работа С. Д. Рубашевской

			Тип местоположения		
			склоны	лога	поймы
			1	2	3
1. Господ- с вующие	<i>Agrostis vulgaris</i> . . . . .	(M)	m <sub>1</sub>	с	р
	<i>Festuca rubra</i> . . . . .	(M)	m <sub>1</sub>	с	п
	<i>Alopecurus pratensis</i> . . . . .		с	м	с
	<i>Agropyrum repens</i> . . . . .	(n)	р	р	m <sub>1</sub>
	<i>Trifolium repens</i> . . . . .		m <sub>1</sub>	m <sub>1</sub>	с
	<i>Trifolium pratense</i> . . . . .	(n)	с	с	м
2. Мясные	<i>Achillea Millefolium</i> . . . . .		с	с	с
	<i>Poa pratensis angustifolia</i> . . . . .		с	с <sub>1</sub>	с
	<i>Festuca pratensis</i> . . . . .		п	с <sub>1</sub>	п
	<i>Phleum pratense</i> . . . . .		п	с <sub>1</sub>	п
	<i>Deschampsia caespitosa</i> . . . . .	(d)	р <sub>3</sub>	с	р <sub>3</sub>
	<i>Leontodon autumnalis</i> . . . . .		п	с <sub>1</sub>	п
	<i>Taraxacum vulgare</i> . . . . .	(n)	п	п	с
3. Обильно вкрапленные	<i>Alchimilla sp. sp.</i> . . . . .	(M)	п	р	—
	<i>Lotus corniculatus</i> . . . . .	(M)	п <sub>3</sub>	р	р <sub>1</sub>
	<i>Leucanthemum vulgare</i> . . . . .	(M)	п	п <sub>1</sub>	р <sub>3</sub>
	<i>Plantago media</i> . . . . .		п	п <sub>1</sub>	п
	<i>Galium Mollugo</i> . . . . .		п <sub>1</sub>	р	п
	<i>Brunella vulgaris</i> . . . . .		п <sub>1</sub>	п <sub>1</sub>	р <sub>3</sub>
	<i>Potentilla anserina</i> . . . . .	(d)	—	п <sub>1</sub>	р
	<i>Ranunculus acer</i> . . . . .	(d)	р	п <sub>1</sub>	р
	<i>Carum carvi</i> . . . . .		р	п <sub>1</sub>	п <sub>1</sub>
	<i>Rumex confertus</i> . . . . .	(d)	—	п <sub>1</sub>	п
	<i>Rumex haplorhizus</i> . . . . .	(n)	п	п <sub>1</sub>	п
	<i>Bromus inermis</i> . . . . .	(n)	р	п	п
	<i>Agrostis alba</i> . . . . .	(n)	—	р	п
	<i>Geranium pratense</i> . . . . .	(n)	р	р	п
	<i>Vicia cracca</i> . . . . .	(n)	—	с	п
<i>Heracleum sibiricum</i> . . . . .	(n)	—	с	п	
4. Не чисто вкрапленные	<i>Ranunculus polyanthemos</i> . . . . .	(M)	р <sub>3</sub>	—	—
	<i>Trifolium montanum</i> . . . . .	(M)	р	—	—
	<i>Fragaria viridis</i> . . . . .	(M)	р	—	—
	<i>Salvia pratensis</i> . . . . .	(M)	р	—	—
	<i>Stellaria graminea</i> . . . . .	(M)	р	с	—
	<i>Potentilla argentea</i> . . . . .	(M)	р	с	—
	<i>Veronica chamaedrys</i> . . . . .	(M)	р	—	—
	<i>Leontodon hispidus</i> . . . . .	(M)	р	—	—
	<i>Cichorium Intybus</i> . . . . .	(M)	р	—	—
	<i>Medicago lupulina</i> . . . . .	(M)	р	—	—
	<i>Glechoma hederacea</i> . . . . .		р	с	р
	<i>Polygonum Bistorta</i> . . . . .		р	—	р
	<i>Galium boreale</i> . . . . .		р	—	р
	<i>Ranunculus repens</i> . . . . .	(d)	—	р	р
	<i>Lysimachia Nummularia</i> . . . . .	(d)	—	р	р
<i>Campanula glomerata</i> . . . . .	(d)	—	р	р	
<i>Thalictrum simplex</i> . . . . .	(n)	—	—	р	

Примечание. Обозначения при названиях растений: (M) — тяготеет к материнным (вспойменным) местообитаниям; (d) — к днам логов (или к днам и поймам); (n) — к поймам малых рек. Обозначения обилий: п — фоновое (около 10% процентного обилия и выше); с — обильное (около 3—7%); п — умеренно обильная примесь (около 0.5—2%); р — мало вкрапленное; с — единичное. Показатели при этих буквах 1—3 нюансируют обилия, давая им тонкие градации (1 — меньше 2 и 3).

Таблица 4

Сопоставление образованных квартилями обилий средних списков волжских лугов высокого уровня (I) и низкого уровня (II). По материалу Шенникова (1930)

		По спискам уровней		
		I	II	
1. Массовые виды	<i>Thalictrum minus</i> . . . . .	I	5 (4)	2 (0)
	<i>Bromus inermis</i> . . . . .	I	5 (0)	2 (0)
	<i>Galium verum</i> . . . . .	I	4 (0)	—
	<i>Hieracium umbellatum</i> . . . . .	I	4+ (3)	—
	<i>Plantago maxima</i> . . . . .	I	4+ (3)	—
	<i>Rumex thyrsiflorus</i> . . . . .	I	4 (3)	—
	<i>Alopecurus pratensis</i> . . . . .		5 (4+)	4 (2)
	<i>Carex praecox (Schreberi)</i> . . . . .		5 (5)	5 (4)
	<i>Agropyrum repens</i> . . . . .		4 (2)	4 (0)
	<i>Lysimachia Nummularia</i> . . . . .		4 (0)	3 (0)
	<i>Galium rubioides</i> . . . . .		4 (3)	4 (2)
	<i>Filipendula Ulmaria</i> . . . . .		5 (4)	5 (4)
	<i>Poa palustris</i> . . . . .		4 (0)	4 (=0)
	<i>Heleocharis palustris</i> . . . . .		5 (4)	5 (5)
	<i>Sanguisorba officinalis</i> . . . . .	(II)	4 (4)	5 (3)
	<i>Vicia cracca</i> . . . . .	(II)	3 (2)	4 (2)
	<i>Allium acutangulum</i> . . . . .	II	4 (2)	5 (3)
	<i>Carex gracilis</i> . . . . .	II	—	4 (0)
	<i>Symphytum officinale</i> . . . . .	II	—	4 (3)
	<i>Carex vulpina</i> . . . . .	II	—	5 (2)
	2. Обильные виды	<i>Asparagus officinalis</i> . . . . .	I	3+ (3)
<i>Genista tinctoria</i> . . . . .		I	3 (0)	—
<i>Dianthus (Seguieri)</i> . . . . .		I	3 (0)	—
<i>Inula salicina</i> . . . . .		I	3 (0)	—
<i>Lythrum virgatum</i> . . . . .		I	3 (0)	—
<i>Euphorbia virgata</i> . . . . .		I	3 (2)	2 (0)
<i>Ranunculus polyanthemus</i> . . . . .		I	3 (2)	3 (0)
<i>Serratula coronata</i> . . . . .		I	3 (0)	2 (0)
<i>Tragopogon brierrostris</i> . . . . .		I	3+ (3)	2 (0)
<i>Nasturtium brachycarpum</i> . . . . .		I	3 (3)	2 (0)
<i>Inula britannica</i> . . . . .			3 (2)	3 (2)
<i>Veronica longifolia</i> . . . . .			3 (0)	3 (0)
<i>Gratiola officinalis</i> . . . . .			3+ (0)	3 (2)
<i>Coenoclophium Fischeri</i> . . . . .		II	—	3 (0)
<i>Equisetum litorale</i> . . . . .		II	—	3 (0)
<i>Mentha austriaca</i> . . . . .		II	—	3 (0)
<i>Plantago vulgaris</i> . . . . .		II	—	3 (0)
<i>Ranunculus repens</i> . . . . .		II	—	3 (0)
3. Единично встречающиеся виды		<i>Poa pratensis</i> . . . . .	I	2 (0)
	<i>Lathyrus pratensis</i> . . . . .	I	2 (0)	—
	<i>Trifolium montanum</i> . . . . .	I	1+ (0)	—
	<i>Eryngium planum</i> . . . . .	I	2 (0)	—
	<i>Euphorbia palustris (?)</i> . . . . .	(I)	2 (0)	1 (0)
	<i>Rumex confertus</i> . . . . .		2 (0)	2 (0)
	<i>Iris sibirica</i> . . . . .		1 (0)	1 (0)
	<i>Rumex crispus</i> . . . . .	(II)	1 (0)	2 (0)
	<i>Echinochloa crus galli</i> . . . . .	II	—	2 (0)
	<i>Alisma Michaletii</i> . . . . .	II	—	2 (0)
	<i>Galium palustre</i> . . . . .	II	—	2 (0)
	<i>Lythrum salicaria</i> . . . . .	II	—	2 (0)
	<i>Piarmica cartilaginea</i> . . . . .	II	—	2 (0)
	<i>Valeriana wolgica</i> . . . . .	II	—	2 (0)
	<i>Senecio Jacobaea</i> . . . . .	?	—	1 (0)

Примечание. Квартильные обилия даны в условных баллах (1—5). Вне скобок показаны верхние (третий) квартили обилий, в скобках — нижние (первые) квартили. Междуквартильная амплитуда характеризует степень устойчивости вида в группе ценозов. Показания *Euphorbia palustris (?)* и *Senecio Jacobaea* вызывают сомнения. Виды, тяготеющие к высокому уровню, обозначены — I, к низкому — II (при нечетном различии I и II в скобках), безразличные оставлены без отметок.

Таблица 5

Сопоставление градаций увлажнения по шкале и процентов степных видов, по П. Н. Крылову (1916), в конкретных ценозах (материал из работы Крылова)

Почва	Увлажнение	Процент степности ценозов	Среднее
1	2	3	4
Дерново-подзолистая	59	33 (увлажнение переменное)	(около 13)
	58	13	
	55	8.5	
	51	30	30
	50	20	
	49	30, 34, 36	
Черноземы	47	43, 48	53
	46	53, 53, 54, 60	
	45	56	
Южные черноземы	44	60, 60, 62, 71, 74	61
	42	78, 80, 82, 88.5	около 81
	38	85	(85)
	35	93, 95	(94)
Каштановые	30	южно-степных 46, 50, 68	(около 52)
	29	» 53	

Примечание. В таблице сопоставлены оценки по шкале увлажнения (59-29) и проценты степных видов в конкретных списках растительности (графа 3). В графе 4 приведены групповые средние (медианы), ясно показывающие общее соответствие оценок, по Крылову и по шкале увлажнения. В нижних строчках проценты южно-(сухо-)степных видов.

Таблица 6

Оценка лесных местообитаний, по Архипову (1939) и по шкалам Всесоюзного Института кормов

Градации богатства почвы, по Архипову

А	В	ВС	С	Д	DE	Е	Средн.
0				в5768	в5768+	в596(7.5)	17+
1				в6067+ в6467+	в60+68 в646(8)	в6038	60+
1-2				в6467.5 в6667.5 в6467+			63-
2	в6465-	в5866- в5866- в5966-	в6467в в64-6(7.5) в61,567 в64, 568 в636 (7-)	в6468- в6468.5 в64,567.5			64 (61-64.5)
2-3	2-3			в63,568 в6467.5 в6468 в64-67 в6467.5 в6568 в64-68 в6468-в6568			64 (63.5-66)
3	в6666.5		в63-67 в6368 645-65	в6568 в6668 в6668.5	в6669		65.5
3-4					в6669	в66-6(11) в66612	66+
4				в6668- в6568+		в70612	>66
Средн.	5?	6	7	8	8-9	8-11-12	

Градация влажности местообитаний, по Архипову

Примечание. Богатство и увлажнение, по Архипову, возрастают слева направо и сверху вниз (в порядке букв и номеров). Оценка местообитаний (индекс) по шкалам: в — влажность, б — богатство почвы. Направо и вниз даны средние (средины) и частью пределы колебаний индексов.

Эти средние очень полезны для выявления внутренней однородности или сборного характера и степени близости установленных исследователями систематических единиц. Быстро сличая с ними как со своего рода эталонами конкретные описания, получаем возможность скоро и более или менее уверенно систематизировать фактические материалы с гарантией от серьезных ошибок (применено в систематизации обширных материалов по горному Дагестану). Приводим примеры групповых средних различной степени обобщенности; списки растительности даны в сокращенном виде (табл. 3—4).

21. Представляет интерес сравнение оценок, проведенных на основе нашего метода и экологической систематизации конкретных ценозов различными авторами. В табл. 5 сопоставлена оценка по шкале увлажнения ценозов западносибирских степей, приводимых в работе П. Н. Крылова (1916), с процентами степистости травостоев по автору. Групповое соответствие оценок по обоим методам, очевидно, подтверждает принцип суждения по совокупности показателей. Разнобой оценок по отдельным ценозам местами значителен. Он является результатом односторонности приема Крылова, не учитывающего экологических особенностей отдельных видов, растворяющего их специфику простым отношением в категорию «степных», «луговых» и т. д. В некоторых ценозах сказывается переменность увлажнения, при которой со степняками уживаются высоко влаголюбивые виды, повышающие индекс увлажнения; по Крылову этот момент не учитывается. В табл. 6 сопоставлены оценки конкретных лесных ценозов по нашей методике и по С. С. Архипову (1939). Опять видим общее групповое соответствие при значительных отклонениях отдельных определений. Одна группа ценозов («ВС2»), судя по определению по шкалам, целиком неверно оценена. Удивляться этому не приходится: интуиция исследователя — дело ненадежное.

22. Общие выводы: метод реперных (стандартных) шкал представляет мощное и еще мало использованное орудие исследования. Он удовлетворительно разрешает задачи, формулированные нами в начале статьи (2). Знакомство с материалами и состоянием паспортизации пастбищ и сенокосов убеждает в безусловной необходимости широкого внедрения метода в начатые грандиозные работы. Это тем легче, что диагностические таблицы по основным факторам в значительной части уже проработаны Всесоюзным Институтом кормов.

#### ЛИТЕРАТУРА

- А б о л и н Р. И., 1914. Опыт эцигенологической классификации болот. Болотоведение, 3.
- А б о л и н Р. И., 1928. К вопросу о классификации болот северо-западной области. Мат. по опытн.-мелиор. делу, 2.
- А р х и п о в С. С., 1939. Серия дубравно-широколиственных ассоциаций. Тр. лесн. опытн. делу Тульск. засек., 3.
- А ф а н а с ь е в Я. Н., 1922. Зональные системы почв. Горки.
- Д м и т р и е в А. М., 1941. Луговоеводство с основами луговедения. М.—Л.
- К е л л е р Б. А., 1923. Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь. 1, Воронеж.
- К р ы л о в П. Н., 1916. Степи западной части Томской губ. Пересел. Упр. Тр. почв.-бот. эксп. по иссл. колон. районов Аз. России. 2. Бот. иссл. 1913, 1.
- К р ю д е н е р А. А., 1916, 1917. Основы классификации типов насаждений и их народно-хозяйственное значение в обиходе страны. Матер. по изуч. русск. леса, 1, 2.
- М а г а к ь я н А. К., 1941. Естественные кормовые угодья Амасийского района Арм. ССР и их производственная характеристика. Тр. Бот. инст. Арм. фил. АН СССР, 1.

- Раменский Л. Г., 1924. Основные закономерности растительного покрова. Вестн. опытн. дела Ср.-Чернозем. обл.
- Раменский Л. Г., 1929. К методике сравнительной обработки и систематизации списков растительности и т. д. Тр. Совещ. геобот.-луговед. 17—22 марта 1927 г. при Гос. Луг. инст., 2.
- Раменский Л. Г., 1936. Принципиальные и методические предпосылки комплексного почвенно-геоботанического исследования земель. Почвоведение, 5.
- Раменский Л. Г., 1937. Учет и описание растительности. 2-е изд. М.
- Раменский Л. Г., 1938. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.—Л.
- Сукачев В. Н., 1926. Болота, их образование, развитие и свойства. 3-е изд. М.
- Сукачев В. Н., 1930. Руководство к исследованию типов лесов. 2-е изд. М.—Л.
- Сукачев В. Н., 1942. Идея развития в фитоценологии. Сов. бот., 1—3.
- Шенников А. П., 1930. Волжские луга Ср.-Волжской обл. (по матер. геобот. исслед. в 1914—1921 гг. в б. Симбирск. губ.). Л.
- Шенников А. П., 1941. Луговедение. Изд. Лен. унив. Л.
- Sajander A. K., 1909. Ueber Waldtypen. Helsingfors.
- Sajander A. K., 1927. Wesen und Bedeutung der Waldtypen. Tartu ülik. met-saak. toimet. 10.
- Gorodkov B., 1926. Sur la nomenclature des associations vegetales. Изв. АН СССР, VI сер., XX, 13—14. Л.
- Iversen J., 1936. Biologische Pflanzentypen als Hilfsmittel in der Vegetationsforschung. Kopenhagen.
- Weber C., 1900. Ueber die Moore mit besonderer Berücksichtigung der zwischen Unterweser und Untereibe liegenden. Jahresber. d. Männer vom Morgenstern, Heimathbund an Elb — u. Wesermündung, H. 3.
- Weber C., 1902. Ueber die Vegetation und Entstehung des Hochmoors von Augstmal im Memeldelta. Berlin.

## ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ЛУГОВО- ПАСТБИЩНОЙ ФЛОРЫ СССР В СВЯЗИ С ТРАВПОЛЬ- НОЙ СИСТЕМОЙ ЗЕМЛЕДЕЛИЯ

И. В. Ларин

Планомерное повышение урожая полевых культур, продуктивности животноводства, увеличение производительности труда в колхозах и совхозах возможно только при полном осуществлении травопольной системы земледелия, разработанной В. Р. Вильямсом на основе достижений передовых русских ученых. Основным звеном этой системы является введение травопольных (полевых и кормовых) севооборотов в сочетании с правильной организацией территории и рациональным использованием всех земельных угодий. Правительство и партия всегда уделяли исключительное внимание введению травопольных севооборотов. Особенно ярко оттеняется роль травопольных севооборотов в двух последних документах: в Постановлении февральского (1947 г.) пленума ЦК ВКП(б), «О мерах подъема сельского хозяйства в послевоенные годы» и в Постановлении Совета Министров СССР и ЦК ВКП(б) (октябрь 1948 г.) «О плане защитных лесонасаждений, внедрения травопольных севооборотов, строительства прудов и водоемов для обеспечения высоких и устойчивых урожаев в степных и лесостепных районах Европейской части СССР». Травопольные севообороты должны быть введены в течение 1—2 лет и полностью должны быть освоены к 1955 г. Основным элементом травопольных севооборотов являются многолетние травы. При освоении севооборотов, согласно Постановлению февральского пленума ЦК ВКП(б) уже в 1950 г. площадь под многолетними травами будет доведена до 28.1 млн га. При полном освоении полевых севооборотов на площади в 158 млн га (план посевных площадей на 1950 г.) и кормовых севооборотов на площади 32 млн га (берется ориентировочно 20% от полевых севооборотов) многолетние травы будут занимать <sup>1</sup> площадь в 63.6 млн га.

Площадь эта поистине колоссальна, если только вспомнить, что на всем земном шаре под многолетними травами во всех севооборотах и вне севооборотов занято не свыше 70 млн га.

В данное время в СССР в полевых и кормовых севооборотах высевается 31 вид многолетних трав; этими травами являются следующие виды:

- 1) Клевер красный (*Trifolium pratense* L.); 2) к. розовый (*T. hybridum* L.); 3) эспарцет посевной (*Onobrychis viciaefolia* Scop.); 4) э. песчаный (*O. arenaria* D. C.); 5) э. закавказский (*O. transcaucasica* Grossh.); 6) люцерна посевная или синяя (*Medicago sativa* L.); 7) л. серповидная или желтая (*M. falcata* L.); 8) донник белый двухлетний (*Melilotus albus*

<sup>1</sup> Для расчета принимается 9-польный полевой севооборот с 2 полями многолетних трав и 8-польный кормовой севооборот с 5 полями трав.

Desr.); 9) лядвенец рогатый (*Lotus corniculatus* L.); 10) тимopheевка луговая (*Phleum pratense* L.); 11) овсяница луговая (*Festuca pratensis* Huds.); 12) ежа сборная (*Dactylis glomerata* L.); 13) волоснец (клинелимум) сибирский [*Clinelymus sibiricus* (L.) Nevski]; 14) райграс высокий [*Arrhenatherum elatius* (L.) M. et K.]; 15) пырей нежный [*Agropyron tenerum* Vasey; *Roegneria trachycaulon* (Link) Nevski]; 16) житняк сибирский [*Agropyrum sibiricum* (Willd.) P. B.]; 17) ж. гребневидный (*A. pecteniforme* Roem. et Schult.); 18) ж. пустынный [*A. desertorum* (Fisch.) Schult.]; 19) прутняк простертый [*Kochia prostrata* (L.) Schrad.]; 20) клевер ползучий или белый (*Trifolium repens* L.); 21) вика мышиный горошек (*Vicia cracca* L.); 22) лисохвост луговой (*Alopecurus pratensis* L.); 23) бекмания обыкновенная [*Beckmannia eruciformis* (L.) Host.]; 24) канареечник тростниковидный [*Digraphis arundinacea* (L.) Trin.]; 25) райграс многолетний (*Lolium perenne* L.); 26) мятлик луговой (*Poa pratensis* L.); 27) овсяница красная (*Festuca rubra* L.); 28) полевица белая (*Agrostis alba* L.); 29) костер безостый (*Bromus inermis* Leyss.); 30) сорго-гумаевый гибрид [*Sorghum vulgare* Pers.  $\times$  *S. halepense* (L.) Pers.]; 31) овсяница бороздчатая или степная (*Festuca sulcata* Hack.).

В. Р. Вильямс в своих работах неоднократно подчеркивал, что в полевых севооборотах многолетние травы являются одним из основных агроприемов в повышении урожайности однолетних культур. В силу этого он рекомендует сеять не одно какое-либо растение, а непременно травосмеси из бобового и злакового, причем в качестве злакового компонента включать в такую травосмесь только рыхлокустовые злаки. При таком сочетании почва из-под многолетних трав приобретает прочную комковатую структуру, обеспечивающую оптимальные условия для получения высоких урожаев последующих культур. Учитывая это, а равно и то, что полевые севообороты часто организуются на сухих почвах, из указанного перечня трав в полевых севооборотах возможно использовать только первые 18 видов.

В кормовых севооборотах травосмеси многолетних трав сеются для получения сена и пастбищного корма. Поэтому в состав травосмеси могут включаться корневищные злаки и, в виде пока опыта, помимо злаковых и бобовых, — представители других семейств. Фактически и здесь они часто создают прочную комковатую структуру и повышают урожай последующих за ними культур.

Севообороты эти организуются в первую очередь на пониженных единицах рельефа в условиях лучшего увлажнения (поймы рек, низины на водоразделах) и, в случае недостатка таких мест, на тех же почвах, что и полевые севообороты. Благодаря этому в кормовых севооборотах используются все виды трав, приведенные выше.

Несмотря на мощное развитие травосеяния в нашей стране, в силу ее колоссальной территории и исключительного разнообразия в природном и хозяйственном отношениях, до сих пор еще нет достаточно обоснованного районирования видов трав применительно к отдельным областям и почвенным разностям. Такое районирование проводилось неоднократно Институтом растениеводства, в последние годы Институтом кормов. Так, И. С. Травин (Семеноводство многолетних трав, 1947) дает районирование злаковых трав для полевых и луговых севооборотов. В основу районирования он кладет зону и тип территории. В Европейской части СССР он выделяет лесную зону, лесостепь и степь и каждую зону делит на 3—4 района (север, запад, центр, восток, юг). Азиатская часть им делится на Предбайкалье, Забайкалье и Дальний Восток. Такое районирование является только весьма приближенной и несовершенной схемой.



Значительно более ценным является районирование, предложенное П. А. Воициным (Сб. «Вопросы кормодобывания», Институт кормов, 1947). Травы здесь районированы для лугового и полевого травосеяния по административным областям, причем для лугового травосеяния (кормовые севообороты) оно дано в пределах областей по трем типам территории (суходольные луга, осушенные болота и низинные луга, поемные луга). В районировании трав для полевого севооборота отсутствуют бобовые травы, а для лугового травосеяния взяты только области, входящие в лесную и лесостепную зоны. И в этом районировании почвы как основной элемент среды, на которой будут развиваться травы, не получили прямого отображения. В прилагаемой далее таблице дается районирование многолетних трав по зонам и внутри них по основным почвенным подтипам (для трав полевых севооборотов 22 подтипа и для кормовых севооборотов 29 подтипов). В таблице выделены травы, рекомендуемые и допустимые в данной зоне и почвенном подтипе. Это районирование нами рассматривается также только как рабочая схема для дальнейшего углубления и увязки ее с областными и районными природными особенностями. Районировать травы с таким расчетом, чтоб районированием мог пользоваться районный работник и работники совхозов, колхозов, — можно только с учетом частных природных особенностей не только района, но каждого севооборота. И даже в этом случае выбор травы и травосмеси будет во многом зависеть от агротехники.

В последние 20 лет в СССР развернута широкая сеть (свыше 1600 пунктов) по сравнительному изучению сортов зерновых и технических культур. Эта работа проводится под руководством Государственной Комиссии по сортоизучению и районированию на областных и районных селекционных станциях и госсортучастках. Народнохозяйственное значение правильного районирования сорта колоссально. Нередко замена прежнего сорта новым давала прибавку урожая на 30—40%. К сожалению, эта хорошо организованная сеть только в последние годы начала заниматься видо- и сортоизучением многолетних трав, но изучается только небольшой набор трав (клевер красный, люцерна посевная, тимофеевка и в меньшей мере пырей нежный, житняк, костер безостый, эспарцет). Кроме того, травы, высеваемые в кормовых севооборотах в лесной зоне (и частично в лесостепной) изучались в 28 пунктах (межстанционное испытание Институтом кормов, руководитель П. А. Воицин).

Работа по изучению видов и сортов с текущего года значительно расширяется. Так как объектом изучения является многолетнее растение, то практические выводы будут сделаны не ранее как через 4—5 лет.

Мы убеждены, что ботаники нашей страны (систематики, физиологи, экологи, геоботаники) могут ускорить решение задачи районирования тех культурных многолетних трав, которые представлены в нашей дикорастущей флоре. Подробный анализ условий среды, в которой они встречаются, с неперменным учетом опытного и хозяйственного освоения их — один из основных методов в этой работе. Особенно необходимым и полезным будет участие в работах по районированию трав ботаников, хорошо знающих определенные области и районы.

Как в полевом, так и в кормовом севооборотах, что уже было отмечено выше, травы должны сеяться только в виде травосмесей. В полевых севооборотах (для 2 лет пользования) было принято сеять двухчленные травосмеси: бобовое + злак. Работы последних лет (Полевая опытная станция Московской сельскохозяйственной академии, Мурманская опытная станция, Башкирская опытная станция животноводства, Чкаловский мясо-молочный институт, Ростовская опытная станция, Институт

зернового хозяйства им. Докучаева, Почвенно-агрономическая станция им. Вильямса и др.) показали, что часто трехчленные (и даже иногда четырехчленные) травосмеси более продуктивны. При луговом травосеянии громадное большинство зарубежных авторов рекомендует сложные травосмеси из 7—10 видов. Многочисленные исследования наших русских ученых (Колосова, Минина, Институт кормов; Иванов, Ленинградская опытная станция; Меднис, Ярославская опытная станция; Евсеев, Чкаловский мясо-молочный институт; Иванова, Ростовская опытная станция; Ларин в Барнауле и в Пушкине Ленинградской области; Дмитриев, Чугунов и др.) установили, что в кормовых севооборотах (для 5—7 лет пользования) усложнение видового состава не только не увеличивает, а иногда даже уменьшает урожай травосмеси. В данное время надо считать доказанным, что в травосмесь для кормовых севооборотов (6—7 лет пользования) в степных районах следует включать 3—4 компонента и в лесной зоне не свыше 5—6 компонентов.

Нередки были случаи, когда травосмесь давала меньший урожай, чем один из ее компонентов. Это происходило тогда, когда компоненты травосмеси были подобраны неправильно и не соответствовали среде (почве, климату) и режиму использования. Анализ материалов, имеющих по подбору компонентов травосмесей, позволил И. С. Травину (см.: Вопросы кормодобывания, 1936, стр. 287) наметить некоторые общие требования к составу компонентов травосмеси. Эти требования, нами несколько измененные и дополненные, сводятся к следующему.

1. Все компоненты травосмеси должны хорошо развиваться в данных условиях возделывания (климат, почва, агротехника, режим использования, стойкость к болезням и вредителям и т. п.).

2. В состав травосмеси должны входить только виды (и сорта), дающие высокие и близкие по своему уровню урожая. Замена урожайного вида (сорта) менее урожайным снижает урожай травосмеси.

3. Если травосмесь из урожайных видов (и сортов), у которых максимум урожая приходится в разные годы жизни (например у клевера на второй, а у люцерны или тимофеевки на третий), то их смесь в среднем за эти годы дает более высокий и устойчивый урожай, чем любой компонент, входящий в нее.

4. Травосмесь продуктивнее своих компонентов, если она состоит из видов (и сортов) с резко различной динамикой нарастания массы (например у одних сортов максимальный прирост происходит в начале, а у других в середине и конце лета). Это особенно существенно при пастбищном использовании и скашивании травы на сено 2—3 раза в лето.

Экспериментальная, чисто эмпирическая работа по сравнению различных травосмесей ведется многими опытными учреждениями СССР. В результате выявились наиболее продуктивные травосмеси, но рекомендовать их можно только для ограниченных типов территории. Теория травосмесей (анализ структуры травосмесей, выявление взаимосвязей, влияний друг на друга отдельных компонентов, выявление конкретных показателей, характеризующих высокопродуктивную травосмесь, и т. п.) еще не разработана. Попытки в этом направлении еще далеко недостаточны (Колосова, Минина, Шайн, Травин, Филатов, Понятовская). Эта работа, как показала практика, может быть осуществлена только совместными усилиями агронома и по крайней мере следующих специалистов: эколога ботаника, геоботаника и почвовода. Ботаники академий и университетов должны поставить перед собой как одну из первоочередных задач разработку теории травосмесей.

СССР занимает территорию, равную 2202 млн га. С севера на юг она простирается на 5000 км и с запада на восток на 14 000 км. По естественно-историческому районированию, проведенному Комиссией Академии Наук СССР под руководством акад. С. Г. Струмилина, на территории СССР выделено 9 естественно-исторических зон и 15 естественно-исторических стран. Последние были разделены на 71 провинцию (часть зоны или зона в целом в пределах одной страны, обладающей рядом местных макроклиматических особенностей, особыми чертами почвенных разновидностей и флористических вариантов). В дальнейшем предстоит их разделить на округа и районы. Последние должны быть однородны по рельефу, микроклиматическим условиям, почвам и растительности. На территории СССР их будет много сотен и даже в этом случае площадь каждого из них составит сотни тысяч и миллионы га. В свою очередь, в пределах каждого района можно будет выделить десятки почвенных разностей, резко отличных друг от друга по своим производственным особенностям. С другой стороны, в пределах каждой почвенной разности, учитывая хозяйственную специфику административного района, колхоза и совхоза, будет организовано чаще всего несколько севооборотов со своей агротехникой и приемами использования многолетних трав. Для удовлетворения этих весьма разнообразных требований производства и природных условий, существующий в данное время ассортимент многолетних трав и их сортов совершенно недостаточен. В подтверждение этому приведем несколько примеров. Основной бобовой многолетней травой для лесной зоны является клевер красный, но он недолговечен и часто вымерзает. Наряду с разработкой агроприемов, увеличивающих его долговечность и зимостойкость, необходима и большая селекционная работа, в том числе поиски лучших форм в самой природе. Так, нам кажется, что недостаточно изучены экотипы клевера красного из Западной Сибири (поймы рек, солончаковые формы лесостепи) и экотипы предгорий и гор Алтая.

Для степных районов СССР основной бобовой травой является люцерна, но она в то же время на плодородных и не кислых почвах (или хорошо известкованных почвах) может культивироваться как дополнительная к клеверу и в лесной зоне. И здесь нужна большая селекционная работа по выведению сортов, особенно перспективными будут желто-гибридные сорта, в основу которых должны быть положены местные дикорастущие желтые люцерны.

Люцерна не дает устойчивых урожаев семян, поэтому усиливается внимание к эспарцетам. В последнее время у нас в СССР введены в культуру два новых вида эспарцетов: э. песчаный и э. закавказский. Эти виды и особенно гибриды их дают такие же урожаи, как и люцерна, и два укоса на сено вместо одного, получаемого при посеве более распространенного в культуре вида, — эспарцета посевного. Но все эспарцеты по своему долголетию и засухоустойчивости уступают не только люцерне желтой, но и посевной. Можно наверно сказать, что в природе (Кавказ, Таджикистан) имеются виды и экотипы, которые позволяют получать сорта эспарцета, еще более хозяйственно ценные.

Число видов рыхлокустовых злаков, уже введенных в культуру, крайне незначительно. Это заставляет широко рекомендовать для полевых севооборотов на юге лесостепи, в северных частях степи и на предкавказских и приазовских черноземах райграс высокий. Кормовые качества этого злака много ниже костра, житняка, пырея нежного. Замена

его другим знаком, хорошим структурообразователем и в то же время хорошим кормовым растением, — одна из очередных задач. Не удовлетворяет также пырей нежный. Он мало засухоустойчив. Кормовая ценность его также мало удовлетворительна. В то же время при обмолоте семена его неотделимы от семян пырея ползучего, поэтому нередко высевается вместе с ним и пырей ползучий, один из самых злостных сорняков наших полей. Замена его может идти, видимо, двумя путями: изучением и введением в культуру более влаголюбивых форм житняка сибирского и введением в культуру новых злаков (из родов *Roegneria*, *Agropyrum* и др.).

Все отмеченное выше выдвигает на очередь проблему исключительно большого народнохозяйственного значения — увеличение видов и сортов многолетних трав для введения в культуру в полевых и кормовых севооборотах. Один из путей решения этой задачи, как нам кажется, по некоторым растениям более быстрый и верный, чем селекция уже существующих культурных видов и сортов, — это изучение и выявление экотипов дикорастущих видов. При этом изучении надо поставить перед собой три задачи: 1) возможно полное детальное изучение биологии, экологии, продуктивности, кормовой ценности в самой природной обстановке, в которых произрастает вид и его экотипы; 2) массовый сбор их семян (минимум несколько килограммов); 3) дальнейшее изучение выявленных перспективных видов и экотипов на опытных участках академий, университетов, селекционных опытных станций и сортоучастках.

В сводной коллективной работе по кормовой оценке растений СССР (Кормовые растения естественных сенокосов и пастбищ СССР), выполненной еще в 1935 г., было отмечено 453 дикорастущих вида растений, которые в том или ином районе для тех или иных целей заслуживали внимания для испытания в культуре. Часть рекомендованных тогда растений была испытана в культуре, некоторые из них дали хорошие результаты, но по большей части испытанных растений получены были отрицательные результаты. В то же время предпринятая нами сводка новых сведений (опубликованных в 1935 г. и использование рукописных материалов) выявила ряд новых растений, представляющих интерес для испытания в культуре. Наибольший интерес как многолетние кормовые растения представляют следующие роды и виды.

Род рэгнерий (*Roegneria*) надо поставить на первое место. Здесь почти все виды — кустовые злаки, типичные для горных районов Средней Азии. Особенно интересен этот род для испытания в горных районах, в лесостепи и северной части степи. Отметим некоторые из таких рэгнерий: рэгнерия угамская [*R. ugamica* (Drob.) Nevski]; р. узкочешуйчатая (*R. angustiglumis* Nevski); р. волокнистая [*R. fibrosa* (Schrenk.) Nevski]; р. якутская [*R. jakutensis* (Drob.) Nevski]; р. длиннохвостая [*R. macroura* (Turcz.) Nevski]; р. чимганская [*R. czimganica* (Drob.) Nevski]; р. Шренка [*R. Schrenkiana* (Fisch. et Mey.) Nevski]; р. искривленная (*R. curvata* Nevski); р. жестколистная (*R. sclerophylla* Nevski).

