

АКАДЕМИК Б.А. КЕЛЛЕР

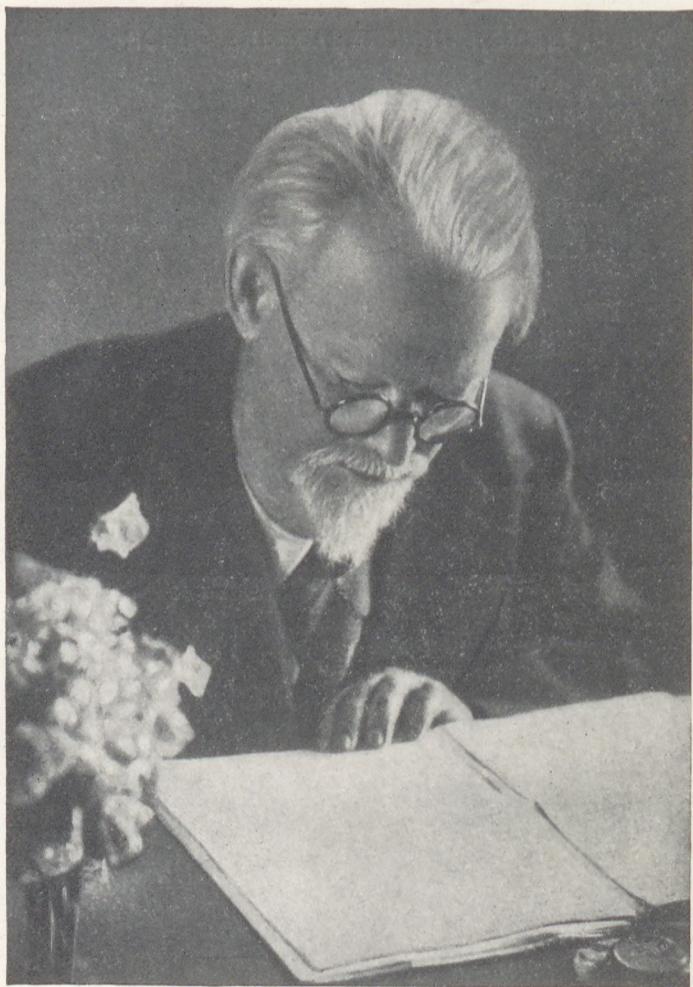
ОСНОВЫ  
ЭВОЛЮЦИИ  
РАСТЕНИЙ





H - 18





АКАДЕМИК  
БОРИС АЛЕКСАНДРОВИЧ КЕЛЛЕР

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

У-18  
181 3145

Академик

Б. А. КЕЛЛЕР

# ОСНОВЫ ЭВОЛЮЦИИ РАСТЕНИЙ

РУКОВОДЯЩИЕ  
ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПОЛОЖЕНИЯ,  
НАБЛЮДЕНИЯ И ОПЫТЫ



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР  
МОСКВА 1948 ЛЕНИНГРАД

Ответственный  
редактор  
академик Е. Н. СУКАЧЕВ



014589

XVI 13 A  
XVI 4



Biblioteka  
Uniwersytetu Gdańskiego



\*1100796142\*

± 197/8/70

4,85

## ОГЛАВЛЕНИЕ

*Стр.*

Введение . . . . .	5
Глава I. Космическая роль растения и урожай . . . . .	9
Глава II. Что особенного в отношениях растений к среде . . . . .	34
Глава III. К постановке вопроса о приспособлениях . . . . .	47
Глава IV. Усложнение и усовершенствование в реакциях и в организации тела у растений . . . . .	55
Глава V. Опыты с осенне-весенними эфемерами пустыни . . . . .	71
Глава VI. Значение индивидуального развития растений для эволюции . . . . .	94
Глава VII. Тропические дождевые леса-гилеи. . . . .	119
Глава VIII. Наши степные дубравы . . . . .	147
Глава IX. Краткий обзор содержания. . . . .	194



## ВВЕДЕНИЕ

Эту книгу я рассматриваю, как часть предпринятой мною большой обобщающей критической работы по теоретическим основам ботаники. По моему убеждению, ботаника должна в основном развиваться как теория растениеводства. А для этого ботанике необходимо объединять в себе и обобщать как обширные знания человечества об огромном диком растительном мире, так и огромный человеческий опыт в отношении культурных растений. Полноценное развитие ботаники невозможно без серьезного участия ее в разработке и разрешении крупных задач нашего социалистического растениеводства. С другой стороны, высокие требования, которые предъявляются к растениеводству в условиях социализма, выдвигают необходимость все чаще обращаться к дикому растительному миру, шире и глубже овладевать практически неисчерпаемым и еще слабо освоенным разнообразием и богатством растительной жизни в дикой природе.

Культурные растения выведены из диких. И уже поэтому нельзя ставить искусственные перегородки между изучением тех и других.

В ботанике, как и во всех других науках, надо последовательно проводить положение об единстве теории и практики, которое составляет сущность марксистско-ленинской теории познания. Но для этого ботаника нуждается в серьезной перестройке. Можно назвать два край их типа ученых-ботаников. Одни выкапывают растения с тем, чтобы потом изучать их на сухих трупах в гербариях. Другие сажают растения для того, чтобы изучать их в живом состоянии, управлять их жизнью и переделывать их природу в интересах человека.

К сожалению, до сих пор некоторые ученые придерживаются первого направления, а между тем, главное творческое могущество и значение нашей науки — во втором направлении. Оно должно быть ведущим в ботанике. Оно должно развиваться на разработке и разрешении крупных народнохозяйственных и культурных задач.

Разрабатывать теоретические основы ботаники — это значит, прежде всего, полнее использовать и дальше развивать в отношении растительного мира эволюционную теорию Дарвина, использовать и развивать эту теорию в условиях социализма, в интересах нового, социалистического общества. Конечно, это необходимо делать критически, в свете марксизма-ленинизма. Необходимо в этой работе возможно лучше освоить критику и ценнейшее новое творческое богатство, которое внесли в теорию Дарвина основоположники марксизма — Маркс и Энгельс. Из них особенно много внимания уделял теории Дарвина Энгельс. Крупным явлением надо считать творческий дарвинизм И. В. Мичурина и Т. Д. Лысенко.

Этот дарвинизм как раз представляет собою необыкновенно яркое и мощное развитие эволюционной теории в новых условиях и в интересах социалистического общества. Дарвинизм Мичурина и Лысенко идет по пути решения именно тех задач, которые сам Дарвинставил для будущего развития своей теории как своего рода научное завещание. Можно сказать, что этот дарвинизм с большим успехом осуществляет завещание Дарвина.

Вместе с тем, этот творческий дарвинизм на широком участке агробиологии целиком подтверждает и развивает дальние положения, которые выдвигал Энгельс в отношении теории Дарвина.

Я ставлю себе целью в данном сочинении также обобщение и использование для разработки теоретических основ ботаники своего личного многолетнего исследовательского опыта в этой науке. В своих исследованиях я всегда особенное внимание уделял выяснению отношений между растениями и условиями их существования в природе. Передо мной проходит сейчас целая панорама природных ландшафтов из различных частей нашей великой родины, где производились мною соответствующие ботанические исследования. Перед моим мысленным взором проходят леса и степи Саратовской и Воронежской областей, полупустыни и пустыни в низовьях Волги и Урала, на широких просторах Казахстана и Туркмении, горные тундры, величественные леса, большетравные луга и степи Алтая, альпийские луга и пастбища на большой высоте в горах Тянь-Шаня, каменистые горные пустыни и степи Конец-Дага и вообще большое разнообразие растительности от пустынь до границы вечных снегов включительно.

Я давно уже начал экскурсионные ботанические методы дополнять углубленными наблюдениями стационарного характера над дикой растительностью непосредственно в ее природной обстановке. Специальные стационарные исследования были организованы мною также над цитрусовыми и другими культурными и дикими древесными породами во влажных советских субтропиках, на Черноморском побережье Кавказа.

С вопросами, которые вставали передо мной во время моих экскурсионных и стационарных исследований в природе, я приходил в лабораторию, вегетационный домик и на опытный участок.

После Великой Октябрьской социалистической революции я впервые получил возможность привлечь к общей научной работе значительное число своих непосредственных учеников и сотрудников. И при моих личных, и при коллективных исследованиях мы всегда стремились способствовать выяснению общих вопросов эволюции. Понятно, что результатам моих личных и наших коллективных исследований я уделяю в своем изложении особое внимание. Я стремлюсь, таким образом, нашим конкретным научным вкладом содействовать развитию творческого дарвинизма.

Вот главные причины, побудившие меня взяться за нелегкую задачу разработки теории ботаники на новой основе.

Правильное понимание и овладение живым существом растений получило в нашей стране необыкновенно широкий и все увеличивающийся народный производственный интерес и будет занимать мысль и управлять свободным творческим трудом все большего числа людей. А такое правильное понимание и овладение невозможно без правильной теории.

Между тем, в отношении теории в ботанических сочинениях господствует еще большая беззаботность. Часто за грудами плохо обработанного, почти сырого, фактического материала не чувствуется никакой серьезной теории. Большие учебные пособия и учебники для высших школ часто сбиваются на простой сборник сведений, без действительного теоретического обобщения. Или дается плохо склеенный конгломерат частных теорий без общей основы.

Но без глубокой и правильной объединяющей теории нет и настоящей науки и крепкого научного руководства к действию. Не может быть полноценным научным работником тот, кто не занимается, не волнуется, не увлекается теоретическими вопросами своей науки.

Нигде, никогда ни в какой другой стране наука не имела и не имеет такого огромного всенпроникающего значения в жизни великого много-миллионного народа, как у нас. Поэтому нигде не придается такого большого значения и не уделяется такого внимания научной теории, как у нас. Наука является для нашего народа могущественным оружием в борьбе за новую величайшую культуру человечества. И задача советских ученых сделать это оружие наиболее острым при помощи марксизма-ленинизма, чтобы оно ярко засияло, очищенное от всякой разъедающей его ржавчины.

При этом не нужно забывать еще следующего положения чрезвычайной важности. В процессе своего развития, для удобства исследования, ботаника была расчленена на большое число специальных отраслей: систематика, морфология, анатомия, палеоботаника, ботаническая география, физиология, экология, фитопатология. Делят ботанику на описательную и экспериментальную. Иногда дело доходит до того, что под ботаникой подразумевают только описательную ее часть и противопоставляют ботанику физиологии растений как экспериментальной науке. Между тем, физиология растений представляет неотъемлемую часть ботаники.

Часто, уходя в узкую специальность, не имея широкого биологического кругозора, работники нашей науки резко отрываются от изучения живых растений как целостных организмов во всем богатстве их индивидуального и эволюционного развития. Но за анализом никак нельзя забывать синтеза, за частным — общего, за отдельными частями и свойствами организма — целостного живого существа.

Надо всегда руководствоваться положением Энгельса: «Вся органическая природа является одним сплошным доказательством тождества или неразрывности формы и содержания. Морфологические и физиологические явления, форма и функция обусловливают взаимно друг друга».<sup>1</sup>

Именно по такому пути познания и овладения целостным растительным организмом ведет нас учение И. В. Мичурина. Это учение нельзя втиснуть в узкие рамки какой-либо отдельной отрасли ботаники и растениеводства — ни в селекцию, ни в физиологию, ни в агротехнику и т. д. Это учение кладет основу новой обобщающей науки — агробиологии, в которой используются и обобщаются и находят для себя дальнейшее мощное развитие и селекция, и физиология, и агротехника.