На второе место надо поставить род пыреев (*Agropyrum*). Из этого рода уже введены в культуру 3 вида: житняк гребневидный, ж. сибирский и ж. пустынный. К сожалению, селекционная работа и изучение дикорастущих форм даже с этими весьма перспективными видами развернуты еще недостаточно. Есть все основания предполагать, что ж. пустынный будет одним из основных растений для освоения солонцеватых комплексов пустынь, а ж. сибирский может оказаться хорошим злаком для

севера степи и юга лесостепи. Из других наиболее интересных видов отметим следующие: пырей волосоносный [*A. trichophorum* (Link) Richt.]; п. ресничатый (*A. ciliolatum* Nevski); п. ферганский (*A. ferganense* Drob.); п. каратавский (*A. karataviensis* Pavl.); п. Крылова (*A. Krylovianum* Schischk.); п. плевеловидный [*A. lolioides* (Kar. et Kir.) Roshev.]; п. подовый (*A. pseudocaesium* Prokud.); п. ползучий [*A. repens* (L.) P. B.]. Значительное количество видов этого рода — растения для кормовых севооборотов. Особенно они будут ценны для залужения участков вне севооборота и мест, подверженных эрозии. В этом отношении еще далеко не оценена высокая урожайность и прекрасная поедаемость пырея ползучего и близких ему видов.

К роду овсяниц (*Festuca*) принадлежат широко и давно известные в культуре кормовые травы — овсяница луговая, о. красная и вводимая вновь о. бороздчатая. Но среди овсяниц найдется еще немало видов, которые будут введены в культуру. К видам, которые надо шире испытать в культуре, надо отнести: о. Ганешина (*F. Ganeschini* Drob.), о. восточную (*F. orientalis* Kerner.), о. тростниковидную (*F. arundinacea* Griseb.), о. горную (*F. montana* M. B.), о. алтайскую (*F. altaica* Trin.), о. разнолистную (*F. heterophylla* Lam.).

Род мятликов (*Poa*) уже дал в культуру несколько кормовых трав: мятлик луговой, м. болотный, м. обыкновенный, м. сплюснутый, но все это виды для лесной зоны и частично для лесостепи. Для черноземов степи будет перспективным м. узколистный (*P. angustifolia* L.), для более южных частей степи — м. степной (*P. stepposa* (Kryl.) Roshev.), м. бесплодный (*P. botryoidea* Trin.) и для полупустыни и пустыни — м. луковичный (*P. bulbosa* var. *vivipara* Koeler.). Кроме того, интересны для испытания м. тибетский (*P. tibetica* Munro), м. длиннолистный (*P. longifolia*).

Среди костров (*Bromus*), кроме костра безостого и к. прямого, еще не вполне освоенного в производстве, можно указать на следующие виды: к. Биберштейна (*B. Biebersteinii* Roem. et Schult.); к. Бенекена [*B. Benekeni* (G. Beck) Trimen.]; к. Ричардсона (*B. Richardsonii* Link).

Род вострецов (*Aneurolepidium*) интересен обилием видов, выдерживающих большое засоление почв и в этом отношении, а равно и для селекции, представляют интерес: в. узкий [*A. angustum* (Trin.) Nevski]; в. ветвистый [*A. ramosum* (Trin.) Nevski]; в. ложнопырейный [*A. pseudoagropyrum* (Trin.) Nevski.]; в. многостебельный [*A. multicaule* (Kar. et Kir.) Nevski].

Род *Phleum* (тимофеевка) содержит ряд горных видов, среди которых заслуживает особого внимания т. альпийская (*Ph. alpium* L.) и степной вид [*Ph. phleoides* (L.) Sinsk.]. Надо также отметить, что даже известная у нас в культуре с незапамятных времен т. луговая еще далеко не выявлена во всем своем природном разнообразии.

В роде лисохвостов (*Alopecurus*) более или менее изучен только один лисохвост луговой. В этом роде для солончаковатых почв представляет интерес л. русский (*A. ventricosus* Pers.), а из других видов можно указать как на перспективные виды: л. короткоколосковый (*A. brachystachyus* M. B.); л. альпийский (*A. alpinus* Sm.); л. рыхлоцветный (*A. laxiflorus* Ovcz.); л. зеравшанский (*A. seravschanicus* Ovcz.); л. шелковистый (*A. sericeus* Alb.); л. джунгарский [*A. soongoricus* (Roshev.) N. Petr.].

Из рода *Clinelymus* (клинелимус) испытывались в культуре 2 вида: к. сибирский (волоснец сибирский, *C. sibiricus*) и к. даурский [в. даурский, *C. dahuricus* (Turcz.) Nevski]. Испытание второго проводилось (Омск) на сухих почвах, не свойственных природе этого растения. Оба вида необходимо изучать и в дальнейшем.

В роде *Psathyrostachys* (ложноколосников) выделяется весьма перспективный для освоения солонцов и смытых склоновых почв л. ситниковый [*P. juncea* (Fisch.) Nevski, волоснец ситниковый].

Для тех или иных природных условий СССР и хозяйственных требований представляют интерес для испытания виды и формы из следующих родов: *Digraphis* (изучение экотипов), *Lasiagrostis*, *Agrostis*, *Atropis* (для освоения полупустынь и севера пустынь и для освоения солончаков), *Aeluropus* (то же), *Arctophila*, *Scolochloa*, *Glyceria*, *Lolium*, *Hordeum*, *Leucopoa sclerophylla* (Boiss. et Hohen.) V. Krecz. et Bobr. и др.

Род люцерн (*Medicago*). Интересны в первую очередь горные люцерны. Из них укажем некоторые: *M. zavachetica* Bordz., *M. hemicycla* Grossh., *M. glutinosa* M. B., *M. polychroa* Grossh., *M. hemicycla* v. *pseudozavachetica* Troitzky. Необходимо дальнейшее изучение солончаковых и солончаковатых форм: *M. coerulea* Less., *M. pauciflora* Ledb. и экотипов *M. falcata* L. и дикорастущей в горах Средней Азии *Mosativa* L.

Род эспарцетов (*Onobrychis*). Наибольший интерес и здесь представляют горные виды: *O. altissima* Grossh., *O. iberica* Grossh., *O. Biebersteinii* G. Sir., *O. vaginalis* C. A. M., *O. cadmea* Boiss., *O. oxytropoides* Vge., *O. Ruprechtii* Grossh., *O. saravchanica* Vge., *O. schugnanica* V. Fedtsch.

Род клеверов (*Trifolium*). Помимо более детального изучения экотипов к. красного (с равнин западносибирской тайги, Алтая; поймы рек), к. шведского (экотипы с суходолов), к. белого (экотипы с севера, степи и лосостепи) представляют интерес — к. средний *T. medium* L. (более долговечен, чем к. красный), *T. ambiguum* M. B. (для культуры в горах), *T. Bordzilowskyi* Grossh.

Род пажитников (*Trigonella*). Род очень плохо изучен на опытных станциях. Хорошо представлен в Таджикской ССР. Видимо, особенно перспективным будет для горных районов и, возможно, что для лесостепи и степи. Укажем некоторые из наиболее интересных представителей рода: *T. Lipskyi* Sir., *T. Zapryagaevii* Aphan. et Gontsch., *T. Emodi* Benth., *T. adscendens* (Nevski) Aphan. et Gontsch., *T. Popovii* Eug. Korov., *T. Griffithii* Boiss.

Род леспедец (*Lespedeza*). Род этот в диком виде у нас представлен только на Дальнем Востоке: *L. bicolor* Turcz., *L. juncea* Pers. и др. К сожалению весьма плохо изучен, тогда как в других странах мира широко используется в культуре. Необходимо самое широкое испытание видов этого рода с привлечением всего видового разнообразия земного шара. Есть все основания предполагать, что представители этого рода займут почетное место среди культурных кормовых трав в ДВК, субтропиках, на Северном Кавказе и, возможно, даже в не особенно сухих степных районах Европейской части СССР.

Род вики (*Vicia*). Также еще плохо изученный род. Многолетние виды рода — растения долголетние и достаточно высокоурожайные. Кроме вики мышиный горошек, уже введенной в культуру, можно указать на следующие виды: *V. angustifolia* Roth., *V. tenuifolia* Roth., *V. kokanica* Rgl. et Schmalh., *V. japonica* Asa Gray, *V. ussuriensis* Oett., *V. elegans* Guss. и др.

Род донников (*Melilotus*). Помимо уже известных в культуре д. белого и д. желтого представляют интерес как перспективные растения для освоения солонцеватых и солончаковатых почв в степи и полупустыне *M. wol-gicus* Poir. и *M. gracilis* D. C.

Среди многих других родов бобовых также имеются по 1—3 вида, заслуживающих внимания для более детального изучения. Такие растения найдены в родах *Astragalus*, *Glycyrrhiza* (на солончаковатых лугах

ОРИЕНТИРОВОЧНОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ МНОГОЛЕТНИХ ТРАВ

А. Для кормовых севооборотов 5-7-летнего смешанного сенокосно-пастбищного пользования травами (рекомендуемые: ++, допускаемые: +)

Б. Для полевых севооборотов с использованием травами 2-3 года (рекомендуемые: 00, допускаемые: 0)

Зоны и почвы	Травы																														
	Клевер красный	Клевер розовый	Клевер белый	Лядвенец рогатый	Вика мышиный горошек	Эспарцет	Люцерна посевная	Люцерна желтая	Донник белый двухлетний	Тимофеевка луговая	Овсяница луговая	Ежа сборная	Лисохвост луговой	Бекмания	Канареечник тростинко-видный	Райграс многолетний	Райграс высокий	Мятлик луговой	Овсяница красная	Полевика белая	Костер безостный	Пырей нежный	Сорго-гумайский гибридный	Овсяница степная	Житняк сибирский	Житняк гребневидный	Житняк пустынный	Прутьяк (кохля)	Волоснец сибирский		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30		
<b>I. Лесная зона</b>																															
Подзолистые почвы суходолов . . . . .	0	0	++	++			+			00	0	+			+	+	+	++	+	+	++									0 (Сиб. и ДВК)	
Темноцветные почвы низинных лугов . . . . .	+	++	++		+					++	++		++		++	+		++	+	+	++										
Осушенные низинные болота (и для знаков 0 и 00 также низинные луга) . . . . .	00	00	++	++	+					00	0		++	+	+	+		++	+	+	++										
<b>II. Лесостепь Европейской части СССР</b>																															
Серые лесные почвы . . . . .	00				+		0			00	00	0				+	+	++			++										
Тучные, деградированные и мощные черноземы . . . . .	00					0	00			+	00	00					0	++			++	0									
Средние черноземы . . . . .	0		+			00	00		+	++	++	++					0	++			++	00		++	++	++					
<b>III. Лесостепь Азиатской части СССР</b>																															
Луговые (карбонатные) почвы . . . . .	00				+					00	00										++	+									
Тучные черноземы и выщелоченные черноземы (для знаков 0 и 00—тучные черноземы) . . . . .	00				+	0	00			0	00										++	0								0	
Средние черноземы . . . . .	0		+			00	00			++	++	+						+			++	00		++	++	++					
Темноцветные солонцеватые почвы с солонцами . . . . .	+					++	++		+	++	++	+									++	++		++	++	++					
<b>IV. Степь Европейской части СССР</b>																															
Средние черноземы . . . . .						00	00	0		++	++						0				++	00		++	++	++	++				
Южные черноземы . . . . .						0	00	0		+	++	++									++	+		++	++	++	++				
Темнокаштановые почвы . . . . .						00	00	00		++	++	+									++	00		++	++	++	++	+			
Предкавказские и приазовские черноземы . . . . .						++	++	+		++	++						00				++	++		++	++	++	++				
Пески (неразвезаемые) . . . . .						+	+	+		+	+						+				+		++	++	++	++				++	
Комплексы южных черноземов и темнокаштановых с солонцами . . . . .						++	++	0		++	++	+									+		++	++	++	++	++	+			
<b>V. Степь Азиатской части СССР</b>																															
Южные черноземы . . . . .							00	00		++	++										++	0		++	++	++	++				
Темнокаштановые почвы . . . . .							++	++	+	++	++										++	++		++	++	++	++				
Пески (неразвезаемые) . . . . .							+	+	+	+	+										+		++	++	++	++	++				++
Комплекс южных черноземов и темнокаштановых почв с солонцами . . . . .							0	00	00	+	++	++									+		++	++	++	++	++	+			++
<b>VI. Полупустыня</b>																															
Светлокаштановые песчаные почвы . . . . .							00	00		++	++	+									++				00	0				0	
Светлокаштановые суглинистые и глинистые почвы . . . . .							0	00		+	++													+	00	00				0	
Пески (неразвезаемые) . . . . .							+	++			++													++	++	++	++				
Комплекс каштановых почв с солонцами и почвами палин . . . . .							0	00		+	++														0	00	00			00	
<b>VII. Поемные луга</b>																															
Среднего уровня лесной зоны . . . . .		++	++		+					++	++		++		++				++	+	+	++									
Высокого <sup>1</sup> уровня лесной зоны . . . . .	00	00	++	++	+		+			++	++	+			+	+	+	++	+	+	++										
Среднего уровня степной зоны . . . . .		+	+		++		+			++	+		++								++										
Высокого <sup>1</sup> уровня степной зоны . . . . .	0		+		+		0	00	0	0	0										++				0	00					
Высоких частей разливов полупустынных рек (лиманы) . . . . .	+				+		+	++	++	+	+										++			++	++	++	+	+			

<sup>1</sup> Знаки 0 и 00 даны для высокого и частично среднего уровней.

пустынь), *Alhagi* (в пустыне; необходим отбор форм без колючек), *Lathyrus*, *Hedysarum*.

В культуре используются представители рода *Lotus*, к сожалению, пока еще на малых площадях. Перспективным также растением в опытах Института кормов явилась *Galega orientalis*, в производство еще не внедренная.

Если из числа прочих семейств исключить осоковые, ситниковые, представители остальных семейств часто объединяются в группу разнотравья. Большинство старых авторов эту группу оценивало в кормовом отношении низко. Действительно, именно в этой группе находится много грубостебельных растений, колючих, сильно опушенных, растений с резким запахом, горьких, именно таких растений, которые не поедаются скотом совсем или поедаются только в небольшой степени. В то же время исследования последних десятилетий установили, что большая часть растений этой группы содержит питательных веществ больше, нежели злаки, и часть из них (меньшая) удовлетворительно или охотно поедается скотом. Естественно поэтому, что возникла мысль об использовании растений и этой группы в культуре пастбищ и частично для заготовки силоса и сена. Правда, такие попытки делались еще в конце XVIII и начале XIX в., и даже одно время считалось необходимым в состав травосмеси вводить для возбуждения аппетита животных и пряные, часто горькие на вкус растения. К таким растениям относились тысячелистник, тмин, кровохлебка, бедреп и некоторые др. Однако сколько-нибудь планомерное изучение их кормовых качеств, как у нас в СССР, так равно и за границей, началось только в этом столетии. Результат такого изучения и учет опыта населения по использованию дикорастущих растений в их естественном состоянии позволяют отметить ряд родов и видов, представляющих интерес и для введения их в культуру. Остановимся далее только на самых интересных объектах.

В семействе сложноцветных представляют хозяйственный интерес роды с язычковыми цветами и млечным соком (подсем. *Liguliflorae*); из них особенно важны многолетние виды *Sonchus*, *Tragopogon*, *Scorzonera* и *Chondrilla*. В полупустыне и в пустыне основу зимнего, ранневесеннего и поздне-осеннего пастбищного корма составляют растения, исключительно хорошо приспособившиеся к местным жестким условиям существования. — представители рода полевой (*Artemisia*). Они содержат и летом и зимой, по сравнению со злаковыми, больше питательных веществ и могут заготавливаться даже на сено. Однако благодаря наличию горьких веществ, опушенности поедаемость их все же хуже злаков. Испытания показали полную возможность введения их в культуру, необходимо только селекционерам создать из них менее горькие и лучше поедаемые формы.

Не меньший интерес для освоения полупустынь и пустынь, песков и солончаков представляет семейство маревых (*Chenopodiaceae*). В последние годы опыты проф. Бегучева, Института овцеводства в Европейской части СССР и наши (Ларин, Садовникова, Габбасов, Пехман) в северной части пустынь показали полную возможность введения в культуру прутняка (*Kochia prostrata*). Немного худшие результаты дали опыты с камфоросмой Лессинга (*Camphorosma Lessingii*). Эти 2 вида надо изучить в природе и на опытных участках возможно полнее. Кроме того, для освоения солончаков перспективен ряд видов из родов: *Salsola*, *Gamanthus*, *Atriplex*; для освоения песков — *Agriophyllum*, *Corispermum* и др.

Из других семейств исключительный интерес представляют еще следующие роды и виды: *Urtica*, *Rheum*, *Polygonum aviculare*, *Crambe*,



*Sanguisorba*, *Poterium*, *Malva* (пастбище и силос), *Althaea* (для силоса), *Epilobium* (медонос, силос и закрепление откосов), *Scaligeria*, *Prangos*, *Carum*, *Pimpinella*, *Ferula*, *Heracleum*, *Convolvulus* (полукустарники и кустарники, пастбищный корм и для закрепления песков), *Symphytum asperum* Лереш. (зеленый корм, силос, медонос) и некоторые другие.

Мы отнюдь, конечно, не думаем, что все рекомендуемые нами для изучения роды и виды войдут в культуру. Будет исключительно большим вкладом в науку и в производство, если в культуру будет введен даже один десяток новых видов. Но чтоб отобрать их — необходимо изучить сотни видов.

На первом этапе изучения новых кормовых растений (изучение в природе), основная роль должна принадлежать ботаникам (экологи, геоботаники). Это одна из самых почетных задач, стоящая перед ботаниками нашей страны — задача сделать травопольные севообороты еще более производственно-ценными.

#### ПОЯСНЕНИЕ К ТАБЛИЦЕ

1) Набор трав дан для почв тяжелого механического состава (глинистые, суглинистые, включая легкосуглинистые).

2) Клевер красный на средних черноземах в лесостепи допустим в посевах только в травосмесях люцерна + клевер + злак.

3) Клевер розовый как малурожайный по сравнению с клевером красным, но более зимостойкий и многолетний, желателен высевать в травосмеси с клевером красным.