Как будет видно из дальнейшего, большое синтезирующее и обобщающее значение в ботанике должна получить экология. Это научная отрасль, исследующая взаимоотношения между растениями и условиями их существования. Но надо еще немало работать над правильной постановкой экологии, чтобы она стала действительно полноценной в указанном отношении.

Этой первой части задуманной мною большой работы я стремлюсь придать известную самостоятельность и законченность, так как не знаю, когда мне удастся закончить весь этот труд и удастся ли достигнуть этого вследствие моего преклонного возраста. Но мои ближайшие сотрудники и ученики берутся подготовить серию монографий с той же общей целью — служить разработке основ эволюции растений и в том же общем теоретическом направлении.

<sup>1</sup> Ф. Энгельс. Диалектика природы, Госполитиздат, 1941, стр. 249.

В качестве основного руководящего положения, прощающего через всю мою работу, взято следующее положение Ф. Энгельса: «...теория развития показывает, как, начиная с простой клетки, каждый шаг вперед до наиложнейшего растения, с одной стороны, и до человека — с другой, совершается через постоянную борьбу наследственности и приспособления».<sup>2</sup>

Я поставил перед собой серьезную задачу, которая, вместе с тем, является ответственным долгом для каждого советского ученого. Эта задача — испытать свои силы на том, чтобы использовать для разработки и развития своей науки могущественное оружие марксистско-ленинской теории. Философы в этом отношении пока очень мало помогают нам, биологам. Но ведь и сами советские биологи работают над овладением большевизмом, для чего в нашей стране социализма имеются все благоприятные условия.

Советские биологи изучают «Краткий курс истории Всесоюзной Коммунистической партии (большевиков)». И. В. Сталин в этом курсе, в главе IV, разделе 2-м, — «О диалектическом и историческом материализме» — с гениальной силой и ясностью изложил теоретические основы марксизма-ленинизма.

Советские биологи изучают классиков марксизма-ленинизма и огромное творческое богатство, которое содержится в трудах Маркса, Энгельса, Ленина, Сталина.

Одним из самых существенных показателей действительного овлачения всем этим богатством для советского ученого является уменье использовать его для перестройки и развития своей науки в соответствии с интересами нашего общенародного движения вперед. К сожалению, у советских биологов еще бывают такие случаи, когда они, например, обставляют себя цитатами, взятыми у Энгельса, а по существу в своих работах защищают положения, резко противоположные тем марксистским установкам, которые выражал и развивал Энгельс.

При разработке теоретических основ ботаники я старался использовать, в меру своих сил, более полно и последовательно науку всех наук — революционную науку марксизма-ленинизма.

Книга моя представляет собой научное исследование. Но я следую Тимирязеву, который девизом жизни для себя поставил: «Работать для науки и писать для народа, т. е. популярно». В советских условиях этот девиз получил новую могущественную силу. Советский ученый может излагать свои научные достижения на высоком уровне, без упрощения, передавать их непосредственно широким кругам своего народа, в частности его многочисленной народной интеллигенции. И я эту книгу писал для советской интеллигенции, особенно для молодежи.

Молодежи, без сомнения, особенноозвучено то положение И. В. Сталина огромной проникновенной глубины и движущей силы, которое служит мне постоянным маяком в предпринятой мною работе.

Вот это положение: «Для диалектического метода важно прежде всего не то, что кажется в данный момент прочным, но начинает уже отмирать, а то, что возникает и развивается, если даже выглядит оно в данный момент непрочным, ибо для него неодолимо только то, что возникает и развивается».<sup>3</sup>

«...Что возникает и развивается...» Этим высказывается величайшее внимание и помощь тому, что движется вперед, лучшим стремлением молодежи, вечной молодости человеческой мысли и прогресса.

<sup>2</sup> Ф. Энгельс. Диалектика природы, 1941, стр. 168.

<sup>3</sup> И. Сталин. Вопросы ленинизма. Изд. 11-е, Госполитиздат, 1945, стр. 537.

## Глава I

### КОСМИЧЕСКАЯ РОЛЬ РАСТЕНИЯ И УРОЖАЙ

«Космическая роль растения» — так назвал К. А. Тимирязев одну из своих замечательных лекций, которую он прочитал в Англии, в Лондонском королевском обществе, 30 апреля 1903 г.<sup>1</sup>

В чем же проявляется эта космическая роль?

В поле всходят зерна пшеницы. Ее побеги, пробиваясь сквозь землю, вырастают наружу, а корни с силой внедряются вглубь. В нашем теле бьется сердце, движется кровь, сокращаются мышцы, работает мысль. Вы видите в микроскопе, как крохотная инфузория плавает в капле болотной воды при помощи колебаний своих тонких ресничек. Громадный кит бурно погружается в море, спасаясь от китобоев. В живом мире развертывается перед нами грандиозная картина роста, движения, размножения, превращения, преобразования.

Откуда происходит энергия, при посредстве которой совершаются все эти жизненные процессы? Она происходит от солнца. А путь, через который солнечная энергия так широко и щедро влиивается в живой мир, — это зеленые растения.

Известна способность растений при помощи своего зеленого вещества — хлорофилла — поглощать солнечный свет и использовать его для того, чтобы за счет углекислого газа и воды строить себе органическую пищу: углеводы — сахар, крахмал. Этому процессу дали название ассимиляции, или усвоение углерода, или еще фотосинтез, т. е. образование сложных органических веществ при помощи света.

Благодаря процессу фотосинтеза, который совершается во всех бесчисленных зеленых листьях наших посевов, лесов, лугов, пастбищ, растения играют огромную, подлинно космическую, роль в жизни всей природы.

Вот какие чрезвычайно важные следствия имеет процесс фотосинтеза для всей живой природы и для жизни человечества.

1. Накопление солнечной энергии. Растение при усвоении углерода поглощает и использует солнечный свет. По закону сохранения энергии, сила света не уничтожается в растениях, а только переходит в скрытое состояние и в таком виде накапливается в их теле. Действительно, в органических веществах, которые образуются в теле растений, содержатся большие запасы скрытой энергии. Когда лошадь, хорошо накормленная овсом, пускается быстро бежать, или когда зажигаются

<sup>1</sup> К. А. Тимирязев. Соч., т. I, Сельхозгиз, 1937, стр. 391.

древа в печке, то это приходит в действие скрытая энергия, происходящая от солнечного света.

2. Образование органической пищи из веществ минеральной природы. Зеленые растения обладают замечательной способностью за счет углекислого газа, воды и некоторых минеральных солей при помощи солнечной энергии образовывать углеводы, жиры, белки, витамины и множество других органических соединений. Человек и весь животный мир прямо или косвенно получают свою органическую пищу от зеленых растений и без них не могли бы существовать.

3. Очищение атмосферы от накапливающегося углекислого газа. В процессе дыхания весь живой мир извлекает из воздуха свободный кислород и выделяет обратно углекислый газ. К этому надо прибавить бесчисленные процессы окисления и горения в условиях быта, на фабриках и заводах. Почва тоже «дышит», выделяя углекислый газ, вследствие дыхания находящихся в ней микроорганизмов, корней и т. д.

Если, тем не менее, земная атмосфера все-таки остается пригодной для дыхания и не становится заметно беднее кислородом и богаче углекислым газом, то это объясняется влиянием зеленых растений. Благодаря им на поверхности земного шара, в различных ее частях, в воздухе поддерживается в общем почти одинаковое небольшое количество углекислого газа — 0,03% по объему (обыкновенно с весьма незначительными колебаниями).

К. А. Тимирязев своими научными исследованиями сильно продвинул вперед разработку важнейшего вопроса об усвоении зелеными растениями солнечного света. На основании этих исследований, в своих блестящих лекциях и книгах К. А. Тимирязев развернул величественную картину огромного космического значения, которое имеет зеленый растительный мир на нашей планете — Земле.

Я приведу здесь примеры ярких образов из этой картины, развернутой К. А. Тимирязевым.

«Когда-то, где-то на землю упал луч солнца, но он упал не на бесплодную почву, он упал на зеленую былинку пшеничного ростка, или, лучше сказать, на хлорофилловое зерно. Ударяясь о него, он потух, перестал быть светом, но не исчез. Он только затратился на внутреннюю работу, он рассек, разорвал связь между частицами углерода и кислорода, соединенными в углекислоте. Освобожденный углерод, соединяясь с водой, образовал крахмал. Этот крахмал, превратясь в растворимый сахар, после долгих странствований по растению, отложился, наконец, в зерне в виде крахмала же или в виде клейковины. В той или другой форме он вошел в состав хлеба, который послужил нам пищей. Он преобразился в наши мускулы, в наши нервы. И вот теперь атомы углерода стремятся в наших организмах вновь соединиться с кислородом, который кровь разносит во все концы нашего тела. При этом луч солнца, таившийся в них в виде химического напряжения, вновь принимает форму явной силы. Этот луч солнца согревает нас. Он приводит нас в движение. Быть может, в эту минуту он играет в нашем мозгу».<sup>2</sup>

«Пища служит источником силы в нашем организме потому только, что она — не что иное, как консерв солнечных лучей».<sup>3</sup>

<sup>2</sup> К. А. Тимирязев. Соч., т. I, 1937, стр. 293.

<sup>3</sup> Там же, стр. 293 (разрядка Тимирязева).

Передовые люди, люди науки и техники, еще и раньше прозревали огромное значение зеленых растений для всего живого мира. Так, К. А. Тимирязев упоминает, что женевский ботаник Сеневье еще в 1791 г. писал: «Я вижу, как моя кровь образуется в хлебном колосе..., а древесина... отдает зимою теплоту, огонь и свет, похищенные ею у солнца».<sup>4</sup>

Лундегорд приводит интересные сравнительные расчеты из работы Шредера.<sup>5</sup> Из этих расчетов видно, какая доля солнечной энергии, проникающей в атмосферу земли, усваивается и накапливается зелеными растениями и какое место занимают зеленые растения в общей энергетике на земной поверхности.

	Калорий за год
Вся энергия, излучаемая Солицем . . . . .	3 000 000 000 000 000 000
Пучистая энергия Солица, проникающая в атмосферу на верхней ее границе . . . . .	1 340 000 000
Использование этой энергии:	
на испарение воды . . . . .	340 000 000
на усвоение углерода зелеными растениями . . . . .	162 000
Энергия всей текучей воды на Земле . . . . .	50 000
Энергия в мировой добыче угля . . . . .	6 600
Водные силы, которые можно использовать . . .	2 800
Водные силы, которые используются . . . . .	80
Физическая сила человека . . . . .	70

Из этих цифр видно, что зеленые растения усваивают и запасают  $\frac{1}{8000}$  долю той солнечной энергии, которая проникает в нашу атмосферу. Усвоение углерода зелеными растениями по использованию солнечной энергии занимает первое место после испарения воды. Но и испарение воды происходит в значительной мере через растения. А ведь благодаря испарению совершается круговорот воды, образуются атмосферные осадки, поддерживается течение ручьев и рек. Если бы не было зеленых растений с их огромной общей всасывающей и испаряющей поверхностью, то общий круговорот воды на поверхности земли происходил бы гораздо медленнее и слабее.

Ископаемый уголь тоже происходит от растений и сохраняет в себе энергию, которую растения поглощали из солнечного света.

Приведенные цифры показывают также часть тех практически безграничных природных сил на земле, которые не использованы в интересах трудящегося человечества. Эти цифры показывают, наконец, как мала физическая сила всего человечества по сравнению с той энергией, которую можно получить от природы. Есть полная возможность, чтобы весь физически тяжелый труд людей заменить природными силами. Но это удастся достигнуть только, когда во всем мире будет навсегда уничтожена эксплоатация человека человеком и на земле наступят вечный мир и дружба народов.

Широки просторы нашей социалистической родины, много в ней полей, лесов, лугов, пастбищ с их культурной и дикой растительностью. Что

<sup>4</sup> К. А. Тимирязев. Соч., т. I, 1937, стр. 223.

<sup>5</sup> H. Lundegårdh. Der Kreislauf der Kohlensäure in der Natur. Ein Beitrag zur Pflanzenökologie und zur landwirtschaftlichen Düngungslehre. Jena, 1924, S. 68.

нужно этой растительности для образования органических веществ? Солнечный свет, углекислый газ, вода, некоторые минеральные соли — такой доступный даровой источник энергии, такие широко распространенные в природе и сравнительно простые сырье минеральные материалы. И вот при помощи этого и за счет этого зеленые растения образуют в своем теле: крахмал, различные виды сахара и другие углеводы, масла, белки, витамины, древесину, волокно, каучук и множество других органических соединений и продуктов.

Подумайте только — все, что мы получаем от нашего сельского хозяйства, прямо или косвенно происходит от растений. А ведь, кроме того, наша промышленность перерабатывает много разнообразного растительного сырья. Возьмите для примера лесные деревья. Они дают нам не только древесину и продукты ее механической переработки, но и великое множество самых разнообразных продуктов химической промышленности: скипидар, древесный спирт, смолу, краски, лекарства, бумагу, искусственный шелк и т. д., и т. д.

Но эволюция диких растений, конечно, происходила вне всякой связи с интересами человека. Для того, чтобы удовлетворить этим интересам, человеку пришлось создавать культурные растения и ухаживать за ними, заставлять их полнее использовать солнечную энергию и приносить более высокие по количеству и качеству урожаи.

Представьте себе стахановский урожай, который является новым, далеко уходящим вперед мировым рекордом. Вот например, А. С. Сергеева в Алтайском крае добилась в 1939 г. урожая пшеницы в 101 ц на гектар. 101 ц, или 616.1 пуда, зерна пшеницы на гектар! Сколько в этом зерне накоплено при помощи солнца за счет воздуха, воды и земли такой цепнейшей органической пищи, как крахмал, белки!

Но ведь в химическом составе этого зерна около 40 ц, или 244 пуда, приходится на углерод. И весь этот углерод пшеница усвоила своими зелеными листьями, при помощи солнечного света — из углекислого газа. А его в окружающем воздухе всего только 0.03%. Нет ли в этом узкого места?

Конечно, тов. Сергеева со своим звеном проявила огромную заботу о посеве пшеницы. Она заботилась о том, чтобы у пшеничных растений было вдоволь влаги и необходимого удобрения в почве. И урожай получился действительно замечательный, подлинно мировой.

Но стахановские урожаи заставляют сельскохозяйственную науку заново пересмотреть нормы питания растений. При обычных урожаях зеленые растения обходились и с такой незначительной концентрацией углекислого газа в воздухе, как 0.03%. А так ли при очень высоких стахановских урожаях? Может быть, для того, чтобы выше поднять эти урожаи, надо заботиться не только об обычных почвенных удобрениях, но еще и о газовом удобрении, о том, чтобы щедро снабжать растения углекислым газом? Не будут ли тогда зеленые листья растения работать на энергии солнца с более полной нагрузкой и давать нам еще более высокие урожаи?

Таким образом перед нами с новой силой встает вопрос об усвоении света зелеными растениями. Над этим вопросом много и серьезно работал К. А. Тимирязев. И эта работа после его смерти не была у нас как следует продолжена.

Действительно, опыты показывают, что усвоение углерода зелеными растениями, а следовательно и усвоение солнечного света, увеличивается, если повышать процент содержания углекислого газа в окружающем воздухе.

Вот примеры из соответствующих опытов Лундегорда.<sup>6</sup>

Содержание углекислого газа в воздухе вокруг растения (в %)	Усвоение углекислого газа за 1 час на 50 кв. см листовой поверхности на полном свете (в мг)
Ф а с о л ь	
0.03	4.3
0.09	11.9
Увеличение в 3 раза	В 2.7 раза
К а р т о ф е л ь	
0.03	3.9
0.18	22.5
Увеличение в 6 раз	Почти в 6 раз
О в е с	
0.03	5.4
0.236	39.4
Увеличение почти в 8 раз	В 7.3 раза

Из этих опытов видно, что усвоение зелеными листьями на полном свете, при увеличении содержания углекислого газа в окружающем воздухе в 6—8 раз против обычного, увеличилось приблизительно в такое же число раз.

Если теперь мы спросим, где же главный источник углекислого газа для растений, которые культивируются на открытом воздухе, то ответ будет такой: земля, почва. В почве углекислый газ образуется главным образом вследствие дыхания микроорганизмов за счет окисления перегной и органических удобрений. Какие условия благоприятствуют тому, чтобы почва сильнее дышала и давала посевенным на ней зеленым растениям обильное удобрение газом? — Хорошая обработка и такая структура, чтобы в почву легко проникали воздух и вода; орошение при недостатке воды; органические удобрения.

Представим себе в виде примера подкормку растений при помощи навозной жижи или другого жидкого органического удобрения, как это делают наши стахановцы. При помощи пропашника почва разрыхляется, получает больше воздуха, и сейчас же в почву вносится органическое удобрение вместе с водой. Все это чрезвычайно усиливает жизнедеятельность микроорганизмов в почве и выделение ими углекислого газа в процессе дыхания. В парниках, набитых навозом, растения, кроме других благоприятных условий, несомненно, получают также удобрение углекислым газом.

XVIII Съезд Всесоюзной Коммунистической партии (большевиков) принял постановление о том, чтобы «создать вокруг Москвы, Ленинграда, Баку, Харькова, Киева, промышленных центров Донбасса, Кузбасса, Горького, городов Дальнего Востока и всех других крупных городов картофельно-овощные ... базы».<sup>7</sup> В соответствии с этим постановлением нужны большие площади теплиц, чтобы снабжать население овощами в то время, когда с полей и огородов их получить еще нельзя. В таких теплицах имеются вполне благоприятные условия для удобрения растений при помощи углекислого газа. Оно уже и применяется. Так, в теплицы, где разводятся огурцы, помидоры и другие овощи, кладут кусочки «сухого

<sup>6</sup> H. Lundegårdh. Der Kreislauf der Kohlensäure in der Natur. Ein Beitrag zur Pflanzenökologie und zur landwirtschaftlichen Düngungslehre. Jena, 1924, S. 85—86.

<sup>7</sup> XVIII Съезд Всесоюзной Коммунистической партии (б). Стенографический отчет, 1939, стр. 657.

льда», или твердой углекислоты. Испаряясь, эти кусочки дают растениям газовое углекисловое удобрение.

Таким образом газовое удобрение угольной кислотой увеличивает использование и накопление солнечной энергии зеленым растением.

Есть для этого и другие средства. К ним принадлежит, например, искусственное орошение. Я не сомневаюсь в том, что искусственное орошение, конечно в сравнительно ограниченных размерах, будет находить себе гораздо более широкое применение и за пределами засушливых областей, там, где вообще количество выпадающих атмосферных осадков считается достаточным. Да это уже и теперь осуществляется все более и более широко в отношении интенсивных овощных культур.

Искусственное орошение, как было уже упомянуто, вызывает в почвах с недостаточным увлажнением настоящий «взрыв» микробиологических процессов, что чрезвычайно усиливает выделение из почвы углекислого газа. Но, кроме того, при помощи искусственного орошения в соединении с другими агротехническими воздействиями можно получить гораздо более мощное развитие у растений их зеленой ассимилирующей поверхности на единицу площади земли. В результате и общее накопление солнечной энергии зелеными растениями на ту же площадь значительно увеличивается.

По данным физиологии, на процесс фотосинтеза зеленый лист расходует только очень небольшой процент от поглощаемой им лучистой энергии солнца. Вот соответствующие ориентировочные цифры: зеленый лист поглощает 75% от падающей на него лучистой солнечной энергии и из этой поглощенной части только 1—5% тратит на фотосинтез, остальные 99—95% — на испарение воды.

Но возможности увеличения процента, идущего у растений на фотосинтез, использованы пока еще очень недостаточно.

Интересны соображения по рассматриваемому вопросу нашего мечтателя и, вместе с тем, крупного творца в технике — К. Циолковского. В своей книге «Растение будущего» он зовет бороться за повышение урожая и в качестве сравнения ставит урожай бананов в влажных тропиках. Этот урожай, по К. Циолковскому, может достигать 400 т на гектар. А при таком урожае, по расчетам К. Циолковского, площади в 100 кв. м достаточно, чтобы прокормить одного человека в течение года, и еще останется избыток продуктов на сторону.

Для большего повышения урожаев К. Циолковский зовет бороться со всяческими несовершенствами в самих растениях и окружающей их природе. Таких несовершенств он указывает много, и на первом месте — несовершенство самого растительного организма; затем еще, например, крайне малое количество углекислого газа в воздухе, несовершенство почвы и удобрений, действие вредителей, сорняки и т. д.<sup>8</sup>

Книга К. Циолковского «Растение будущего» вышла в Калуге в 1929 г. Автор не знал, что там же, в его родном kraе, с северной природой, стахановцы растениеводства скоро начнут далеко опережать урожай тропиков.

У меня под руками книга со следующими данными об урожаях тропических культур.<sup>9</sup>

<sup>8</sup> К. Циолковский. Растение будущего. Животное космоса. Самиздание. Калуга, 1929.

<sup>9</sup> A. Spręgch e r v. Bergne gg. Tropische und subtropische Weltwirtschaftspflanzen. T. I, Stärke- und Zuckerpflanzen. Stuttgart, 1929, SS. 225, 254.

Маниот — *Manihot utilissima* Pohl. (клубни его заменяют населению тропиков картофель). Урожай на Яве на гектар (в тоннах):

Порядочный урожай . . . . .	15—25
Хороший урожай . . . . .	25—30
Очень хороший урожай . . . . .	30—40

Занимает почву в течение 10—15 месяцев.

Батат, сладкий картофель (*Ipomoea Batatas* Poir.).

Урожай на гектар — в среднем 13—15 т. Занимает почву в течение 4—6 месяцев.

А вот стахановка К. Епихина на родине К. Циолковского получила в 1936 г. в наших северных условиях урожай картофеля 81 т на гектар.