4) Под люцерной посевной понимаются и гибриды ее с люцерной желтой (сативно-фалькатные формы), более близкие к люцерне посевной; под люцерной желтой имеются в виду и ее гибриды с люцерной посевной, близкие к люцерне желтой (фалькатно-сативные формы).

5) В СССР осваиваются три вида эспарцетов: посевной, песчаный и закавказский. Наиболее перспективны два последние и гибриды их. Условия, в которых каждый из них развивается оптимально, еще не изучены, поэтому здесь они даны под объединенным названием.

6) Волоснец сибирский может иметь значение на подзолистых почвах суходолов и на тучных и средних черноземах равнин, в предгорьях, в лесном и степном поясах гор в Сибири (начиная с Алтайского края) и в ДВК.

7) Районирование житняков дано здесь на основании их экологических особенностей. Опытных данных по ним мало и особенно по житняку сибирскому.

8) Прутьяк в полевых севооборотах еще не испытан, вводится здесь на основании предварительных выводов проф. П. П. Бегучева. Посев его предполагается в смеси с люцерной и житняком.

9) В перечне трав отсутствует лядвенец рогатый — он в полевых севооборотах может иметь место наряду с люцерной и клевером красным в субтропиках.

10) При орошении в полупустыне и пустыне основной травой является люцерна посевная, допустим клевер красный, из злаковых трав в травосмеси с бобовыми высеваются райграс высокий, ежа сборная и реже райграс многолетний и овсяница луговая.

## ВОПРОС О ВЗАИМООТНОШЕНИЯХ СТЕПИ И ЛЕСА НА НОВОМ ЭТАПЕ

Е. М. Лавренко

Наша задача — все процессы взаимодействия леса и степи тщательно изучить и направить их на повышение производительности планового социалистического хозяйства степной области.

В. Р. Вильямс, 1936, стр. 15.

«Степной вопрос», или вопрос о взаимоотношениях степи и леса, сыграл в истории русской науки очень большую роль. Во всяком случае, отечественная геоботаника зародилась и развивалась в значительной мере на изучении этой проблемы. То же можно сказать и об отечественном почвоведении.

Много было высказано гипотез о причинах безлесия степей. Привлекались в качестве основных факторов — климат, рельеф, химические и физические свойства почв, «борьба» между степью и лесом, хозяйственная деятельность человека и т. д. Я не буду излагать взглядов отдельных исследователей по этому вопросу. Это сделано мною дважды: в специальной статье (1939) и в особой главе в монографии «Степи СССР» (1940).

В настоящей статье я предполагаю рассмотреть этот вопрос, ставя главной задачей наметить программу исследований, имея в виду историческое постановление Совета Министров СССР и ЦК ВКП(б) от 20 октября 1948 г. о грандиозном плане полезащитного лесоразведения и других мероприятий на юге Европейской части СССР в целях борьбы с засухой.

В свое время Г. Н. Высоцкий (1916), подводя итоги степному лесоразведению в XIX в. и в начале текущего, назвал последнее «грандиозным опытом». Но все эти работы кажутся миниатюрными по сравнению с теми действительно грандиозными мероприятиями по облесению лесостепи и степи юга Европейской части СССР, которые будут реализованы в ближайшие годы на основании вышеприведенного постановления. Нет сомнения, что многие стороны «степного вопроса», пока неясные, получат разрешение в результате мероприятий по облесению на юге Европейской части СССР. Разработка «степного вопроса» в связи с этим вступает в новый этап.

Сделаю сначала некоторые общие методические замечания.

При рассмотрении вопроса о причинах безлесия степей необходимо сначала условиться в следующем: будет ли этот вопрос рассматриваться, имея в виду естественные соотношения в природе, или будет при этом приниматься во внимание и роль человека как активного преобразователя природы. Многие степные районы могут быть естественно безлес-

ными,<sup>1</sup> но человек может создать во многих из таких безлесных местностей достаточно устойчивые лесные насаждения. Большинство ученых, высказывавшихся относительно безлесия степей, имели в виду естественные соотношения во взаимоотношениях леса и степи.

При анализе причин безлесия степей нельзя ограничиваться одним каким-либо фактором, даже таким универсальным, как климат, а необходимо принимать во внимание всю совокупность факторов, благоприятствующих лесу или степи в той или иной части степной области, и при этом в их взаимной связи. Кроме того, при учете действия тех или иных факторов необходимо принимать во внимание и их динамику в течение ряда (десятков) лет; особенно это касается климата (режим осадков, влажность воздуха и почвы), а также динамики грунтовых вод и т. д.

Затем, изучая естественные взаимоотношения леса и степи, нельзя забывать о том, что вопрос о взаимоотношениях леса и степи в степной области самым тесным образом связан с историей растительности в пределах последней, в частности с распределением центров расселения тех или иных типов растительности и путей их распространения в послеледниковое время. На важность учета этого исторического фактора указывал еще П. А. Костычев (1886) в своей известной работе о черноземе, а позже А. Н. Соколовский (1937) и Е. М. Лавренко (1939). Как известно В. Р. Вильямс (1936, 1939) также рассматривал взаимоотношения леса и степи в исторической перспективе.

При обсуждении этого вопроса, кроме того, недостаточное внимание уделялось биологии леса и степи, в частности вопросам возобновления лесных сообществ. Так, лес в естественных условиях в степном окружении может: 1) существовать, возобновляться и постепенно наступать на степь, захватывая ее территорию, 2) существовать и возобновляться, но не обнаруживать экспансии за счет окружающей степи, 3) существовать некоторое время без возобновления. Последний случай возможен в естественных насаждениях при ухудшении условий существования леса, исключающих возобновление. В условиях искусственных посадок в степи последний случай — частое явление. Собственно говоря, лесопригодными в естественных условиях нужно считать только те позиции, где имеют место первый и второй случаи.

При обсуждении причин безлесия степей до сих пор большинством авторов, касавшихся этого вопроса, недостаточное внимание уделялось самой степной растительности как фактору безлесия степей. Можно себе представить, что все иные факторы, в том числе климат и почвы, не препятствуют произрастанию леса (включая его возобновление), но наличие

<sup>1</sup> Обычно говорят об «извечности» безлесия степей, имея в виду послеледниковое время (голоцен). В последнюю межледниковую эпоху (рисс-вюрмскую) современные степи, видимо, были очень сильно облесены. Ю. Д. Клеопов (1930) высказал мысль, что леса Украины в это время имели контакт с лесами Северного Кавказа. Д. К. Зеров присоединился к этой точке зрения (1938). В. П. Гричук (1946), на основании данных пыльцевого анализа, на своей схематической карте растительных зон во время фазы климатического оптимума днепровско-валдайской (рисс-вюрмской) межледниковой эпохи показывает сплошное распространение широколиственных лесов примерно до широты Курска, а южнее, вплоть до берегов Черного и Азовского морей, — лесостепь с лесами из сосны, березы, ольхи, липы, вяза и граба. Позже этого времени леса на юге Европейской части СССР не достигали такого большого развития и не продвигались так далеко к югу. В. Р. Вильямс (1936) также считал последнюю межледниковую эпоху временем максимального продвижения лесов на юг в Европейской части СССР. Послеледниковая экспансия лесов на юге Европейской части СССР далеко не получила такого широкого размаха, как в рисс-вюрмское межледниковье. С конца последней межледниковой эпохи на юге Европейской части СССР господствовали открытые ландшафты (Гричук, 1946).

степного растительного покрова — мощного потребителя влаги в почве, а значит, и конкурента леса, препятствует первичному появлению на данной территории леса и его дальнейшему разрастанию. На такую именно роль степной растительности указал глубокий исследователь природы степной полосы П. А. Костычев (1886). В дальнейшем роль степной растительности как мощного конкурента леса была освещена в ряде работ Г. Н. Высоцким (1894, 1916, 1941, и др.), который даже предложил особый тип лесопосадок в степи — «древесно-кустарниковый», имея в виду борьбу с задержанием почвы в искусственных насаждениях затенением почвы кустарниками.

В последнее время Т. Д. Лысенко (1948) подчеркивает роль степной растительности как конкурента леса в борьбе за влагу. Он пишет: «Следовательно, степь своей растительностью и всем своим климатическим комплексом условий борется и с лесом и с культурными сельскохозяйственными растениями». В связи с этим Т. Д. Лысенко разработал гнездовой способ посева жолудей дуба в степи и предложил «объединить выращивание молодых посадок и посевов леса с культурой разных полевых сельскохозяйственных растений против их общего врага, против дикой степной растительности и климатических невзгод...».

Степной травостой отрицательно влияет как на условия произрастания деревьев, так и на их семенное возобновление.

Нельзя не согласиться также с мнением Т. Д. Лысенко (1948) о том, что для более северных частей степной области (для лесостепи и отчасти северной окраины полосы разнотравно-типчаково-ковыльных степей) во многих случаях победа степи над лесом объясняется «не потому, что лес как природное явление в своей борьбе со степью всегда не в силах с нею бороться, а потому, что вмешательство человека в природу в условиях анархического капиталистического хозяйства всегда способствовало победе степи над лесом и редко способствовало обратному».

К этому можно прибавить, что такая же помощь степи со стороны деятельности человека имела место и в условиях феодального и даже более ранних социально-экономических форм хозяйства (выпас домашних животных, степные пожары и проч.). Больше того, человек уничтожил большую часть лесов, ранее существовавших в лесостепи.

Рассмотрим вопрос о взаимоотношениях леса и степи по отношению к отдельным полосам (подзонам) степной области, имея в виду всю совокупность факторов, влияющих на взаимоотношения этих двух типов растительности, а в их числе и саму степную растительность как фактора, препятствующего облесению степей или, во всяком случае, замедляющего этот процесс.

Наиболее сложен этот вопрос по отношению к лесостепи. Некоторые авторы (например Гроссет, 1930) считают, что луговые степи и широколиственные леса в своем зональном выявлении приурочены к одной и той же климатической полосе. Это неверно, так как оптимум для широколиственных лесов лежит в более влажных районах. В частности, оптимальные условия для дубрав из *Quercus robur* также осуществляются в более северных (полоса широколиственных лесов) и отчасти западных районах Европы. Но в то же время дубравы в лесостепи, в пределах возвышенных и расчлененных районов последней, образуют водораздельные массивы, существующие бок о бок с луговыми степями или почвами, на которых ранее существовали последние. На Стрелецкой степи под Курском, например, существуют участки дубрав на черноземе без всяких следов оподзоливания, т. е. в данном случае дубравы появились на степи, видимо, сравнительно недавно. Эти данные говорят, что

ни климатические, ни почвенные условия в лесостепи не препятствуют поселению леса на расчлененных балочной сетью водоразделах. Леса в лесостепи в прошлом, судя по почвенным и другим данным, занимали гораздо большую площадь, чем сейчас. Однако этому процессу облесения степей на расчлененных водоразделах препятствовали следующие факторы — сама растительность луговых степей и хозяйственная деятельность человека (пастба скота, пожары, рубка лесов, распашка). Луговая степь образует очень мощный и густой травостой, который служит препятствием для прорастания семенных зачатков древесных и кустарниковых растений. Захват лесом степных пространств происходил, вероятно, с помощью степных кустарников, большинство которых обладает способностью к вегетативному разрастанию. В зарослях степных кустарников затем постепенно появляются древесные породы.

Любопытно, что в пределах лесостепи на Среднерусской возвышенности современные наиболее крупные массивы дубрав и соответствующих почв (серых лесных и оподзоленных черноземов) приурочены к южной части лесостепи; на правобережье Днепра дубравы и соответствующие почвы приурочены к средней части лесостепи. Такая приуроченность связана, видимо, с расположением в этой части лесостепи межледниковых убежищ широколиственных лесов (Лавренко, 1939), которые послужили центрами последующего послеледникового облесения лесостепи.

Гораздо меньшая облесенность наблюдается в пониженных и равнинных, слабо расчлененных районах лесостепи. Здесь леса приурочены к поймам рек, песчаным террасам и к западинам на водоразделах. Такая слабая облесенность этих равнинных пространств, даже в прошлом, связана, видимо, с широким распространением здесь засоленных почв (солонцеватых черноземов, солонцов, солончаковых почв). Среди последних леса постепенно появляются только на солодах, в западинах (осиновые колки).<sup>1</sup>

Таким образом, лесоразведение в лесостепи не встречает никаких препятствий со стороны климата. В отношении почв лесонепригодными являются только засоленные почвы (в их естественном состоянии, без мелиорации) некоторых районов равнинных частей лесостепи. Степная растительность в лесостепи в настоящий момент почти везде распашкой уничтожена. Это препятствие для облесения, таким образом, также теперь снято хозяйственной деятельностью человека.

В полосе разнотравно-типчаково-ковыльных степей, характеризующейся развитием обыкновенных и отчасти южных черноземов, в более северных частях полосы, на возвышенных расчлененных водоразделах, занятых в основном обыкновенными черноземами, также встречаются или встречались ранее, судя по почвам, довольно большие массивы дубрав (например Шипов лес) или байрачные дубовые леса, более или менее выползающие на водоразделы. В поймах в пределах этой полосы развиты пойменные леса, нередко теперь уничтоженные, а на песчаных надлуговых террасах — сосновые леса, а южнее колковые леса (березовые, дубовые) в понижениях. Однако, большая часть водоразделов в этой полосе лишена лесов.

<sup>1</sup> Повидимому, история развития ландшафтов этих пониженных и слабо дренированных пространств в лесостепи (и степи) была иной, чем возвышенных и дренированных. В ледниковое и частью послеледниковое время здесь грунтовые воды стояли, видимо, значительно выше, чем сейчас, и на поверхности преобладали лугово-болотные пространства. Осолончакование и остепнение этих депрессий связано с более поздним временем, когда грунтовые воды понизились. На такой путь развития ландшафтов указал в своих работах еще А. Н. Краснов (1891).

В естественных условиях, при наличии природной степной растительности — мощного конкурента леса, в этой полосе равнодействующая условий существования складывается более благоприятно для степной растительности, чем для лесной. При уничтожении степной растительности или при активной борьбе с нею искусственные насаждения в этой полосе чувствуют себя хорошо, особенно это касается обыкновенных черноземов, на которых расположено, например, известное Велико-Анадольское лесничество. Сильно засоленные почвы надлуговых террас, а также солонцы склонов балок являются лесонепригодными.

В полосе типчакowo-ковыльньих степей, на южных черноземах и темнокаштановых почвах, встречаются изредка байрачные дубовые леса в балках, а на заливаемых террасах рек — пойменные леса, часто теперь уничтоженные, на песчаных надлуговых террасах, в понижениях — колковые леса из дуба и березы. В этой полосе на водоразделах режим влаги мало благоприятен для леса. Но так как здесь все же возможно разведение леса без полива, при условии снятия конкуренции со стороны степной растительности, то при обсуждении взаимоотношений между лесом и степью и в этой полосе, помимо учета климатических и почвенных условий, нужно принимать во внимание конкурентные отношения между этими типами растительности. Сильно солонцеватые южные черноземы и темнокаштановые почвы, а также солонцы являются лесонепригодными (без мелиорации) как в естественных условиях, так и при посадках леса.

И только в полосе полынно-типчакowo-ковыльньих степей роль физических факторов (климат и почва) во взаимоотношениях лес—степь выступает полностью на первый план. Естественные леса здесь приурочены только к поймам и к западинам среди песков. «В зоне светлокаштановых почв лесные полосы закладываются только на легких по механическому составу разностях и на темноцветных почвах западин» (Дьяченко, 1948). Это говорит о том, что в этой полосе сухой климат, усугубленный засолением почв, без всяких оговорок, является непосредственной причиной безлесия степей; конечно, в этих весьма суровых для леса климатических и почвенных условиях сорная и степная травянистая растительность особенно опасна для древесно-кустарниковых посадок.

Теперь о программе исследовательской работы по вопросу о взаимоотношениях леса и степи.

Как указывалось выше, вопрос о взаимоотношении леса и степи требует исторического рассмотрения в рамках послеледникового времени. Каковы фитопапентологические данные по этому вопросу? Они пока невелики. Это — работы, основанные на данных пыльцевого анализа торфяников и озерных отложений. Для Европейской части СССР эти данные касаются главным образом Украины (Зеров, 1936, 1938, 1947), преимущественно ее лесостепной и только отчасти степной части, центрально-черноземных областей (Пьявченко, 1941) и Приволжской возвышенности (Чигуряева, 1941, 1946).

Во всяком случае, эти данные пыльцевого анализа свидетельствуют о слабом развитии лесов, даже в лесостепи Европейской части СССР, в первой половине послеледникового времени и о процессах облесения лесостепи во второй половине этого времени. Кроме того, они вместе с более ранними стратиграфическими данными, касающимися торфяников лесостепи (Лавренко, 1921, 1936), убедительно свидетельствуют об очень позднем появлении сфагновых болотцев в лесостепи и степи Европейской части СССР. Более того, даже для более северных районов

Украинского Полесья Д. К. Зеров (1933, 1934, 1938) показал очень позднее появление олиготрофных болот, которое синхронизируется им с последней фазой развития растительности указанной части Полесья.

Однако этих данных пока еще не так много и их нужно умножить, охватив всю территорию лесостепи и степи.

Необходимо, далее, организовать в лесостепных и степных заповедниках, а также лесостепных и степных лесничествах наблюдения над динамикой опушки степных лесов и зарослей кустарников. Например, на Стрелецкой и Казацкой степях под Курском опушки байрачных лесов выходят прямо на участок абсолютного заповедника. Здесь следовало бы заложить постоянные площадки (в виде трансект), которые необходимо остолбить и тщательно заснять и в их пределах вести из года в год наблюдения за динамикой границы леса и приопушечных травянистых ассоциаций. Особенно это интересно сделать в связи с тем, что через несколько лет начнет сказываться и на растительности заповедников влияние полезащитных лесных посадок, которые в ближайшие годы должны возникнуть на окрестных совхозных и колхозных полях. Подобные же исследования следует поставить и по отношению к зарослям степных кустарников, которые многими исследователями рассматриваются как стадия, предвещающая облесение степи. Имеются наблюдения, согласно которым в зарослях кустарников появляются постепенно деревья (Степунин, 1914; Лавренко, 1940, и др.).

Интересно также поставить прямые эксперименты в заповедниках по облесению степи, подсевая плоды древесных и кустарниковых пород и высаживая молодые саженцы последних непосредственно в степной травостой. Следует также испытать в этих условиях и метод Т. Д. Лысенко, высевая плоды (например дубовые жолуди) гнездами на небольших площадочках среди степного травостоя.