Своей огромной космической роли на нашей планете растительный мир достиг, конечно, в результате чрезвычайно долгой эволюции, которая длилась сотни миллионов, а по мнению некоторых авторов — до полутора миллиарда лет.<sup>10</sup>

В частности, первыми поселенцами на земной суше из растений были, вероятно, синезеленые водоросли. Это простейшие растения, представляющие собой остаток от доклеточного периода развития жизни на земле, так как они не имеют еще в себе клеточных ядер.

В 1883 г. на маленькой группе островов между Явой и Суматрой произошло колоссальное извержение вулкана Кракатау. Острова частично погрузились в море, частью были покрыты слоем пепла, вулканических камней и лавы; толщина слоя достигала 30—60 м. Вся растительность на островах была уничтожена. Другие острова, где растительная жизнь сохранилась, были на расстоянии 19—25 км, а Ява и Суматра — 35—45 км.

В 1886 г. острова посетил ботаник Трейб и нашел здесь начальных поселенцев из растительного мира. На поверхности вулканических продуктов оказался слизисто-студенистый слой, образованный низшими растениями — синезелеными водорослями, диатомовыми водорослями, бактериями. Из более высокоорганизованных растений были обнаружены мхи и 11 видов папоротников (мхи и папоротники распространяются при помощи мельчайших одноклеточных крупинок — спор, которые разносятся ветром).

Синезеленые водоросли, вопреки своему названию, в большом изобилии встречаются даже на почве полупустынь и пустынь, образуя здесь тонкие корочки и налеты. Эти корочки и налеты живут полной жизнью лишь ранней весной и поздней осенью, а в остальное теплое время года — только короткими периодами, когда поверхность почв увлажняется дождями. Синезеленые водоросли обладают очень высокой выносливостью к большой сухости и сильному солнечному нагреванию, чему они подвергаются на почве полупустынь и пустынь в летнюю пору.

Так например, очень широкое распространение на почве в глинистых полупустынях имеет синезеленая «водоросль» *Stratostoc commune* (Vauch.) Elenk. Слоевища ее в сухое время года имеют вид маленьких черных корочек. О поразительной способности этой водоросли выносить высыхание свидетельствует следующий опыт. Это растение в течение 7 месяцев было выдержано в замкнутом помещении, в сухом воздухе над серной кислотой. И отмирание у этого растения было выражено слабо: от старых слоевищ на влажном песке быстро образовывались новые колонии.<sup>11</sup>

Синезеленые водоросли живут в сильно соленых озерах, в горячих источниках, и они же были, вероятно, в числе первых растений, появив-

<sup>10</sup> Cp. W. Zimmermann. Die Phylogenie der Pflanzen. Jena, 1930, S. 28.

<sup>11</sup> G. Schröder. Über die Austrocknungsfähigkeit der Pflanzen. Untersuchungen aus dem botanischen Institut zu Tübingen, Bd II. Leipzig, 1886—1888.

шихся на земной суще, когда она становилась доступной для жизни. Но, конечно, синезеленые водоросли не могли быть таким крупным, подлинно космическим фактором в природе, как высшие растения во всей их сложности, многообразии и богатстве.

Молиш рассказывает, что в Японии, на склонах вулканов, на выветривающихся вулканических продуктах, встречаются массовые слизистые скопления синезеленых водорослей вместо с бактериями. Эти скопления известны японскому народу с глубокой древности, так как они употребляются в пищу. Такие скопления могут занимать площадь свыше 200 и даже в 1000 кв. м и быть толщиной, например, от нескольких до 30 и 60 см.<sup>12</sup>

Употребляются в пищу и другие синезеленые водоросли. Так, в северном Китае собирают для торговли с указанной целью синезеленую водоросль — земляной волос (*Nematostoc flagelliforme* Elenk.).

Она встречается и у нас в Союзе, но, видимо, в более ограниченных количествах и более скучном развитии. Мне неоднократно приходилось наблюдать земляной волос на почве в различных частях обширной полосы полупустынь и пустынь, в том числе на западе под Сталинградом (на склонах Егени у Красноармейска) и на востоке у предгорий Алтая. На светлой бурой почве с тощей разреженной пустынной растительностью вы видите в жаркое летнее время тонкие черные нити, действительно напоминающие волосы. Они стелются и сплетаются между собой. При смачивании водой они быстро разбухают, размягчаются и принимают зеленоватый оттенок.

Как уже видно из предыдущего, можно предполагать, что именно синезеленые водоросли открыли путь эволюции, на котором солнечный свет и углекислый газ при посредстве зеленого вещества хлорофилла все шире и совереннее использовались для построения живой материи. Но, конечно, этим первичным хлорофиллоносным растениям приходилось добывать и другие необходимые для жизни химические элементы. В частности, наряду с проблемой углерода очень существенное значение для этих растений и для всей эволюции живого мира имела проблема азота.

Давно установлено, что зеленые растения сами по себе не могут использовать для своего питания свободный азот, находящийся в воздухе. Им нужны для этого готовые химические соединения азота, среди которых главное место принадлежит солям — азотокислым (селитрам) и аммонийным. В природе известны чисто физико-химические процессы, в которых свободный азот воздуха переходит в связанное состояние, соединяется с другими химическими элементами. Но этот источник по своей относительной скучности не мог обеспечить нарастающей в процессе эволюции потребности живой материи в азоте.

Между тем, как писал Энгельс: «Жизнь — это способ существования белковых тел...»,<sup>13</sup> а в их составе азот является совершенно необходимым элементом.

Таким образом недостаток соединений азота, пригодных для питания зеленых растений, мог стать резким ограничивающим фактором во всей эволюции жизни на земле.

Как же вышла природа из этого затруднения? — Известны бактерии (*Azotobacter*, *Clostridium* и некоторые другие), обладающие способностью использовать для своего питания свободный атмосферный азот и образовывать за его счет белковые вещества своего тела. При посредстве таких бактерий свободный азот вливается в живую материю с чрезвычайно

<sup>12</sup> H. Molisch. Pflanzenbiologie in Japan. Jena, 1926, S. 104 folg.

<sup>13</sup> Ф. Энгельс. Диалектика природы, 1941, стр. 246.

давних геологических времен и в очень крупных размерах. Во всяком случае, весьма вероятно, что когда синезеленые водоросли начали усваивать углерод при помощи солнечного света, то их спутниками и исходным источником азотного питания для них были бактерии вроде *Azotobacter*, усваивающие свободный азот из воздуха.

Уже 20 лет назад покойный советский ботаник В. Г. Заленский сообщил мне в личной беседе, что ему удалось обнаружить *Azotobacter* в слоевищах синезеленой водоросли *Stratostoc commune* (Vauch.) Elenk., которая имеет очень широкое распространение на почве в полупустынях. П. А. Генкель<sup>14</sup> нашел *Azotobacter* в лишайниках, тело которых состоит из сочетания грибных нитей с водорослями и часто именно с синезелеными водорослями.

В литературе есть указания на взаимную связь между водорослями и азотусвояющими бактериями в их углеродном и азотном питании. И эти указания уже вошли в учебники. Так, в учебнике В. Л. Омелянского мы читаем: «Присутствием *Azotobacter* Рейнке объясняет способность водорослей развиваться в морской воде, бедной азотистыми солями. Получается действительно любопытное взаимоотношение: водоросли вырабатывают углеводы и многоатомные спирты, необходимые как источник энергии для *Azotobacter*, а последний снабжает водоросли азотом».<sup>15</sup>

Здесь же упоминается о старинном наблюдении сельских хозяев, что быстрое позеленение вспаханного поля «от водорослей» предвещает хороший урожай. По Штутцеру, достаточно обработать бедное гумусом поле небольшим количеством фосфорной соли и селитры, чтобы вызвать обильное развитие на нем водорослей, а косвенно — и азотфикссирующих бактерий.<sup>16</sup>

В литературе есть указания также и на то, что синезеленые водоросли непосредственно способны усваивать свободный азот из воздуха. Вот что сообщает С. В. Одинцова в своей краткой заметке «Образование селитры в пустыне».<sup>17</sup> Были взяты кусочки породы с потолка пиш и поверхности скал на Восточном Памире, в местах, где обнаружено присутствие азотокислых солей. При культуре на специальных средах в этих кусочках не удалось найти *Azotobacter*, но была установлена наличие синезеленой водоросли — *Gloecapsa minor*. Эта водоросль после двух месяцев разведения ее на соответствующей безазотистой минеральной среде повторно дала заметную прибыль азота, усвоенного из воздуха.

Так или иначе, сами непосредственно или посредством своих спутников, азотусвояющих бактерий, синезеленые водоросли, видимо, обладают способностью черпать для себя азот из неисчерпаемого источника — воздуха. Это помогает синезеленым водорослям распространяться в качестве первых пионеров жизни, например, на свежеизверженных вулканических породах. И это, несомненно, имело очень существенное значение для всей эволюции живого мира на земле в ту чрезвычайно отдаленную геологическую эпоху, когда синезеленые водоросли начинали упомянутый нами уже путь этой эволюции.

По живая природа не только решила задачу вовлечения свободного азота воздуха в свой круговорот. Известно, что для современных высших

<sup>14</sup> Генкель П. А. и Южакова Л. А. Азотфикссирующие бактерии в лишайниках. Изв. Пермск. биологич. научно-иссл. ин-та при Пермск. гос. ун-те, т. X, вып. 9—10, 1936. Генкель П. А. О лишайниковом симбиозе. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. биол., т. XLVII, вып. 1, 1938.

<sup>15</sup> Академик В. Л. Омелянский. Основы микробиологии. Учпедгиз, 1941, стр. 242.

<sup>16</sup> Академик В. Л. Омелянский. Основы микробиологии, стр. 243.

<sup>17</sup> Докл. АН СССР, новая серия, 1941, т. XXXII, № 8, стр. 578.

зеленых растений главным источником азотного питания являются находящиеся в почве азотокислые и аммонийные соли. Это стало возможным только благодаря тому, что при эволюции живой природы широкое развитие получили процессы так называемой нитрификации, или селитрообразования, которые также совершаются при помощи бактерий. В этих процессах органические соединения азота, находящиеся в трупах растений и животных, в их отбросах и отмерших остатках, подвергаются минерализации, превращаются сначала в аммонийные, а потом в азотокислые соли. Это одно из самых существенных явлений в общем величественном круговороте веществ в живой природе, который со своими бесчисленными звенями и разветвлениями вырабатывался в процессе эволюции с самого начала появления жизни на земле.

Растения и животные — крупнейшие гиганты живого мира, вроде, например, знаменитых мамонтовых деревьев, и мельчайшие живые пылинки, микробы, — в этом круговороте тесно связаны между собой отношениями взаимной необходимой обусловленности. К вопросу о значении этих отношений для эволюции живого мира нам еще неоднократно придется обращаться в последующем изложении. А сейчас коснемся еще некоторых явлений, показывающих важную роль низших растений на почве — синезеленых водорослей и лишайников — для обогащения азотом живой материи на земле.

В Туркмении большое распространение имеют почвы с относительно высоким содержанием селитры, которые мы коротко будем называть селитроносными. Местное население уже давно использует эти почвы в качестве удобрения. Перед нами здесь оригинальное хозяйственное явление: чтобы сделать землю полей более плодородной, к ней прибавляют сотни и тысячи возов другой — селитроносной — земли. В условиях Великой Отечественной войны селитроносные земли Туркмении возбудили к себе большой интерес. Добычание селитры производилось здесь и раньше.

В 1942 г. мною была организована специальная научная бригада под руководством И. В. Арбузова для выяснения общих запасов селитроносных земель Туркмении, содержания в них селитры и других вопросов, связанных с использованием этих земель для сельскохозяйственных и промышленных целей. Бригада собрала и обобщила все имевшиеся материалы, а также практический опыт по этим вопросам и произвела ряд дополнительных полевых исследований и химических анализов.

Вместе с тем, перед нами ярко встала вся проблема этого природного явления в ее крупнейшей теоретической и производственной ценности. В самом деле, на большой площади целой республики мы имеем перед собой грандиозную природную лабораторию селитрообразования. И это несмотря на то, что почвы в Туркмении — сероземы — имеют резко пустынный характер и содержат в себе очень малые запасы перегноя, а следовательно и органического азота.

Конечно, очень заманчиво овладеть крупным природным процессом селитрообразования, чтобы лучше его использовать для практических целей. Для объяснения его были предложены различные научные гипотезы.<sup>18</sup>

Так, было обращено внимание на то, что селитроносные земли часто приурочены к местам древних поселений, старым караван-саарам, где

<sup>18</sup> Этот вопрос специально рассматривался на Ученой сессии Туркменского филиала АН СССР 2 апреля 1942 г. по докладу упомянутой бригады. См. также монографию: С. Н. Селиков. Нитратно-хлоридные солончаки и месторождения селитры Средней Азии. Тр. Почв. ин-та им. В. В. Докучаева, т. XXII, вып. 2, 1941.

скоплялось на отдых много людей и животных и т. п. Действительно, в сухом пустынном климате на стойбищах скота, на местах, где скапливается много фекалий, последние, если только их не успеют использовать естественные ассенизаторы, вроде навозных жуков, могут быстро высыхать, мумифицироваться и затем при благоприятных условиях служить источником селитрообразования.

В самих пустынных почвах — сероземах существуют условия для некоторого накопления в них органических соединений азота. Сероземы часто бывают покрыты только густым низеньким ковриком весенне-эффектной травянистой растительности, которая имеет очень неглубокие корни и к лету совершенно выгорает, впадая в состояние летнего покоя, или «сна». Но даже в таких сероземах процессы жизни не ограничиваются только верхним слоем почвы, а охватывают ее гораздо глубже. В частности, например, сероземы на значительную глубину представляют по своему строению подобие губки: так обильно они пронизаны тонкими ходами, образовавшимися главным образом вследствие деятельности мелких роющих насекомых — муравьев, термитов и др. Они оставляют в почве много своих экскрементов, удобряют ее азотом, а навозные жуки даже закапывают в ней целые комки и шарики из навоза. Все это органическое азотное удобрение также дает материал для селитрообразования.

Но, конечно, наиболее существенным является вопрос: не происходит ли в пустынных условиях Туркмении обогащение почв органическими соединениями азота, а потом и селитрой, за счет свободного азота из воздуха?

В этом отношении привлекают к себе внимание пленки синезеленых водорослей, которые имеют необыкновенно широкое распространение на глинистых почвах наших полупустынь и пустынь.

Уже давно, более 35 лет назад, я обратил внимание на то, что в полупустынях на почве среди редко расположенных дерновинок, кустиков и былинок высших растений в чрезвычайном изобилии встречаются низшие растения: синезеленые водоросли и лишайники. Синезеленые водоросли образуют здесь легкие палеты, пленки и корочки; лишайники имеют слоевища в виде корочек или свободно лежащих на почве кустистых форм и комочков, вроде известной лишайниковой маны.<sup>19</sup>

В Туркмении мне также приходилось наблюдать массовое распространение синезеленых водорослей и лишайников на пустынных почвах — сероземах. Летом здесь стоит упорная суровая жара и засуха. Тогда корочки и пленки низших растений подвергаются очень сильному солнечному нагреванию и пребывают в очень сухом состоянии. В это время они сильно запылены, малозаметны и кажутся безжизненными.

Но мне приходилось видеть, как быстро они ожидают и приобретают свежесть при благоприятных условиях увлажнения. Такими я их наблюдал, например, в окрестностях Ашхабада в январе 1942 г. на местах, где только что стаял снег, который вообще здесь в зимнее время долго не держится. Смоченные талой водой корочки и пленки синезеленых водорослей и лишайников, слизистых и других, выглядели совершиенно свежими и жизнеспособными. Поверхность почвы имела от этих водорослей явственную зеленоватую окраску.

В 1942 г., с целью выяснить значение такой богатой низшими растениями почвы для усвоения свободного азота атмосферы, я проделал следующий опыт. В районе г. Ашхабада были взяты пробы с поверхности

<sup>19</sup> Б. А. Келлер. Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь. Вып. 2. Воронеж, 1926.

на глубину 1—2 см в двух типичных местах, где имели большое развитие пленки и корочки синезеленых водорослей и лишайников. 22 апреля я взял такую пробу в краевой части резких солончаков, на границе песчаной пустыни Кара-Кумы. Почва здесь была еще порядочно засоленной, о чем свидетельствовали встречавшиеся на ней проростки однолетнего солончакового растения *Salsola lanata* Pall. Вторая проба была взята 27 апреля в ущелье Копет-Даг, по дороге в местечко Фирюзу, в нижней части склонов, где среди мелких обломков камня было много глинистого мелкозема. Здесь засоление отсутствовало.

Каждая проба была предварительно доведена до воздушно-сухого состояния и потом протерта через решето для удаления дерновинок злаков, более крупных корней, а во втором случае — также камешков, и для придания всей пробе большей однородности.

Перед началом опыта в двух образцах из каждой пробы были определены проценты гигроскопической влаги, перегноя и органического азота. Анализ на азотокислые, азотистокислые, аммонийные соли во всей данной группе моих опытов и в почве, и в поливной воде давал неизменно отрицательный результат. Аналитиком была К. Н. Скосырева.

В качестве сосудов для опыта служили глянцевые чашки с невысоким краем и отверстием на дне (поддонники для больших цветочных горшков). В каждой чашке дно было устлано марлей, от которой через отверстие на дне спускался фитиль в стеклянную банку с водой, чтобы обеспечить подток воды снизу. Слой марли на дне чашки был покрыт сверху фильтровальной бумагой.

Таких чашек было четыре. В каждую из них равномерным слоем по дну было помещено по 400 г почвы, предварительно обработанной указанным выше способом. Диаметр почвенного слоя в чашках равнялся 190—208 мм. Почва в чашке все время поддерживалась во влажном состоянии снизу через фитиль и дополнительно при помощи полива сверху. Вода употреблялась водопроводная, обеззараженная хлорированием. Все количество ее, которое использовано для полива, было учтено. Сверху чашки были прикрыты стеклом. Стояли они в оранжерее с застекленной крышей и боками при относительно высокой температуре (колебания максимума за день от 34.5 до 49.5° С в тени).

Из каждой почвенной пробы в опыте были заряжены две чашки. В одной из них на 400 г почвы было прибавлено 0.4 г поташа; в другую поташ не прибавлялся.

Указанным способом две чашки из первой почвенной пробы поставлены для опыта в оранжерее 28 апреля, а две чашки из второй пробы — 5 мая. При просмотре 20 мая во всех чашках обнаружен обильный налет синезеленых водорослей, сквозь который все же просвечивала почва; были заметны пузырчатые скопления — зачатки слоевищ слизистых лишайников и еще (в чашках второй пробы) порядочное количество мелких, свежих на вид кусочков слоевищ других лишайников. Было также довольно много очень мелких свежих побегов мха из рода *Tortula*.

Но в дальнейшем в чашках, где к почве не был прибавлен поташ, развитие пизших растений стало ухудшаться. И для учета результатов опыта были использованы только две чашки (1-я и 3-я) с поташем.

28 мая опыт был закончен. Почвенные образцы с культурами низших растений в чашках и вода в стеклянных банках под чашками были подвергнуты химическому анализу. Результаты представлены в табл. 1 и 2, стр. 21

Надо было выяснить еще один возможный источник ошибки: установить, сколько азота могло быть внесено в чашки и банки под ними с

Таблица 1

Накопление атмосферного азота синезелеными водорослями в солончаковой и горнопустынной почвах. Опыт 1-й, с водопроводной водой

Чашка	Откуда взята почва	Когда сделан анализ	Проба из почвы (первая и вторая) и из воды	Объем воды в банке под чашкой к концу опыта (в куб. см)	На абсолютно-сухую почву или (для банки) на воду (в %)	
					перегной	азот органический и общий
1-я	Солончак (окраина)	До опыта	Первая . . .		1.61	0.091
		Через 30 дней от начала опыта	Вторая . . .		1.58	0.089
			Первая . . .		0.69	0.172
			Вторая . . .		0.69	0.172
			Вода из банки под чашкой . . .	485		0.0024
3-я	Горнопустынная (в нижней части склонов ущелья)	До опыта	Первая . . .		1.36	0.083
		Через 23 дня от начала опыта	Вторая . . .		1.41	0.087
			Первая . . .		1.91	0.200
			Вторая . . .		1.88	0.200
			Вода из банки под чашкой . . .	453		0.0020

Таблица 2

Прибыль азота (общего и органического), накопленного синезелеными водорослями в пересчете на гектар. Опыт 1-й, с водопроводной водой

Чашка	Откуда взята почва	Поверхность почвы в чашке (в кв. см)	Органический азот на чашку (в г)			Прибыль органического и общего азота в пересчете на:	
			до опыта	в почве и воде после опыта	прибыль	1 кв. м (в г)	1 гектар (в кг)
1-я	Солончак (окраина) . . . . .	339.8	0.36	0.69	0.33	9.71	97.1
3-я	Горнопустынная (в нижней части склонов ущелья) . . . . .	296.4	0.34	0.81	0.47	15.75	157.5

водой для увлажнения почвы. Всего этой воды было использовано за время опыта:

для 1-й чашки . . . . . 2030 куб. см  
» 3-й » . . . . . 2850 » »

Нитраты и аммонийные соли в этой воде в заметных количествах не обнаружены, а органического азота оказалось всего 0.4 мг на литр. Другими словами, в 1-ю чашку и в банку под ней было с водой внесено всего 0.0008 г азота, а в 3-ю чашку — 0.0011 г. Это никакого влияния на результаты опыта оказать не могло.

Я повторил указанный опыт, причем вода для полива употреблялась уже дестиллированная. В этом повторном опыте участвовали те же две исходные почвы — солончаковая и горнопустынная — в 4 чашках-площах, с поташом и без него.

Опыт был заложен 5 июня. В каждую чашку было засыпано на этот раз по 200 г почвы вместо 400 г, соответственно, в две чашки (1-ю и 3-ю) прибавлено по 0.2 г поташа. Через месяц — 5 июля — был произведен учет результатов опыта.

Во всех чашках был сильно развит синевато-зеленый налет водорослей, но среди него все же обильно проглядывала светлая мокрая коричневатая почва. В чашках без поташа развитие синезеленых водорослей на этот раз даже несколько превосходило развитие их в чашках с поташом.

В оранжерее во время опыта держалась высокая температура: максимум днем колебался между 36 и 52°С в тени.

Результаты химического анализа второго опыта представлены в табл. 3 и 4.