Чрезвычайно важно также изучить подземные части лесных, кустарниковых и степных (травянистых) сообществ, особенно в месте их контакта, а также корневые системы отдельных представителей этих ценозов. Ведь борьба за влагу между растениями идет в почве. К сожалению, мы до сих пор почти ничего не знаем о подземных частях древесных и кустарниковых пород в степях. Несколько лучше обстоит в этом отношении дело со степными травянистыми сообществами, благодаря многолетним исследованиям подземных частей последних М. С. Шалыта (1935), к сожалению, пока только частично опубликованным. Очень важно будет проследить онтогенез корневой системы древесных и кустарниковых пород в разных подзонах (полосах) степной области в связи с предстоящим облесением полезащитными полосами лесостепи и степи.

Для представления о приживаемости лесов в различных частях степной области (подзональных и провинциальных) следует широко поставить исследования самовозобновления лесов как естественных, так и искусственных.

Таковы некоторые первоочередные работы по изучению взаимоотношений между лесом и степью.

Конечно, для разработки этой проблемы будет иметь значение также планомерное и всестороннее изучение ныне существующих естественных и искусственных лесных насаждений в лесостепных и степных районах, а также тех полезащитных полос, которые в ближайшие годы возникнут на обширных пространствах юга Европейской части СССР.

Нет сомнений, что осуществление проекта полезащитного лесоразведения между Днестром и Уралом, согласно Постановлению Совета Министров СССР и ЦК ВКП(б) от 20 октября 1948 г. — этого грандиоз-

ного Сталинского плана переделки природы степной области Европейской части СССР — даст много материала для окончательного разрешения вопроса о взаимоотношениях леса и степи, — вопроса, разработка которого сыграла такую большую роль в развитии русской науки.

## ЛИТЕРАТУРА

- Вильямс В. Р., и З. С. Филлипович, 1936. В. В. Докучаев в борьбе с засухой. В кн.: В. В. Докучаев. Наши степи прежде и теперь, М.—Л.
- Вильямс В. Р., 1939. Почвоведение. Земледелие с основами почвоведения, 4-е изд., М.
- Высоцкий Г. Н., 1894. О выборе наиболее подходящих для культуры в степях форм древесной растительности. Лесн. журн., 2—3, СПб.
- Высоцкий Г. Н., 1916. О степном лесоразведении и степном лесоустройстве (Докл., читани. в 1915 г. в зас. Лесн. отд. Киевск. общ. сельск. хоз. и с.-х. пром.). Киев.
- Высоцкий Г. Н., 1941. Георгий Николаевич Высоцкий и его труды (Автобиография). Почвоведение, 3, М.
- Гричук В. П., 1946. К истории растительности Европейской части СССР в четвертичном периоде. Тр. Инст. геогр. АН СССР, 37, М.—Л., 1946.
- Гроссет Г. Э., 1930. Лес и степь. Воронеж.
- (Дьяченко А. Е.), 1948. Ассортимент древесных и кустарниковых пород, их размещение в полосах и типы насаждений. Агролесомелиорация, 2-е изд., М.
- Зеров Д. К., 1933. Стратиграфія торфовищ України як одно з джерел до четвертинної історії її рослинності та клімату. ВУАН, Четвертинний період, 5, Київ.
- Зеров Д. К., 1934. Час та умови розвитку сфагнових боліт північно-західної України. Журн. Инст. бол. ВУАН, 2 (10), Київ.
- Зеров Д. К., 1936. До вивчення стратиграфії сфагнових боліт других (борових) терас річок системи Дніпра. Київськ. Держ. унів., Наукові записки, 2, 2, Київ.
- Зеров Д. К., 1938. Болота УРСР. Рослинистість і стратиграфія. АН УРСР, Инст. бол., Київ.
- Зеров Д. К., 1947. Стратиграфія сфагнових боліт степової частини УРСР. Бот. журн. АН УРСР, 3, 3—4, Київ.
- Клеопов Ю. Д., 1930. До історії рослинного вкриття України. Четвертинний період, 1—2, Київ.
- Костычев П. А., 1886. Почвы черноземной области России, их происхождение, состав и свойства, I. Образование чернозема. СПб. 2-е изд., М.—Л., 1937.
- Краснов А. П., 1891. Материалы для флоры Полтавской губернии. Тр. Общ. испыт. прир. при Харьк. унив., 24, Харьков.
- Лавренко Е. М., 1921. Сфагновые торфяники Харьковской губернии. Дневн. I Всероссий. съезда русск. бот., 3, П.
- Лавренко Е. М., 1936. О генезисе сфагновых болот в пределах степной зоны в бассейнах рр. Буга, Днестра и Дона. Сов. бот., 3, М.—Л.
- Лавренко Е. М., 1939. Вопрос о причинах безлесия степей как проблема исторической ботанической географии. Сб. «АН СССР президенту АН СССР акад. В. Л. Комарову».
- Лавренко Е. М., 1940. Степи СССР. Растительность СССР, 2, М.—Л.
- Лысенко Т. Д., 1948. Опытные посе́вы лесных полос гнездовым способом. Агробиология, М.
- Матюшенко В. П., 1928. Исследование торфяных болот в долине р. Трубежа, левого притока Днестра. Тр. Научно-исслед. торф. инст., 1, М.
- Льявченко Н. И., 1941. Былые леса и климат центрально-черноземных областей Европейской части СССР по данным пыльцевого анализа торфа. Сов. бот., 3, М.—Л.
- Соколовский А. Н., 1937. Примечания. В кн.: П. А. Костычев. Почвы черноземной области России, их происхождение, состав и свойства, М.—Л.
- Степунин Г., 1914. Леса в верховьях р. Миуса. Лесн. журн., 8.
- Чигуряева А. А., 1941. Ивановские торфяники. Саратов. Гос. унив. Уч. зап., серия биол., 15, 7, Саратов.
- Чигуряева А. А., 1946. Торфяники и озерные отложения Юго-Востока. Саратов. Гос. унив., 16, 1, вып. биол., Саратов.
- Шалыт М. С. и А. А. Калмыкова, 1935. Корневая система растений в основных почвенных типах Украины. Бот. журн. СССР, 20, 4, М.—Л.



## ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАЗДЕЛЕНИЯ СССР И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАН

Е. М. Лавренко

Вопрос о ботанико-географическом разделении Палеарктики, т. е. внетропической Евразии, представляет особый интерес для советских исследователей, так как СССР занимает больше половины всей территории Палеарктики.

Все проекты ботанико-географического деления Земли естественно касаются и Палеарктики. Упомянем об известных работах Гризебаха (Grisebach, 1872), Энглера (Engler, 1882, 1903), Дильса (Diels, 1908), Рикли (Rikli, 1913), Хафена (Hayek, 1926), трактующих о ботанико-географическом делении Земли, а значит и внетропической части Евразии. Я не буду останавливаться на этих делениях. Укажу только, что они в значительной мере представляют единый ряд развития идей, начиная с известной работы 1879—1882 гг. Энглера, который широко ввел в ботаническую географию и, в частности, в ботанико-географическое деление Земли эволюционный принцип. Напомню также о существенном терминологическом разъяснении Рикли (1913). Он указал, что «флористическое царство» или, как предлагает его называть А. П. Ильинский (1937), доминион, т. е. наиболее крупная единица ботанического районирования, является в основном флористическим понятием, поскольку ее выделение основывается на известном единстве в развитии флоры, а значит и общности флористических элементов. «Растительная область» или просто область, следующая единица ботанического районирования, характеризуется, по Рикли, не только общностью в развитии флоры, но и единообразием в растительном покрове, его структуре.

Из более поздних работ отмечу работу нашего крупного ботанико-географа и флориста М. Г. Попова (1929), установившего понятие об «Области Древнего Средиземья», области развития ксерофитных флор, простирающейся от Центральной Азии до Гибралтарских ворот и представленной также в Новом Свете, в Северной и отчасти Центральной Америке. Эту, по существу, группу областей или доминион Попов противопоставляет остальной Голарктике, которую он переименовывает в «Область флоры Гинкго».

Из исследований последних лет представляет также интерес работа Виссманна (Wissmann, 1939) о растительных областях Евразии в связи с климатом. Этот автор опубликовал карты климатических областей Китая (м. 1 : 20 000 000) и всей Евразии (м. 1 : 40 000 000), являющиеся также и картами растительности. Кроме того, он приводит любопытную схему деления Евразии на области растительности, представленную на схематическом континенте Северного полушария. Последняя схема является дальнейшим улучшением аналогичных схем, опубликован-

ных в свое время Брокманном-Ерошем и Рюбелем (Brockmann-Jerosch und Rübél, 1912) и позже первым (Brockmann-Jerosch, 1919, 1932). Она не ограничивается только западной частью материка Евразии и Африки, как схемы упомянутых швейцарских ботаников, но охватывает весь материк Евразии вместе с Северной Африкой. Интересным в этой схеме Виссманна является наличие на востоке и западе материка, к югу от полос моховых и лишайниковых тундр, двух «клиньев» лугов. Правильным нужно считать показанное на ней разделение хвойнолесной области на три подобласти: 1) западную океаническую — темнохвойную; 2) центральную, в действительности восточную, континентальную — лиственничную; 3) юго-восточную океаническую — темнохвойную. Правильно также выделение, на основании исследований австрийского ботаника Хандель-Маццетти (Handel-Mazzetti, 1921) жестколистных вечнозеленых лесов в западной части Южного Китая; эти жестколистные леса на западе Китая в известной мере являются аналогом жестколистных лесов Средиземноморской области на западе материка. Однако на схеме Виссманна мало удовлетворительно разделение внутренней сухой (пустынно-степной) части материка. В частности, вряд ли можно считать зональным явлением в субтропическом поясе фригану и трагантиковые степи, как это показывает на своей схеме этот автор.

Упомяну еще о своеобразной, но эскизной карте распределения областей растительности, точнее серий поясов, австрийского ботаника Шмида (Schmid, 1945). Этот автор свои «пояса» и их серии трактует флороценогенетически.<sup>1</sup>

Наконец, упомяну о расчленении Палеарктики, разработанном венгерским ботаником Р. Шу (R. Soó, 1945). По сравнению с более ранними проектами ботанического разделения внетропической Евразии в этом проекте Шу интересно выделение степей в особую область, которую он называет Понтической и протягивает ее только до верховьев Иртыша, не захватывая, таким образом, степей Монголии и Западного Китая. Кроме того, Шу отделяет листопадную Восточноазиатскую область (бассейн Амура, Манчжурия, большая часть Кореи, Северный Китай, Северная Япония) от вечнозеленой Южнокитайской области (Южные Китай и Япония).

Как увидим далее, все эти проекты ботанико-географического разделения Палеарктики до сих пор не дали полной картины закономерностей и распределения растительности внетропической Евразии, и к тому же в большинстве случаев они свидетельствуют о недостаточном знании авторов этих проектов литературы о растительности СССР.

Отделом геоботаники Ботанического института им. академика В. Л. Комарова АН СССР, бригадой в составе Я. Я. Васильева, Е. М. Лавренко, А. И. Лескова, В. П. Малеева, А. В. Прозоровского, А. П. Шенникова

<sup>1</sup> В пределах Евразии, так же как и Америки, он выделяет две группы серий: «стандартные» серии (Standardserien) и «метаморфические» серии (Metamorphosenserien). К первым относятся: 1) серии поясов тропических лесов, 2) серия *Lauroce-rasus*-поясов (лавровидные леса Э. Рюбеля; сюда Шмид относит леса Южного Китая, а также Колхиды и Талыша); 3) серия поясов листопадных лесов Европы и Дальнего Востока; 4) серия поясов субарктической тайги; 5) серия арктических поясов. К метаморфическим сериям относятся: 6) серии тропических ксерических поясов (саванны, зимнезеленые леса и пр.); 7) серия поясов Древнеаридной области (Palaeoaridis) в Передней Азии, Северной Аравии и Сахаре; 8) центральноазиатские и североамериканские поздтретичные ксероморфозы (степи и пустыни внутренних частей Евразии и северной окраины Сахары); 9) миоценовые Тетис-ксероморфозы (Средиземноморская область); наконец, 10) серии приморских реликтовых поясов (атлантическое побережье Европы, богатое третичными реликтами).

при участии ряда других геоботаников — разработано подробное ботанико-географическое районирование СССР, с выделением следующих областей в пределах нашей страны: Арктической тундровой, Евро-Сибирской кустарниковой (лесотундровой), Берингийской кустарниковой (лесотундровой), Евразийской хвойнолесной, Камчатской травянолесной, Дальневосточной хвойно-широколиственнолесной, Европейской широколиственнолесной, Средиземноморской лесной, Евро-Сибирской лесостепной, Евразийской степной и Азиатской пустынной (1947).

Все эти проекты ботанико-географического разделения Палеарктики далее цитируются в синонимике.

В основу той композиции ботанико-географического разделения Палеарктики, которая излагается далее, положено понятие о плакорах, разработанное у нас выдающимся последователем В. В. Докучаева Г. Н. Высоцким, и учение о ценозообразователях или эдификаторах.

Под плакором Высоцкий понимал «возвышенное плато» (водораздел), имеющее глубокий сток, противопоставляя ему «плаккат» (низменное плато, имеющее неглубокий сток), например пойменные, или низкие надлуговые террасы рек (1927а, б). «Зональная» растительность и почвы в понимании советских исследователей связаны с плакорами. Особенно типичны для той или иной области растительность и почвы, приуроченные к более или менее дренированным, насколько это возможно в пределах данной области, плакорам, покрытым суглинистыми покровными породами. Суглинистые или глинистые более или менее дренированные плакоры преобладают на земной поверхности. К плакорным позициям весьма близки также нижние части пологих склонов гор.

Я уже имел случай остановиться на общебиологическом значении эдификаторов, этих победителей в борьбе за существование «первого ранга» (Лавренко, 1947). В этой же статье я отметил, что при ботанико-географическом районировании надо основываться на учете состава эдификаторов, в первую очередь плакорных фитоценозов. Это не только потому, что эдификаторы обуславливают физиономичность растительного покрова, но и на том основании, что эдификаторы играют основную ценозообразующую роль, ограничивая одни виды растений, благоприятствуя другим. Больше того, эдификаторам принадлежит основная биогеохимическая роль в фитогеосфере и даже биосфере в целом. Энергетическое значение эдификаторов в жизни поверхностных оболочек Земли огромно.

Остановлюсь теперь вкратце на основных единицах ботанико-географического районирования: область, провинция и округ.

**Область** характеризуется господством на плакорах, т. е. на более или менее дренированных равнинах и на почвах суглинистого и глинистого механического состава, определенного типа растительности. В пределах области представлены и многие другие типы растительности; закономерно встречающиеся при особых (неплакорных) условиях. Область обычно хорошо характеризуется и флорогенетически, в частности родовым или чаще секционным, или серийным составом эдификаторов.

**Провинция** определяется видовым составом эдификаторов господствующих (плакорных) формаций, относящихся к преобладающему в области типу растительности.

**Округ** определяется сочетаниями ассоциаций как плакорных; так и обусловленных местными условиями рельефа, увлажнения и пр.

Можно также говорить и о подобластях,<sup>1</sup> подпровинциях, подокругах и т. д.

Помимо этих синтетических единиц разделения растительного покрова, учитывающих как его фитоценологическую структуру, так и флористический состав, можно говорить и об аналитических единицах ботанико-географического расчленения, в частности о полосе (подзоне), которая объединяет секторы соседних провинций, характеризующиеся общими чертами структуры плакорных формаций.

Далее приводится краткая характеристика ботанических областей Палеарктики (I—X), как они понимаются автором этой работы, и дается схематическая карта областей.

## I. Арктическая тундровая область<sup>2</sup>

Синонимы: Арктическая флора (Гризебах, 1872); Арктическая область (Энглер, 1882, 1903; Рикли, 1913; Хайек, 1926); Арктика (Шу, 1945); Арктическая тундровая, Евро-Сибирская кустарниковая (лесотундровая) и Берингийская кустарниковая области (Лесков в «Геоботаническом районировании СССР», 1947).