Таблица 3

**Повторение опыта с накоплением атмосферного азота синезелеными водорослями.  
Опыт с дестиллированной водой**

Откуда взята почва	Когда и откуда сделан анализ	Проба из почвы или воды	Объем воды в банке под чашкой (в куб. см)	На абсолютно-сухую почву или (для банки) на воду (в %)	
				перегной	азот органический и общий
Солончак (окраина)	До опыта	Почва . . . .		1.595	0.09
	После опыта: чашка 1-я, с поташом	Почва . . . . Вода . . . .	546	1.01 0.95	0.17 0.0025
	чашка 2-я, без поташа	Почва . . . . Вода . . . .	515		0.17 0.0026
Горнопустынная (в нижней части склонов ущелья)	До опыта	Почва . . . .		1.385	0.085
	После опыта: чашка 3-я, с поташом	Почва . . . . Вода . . . .	403	1.90 1.84	0.22 0.0025
	чашка 4-я, без поташа	Почва . . . . Вода . . . .	504		0.23 0.0025

Итак, оба опыта показали согласно во всех чашках, с поташом и без поташа, большую прибыль органического и общего азота за счет свободного азота в атмосфере. В этом отношении горнопустынная почва оба

Таблица 4

Прибыль азота во втором опыте, с дистиллированной водой, в пересчете на гектар

Откуда взята почва	Чашка	Поверхность почвы в чашке (в кв. см)	Органический азот в каждой чашке (в г)			Прибыль органического и общего азота в пересчете на:	
			в почве до опыта	в почве и воде после опыта	прибыль	1 кв. м (в г)	1 га (в кг)
Солончак (окраина)	1-я, с поташом . . .	333.3	0.18	0.35	0.17	5.10	51.0
	2-я, без поташа . . .	339.8	0.18	0.35	0.17	5.00	50.0
Горнопустынная (в нижней части склонов ущелья)	3-я, с поташом . . .	314.2	0.17	0.45	0.28	8.91	89.1
	4-я, без поташа . . .	333.3	0.17	0.47	0.30	9.00	90.0

раза оказалась более активной, чем солончаковая. У последней после опыта содержание азота увеличилось почти в два раза, а у первой — более чем в два раза в первом опыте и более чем в два с половиной раза — во втором.

Во втором опыте общий прирост органического азота в расчете на поверхность почвы был значительно меньше, чем в первом.

Но нужно помнить, что во втором опыте и почвы в каждую чашку было внесено в два раза меньше (200 г вместо 400), а вместе с почвой меньше попало и соответствующих низших растений.

Во всяком случае, прирост органического азота за счет свободного азота атмосферы, в обоих моих опытах надо считать значительным. Некоторым масштабом в этом отношении может служить следующее сравнение. В обычно употребляемемся для удобрения полей полуупрепревшем навозе содержится в среднем азота 0.5%, что дает его на тонну 5 кг. А в моих опытах при расчете на гектар получалась прибыль азота от 50 до 157.5 кг, что соответствует от 10 до 31.5 т навоза.<sup>20</sup> Но 20—30 т на га — это немалая доза навозного удобрения.

Тот же опыт был проделан мною в третьем варианте. Отличия в постановке этого варианта заключались в следующем. В каждую чашку к 400 г почвы было прибавлено еще 100 г чистого прокаленного песка, чтобы лучше обеспечить капиллярный подток воды снизу. Поташа внесено было в соответствующие чашки, 1-ю и 3-ю, по 0.4 г.

Опыт длился 34 дня, с 12 июня по 16 июля, и проводился в менее жаркой оранжерее, при несколько ослабленном прямом солнечном свете, но вследствие более жаркого времени года колебания максимальной температуры за день происходили здесь на более высоком уровне — между 41 и 52°C в тени.

16 июля во всех четырех чашках был развит сильный общий налет синезеленых водорослей с вкрашенными в него обильными, более плот-

<sup>20</sup> Академик Д. Н. Прянишников. Агрохимия, Сельхозгиз, 1940, стр. 440.

ными темными синевато-зелеными их скоплениями. Все же в чашках без поташа синезеленые водоросли, по оценке на глаз, были развиты несколько лучше.

Итоги этого варианта опыта приведены в табл. 5 и 6 того же характера, что и для двух предыдущих вариантов.

Таблица 5

**Накопления азота синезелеными водорослями при освещении в солнечном свете и с прибавкой песка к почве. Опыт третий**

Откуда взята почва	Когда и откуда сделан анализ	Проба из почвы или воды	Объем воды в банке под чашкой (в куб. см)	На абсолютно-сухую почву или (для бани) на воду (в %)	
				перегной	азот органический и общий
Солончак (окраина)	До опыта	Почва . . . .		1.595	0.09
	После опыта 1-я чашка, с поташом	Почва . . . .		1.00	0.16
		Вода . . . .	416		0.0021
	2-я чашка, без поташа . . . .	Почва . . . .		0.96	0.17
		Вода . . . .	422		0.0023
Горнопустынная (в нижней части склонов ущелья)	До опыта	Почва . . . .		1.385	0.085
	После опыта 3-я чашка, с поташом	Почва . . . .		1.84	0.20
		Вода . . . .	458		0.0023
	4-я чашка, без поташа . . . .	Почва . . . .		1.80	0.20
		Вода . . . .	420		0.0022

Этот третий вариант опыта вполне подтвердил результаты двух предыдущих. Накопление органического и общего азота в почве за счет атмосферного здесь достигло еще больших величин: в расчете (конечно, очень условном) на гектар — до 205 кг. А это соответствует содержанию азота в 41 т полуперегнившего навоза.

Отмечу попутно еще одну особенность, которая наблюдалась во всех трех вариантах моих опытов. Именно, общее количество органического вещества в процессе опыта в солончаке значительно уменьшалось, а в горностепной почве увеличивалось. Можно думать, что в первой почве деятельность азотусвояющих бактерий обеспечивалась углеродом в значительной степени за счет почвенного перегноя, а во второй — покрывалась ассимиляцией синезеленых водорослей. Но, конечно, это пока лишь ориентировочное предположение, а какова действительная причина указанного различия, остается неясным.

Тот же опыт был поставлен мною в четвертый раз в новых, московских условиях. Почвенные образцы были взяты с тех же местообитаний в окрестностях Ашхабада: солончаковая (окраина) — 19 ноября и горнопустынная (в нижней части склонов ущелья) — 11 декабря 1942 г.

Таблица 6

Прибыль азота в третьем опыте (с ослабленным светом и прибавкой песка в почве),  
в пересчете на гектар

Откуда взята почва	Чашка	Поверхность почвы в чашке (в кв. см)	Органический азот в каждой чашке (в г)			Прибыль органического и общего азота в пересчете на:	
			в почве до опыта	в почве и воде после опыта	прибыль	1 кв. м (в г)	1 га (в кг)
Солончак (окраина)	1-я, с поташом . . .	326.8	0.36	0.81	0.45	13.77	137.77
	2-я, без поташа . . .	314.2	0.36	0.86	0.50	15.91	159.1
Горнопустынная (в нижней части склонов ущелья)	3-я, с поташом . . .	339.8	0.34	1.01	0.67	19.72	197.2
	4-я, без поташа . . .	326.8	0.34	1.01	0.67	20.50	205.0

Каждая почва в количестве 400 г была равномерно распределена по дну небольшого прямоугольного аквариума, который сверху закрывался стеклом. Почва постоянно поддерживалась во влажном состоянии при помощи полива. Аквариумы стояли на балконе, защищенном от дождя, на пятом этаже дома. Прямое солнечное освещение получало к ним доступ во вторую половину дня, между 15 и 16 часами.

Синезеленые водоросли развивались в этом опыте медленнее, и поэтому опыт был растянут почти на 3 месяца — с 19 июня до 9 сентября. Температура за это время на балконе в тени колебалась между 5 и 33° С.

Результаты опыта представлены в табл. 7. Анализы производила Е. С. Качинская.

Таблица 7

Накопление синезелеными водорослями атмосферного азота в водной культуре

Откуда взята почва	Когда сделан анализ	На абсолютно-сухую почву (в %)	
		перегной	органический и общий азот
Солончак (окраина)	До опыта . . . . .	0.471 0.470	0.089 0.090
	После опыта . . . . .	0.823 0.819	0.117 0.116
Горнопустынная (в нижней части склонов ущелья)	До опыта . . . . .	2.070 2.060	0.103 0.100
	После опыта . . . . .	3.158 3.161	0.200 0.183 0.200

Горнопустынная почва и в этом, московском, опыте дала по существу тот же результат как при опытах в Ашхабаде. Содержание азота в почве за время опыта увеличилось в два раза. Но это время в Москве длилось не один месяц, а около трех месяцев. В указанный период на почве развился обильный низенький покров из молодых побегов лиственных мхов, а под ним — хорошо выраженный густой палет синезеленых водорослей.

Солончаковая почва дала в Москве значительно меньшее увеличение содержания азота, чем в Ашхабаде. В этой почве за время около трех месяцев содержание азота увеличилось только на 30.2%. Заслуживает внимания, что в отношении перегноя здесь произошло не уменьшение его, как в Ашхабаде, а значительное увеличение.

Но и развитие синезеленых водорослей (вместе с их покровом из мхов) на солончаковой почве было гораздо слабее, чем на горнопустынной в том же московском опыте.

Повторная удача опытов с почвой побудила меня поставить аналогичный опыт в более простом виде в водной культуре. В стеклянный вегетационный сосуд было налито 2 л воды и к нему прибавлено небольшое количество минеральных солей в следующем составе:

$\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$	1 г	$\text{MgSO}_4 + \text{aqua}$	0.3 г
$\text{K}_3\text{PO}_4$	0.1 г	$\text{NaHCO}_3$	1 г
$\text{KCl}$	0.3 г	Раствора хлорного же- леза	1 капля

В этих солях были все обычные минеральные питательные элементы, которые растения получают из почвы, кроме азота.

Затем я бросил в сосуд сухую пленку синезеленых водорослей, оставив такое же количество этой пленки для анализа. Пленка водорослей была получена мною следующим образом. Цветочный горшочек с обыкновенной северной подзолистой почвой из окрестностей Москвы находился некоторое время под водой, и на поверхности почвы в этом горшочке образовалась сплошная пленка синезеленых водорослей. Я вынул горшочек из воды, довел его содержание до воздушно-сухого состояния и после этого использовал пленку синезеленых водорослей с поверхности горшочка с указанной целью.

Опыт был начат 29 августа, причем сперва сосуд, закрытый стеклом, стоял на балконе. 11 октября сосуд был перенесен в комнату, в застекленную камеру, которая освещалась электрической лампой в 300 свечей.

Температура на балконе колебалась между +3 (минимум) и +25°.4 (максимум) С. Соответствующие колебания температуры в застекленной камере были между +15 и +25°. Освещение в камере производилось в течение 12 часов (с 9 часов утра до 9 часов вечера). Опыт длился три месяца. Результаты опыта кратко представлены в табл. 8 (аналитик Е. С. Качинская).

Этот опыт был проделан мною два раза с несущественными различиями и оба раза дал очень сходные результаты: получалось значительное накопление органического вещества и в нем связанного азота за счет свободного азота из атмосферы. Я не сомневаюсь в том, что такое накопление азота обязано именно фитоценозу из синезеленых водорослей и соответствующих азотусвояющих бактерий.

Конечно, описанные опыты имеют характер только предварительной разведки и для правильного объяснения и использования их результатов нуждаются в существенных оговорках. Я считаю необходимым подчеркнуть здесь в отношении этих опытов два положения:

Таблица 8

**Усвоение синезелеными водорослями атмосферного азота  
в водной культуре**

Постановка опыта	Органического вещества (в г)	Азота (в г)
До опыта в параллельной пробе . . . . .	0.2006	0.0032
После опыта . . . . .	0.7910	0.018
Увеличение в . . . . .	3.9 раза	5.6 раза

1. Органический азот, который накапливался в почве в моих опытах, я вовсе не думаю приравнивать к азоту навоза по его непосредственному удобрительному значению. В моих опытах накапливался не просто органический азот, но, прежде всего, азот как составной элемент тела живых растительных организмов, которые, конечно, дальше подвергались известному разложению. Азот сильно разложившегося, полуутерегнившего навоза должен быть более подвижным и доступным как источник удобрения для культурных растений.

2. Надо указать, что в ряде поставленных мною опытов усвоение свободного азота низшими растениями происходило в иных условиях, чем соответствующий процесс непосредственно в самой природе.

В частности, например, в Ашхабаде я проводил свои опыты в мае — июне в оранжерее при сравнительно высокой температуре. Между тем, в природной обстановке низшие растения на почве Туркмении получают обильную влагу и усиленно вегетируют при более низкой температуре, в период времени от поздней осени до ранней весны включительно (в том числе очень часто и в зимние дни).

Все-таки едва ли можно сомневаться, что и в указанный более холодный период процесс усвоения свободного атмосферного азота низшими растениями идет с большей или меньшей интенсивностью. По крайней мере, мой московский опыт с горнопустынной почвой свидетельствует в пользу этого предположения.

Перед нами намечается крупное явление в области круговорота азота в природе. Поверхность почвы в полупустынях и пустынях деятельна в этом отношении только часть года, но общая площадь этой деятельной почвы громадна. В соответствии с этим и общий результат рассматриваемого процесса должен быть крупным.

Хотя условия моего опыта не позволяют вдаваться в выяснение механизма рассматриваемого процесса, я все же, по совокупности всех данных, считаю вероятным, что для успешного хода важен именно своеобразный фитоценоз низших растений, сочетание (симбиоз) азотусвояющих бактерий с синезелеными водорослями и, возможно, частью также с лишайниками.

Среди лишайников полупустынь и пустынь есть такие, которые в форме комочеков или кустистых слоевиц лежат свободно на поверхности почвы и представляют собой почти аэрофитов (растений воздушной среды). Для таких лишайников трудно вообще объяснить их обеспечение азотным питанием без помощи бактерий, усваивающих свободный азот атмосферы.

А ведь, например, лишайниковая манна местами встречается в полу-пустынях и пустынях на поверхности почвы в чрезвычайном изобилии, как будто насыпанная из мешка (рис. 1).

Так же, вероятно, решается вопрос обеспечения азотным питанием и у лишайников некоторых других местообитаний, например на поверхности каменных масс.

Я уже упоминал, что П. А. Генкель действительно обнаружил присутствие азотусвояющих бактерий в слоевищах лишайников, которые,

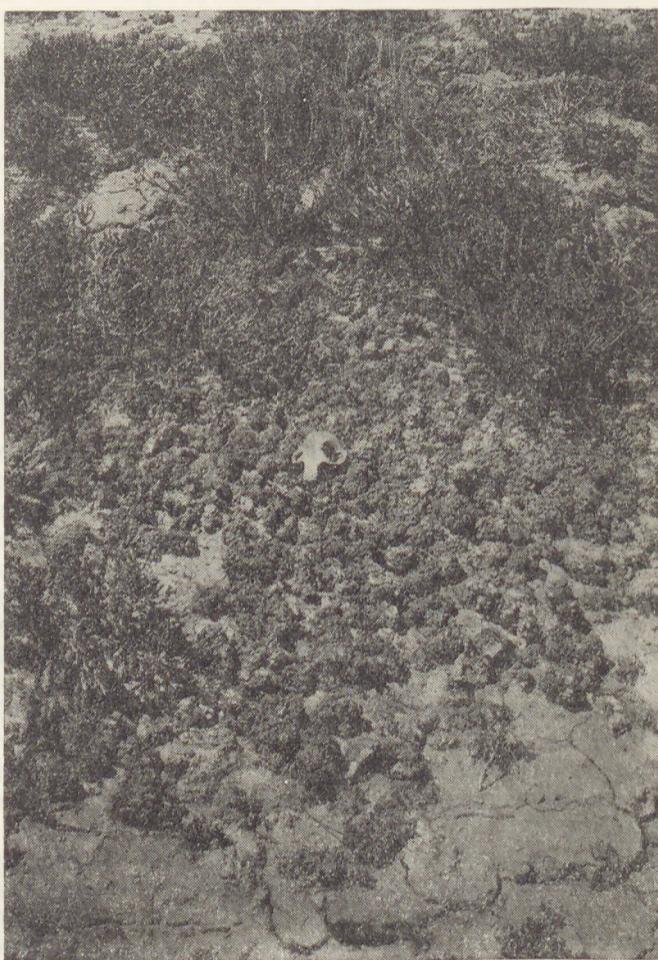


Рис. 1. Лишайниковая манна, или земляной хлеб (*Aspicilia esculenta*).

таким образом, представляют собой тройной симбиоз — из грибов, водорослей и бактерий. Это пример того, как для освоения трудных условий жизни природа соединила три столь разнородных группы низших растений.

Фитоценоз такого типа из синезеленых водорослей и усвояющих свободный азот бактерий чрезвычайно распространен на поверхности почвы в наших полупустынях и пустынях.

Этот фитоценоз — явление, корни которого восходят к чрезвычайно отдаленной геологической древности, к тому времени, когда вся суши

была еще пустыней и происходило ее первичное освоение при помощи упомянутых низших растений. Уже тогда живая природа нашла комбинированное решение вопроса об обеспечении организмов двумя ценнейшими органогенами — углеродом и азотом.

Несомненно, и в других пустынях земли распространены сходные сочетания низших растений, которые обладают сильной способностью вовлекать в живую материю свободный азот атмосферы.

Так, Кильян и Фехер с 1934 г. начали изучать микрофлору в различных почвах Сахары. В 1939 г. они напечатали сводную работу об этих своих исследованиях.<sup>21</sup> В работе приводятся списки низших растений, изолированных авторами из различных почв.<sup>22</sup> В списках перечисляется видов и разновидностей: водорослей — 84 (из них синезеленых 44), бактерий — 98, грибов — 38.

Для нас особенный интерес представляет следующий вывод в этой работе: «Неудивительно, что число микроорганизмов доходит до минимума в крайних пустынных почвах. Но мы обнаружили неожиданно, что различные бактерии, участвующие в круговороте азота, в частности нитрифицирующие и денитрифицирующие, затем фиксирующие азот, присутствуют здесь всегда. Они встречаются также в большей части других пустынных почв».

Опытов для выяснения способности соответствующих низших растений и их сочетаний производить усвоение свободного азота из атмосферы авторы не проводили.

В свете приведенных фактов встает вопрос, нельзя ли в условиях той же Туркмении организовать промышленное получение органического азота, а потом и селитры, биологическим путем, за счет свободного азота атмосферы. Наука дает на это в принципе положительный ответ. Можно представить себе подставленные солнцу громадные чаши с почвенными культурами синезеленых водорослей или градирни из хвороста, по которым стекает или на которые брызгают вода с некоторыми солями и на которых пышно развиты слизистые налеты этих водорослей. Таковы могут быть первичные накопители органического азота за счет свободного азота воздуха. Необходимые для этого источники сырья и энергия имеются в избытке в окружающей природе.

Но, конечно, нужна еще большая техническая проработка, чтобы добиться высокой продуктивности и экономичности рассматриваемого процесса, необходимых для производственных целей.

Раньше я приводил наблюдение из практики сельского хозяйства, что развитие водорослей на поверхности почвы может повысить ее плодородие. Возникает вопрос, нельзя ли в условиях Туркмении поздней осенью и зимой, когда орошаемые поля стоят без культуры, способствовать их азотному удобрению, помогая развитию на них синезеленых водорослей.

Отметим попутно еще следующее явление. В пустынях и полупустынях очень ценными кормовыми растениями для скота на весенних и, отчасти, осенних и даже зимних пастбищах является луковичный мятылик *Poa bulbosa* L. var. *vivipara*, а на весенних пастбищах — и осоки *Carex stenophylla* Wahl. и *Carex pachystylis* Gay.

Для этих растений характерно сравнительно высокое содержание азотистых веществ, что усиливает их кормовую ценность. Так, у луко-

<sup>21</sup> Ch. Killian et D. Fehér. Recherches sur la microbiologie des sols désertiques. Paris, 1939.

<sup>22</sup> Часть этих почв в действительности ближе к геологическим образованиям.

вичного мятыка процент сырого протеина в использованных мною анализах доходит до 16.29 на абсолютно-сухой вес (в стадии колошения этого растения), а в *Carex pachystylis*, — даже до 21.56, а белка — до 19% (в стадии цветения).<sup>23</sup>

Весьма вероятно, что эти высшие растения получают свой азот в значительной степени при помощи низших растений, которые находятся с ними в общем фитоценозе. На пастбищах полупустынь и пустынь с указанными растениями сильно распространены корочки и палеты синезеленых водорослей, подобные тем, с которыми я имел дело в своих описанных выше опытах.

В связи с моими опытами встает и вопрос о значении водных бассейнов для накопления в живой материи связанного азота из атмосферы.

Профессор Московского государственного университета Скадовский установил, что молодь зеркального карпа очень быстро растет в одном из больших водохранилищ Туркмении. Возможно, что, помимо сравнительно высокой температуры воды, здесь имеет значение и усиленное органическое азотное питание рыб водохранилища через фитоценоз синезеленых водорослей и азотусвояющих бактерий. Этот источник непосредственно используется более простыми животными организмами, а потом и рыбами.

Я считаю вероятным, что минеральными, например фосфорными, удобрениями мы можем усиливать накопление органического азота из атмосферы при помощи упомянутого фитоценоза в водном бассейне и таким путем содействовать увеличению его рыбной продукции.

Интересно выяснить также, как велика возможность обогащения почвы азотом посредством фитоценоза на рисовых полях с их долговременным орошением.

Возвращаясь теперь к основному ходу моего изложения.

Представьте себе, что вы перенеслись в очень отдаленное геологическое прошлое, близко к самому началу эволюции растительного мира, в доклеточный период развития жизни на земле. Представьте себе также, что вы перенесли в это прошлое участок земли, на котором теперь существует тропический дождевой лес или хотя бы степная дубрава. Что тогда могла бы произвести растительность на этом участке земли?