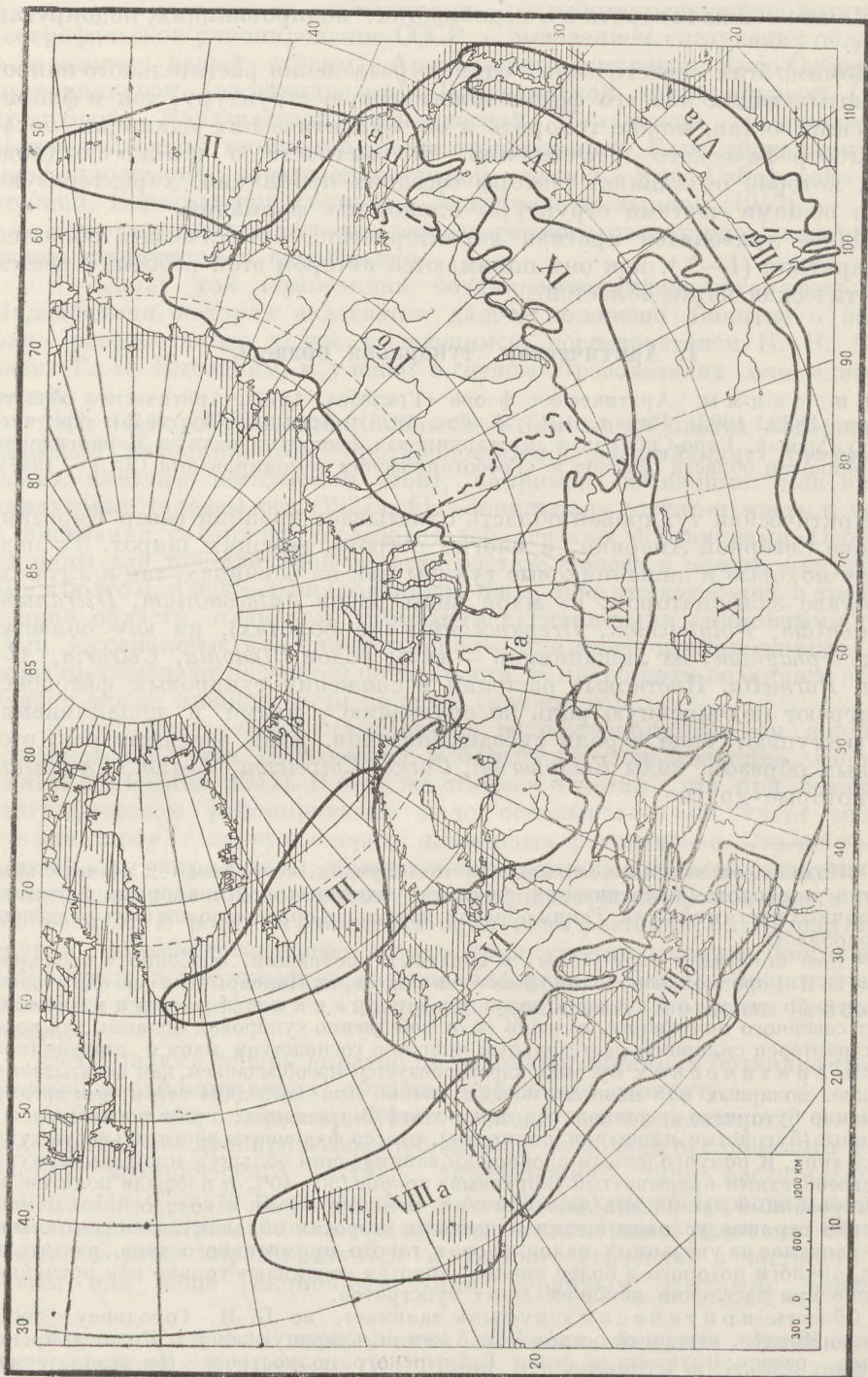
Арктическая тундровая область охватывает крайний север Евразии, а также Северной Америки, и многие острова высоких широт. Господствуют моховые и лишайниковые тундры как на равнинах, так и в горах. В составе эдификаторов: из мхов виды родов *Aulacomnium*, *Dicranum*, *Hylacomium*, *Polytrichum*, *Drepanocladus* (на болотах), на юге области, также *Sphagnum*; из лишайников — виды родов *Cladonia*, *Cetraria*, *Alectoria*, *Parmelia*. Цветковые растения в сложении тундровых фитоценозов играют подчиненную роль по сравнению с мхами и лишайниками; они выступают чаще в роли субэдификаторов, реже эдификаторов; это, главным образом, виды *Eriophorum*, *Carex*, *Empetrum*, *Ledum*, *Vaccinium* и некоторые другие.

<sup>1</sup> Подобласти выделяются только в тех случаях, если имеются значительные отличия в эколого-биологических свойствах эдификаторов плакорных формаций в различных частях области. Таким образом, не каждая область может быть разделена на подобласти.

<sup>2</sup> Как показал в ряде устных и печатных сообщений, особенно в последнее время, Б. П. Городков, необходимо выделить в пределах Палеарктики еще одну (одиннадцатую по счету) область (зону) арктических пустынь высоких широт северного полушария, отделив ее от собственно тундровой области, для которой характерен сплошной растительный покров с господством мхов и лишайников. Область арктических пустынь характеризуется преобладанием, как показывает ее название, полярных или полигональных пустынь. Для последних характерен преимущественно бугорчато-трещиноватый напорельеф. В трещинах, окаймляющих слегка выпуклые (бугристые) площадки (полигоны), ютятся фрагменты растительности тундрового типа. К полуогоненным площадкам, занимающим большую площадь, приурочен своеобразный прерывистый «ворковый» покров (30—40% от площади полигона), сформированный накидными лишайниками, мелкими мхами и водорослями. Исключительно суровые условия жизни в высоких широтах обуславливают длительное существование на указанных напочках такого примитивного типа растительности, аналога которого в более низких широтах возникают только как временное явление при заселении наиболее «холодных» субстратов.

Область арктических пустынь занимает, по Б. П. Городкову, Землю Франца Иосифа, северный остров Новой Земли, Северную землю, Ново-сибирские острова, остров Врангеля и север Таймырского полуострова. На прилагаемой карте полярные пустыни объединены с тундрами.

Термин арктические или полярные «пустыни» мало удачен, но довольно давно применяется в географической и ботанико-географической литературе, введен этот термин Пассарге («холодные пустыни» последнее, 1921).



Ботанико-географические области Палеарктики (см. текст).

В южных частях Арктической области, переходных к таежной, значительную роль в растительном покрове играют кустарники — виды *Betula* из секции *Nanae* (ерники) и отчасти *Salix*. Но и в этих кустарниковых тундрах большую роль играют мхи и лишайники. В этой же переходной полосе имеются участки редколесий (лесотундра).

## II. Северотихоокеанская луговая область

С и н о н и м ы: Камчатская травяно-лиственничная область (Я.Я. Васильев в «Геоботаническом районировании СССР», 1947).

К этой области относятся полуостров Камчатка, Командорские острова, средние и северные Курильские острова, Алеутские острова. Пассарге (Passarge, 1921) включает сюда также большую часть полуострова Аляски, относящегося уже, как и Алеутские острова, к Северной Америке.

В пределах СССР — это область развития редкостойных березовых «лесов», обычно с очень мощным и высоким травяным покровом, высокотравных лугов, зарослей кедрового стланика и верещатников, а также по мало дренированным равнинам — болот [Гультен (Hulten), 1937; Комаров, 1940; В. Н. Васильев, 1946]. Плакоты заняты высокотравными березняками и высокотравными лугами. Настоящие леса, мелколиственные — березовые и хвойные, с более или менее сомкнутым древесным ярусом занимают небольшую площадь. Хвойные леса из охотской лиственницы (*Larix ochotensis*) и дальневосточной ели (*Picea jezoensis*) встречаются только по реке Камчатке, т. е. в центральной части Камчатского полуострова.

Высокотравные, преимущественно разнотравные луга на Камчатке, Курильских и Командорских островах приурочены не только к поймам рек, но широко распространены по относительно дренированным местам: надречным террасам, увалам, склонам и вершинам холмов. Они состоят преимущественно из следующих видов: *Angelica ursina*, *Heracleum dulce*, *Coelopleurum Gmelini*, *Filipendula kamtschatica*, а также *Cacalia hastata*, *Cimicifuga simplex*, *Thalictrum kemense*, *Sanguisorba parviflora*, *S. tenuifolia*, *Geranium erianthum*, *Cirsium kamtschaticum* и др. Часть из них является широко распространенными бореальными видами, но большинство имеет ареалы «океанического» типа, будучи приурочены к приморским странам северотихоокеанского бассейна.

Леса из каменной березы (*Betula Ermani*) на Камчатке и Командорских островах и леса из «преснеца» или японской березы (*Betula japonica*) на Камчатке в большинстве случаев имеют редкостойный древостой с редким же подлеском. В этих парковых лесах развит мощный высокий (1.5—2 м высотой) травянистый ярус такого же примерно состава, как указано выше для высокотравных лугов; господствуют — *Geranium erianthum*, *Filipendula kamtschatica*, *Cirsium kamtschaticum*, а также *Cimicifuga simplex*, *Aruncus kamtschaticus*, *Heracleum dulce* и др.

На средних Курильских островах встречается ильмолостная береза (*Betula ulmifolia*) из группы «каменных» берез, близкая к настоящей каменной березе *B. Ermani*.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> В соседних областях (Южноохотской темнохвойной подобласти Евразийской хвойнолесной области и Дальневосточной хвойно-широколиственной области) березняки, состоящие из видов «каменных» берез, приурочены к верхней границе леса в горах.

При повышении рельефа к каменной березе присоединяется крупный кустарник — ольховник камчатский (*Alnus kamtschatica*), который образует самостоятельный пояс на высоте 300(500) — 1000 м, выше пояса каменной березы. В этом же кустарничковом высокогорном поясе части на каменистых субстратах заросли кедрового стланика (*Pinus pumila*).<sup>1</sup> Выше кустарничкового пояса идут горные тундры, часто занимающие большие площади. Интересно, что высокотравные (субальпийские) луга пояса высокогорных кустарников по составу весьма напоминают описанные выше луга равнин и нижнего пояса гор.

Верещатники (типа кустарничковых тундр) встречаются не только в высокогорном поясе, но местами спускаются по склонам гор вплоть до морского побережья (особенно это касается *Empetrum nigrum*). Очень низко, вплоть до морского берега, спускаются также заросли кедрового стланика, а на восточном гористом побережье Камчатки и заросли ольховника. В связи с этим стоит напомнить, что Комаров (1940) упоминал о «полуальпийской природе растительности Камчатки». Это же можно сказать о растительности всей этой области.

Гультен (1937) указывает для подножья гор на Алеутских островах высокотравные луга «азиатского типа», для преобладающих по площади каменистых склонов гор лишайниковые и кустарничковые (*Empetrum nigrum*, голубика, *Loiseleuria procumbens* и т. д.) группировки.

«Луговая природа» Камчатки прекрасно подтверждается почвенными данными. Так, Ю. А. Ливеровский (1940) указывает, что в группе почв элювиального ряда, т. е. занимающих плакорные позиции, наиболее распространены на Камчатке различные «дерново-луговые» почвы. «Основным фактором почвообразования, определяющим развитие дерново-луговых почв, является специфический характер растительности. На Камчатке дерноволуговые почвы развиваются под естественными лесными лугами и березовым редколесьем с богатым травянистым покровом, иногда принимающим парковый характер».

Пассарге (1921) на своей карте тундровых и субполярных луговых областей Северного полушария выделяет две субполярные луговые области: одну на севере Атлантического океана (см. далее), а другую на севере Тихого океана. При этом, однако, Пассарге Курильские острова и Камчатку не включает в число «субполярных луговых стран». На севере Тихого океана к последним он относит только Командорские и Алеутские острова и полуостров Аляску.

### III. Североатлантическая луговая область

Эта область охватывает главным образом острова северной части Атлантического океана, лишенные или почти лишенные древесной растительности, а именно Исландию, Фарерские, Шетландские, Оркнейские и Лофотенские острова. Пассарге (1921) включает сюда также крайнюю южную оконечность Гренландии и безлесные острова по западному побережью Норвегии, от Олесунда на юге до Вадеё на севере.

На этих островах широко распространены низкотравные луга из обычных бореальных злаков: *Agrostis capillaris*, *A. canina*, *Poa pratensis*, *Festuca rubra*, *Anthoxanthum odoratum*, *Deschampsia flexuosa*; эти злаки сопровождаются бореальным разнотравьем. В составе лугов роль эдификаторов или доминант (в широком смысле) играют также многие аркто-

<sup>1</sup> На средних Курильских островах, вместе с кедровым стлаником, в этом поясе встречается другой вид ольховника — *Alnus Maximoviczii*.

альпийские травы, в большинстве случаев с широким циркумполярным распространением: *Cobresia Bellardi*, *Carex hyperborea*, *C. rariflora*, *Juncus trifidus*, *Salix herbacea*, *Polygonum viviparum*, *Thalictrum alpinum* и др. Значительные площади занимают также верещатники с *Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, *Calluna vulgaris* и др. Фарерских островов достигает атлантический вид вереска *Erica cinerea*. Имеются также кустарниковые тундры с *Betula nana* и редкостойные корявые лески из *Betula pubescens* с травянистым покровом [Гансен (Hansen), 1930; Джонс (Jones), 1937]. Более повышенные части островов, часто преобладающие по площади, заняты тундрами и скалистыми пространствами.

Ботаники до сих пор не выделяли эту область, включая ее то в Арктическую, то в Евразийскую таежную область, но некоторые ботанико-географы предугадывали ее. Так, на всех схемах распределения растительности на идеальном северном континенте, начиная от известной схемы Брокманна-Ероша и Рюбеля (1912) и кончая последней схемой климатолога Виссманна (1939), на северо-западе континента между тундрами и лесными странами показываются небольшие области лугов, быстро выклинивающиеся в глубь материка. Виссманн на северо-западе своего «схематического северного континента» указывает область лугов между  $58^{\circ}$  и  $73^{\circ}$  с. ш., а на северо-востоке материка — между  $54^{\circ}$  и  $67^{\circ}$  с. ш. Северо-восточный луговой «клин» у этого автора меньше, чем северо-западный, что не соответствует действительности (должно быть наоборот).<sup>1</sup>

Географ Пассарге (1921) относил к «субполярным луговым странам» на севере Атлантического океана острова и побережье Скандинавии в границах нашей Североатлантической субарктической луговой области.

А. П. Шенников в своей прекрасной сводке о лугах СССР (1938) и в курсе луговедения (1941) только вскользь упоминает об этих обширных луговых областях, где луга являются первичным и длительно существующим явлением — «плакорным» типом растительности, хотя часто и занимающим меньшую площадь, чем горные тундры, начинающие преобладать в этих двух областях на небольшой высоте в горах.

#### IV. Евразийская хвойнолесная (таежная) область

Синонимы: Лесная область восточного материка ex parte, без Средней Европы (Гризебах, 1872); Субарктическая область, или область хвойных ex parte, без тайги Северной Америки (Энглер, 1882, 1903); Евразийская лесная область ex parte, без Средней Европы (Рикли, 1913); Евро-Сибирская область ex parte, без Средней Европы (Хайек, 1926); Субарктика (Шу, 1945); Евразийская хвойнолесная (таежная) область (Шенников и Васильев в «Геоботаническом районировании СССР», 1947).

Эта, одна из наиболее крупных областей Земли, занимает огромные пространства севера Евразии от средней и северной Скандинавии, Советской Прибалтики и Белоруссии до верховьев рек Анадыря и Пенжины,

<sup>1</sup> Однако на приложенной к работе Виссманна карте климатических областей Евразии, являющейся скорее картой растительности, эти закономерности не учтены. Исландия отнесена к области хвойных лесов с влажным бореальным климатом, а архипелаги мелких островов к северу от Великобритании к области лавровидных и летнезеленых лесов запада континента, что фактически неверно. Также неверно отнесены Виссманном Камчатка к области хвойных лесов с влажным бореальным климатом, а почти все Курильские острова — к области летнезеленых и хвойных лесов с холоднотеплым влажным климатом.



побережья Охотского моря, бассейна Амура, Сахалина, южных Курильских островов и севера острова Хоккайдо на Дальнем Востоке. На юг эта область простирается до северного (белорусского) Полесья, бассейна Оки и Камы, среднего Урала, нижней части бассейна Иртыша, Алтая, Саян, Забайкалья, Большого Хингана и средней части Сихоте-Алиня.

На плакорах господствуют хвойные леса, значительно реже смешанные (в переходных районах к широколиственнолесным областям). Эдификаторы хвойных лесов принадлежат к родам *Picea*, *Abies*, *Pinus*, *Larix*. Встречаются также мелколиственные леса, главным образом березовые, преимущественно как временники, а иногда и как первичное явление. На пониженных малодренированных плакорах огромные площади занимают сфагновые болота, которые в некоторых районах, например в Западной Сибири, местами господствуют в растительном покрове. В горах следующая поясность: пояс хвойных лесов, пояс лиственных и хвойных кустарников, пояс горных тундр. Только на юге Алтая появляются в высокогорном поясе альпийские луга.

По предложению Шенникова и Васильева (1947), Евразийская хвойнолесная область может быть разделена на три подобласти (IVа, IVб, IVв): Евро-Сибирскую темнохвойную (кедрово-пихтово-еловую и еловую), Восточносибирскую светлохвойную (лиственничную) и Южноохотскую темнохвойную (пихтово-еловую).

Первая подобласть охватывает таежные части Восточной Европы и Западной Сибири, часть Алтая и юго-западную часть средней Сибири. В лесах господствуют преимущественно темнохвойные породы: *Picea excelsa*, *P. obovata*, *Abies sibirica*, *Pinus sibirica*, на востоке с большей или меньшей примесью хвоепадных лиственниц *Larix Sukaczewii* и *L. sibirica*.

Вторая подобласть охватывает большую часть средней Сибири и всю Восточную Сибирь. Здесь господствуют хвоепадные лиственничные леса из *Larix sibirica* (на западе) и, главным образом, *L. dahurica* s. l. (на востоке). На юге подобласти большие площади занимают сосновые леса (из *Pinus silvestris*), обычные и в первой подобласти.

Третья подобласть охватывает часть бассейна нижнего Амура, Средний и Южный Сахалин, южные Курилы и северную часть острова Хоккайдо. В этой темнохвойной подобласти господствуют леса из ели и пихт — *Picea jezoensis*, *Abies nephrolepis*, *A. sachalinensis*.

## V. Дальневосточная хвойно-широколиственнолесная область

Синонимы: Китайско-Японская область (Гризебах, 1872) ex parte, без большей части бассейна реки Янцзы, без Южного Сахалина, северной части острова Хоккайдо, южной части острова Хонсю и остальных южных островов Японии; Манчжурско-Японская область (Энглер, 1882) ex parte, без южной материковой части, тяготеющей к реке Янцзы, без Южного Сахалина, Курильских островов, Камчатки, северной части острова Хоккайдо, южной части острова Хонсю и остальных южных островов Японии; умеренная Восточная Азия (Энглер, 1903) ex parte, с указанными ограничениями и без Алеутских островов; теплоумеренная зона летнезеленых лесов и холодноумеренная или хвойная зона Восточноазиатской области (Рикли, 1913); умеренная провинция Китайско-Японской области (Хайек, 1926); Восточноазиатская область (Keletázsiai) (Шу, 1945); Дальневосточная хвойно-широколиственнолесная область (Васильев в «Геобоганическом районировании СССР», 1947).

Дальневосточная или Японско-Манчжурская область охватывает бассейн среднего Амура, Манчжурию (кроме ее внутренней степной

части), Корею, Северный Китай, среднюю часть Японских островов (южную часть острова Хоккайдо и северную часть острова Хонсю).

На плакорах и в нижних поясах гор господствуют широколиственные и отчасти хвойно-широколиственные леса. Эдификаторы принадлежат к родам: *Quercus* (например *Q. mongolica*, *Q. dentata*), *Carpinus* (например *C. cordata*), *Fagus* (*F. Sieboldii*), *Tilia* (например *T. amurensis*) и др.; в смешанных лесах на материке из хвойных: *Pinus koraiensis*, *Abies holophylla*. В Японии в пределы этой области заходят южные виды хвойных, как *Cryptomeria japonica*, *Thujaopsis dolabrata* и др. В лесах много лиан из родов *Actinidia*, *Schizandra*, *Vitis* и др.

В горах следующая поясность: пояс широколиственных и хвойно-широколиственных лесов, пояс хвойных лесов (в северных частях этой области по составу «охотского» типа с участием *Picea jezoensis*, *Abies nephrolepis*, *A. sachalinensis*), пояс (субальпийский) низкоствольных деревьев и кустарников (охотско-берингтийского типа — березы из группы *Betula Ermani* s. l., *Pinus pumila*), пояс низкотравных альпийских лугов и верещатников (горных тундр).

## VI. Европейская широколиственнолесная область

Синонимы: Гризехбах (1872) не отделяет эту широколиственнолесную область от своей «Лесной области восточного материка», где вместе с тайгой объединяются и широколиственные леса Европы; Среднеевропейская область (Энглер, 1882)<sup>1</sup> ex parte; Среднеевропейская область (Энглер, 1903) ex parte, без степных районов Восточной Европы; Рикли (1913) не отделяет Европейскую широколиственнолесную область от обширной области хвойных лесов Евразии, объединяя их под названием «Евразийской лесной области»; Хайек (1926) также объединяет указанные две области под названием Евро-Сибирской области; Среднеевропейская область (Közéureibrai) (Шу, 1945) ex parte, без полосы смешанных лесов Восточной Европы; Европейская широколиственнолесная область (Лавренко в «Геоботаническом районировании СССР», 1947).

Европейская широколиственнолесная область обнимает всю Среднюю и отчасти Южную Европу и в виде длинного языка, так называемой «подзоны широколиственных лесов», заходит далеко в глубь Восточной Европы (до Казани). К этой же области относится большая часть лесного Кавказа и Крыма и часть северной Анатолии.<sup>2</sup>

Эта область является западным аналогом Дальневосточной области.

На плакорах и в нижних поясах гор преобладают широколиственные леса, с господством в составе эдификаторов, главным образом, видов дуба (*Quercus robur*, *Q. petraea*, *Q. pubescens*, *Q. iberica* и др.) и бука (*Fagus silvatica*, *F. orientalis*).

В горах следующая поясность: пояс широколиственных лесов (обычно в нижней части пояса господствующего дубовые леса, а выше буковые), пояс смешанных и хвойных лесов (*Picea excelsa*, *Abies alba* и др.; на Кавказе — *Abies Nordmanniana*, *Picea orientalis*), пояс (субальпийский) лиственных и хвойных кустарников (*Alnus viridis*, *Pinus montana* s. l., виды *Rhododendron*), пояс альпийских лугов.

<sup>1</sup> Собственно говоря, Энглер писал в работе 1882 г. о «Среднеевропейской и Арало-Каспийской области», не разделяя их, что, конечно, неверно.

<sup>2</sup> Эвксиинскую провинцию В. П. Малеева (1940), которую он относит к Средиземноморской области, я, соглашаясь в этом отношении с Энглером (1903), присоединяю к Европейской широколиственнолесной области.

## VII. Японско-Китайская область субтропических вечнозеленых лесов

Синонимы: Восточнокитайская и Южнояпонская переходная область (Энглер, 1907); Восточноазиатская субтропическая и южная умеренная переходная область (Энглер, 1924); Южно-Китайская область (Döikinaï) (Шу, 1945); большинство более ранних авторов не отделяет эту область от Дальневосточной хвойно-широколиственной области (см. выше); так, обе эти области объединяются под названием «Китайско-Японской области» Гризебахом (1872), «Манчжурско-Японской области» Энглером (1882), «Восточноазиатской области» Рикли (1913), «Китайско-Японской области» Хайеком (1926), при этом Японско-Китайская область вечнозеленых лесов в нашем понимании соответствует субтропической зоне Восточноазиатской области Рикли и субтропической провинции Китайско-Японской области Хайека.

Субтропическая Японско-Китайская область вечнозеленых лесов занимает южную часть Китая, преимущественно в бассейне реки Янцзы, южную часть Японии (южную часть острова Хонсю, остров Сикоку и большую часть острова Кюсю). Кроме того, эта область в виде длинного и узкого языка простирается на запад вдоль Гималаев.

В этой области на плакорах и в нижних поясах гор господствуют вечнозеленые лавровидные, а в Западном Китае и жестколистные леса. Эти вечнозеленые леса состоят главным образом из видов дуба (*Quercus*) и других родов из сем. буковых (*Pasania*, *Castanopsis*), лавровых (*Cinnamotum*).

Дать сжатую характеристику настоящей области трудно, так как растительный покров ее очень сложный и чрезвычайно богатый в флористическом отношении. Это одна из наиболее флористически богатых областей Мира.

Японско-Китайская область может быть разделена на две подобласти: Японско-Наньшаньлинскую (VIIa), восточную с господством на плакорах и в нижних поясах гор вечнозеленых лавровидных (мезофильных) лесов, и Гималайско-Юньнаньскую (VIIб), западную с господством на плакорах и в нижних поясах гор вечнозеленых жестколистных (гемиксерофильных) лесов.

Японско-Наньшаньлинская мезофильная вечнозеленолесная подобласть занимает вышеупомянутые Японские острова, Южную Корею и на материке бассейн нижнего и среднего течения реки Янцзы, занятый к югу от этой реки невысокими горами Нань-шань-ли.

Вечнозеленые леса плакоров и нижние пояса гор наиболее мезофильный характер имеют в Японии. Здесь господствуют следующие вечнозеленые лиственные породы: *Quercus* (например *Q. laevigata*, *Q. phillyraeoides* и др.), *Pasania* (*Pasania glabra*, *P. cuspidata* и др.); из лавровых *Cinnamotum camphora* и др.; из хвойных в нижнем и отчасти в среднем поясе — *Cryptomeria japonica*, *Pinus densiflora*, *P. Thunbergii*, *Juniperus rigida*, *J. chinensis*, виды родов *Cephalotaxus*, *Torreya*, *Podocarpus*, *Tujopsis*, *Chamaecyparis* и др.

В Китае леса нижнего пояса местами носят несколько ксерофитный характер; в них преобладают вечнозеленые породы — *Cinnamotum camphora*, *Castanopsis sclerophylla*, виды *Photinia*, *Ilex* и др., из хвойных — *Pinus Massoniana*, *Cunninghamia lanceolata* и др. Несколько выше по рельефу (выше 500 м) располагаются мезофильные лавровидные леса, с господством вечнозеленых (виды *Li'hocarpus* из буковых, *Phoebe* из лавровых и др.), с примесью листопадных (например *Aesculus Wilsonii*). В составе смешанных лесов — вышеупомянутые хвойные. В этих лесах часто много лиан и богатый подлесок.

Поясность особенно хорошо выражена на острове Хонсю. Выше пояса вечнозеленых и смешанных лесов располагается пояс листопадных лесов, богатого состава (дубы, буки, клены, листопадные лавровые и магнолиевые и пр.), пояс хвойных лесов (особые виды *Abies*, *Picea*, *Tsuga*, *Larix*), пояс низкоствольных лесов и стланика южноохотского типа (*Betula ulmifolia*, *Pinus pumila*), безлесный пояс верещатников и альпийских лугов.

Гималайско-Юньнаньская гемиксерофильная вечнозеленолесная подобласть, по Виссманну (1939), занимает хребет Цинлинь, разделяющий бассейн двух великих китайских рек Хуанхэ и Янцзы, горную западную часть провинции Сычуань, плато провинции Юньнань. Виссманн к жестколистым вечнозеленым лесам относит и леса Гималаев выше тропической ступени. Таким образом, указанная подобласть протягивается узкой полосой к западу по южному склону этой высочайшей горной системы.

На основании исследований Хандель-Маццетти (1921) в провинциях Юньнань и Сычуань выражена следующая очень сложная поясность: 1) засушливый субтропический пояс (формации типа гариги и томилляров, саваннообразные леса, субтропические степи из злаков из трибы *Andropogoneae*); 2) теплоумеренный пояс (гемиксерофильные сосновые и дубово-сосновые леса очень сложной структуры из *Pinus yunnanensis*, *Keteleeria Davidiana*, вечнозеленого *Castanopsis Delavayi*, летнезеленых видов *Quercus*; во влажных ущельях — лавровидные вечнозеленые леса); 3) умеренный пояс (сосновые леса из *Pinus tabulaeformis* с примесью дубов; выше хвойные и смешанные леса с господством видов: *Abies*, *Tsuga*, *Picea*, *Larix*, *Pinus*); 4) умеренно-холодный пояс (пихтовые леса из *Abies Delavayi* и *Larix Potanini*, субальпийские луга; у верхней границы — заросли рододендронов); 5) высокогорный пояс (альпийские луга и вересковые кустарники).

### VIII. Канарско-Средиземноморская область субтропических вечнозеленых лесов

**Синонимы:** Средиземноморская область (Гризебах, 1872); Макаронезийская область (Энглер, 1882, 1903) ex parte, без островов Зеленого Мыса, и Средиземноморская область (Энглер, 1882, 1903) ex parte, без Передней и внутренней части Малой Азии; Макаронезийская область (Рикли, 1913) ex parte, без островов Зеленого Мыса, и Средиземноморская область (он же); Макаронезийская область (Хайек, 1926) ex parte, без островов Зеленого Мыса, и Средиземноморская область (он же); Макаронезия и Средиземноморье (Шу, 1945) ex parte, без внутренней части Малой Азии и прилегающей части Передней Азии.

Канарско-Средиземноморская область понимается в узком смысле, т. е. в трактовке Средиземноморья Гризебаха — Рикли — Хайека, но с присоединением сюда Макаронезийской области. Таким образом, Канарско-Средиземноморская область в этом объеме охватывает средиземноморские страны Южной Европы, в том числе большую часть Пиренейского полуострова, почти весь Апеннинский полуостров, южную часть и побережье Балканского полуострова, Алжир, Тунис на севере Африки, средиземноморское и частично анатолийское побережье Малой Азии, все средиземноморские острова и так называемую «Макаронезию», т. е. Азорские, Канарские острова и остров Мадейра в Атлантическом океане.<sup>1</sup> В пределах СССР к этой области могут быть отнесены только

<sup>1</sup> Острова Зеленого Мыса, а также восточные из Канарских островов (так называемые «Пуриурии»), несущие ксерофитную растительность африканского типа, нельзя объединять вместе с указанными атлантическими островами.

южное побережье Крыма и северо-западная часть причерноморского побережья Кавказа.

Плакоры и нижние пояса гор заняты вечнозелеными лесами и кустарниками, преимущественно жестколистными (гемиксерофильными по Краснову (1899), а в Макаронезии лавровидными (мезофильными). В пределах этой области можно выделить две подобласти: Макаронезийскую подобласть (VIIIa) лавровидных вечнозеленых лесов и Средиземноморскую подобласть (VIIIб) жестколистных вечнозеленых лесов.

Остановимся раздельно на характеристике этих двух подобластей.

Для Макаронезийской подобласти особенно характерно развитие вечнозеленых мезофильных, так называемых «лавровидных» лесов, в которых господствуют представители лавровых, главным образом *Laurus canariensis*, а также *Persea indica*, *Apollonias canariensis* и др. На Канарских островах нижний сухой пояс носит ксерофитный средиземноморско-африканский характер (с участием древовидных суккулентных молочаев); средний пояс занят лавровидными лесами, выше идет пояс хвойных лесов (*Pinus canariensis*, *Juniperus cedrus*) и, наконец, — безлесный субальпийский пояс с господством кустарников и трав. На Азорских островах пояс вечнозеленых лавровидных лесов начинается от уровня моря. Мадейра по характеру поясности занимает промежуточное положение.

Средиземноморская подобласть занимает больше 95% от всей площади Канарско-Средиземноморской области. На плакорах и в нижних поясах гор господствуют вечнозеленые жестколистные, часто редкостойные леса и кустарники. Основными эдификаторами этих лесов являются два вида дуба *Quercus ilex* и *Q. suber* s. l. Кроме того, в этом же поясе местами значительные площади занимают хвойные леса, господствующие, в частности, в тех немногих районах СССР, которые можно отнести к Канарско-Средиземноморской области. Эдификаторы этих хвойных лесов нижнего пояса: *Pinus pinea*, *P. halepensis*, *P. pithyusa*, *P. Pallasiana*, *Juniperus excelsa* и др. Часто на месте уничтоженных лесов развиваются заросли вечнозеленых кустарников (маквис, гарига); их эдификаторы: *Arbutus unedo*, *Erica arborea*, *Myrtus communis*, виды *Cistus*, *Quercus coccifera* и некоторые другие. На южных каменистых склонах маквис, вероятно, является первичным типом растительности (Рюбель, 1930).

Выше этого пояса вечнозеленых лесов и кустарников следует пояс широколиственных лесов, обычно средневропейского типа (из бука, каштана, дубов), и далее — хвойных лесов, субальпийских кустарников и высокогорных лугов, часто ксерофилизированных, местами с фрагментами фриганы. У северных окраин области состав горных хвойных лесов носит еще средневропейский характер, но в более южных частях специфичен для этой области (*Abies cephalonica*, *A. cilicica*, *A. nebrodensis*, *Cedrus Libani*, *C. atlantica* и др.).

## IX. Евразийская степная область

**Синонимы:** Понтийская область (Шу, 1945), Евро-Сибирская лесостепная и Евразийская степная области (Лавренко, 1942, см. также «Геоботаническое районирование СССР»). Большинство более ранних авторов не отделяло степную область от пустынной. Так, Гризебах (1872) степную и пустынную области объединял под названием «Степной области»; Энглер (1882) Евразийскую степную область включал в две области: 1) Средневропейскую и Арало-Каспийскую и 2) Центральноазиатскую области; Рикли (1913) и Хайек (1926) степную и пустынную области Евразии также объединяют под названием Понтийско-Центрально-Азиатской области.

Евразийская степная область, включая сюда и лесостепь, простирается в виде довольно узкой полосы от Нижнего Дуная вплоть до внутренней Манчжурии и Западного Китая, занимая, таким образом, равнины и низкотерра Румынии, юга Европейской части СССР, юга Западной Сибири и Северного Казахстана, среднюю часть Монгольской Народной Республики, Даурию, Внутреннюю Манчжурию и частично Западный Китай.

Это область господства степей с преобладанием травянистых многолетних ксерофитных растений, преимущественно дерновинных злаков из родов *Festuca*, *Stipa*, *Cleistogenes*, *Koeleria*, *Helictotrichon*. Особенно характерны для этой области ковыли.

В северной лесостепной части области значительные площади местами занимают островные леса. Лесостепная часть области носит переходный характер к соседним лесным областям.

В пределах области высокие горы имеются только в Монголии и Даурии, где выражена поясность восточносибирского типа: пояс степей, пояс хвойных лесов (главным образом лиственничных), пояс (субальпийский) кустарников (из *Betula rotundifolia*), пояс горных тундр и лугов.

## Х. Азиатская пустынная область

**Синонимы:** Среднеазиатская область (*Középázsiai*) (Шу, 1945) ex parte, без степей Монголии и Западного Китая; Азиатская пустынная область (А. В. Прозоровский в «Геоботаническом районировании СССР», 1947); как упомянуто выше, большинство авторов (Гризбах, 1872; Энглер, 1882; Рикли, 1913; Хайек, 1926) степную и пустынную области объединяют вместе. Энглер (1882, 1903), кроме того, западную часть пустынной области (Переднюю Азию и внутреннюю часть Малой Азии) включает в Средиземноморскую область в чрезмерно широком ее понимании.

Эта, самая большая пустынная область (точнее область пустынь, горных степей и «нагорных ксерофитов») на нашей планете, занимает обширные пространства Центральной, Средней, Передней и внутренней части Малой Азии, а также северный и частично западный Прикаспий, пустынную и степную Армению и, наконец, узкую полосу в Северной Сахаре.

На равнинах и в нижних поясах гор, местами (например на Восточном Памире) поднимаясь очень высоко, вплоть до высокогорного пояса, господствуют пустынные полукустарничковые фитоценозы. Полукустарничек — основная жизненная форма Азиатской пустынной области; именно к ней относятся основные эдификаторы растительного покрова пустынь Евразии. В составе полукустарничковых пустынных фитоценозов господствуют полыни из секции *Seriphidium* и некоторые солянки из родов *Anabasis*, *Salsola*, *Nanophyton*, *Atriplex* и др. Если «лидером» евразийских степей являются ковыли, то основным эдификатором бесконечных глинистых, супесчаных, щебнистых пустынных равнин Азиатской пустынной области являются полукустарничковые полыни из секции *Seriphidium*.<sup>1</sup>

При лучших условиях увлажнения, на надлуговых террасах рек и особенно на песках, полукустарнички в большинстве случаев замещаются сравнительно высокими кустарниковидными и древовидными растениями с ежегодно опадающими зелеными фотосинтезирующими

<sup>1</sup> Исключением является пустыня Гоби, в составе растительного покрова которых полукустарничковые полыни не играют существенной роли.

веточками. Прозоровский (1940) называет эту жизненную форму полудеревом.<sup>1</sup> Эдификаторы этих полукустарниковых фитоценозов относятся главным образом к родам *Haloxylon* и *Calligonum*. Некоторую роль в сложении фитоценозов Азиатской пустынной области (особенно в Гоби) играют и ксерофитные кустарники из родов *Caragana*, *Nitraria*, *Zygophyllum* и др.

В горах наблюдается довольно сложная система поясов. Общие черты поясности растительности в этой области таковы: отсутствие или фрагментарное развитие лесного пояса, состоящего то из хвойных, то местами из лиственных лесов, и широкое развитие степного пояса, с господством в составе степей дерновинных, местами и корневищных злаков. В более южных частях области обширные площади на каменистых грунтах в разных поясах, главным образом в среднем и высокогорном, занимают фитоценозы ксерофитных кустарничков, так называемая «фригана». Для средних и отчасти нижних поясов гор Азиатской пустынной области очень характерны ксерофитные редколесья, особенно хорошо выраженные в малоазиатской и переднеазиатской частях области, а также на юге Средней Азии. Обычно очень разреженный древесный ярус этих редколесий образован видами *Quercus*, *Pyrus*, *Celtis*, древовидными *Crataegus*, *Pistacia*, из хвойных — видами *Juniperus*. Невысокие деревья разбросаны на фоне травянистого покрова, а иногда на фоне зарослей ксерофитных полукустарничков (например некоторые фиштанники) или кустарничков. На ботанико-климатической карте Евразии Виссманна (1939) эти редколесья в Малой, Передней и Средней Азии показаны как летнезеленые и хвойные леса прохладно-умеренного климата с сухим летом.

Высокогорный пояс в пределах Азиатской пустынной области занят альпийскими лугами, часто более или менее остепненными (преимущественно на севере области), иногда высокогорными степями или даже пустынями.

А. В. Прозоровский (1947) делает попытку разделить эту обширную пустынную область на четыре группы провинций, основываясь преимущественно на систематическом составе полыней из секции *Seriphidium*: 1) Туранская группа провинций с господством полыней из родства *A. incana* и *A. terrae albae*; 2) Переднеазиатская группа провинций с господством полыней из родства *A. herba alba* и *A. sina*; 3) Кавказско-Малоазиатская группа провинций с господством полыней из родства *A. taurica* и *A. fragrans*; 4) Центральноазиатская группа провинций.

Требуется специального выяснения вопрос о южной границе Азиатской пустынной области на крайнем юге Передней Азии, в Аравии и в Северной Африке. Здесь пустыни азиатского типа, видимо, довольно постепенно переходят в пустыни африканского типа с такими характерными родами, как *Acacia*, суккулентные древовидные *Euphorbia* и т. д. Пустынную Северную Африку (Сахару), Аравию и северо-западную пустынную Индию Энглер (1903) относил к Палеотропике, называя ее Североафриканско-Индийской пустынной областью. То же делает и венгерский ботаник Шу (1945). Рикли (1913) эту область относил к Голарктике. Шмид (1945) границы этой области (Palaeoaridis) слишком расширяет к северу, захватывая всю Переднюю Азию и внутреннюю часть Малой Азии.

Основной задачей разделения растительного покрова той или иной обширной территории, в данном случае внутротропической Евразии, на ботанические области является следующая — представить в удобобозре-

<sup>1</sup> Анатомы (В. К. Василевская) не считают возможным относить эту жизненную форму к полукустарникам.

ваемой форме основные закономерности в географическом размещении растительности. Нам представляется, что предлагаемый проект ботанико-географического разделения Палеарктики на основные ботанические области выполняет эту задачу лучше, более полно и систематически, чем предыдущие попытки в этом роде.

Сравним вкратце наш проект с аналогичными опытами Р. Шу (1945) и Р. Гуда (1947). Первый автор не выделяет океанических луговых областей, не объединяет Макаронезию и Средиземноморье в одну область, не учитывает зонального простираения степной области вплоть до Западного Китая и т. д. Р. Гуд в своем разделии суши на «флористические регионы» дает очень грубое деление Палеарктики. Так, три лесные области — Евразийскую таежную, Европейскую широколиственнолесную и частично Дальневосточную хвойно-широколиственную он объединяет в одну под названием «Евро-Сибирской». Океанические луговые области им не выделяются. Степная и пустынная области Евразии объединены в одну под названием — «Западно- и Центральноазиатской». Дальневосточная хвойно-широколиственнолесная и Японско-Китайская субтропическая вечнозеленолесная объединены в одну область под названием «Китайско-Японской» и т. д.

Остановлюсь теперь на некоторых выводах из этого обзора основных ботанико-географических областей Палеарктики.

Во-первых, бросается в глаза в общем довольно сложный, но в то же время ритмичный рисунок распределения ботанических областей Палеарктики, не позволяющий говорить о циркумполярных растительных зонах даже в Северном полушарии, где сосредоточены основные массы материков. Исключением являются область арктических «пустынь» и Арктическая тундровая область, опоясывающие высокие широты Северного полушария.

В холодном (бореальном) термическом поясе основная часть материка занята таежной областью, а окраины океаническими областями, приуроченными главным образом к островам и характеризующимися господством лугов и горных тундр, а на севере Тихого океана и редкостойными лесами с мощным травяным покровом.

В умеренном поясе континентальные части материка заняты степной областью, а океанические — широколиственнолесными областями.

В субтропическом поясе континентальные части материка охвачены огромной пустынной областью, во внутренней части Евразии далеко заходящей в умеренный пояс, а океанические части субтропического пояса заняты вечнозеленолесными областями.

Теперь остановлюсь на явлениях смежности<sup>1</sup> в развитии растительных областей.

Формирование фитоценозов и растительного покрова происходит как следствие того явления, которое образно было названо В. И. Вернадским (1926) «давлением жизни», непрерывным рассеянием зачатков растений или активным — при вегетативном размножении растений, — или пассивным — при переносе зачатков, спор, семян, плодов и пр., с помощью внешних агентов такого переноса. В пределах ботанических областей это давление жизни осуществляется главным образом за счет тех запа-

<sup>1</sup> Как известно, в минералогии термином смежность, или парагенез, обозначается совместное нахождение (возникновение) определенных минералов.

В данном случае под этим термином подразумевается развитие «по соседству» определенных фитоценозов в пределах данной ботанической области или даже соприкасающихся областей, в результате чего возникает возможность обмена компонентами между этими фитоценозами.



сов флоры, которые находятся в пределах данной области. В результате «давления жизни» возникают явления общности синузий не только у формаций, относящихся к одному и тому же типу растительности (как, например, у сосновых и еловых лесов), но и у формаций, принадлежащих к разным типам растительности. Примером последнего может служить общность кустарничковой синузии у северной тайги и у верховых сфагновых болот; другой пример: в Азиатской пустынной области одна и та же эфемероидная злаково-осоковая (*Poa bulbosa*, *Carex pachystylis*) синузия может вести самостоятельное существование или же входить в состав полукустарничковых пустынь, с различными видами полыми в роли эдификаторов, фисташковых редколесий и т. д. В связи с этим ботанико-географическая область может рассматриваться как экологическое поле, в пределах которого происходит процесс проникновения из одних ценозов в другие, часто принадлежащие к различным типам, отдельных видов или их совокупностей — синузий.

Однако такое проникновение видов, синузий и более сложных образований — целых фитоценозов<sup>1</sup> происходит и из одной области в другую — соседствующую. Подобная радиация или инвазия видов, синузий, фитоценозов наиболее характерна, естественно, для контактных частей областей. Иногда радиация может достигать и более отдаленных частей соседних областей.

В некоторых же случаях, если так можно выразиться, «взаимное проникновение» областей выражено еще более резко. Это касается в Палеарктике особенно четырех областей: Евразийской таежной, Арктической тундровой, Североатлантической луговой и Северотихоокеанской луговой. Так, например, такие обычные доминанты подчиненного кустарничково-травяного яруса хвойных лесов таежной области, как *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, или только более северных хвойных лесов, а также верховых сфагновых болот таежной области, как *Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre*, *Empetrum nigrum*, играют роль эдификаторов или субэдификаторов в весьма многих ассоциациях всех остальных вышеупомянутых областей. В тундровой области эти кустарнички продвигаются очень далеко на север. Они же господствуют в составе многих ассоциаций горных тундр таежной области.

Многие эдификаторы лугов Североатлантической области, как *Agrostis capillaris*, *Poa pratensis*, *Festuca rubra*, *Anthoxanthum odoratum*, являются также обычными растениями, часто также эдификаторами суходольных лугов таежной области. Но в последней луга эти носят вторичный характер, а в Североатлантической области первичный.

Эдификаторы высокогорных лугов Северотихоокеанской области обычны также в приохотской части таежной области, а отчасти и более южной Дальневосточной лесной области. Кедровый стланик *Pinus pumila*, характерный для камчатской и курильской частей Северотихоокеанской области, а также и для берингской части тундровой области, обычен и в восточносибирской и приохотской частях Евразийской таежной области, где кедровый стланик не только образует заросли выше границы леса в горах, но и спускается в лесной пояс, образуя подлесок в некоторых лиственных лесах.

Конечно, указанные радиации компонентов таежной области в соседние области (а в некоторых случаях возможно — и наоборот) не однообразны, хотя, видимо, в основном приурочены к голоцену, отчасти

<sup>1</sup> Продвижение синузий или более сложных образований — фитоценозов, конечно, слагается из отдельных продвижений видов.

плейстоцену. Но во всяком случае, все эти радиации позволяют объединить таежную, океанические луговые и тундровую области внетропической Евразии в одну аркто-бореальную группу областей, обнаруживающую ясные флороценогенетические связи как в прошлом, так и настоящим.

На этих же основаниях можно объединить в пустынно-степную группу областей пустынную и степную области Евразии, хотя здесь такое взаимное проникновение степных и пустынных растений и синузий выражено не столь резко, как в предыдущем случае. Заметное проникновение пустынных и степных элементов (целых фитоценозов) наблюдается и в южной и восточной окраинах Средиземноморской подобласти, где последняя контактирует с пустынной областью. Более повсеместное явление в Средиземноморской подобласти на каменистых склонах представляют фитоценозы фриганы, состоящие из ксерофитных кустарничков и отчасти полукустарничков; фригана не в меньшей, если не в большей степени, характерна для каменистых субстратов в малоазиатской, переднеазиатской и среднеазиатской частей пустынной области. Частично фригана в Средиземноморье является вторичным явлением. Отдельные компоненты фриганы проникают и в более разреженные участки вечнозеленых лесов и кустарников. Как известно, М. Г. Попов, основываясь на флорогенетических соображениях, включает Средиземноморскую вечнозеленолесную и Азиатскую пустынную области в свою область Древнего Средиземья, что, как видно из вышеизложенного, имеет известные основания и в современных процессах флороценогенеза. Однако в связи с этим необходимо указать, что многие лесные компоненты Средиземноморской вечнозеленой области, в том числе ряд эдификаторов, обнаруживают третичные генетические связи с Японско-Китайской вечнозеленолесной областью, которую Попов относит к «области Гинкго».

Обе широколиственнолесные области — Европейская и Дальневосточная, также обнаруживающие третичные флорогенетические связи, характеризуются сравнительной фитоценотической устойчивостью: особо характерные для них широколиственные леса часто сохраняют свойственный им неморальный облик даже в контактных зонах. Однако, как и во всех других областях, и в эти две неморальные области проникают в особых почвенных и гидрологических условиях фитоценозы, свойственные соседним областям.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алехин В. В., 1936. Растительность СССР в основных зонах. В кн.: Г. Вальтер, В. Алехин. Основы ботанической географии. М.—Л.
- Васильев В. Н., 1946. Краткий очерк растительности Курильских островов. Природа, 6.
- Васильев Я. Я., Е. М. Лавренко, А. И. Лесков, В. П. Малеев, А. В. Прозоровский, А. П. Шенников, 1947. Геоботаническое районирование СССР. М.—Л.
- Вернадский В. И., 1926. Биосфера. Л.
- Высоцкий Г. Н., 1927а. Очерки о почвах и режиме грунтовых вод. Бюлл. почвоведения, 1—2, 3—4, 5—8. М.
- Высоцкий Г. Н., 1927б. Тезисы о почве и влаге. Лесоведение и лесоводство. Дильс Л., 1916. Ботаническая география. Перев. с нем. Тр. бюро прикл. ботаники, 16. Петроград.
- Ильинский А. П., 1937. Растительность земного шара. М.—Л.
- Келлер Б. А., 1938. Главные типы и основные закономерности в растительности СССР. Растительность СССР, 1. М.—Л.
- Комаров В. Л., 1940. Ботанический очерк Камчатки. Камчатский сборник, 1. М.—Л.
- Краснов А. Н., 1899. География растений. Основы земледелия, IV, 1. Харьков.

- Лавренко Е. М., 1947. Об изучении эдификаторов растительного покрова. Сов. бот., 15, 1. М.—Л.
- Ливеровский Ю. А., 1940. Почвы Камчатки. Камчатский сборник, 1. М.—Л.
- Малеев В. П., 1940. Растительность причерноморских стран (Эвксинской провинции Средиземноморья), ее происхождение и связи. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3, Геобот., 4. М.—Л.
- Попов М. Г., 1929. Дикие плодовые деревья и кустарники Средней Азии. Тр. прикл. бот., ген. и сел., 22, 3. Л.
- Прозоровский А. В., 1940. Полупустыни и пустыни СССР. Растительность СССР, 2. М.—Л.
- Сочава В. Б., 1948. Географические связи растительного покрова на территории СССР. Ленингр. Гос. Пед. инст. им. А. И. Герцена, Уч. зап., т. 73. Л.
- Шенников А. П., 1938. Луговая растительность СССР. Растительность СССР, 1. М.—Л.
- Шенников А. П., 1941. Луговедение. Л.
- Вроксманн-Јеросч Н., 1919. Baumgrenze und Klimacharakter. Beitr. Geobot. Landesaufn. 6. Zürich.
- Вроксманн-Јеросч Н., 1932. Der ideale Kontinent. Ber. Geobot. Forschungsinst. Rübel in Zürich, Jahr 1931. Zürich.
- Вроксманн-Јеросч Н. und Rübел E., 1912. Die Eintheilung der Pflanzengesellschaften nach ökologisch-physiognomischen Gesichtspunkten. Leipzig.
- Engler A., 1879, 1882. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt. Leipzig.
- Engler A., 1903, 1907, 1924. Syllabus der Pflanzenfamilien. 3, 5 und  $\frac{9}{10}$  Aufl., Berlin.
- Good R., 1947. The geography of the flowering plants. London—New-York—Toronto.
- Grisebach A., 1872. Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatischen Anordnung. Leipzig.
- Handel-Mazzetti H., 1921. Übersicht über die wichtigsten Vegetationsstufen und Formationen von Yünnan und SW Setschuan. Bot. Jahrb. Syst. Pflanzengeogr., 56.
- Hansen H. M., 1930. Studies on the vegetation of Iceland. Arb. Bot. have København, 116 (The Botany of Iceland, 3, 1).
- Hayek A., 1926. Allgemeine Pflanzengeographie. Berlin.
- Hulten E., 1937. Südwest—Alaska. Vegetationsbilder, 25 Reihe, 3. Jena.
- Jones E. W., 1937. The vegetation of Grimsey, Journ. of Ecol., 25, 1. Cambridge.
- Passarge S., 1921. Vergleichende Landschaftskunde. H. 2. Kältewüsten und Kältesteppe. Berlin.
- Rikli M., 1913. Geographie der Pflanzen. a) Florenreiche. Handwörterb. Naturwiss., 4. Jena.
- Rübел E., 1930. Pflanzengesellschaften der Erde. Bern—Berlin.
- Schmid E., 1945. Die «atlantische» Flora, eine kritische Betrachtung. — Ber. Geobot. Forschungsinst. Rübel in Zürich, Jahr 1944. Zürich.
- Soó R., 1945. Növényföldrajz. Budapest.
- Wissmann H., 1939. Die Klima und Vegetationsgebiete Eurasiens. Zeitschr. Ges. Erdkunde. Berlin.



## СО Д Е Р Ж А Н И Е

	Стр.
От редакции . . . . .	3
<i>А. Н. Кривошвобич.</i> Эволюция растений по данным палеоботаники . . . . .	5
<i>Б. М. Козо-Полянский.</i> Значение различных методов в систематике растений . . . . .	28
<i>М. Г. Попов.</i> О применении ботанико-географического метода в систематике растений . . . . .	70
<i>П. Н. Яковлев.</i> Проблема создания новых сортов плодовых растений . . . . .	109
<i>И. Е. Глуценко.</i> К вопросу о генетической разнокачественности тканей у растений . . . . .	115
<i>В. Ф. Купревич.</i> Вид как этап эволюции гетеротрофных и автотрофных растений . . . . .	149
<i>А. А. Гроссгейм.</i> Теория ксероморфогенеза и некоторые вопросы истории флоры . . . . .	163
<i>Н. Н. Воронихин.</i> Принципы флористических исследований в области альгологии водоемов континента . . . . .	184
<i>Н. А. Наумов.</i> О некоторых актуальных вопросах микологии . . . . .	209
<i>А. Л. Тахтаджян.</i> Теория филэмбриогенеза А. Н. Северцова и эволюционная морфология растений . . . . .	222
<i>М. М. Ильин.</i> Поликамбиальность и эволюция . . . . .	232
<i>М. В. Культиасов.</i> Проблема становления жизненных форм у растений . . . . .	250
<i>В. К. Василевская.</i> Изучение онтогенеза как один из методов экологической анатомии . . . . .	264
<i>В. И. Разумов.</i> Формирующая роль среды в выработке требований растения на отдельных стадиях развития . . . . .	282
<i>А. М. Алексеев.</i> Вопросы водного режима растений . . . . .	298
<i>Н. С. Петин.</i> Осуществление идей Гимирязева и Докучаева—Вильямса в орошаемом земледелии СССР . . . . .	321
<i>А. А. Ничипорович.</i> Основные проблемы фотосинтеза . . . . .	342
<i>Б. С. Мошков.</i> Физиологическая природа фотопериодической реакции листа . . . . .	367
<i>П. А. Генкель.</i> Физиология адаптации растений к засолению . . . . .	406
<i>Е. И. Ратнер.</i> Пути приспособления растений к условиям питания катионами в почве . . . . .	427
<i>В. Н. Сукачев.</i> О некоторых основных вопросах фитоценологии . . . . .	449
<i>Т. А. Работнов.</i> Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии . . . . .	465
<i>Л. Г. Раменский.</i> Классификация земель по их растительному покрову . . . . .	484
<i>И. В. Ларин.</i> Перспективы использования лугово-пастбищной флоры СССР в связи с травопольной системой земледелия . . . . .	513
<i>Е. М. Лавренко.</i> Вопрос о взаимоотношениях степи и леса на новом этапе . . . . .	523
<i>Е. М. Лавренко.</i> Основные черты ботанико-географического разделения СССР и сопредельных стран . . . . .	530



*Печатается по постановлению  
Редакционно-издательского совета  
Академии Наук СССР*

\*

Редактор *Н. И. Шарапов*  
Техн. редактор *Е. А. Максимова*  
Корректор *Н. А. Малевич*

\*

---

РИСО АН СССР № 3090 М — 14990.  
Подп. к печати 9/VI 1950 г. Печ. л. 47,26  
+ 1 вкл. 70 × 108<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Бум. л. 17,3.  
Уч.-изд. 47,2. Тираж 3000. Зак. 1156.

---

1-я тип. Издательства АН СССР,  
Ленинград, В. О., 9 линия, д. 12.



Институт по истории  
и этнографии народов  
Академии Наук СССР

Профессор М. М. Лихачев  
Земельный фонд  
Института М. М. Лихачева

PHCO AH CCCP № 3080 M - 1990  
Лист № 100/100/100  
Лист № 100/100/100  
Лист № 100/100/100  
Лист № 100/100/100  
Лист № 100/100/100