Вероятно, нечто подобное пленке или слою синезеленых водорослей, который образовался на вулканических продуктах после извержения Krakatau на уцелевших островах, или, согласно упомянутому сообщению Молиша, встречается на вулканах Японии. Без сомнения, и тогда в этой растительности было известное богатство форм и сложность физиологических отношений. Но в общем эта растительность представляла картину большой скучности и однообразия. И, конечно, она очень далеко отставала и от тропического дождевого леса, и от степной дубравы по своей способности накапливать солнечную энергию на единицу площади земли, а следовательно, и по своей космической роли на нашей планете. Такая пленка очень далеко отставала бы и по общему количеству накапливающей солнечной энергии, и по ее сущности, концентрированности в виде ценных питательных органических веществ.

Большой концентрированности накопление солнечной энергии достигает в семенах более высоко организованных растений. Поэтому появление последних в процессе эволюции оказало также крупнейшее влияние на эволюцию животного мира. В частности, высокая концентрация солнечной энергии в семенах в виде ценнейших питательных веществ обеспе-

<sup>23</sup> Кормовые растения равнинной Туркмении. Под ред. В. Н. Минервина. Ашхабад, 1940, стр. 106 и 212.

чила, по всей вероятности, развитие теплокровных животных — птиц и млекопитающих.

Вообще, по мере того как в процессе эволюции организация зеленых растений становилась в своих приспособлениях все более сложной и многообразной и вместе все более совершенной, увеличивалось и космическое значение зеленого растительного мира на нашей планете. Растения все полнее и лучше стали использовать возможность для своего существования в разнообразных и часто резко различных природных областях на земной поверхности. И от этого общее количество солнечной энергии, накапливаемой растениями, все увеличивалось, причем появились и очень скученные, концентрированные формы такого накопления в семенах, подземных запасных хранилищах — клубнях и т. п.

Но когда на земле появился человек, то скоро ни темпы накопления, ни качество дикой растительной массы не стали удовлетворять его интересам и, прежде всего, конечно, интересам его питания. Человек начал создавать для себя новый мир культурных растений из материала дикой растительности.

Начало этого процесса относится к глубокой древности человеческой культуры.

В этой работе я не могу излагать историю растениеводства и характеризовать все его современное разнообразие. Я хочу только отметить, что с появлением растениеводства космическая роль растений стала постепенно терять характер стихийного природного процесса.

Космическая роль растений получила новое направление — служить интересам человечества и вступила на путь нового высокого подъема, который создается человеческой практикой и наукой.

Упомянем на примере, что дает в рассматриваемом отношении практика и наука по сравнению со стихийным процессом природы.

Возьмем соответствующие цифры у Бойсена-Иенсена, из его работы, которая специально посвящена продукции вещества растений.<sup>24</sup> Цифры эти имеют условный, ориентировочный характер. Так, в них не учитывается прирост подземной растительной массы (кроме бураков свеклы), не входит потеря органического вещества на дыхание. Но это не меняет существа выводов. Цифры даются в расчете на 1 га за год.

Древесное насаждение букового леса в Дании производит 13.7 т сухого вещества.

От культурных растений, по данным датских опытных станций, на хороших почвах при оптимальном удобрении получается:

от пшеницы — 4.5 т зерна + 7.5 т соломы, всего в сухом веществе 10.2 т;

от сахарной свеклы — 40 т бураков и 40 т листьев, всего в сухом веществе 16.0 т.

Бойсен-Иенсен отсюда делает вывод: «Продукция вещества в лесу и поле имеет, таким образом, приблизительно одинаковую величину. Однако есть существенное различие в том, что названная продукция вещества в поле достигается только при высоких количествах удобрения, а в лесу, напротив, без удобрения. Это различие обусловлено тем, что урожай в лесу, древесина, по сравнению с зерном и бураками свеклы, содержит в себе только очень малые количества ценных элементов: калия, фосфора и азота».

Дальше на примере дубового леса мы увидим, что лиственный лес в наших сравнительно северных условиях в отношении использования

<sup>24</sup> R. Boysen-Jensen. Die Stoffproduktion der Pflanzen. Jena, 1932, S. 92.

солнечной энергии представляет одну из наиболее совершенных растительных группировок, которые смогла создать живая природа растений в процессе своей эволюции. В таком лесу углекислый газ, выделяющийся из почвы, идет более полно (с меньшими потерями) на ассимиляцию углерода растениями, чем на открытом месте. Углекислый газ здесь меньше рассеивается ветром. Зеленые листья захватывают этот газ в разных ярусах, расположенных в большой толще воздуха над почвой. Благодаря этой ярусности и лучистая солнечная энергия, падающая на единицу площади земли, в лесу поглощается растениями более полно. Корни дрёвесных пород используют почву на большую глубину.

Такое относительно совершенное использование солнечной энергии в лесу достигается при помощи сочетания многих разнообразных видов растений и сложной системы строения самого леса, которая для своего полного развития требует нескольких десятков, а то и сотню лет.

А наши стахановцы значительно перекрывают природу в посеве одной культуры, например свеклы или картофеля, которые развиваются в течение одного вегетационного периода. Притом в зависимости уже от наших человеческих интересов продукция получается в виде таких высокоченных продуктов, как сахар, крахмал, которые содержат в себе солнечную энергию в концентрированном состоянии.

Человечество широко мобилизует, приводит в действие огромные богатства скрытой солнечной энергии, которые были накоплены растительным миром во времена его древней эволюционной истории в залежах каменного угля. Широко мобилизуется также солнечная энергия в обширных отложениях торфа.

Наконец, и дикий растительный мир все более сильно используется человечеством и подвергается глубоким изменениям или прямо уступает свое место культурной растительности. Например, в Германии площадь лесов чрезвычайно сократилась и имеющиеся лесные насаждения являются культурными, созданными человеком. Дикие леса в Германии сохраняются только как памятники природы, в заповедниках.

Однако лишь в условиях социалистического строя все силы и богатства направляются исключительно на то, чтобы обеспечить наилучшие условия труда и жизни широким народным массам. И космическое значение растений на нашей планете здесь получает необычайно могущественное развитие. Мы имеем в этом отношении опыт исключительной силы и убедительности. Это опыт строительства социализма, наших сталинских пятилеток.

Вот, например, в Советском Союзе продвинуты на далекий север интенсивные культуры овощных и полевых растений. Природа в этих местах создала в процессе своей эволюции лесотундр с очень скучной растительной продукцией. Знаменитый шведский натуралист Линней писал, что основу благосостояния людей в тундре составляют лишайники.

В действительности же на далеком севере можно получать неплохие урожаи культурных растений, используя солнечную энергию. Лето здесь короткое и холодное, но зато солнечное освещение в летнее время по сумме часов значительно больше, чем на юге, так как дни здесь летом очень долгие, а ночи почти сходят на нет.

А вот на далеком юге, в солнечной Туркмении, созданы и создаются крупные водохранилища. Здесь зима очень короткая, и вегетационным периодом для культурных растений может быть почти круглый год. На одном и том же поле в течение года можно проводить не одну культуру. При помощи орошения можно большие площади пустынь превратить в земли высокого плодородия, соединяя благодетельную силу воды с обилием солнечного тепла и света и высокой агротехникой.

В Туркмении возможно дальнейшее широкое развитие таких ценных южных культур, как хлопок, в особенности наших, советских сортов длинноволокнистого египетского хлопка. Но здесь большую будущность имеют и другие растения южных культур, как каучуконос гвайюла, маслина. В этой местности успешно осуществляется культура сахарного тростника. В Кизил-Атреке, на границе с Ираном, в 1940 г. на советской земле в культуре открыто на воздухе финиковые пальмы принесли первые свои вполне доброкачественные плоды — финики.

Чрезвычайно широко и мощно идет исправление несовершенств в самом растении и его среде, о которых писал К. Циолковский в своей книге «Растение будущего». Все выше поднимаются рекорды стахановских урожаев.

Использование дикого растительного мира в условиях капитализма часто принимало характер варварского истребления природных ценностей ради интересов наживы. Как пример можно упомянуть судьбу лесов Соединенных Штатов Америки.

В нашей стране социализма развивается планомерное использование и реконструкция природных богатств дикого растительного мира. На местах, которые оставлены для дикой растительности, осуществляется задача, чтобы ее продуктивность не только не уменьшалась, но и поднималась значительно выше.

Вообще наша социалистическая система народного хозяйства открыла совершенно невиданный, безграничный простор для того, чтобы все выше и выше поднимать космическое значение зеленых растений через культурный и дикий растительный мир в интересах трудящегося человечества.

Можно утверждать, что в нашей стране социализма и сама солнечная энергия через зеленые растения обращается на то, чтобы служить действительно великим человеческим целям.

Заканчивая данную главу, я хотел бы, чтобы читатель особенное внимание обратил на следующие вытекающие из нее выводы:

1. Появление первых зеленых растений в процессе эволюции живого мира открыло чрезвычайно широкие возможности для развития жизни на земле, так как через зеленые растения стала организованно влияться в живой мир все более и более мощным потоком энергия солнечного света.

2. Растительный мир в своей эволюции прошел гигантский путь от первых простейших растений до грандиозного богатства и многообразия сложных высших растительных организмов. Основу этого пути составляли особенности питания зеленых растений, которым посвящена данная глава. На этой основе зеленые растения в своей эволюции завоевали себе огромное космическое значение. И уже по одному этому эволюция растительного мира теснейшим взаимным воздействием сплеталась с эволюцией животного мира и с геологической историей земной поверхности.

3. До того, как человек стал заниматься растениеводством, нарастание космической роли растений было только стихийным природным процессом. Потом человек стал все больше брать эту силу в свои руки. Но только в условиях нового общественного строя, в котором совершенно нет эксплуатации человека человеком, использование этой огромной космической силы в интересах всех трудящихся поднимется до новых грандиозных высот.

## Глава II

### ЧТО ОСОБЕННОГО В ОТНОШЕНИЯХ РАСТЕНИЙ К СРЕДЕ

Ф. Энгельс дает следующее определение жизни: «Жизнь есть форма бытия белковых тел, и эта форма бытия состоит по существу в постоянном самообновлении химических составных частей этих тел».<sup>1</sup>

Диалектика жизненного процесса, по Энгельсу, выражается в том, что этот процесс представляет собой развитие, преобразование на основе борьбы двух взаимно проникающих друг друга, образующих единство противоположностей — усвоения, восстановления (ассимиляции) и разрушения (диссимиляции), или жизни и смерти. «Жить значит умирать», — писал Энгельс.<sup>2</sup>

Но растения по характерным для них особенностям питания представляют собой качественно своеобразную форму живой материи. И это находит глубокий отпечаток в их индивидуальном и эволюционном развитии. Индивидуальное и эволюционное развитие — это части единого процесса развития преобразования живой материи. Индивидуальное развитие совершается через эволюционное и обратно.

Одна из основных задач этой книги и заключается в том, чтобы развернуть это положение на конкретном материале из мира растений.

Характерный для растений способ питания привел в процессе эволюции к тому, что у них образовались свои особенные отношения с окружающей средой. Эти особенности достигают наибольшего развития на более высокой ступени эволюции растительного мира, к которой относятся покрытосеменные растения.

Напомню следующие основные факты.

Для зеленых растений характерно усвоение углерода при помощи солнечного света за счет углекислого газа. Таким образом зеленые растения должны иметь достаточно большую наружную поверхность, чтобы поглощать солнечный свет и углекислый газ. Кроме того, наземные покрытосеменные растения всасывают из почвы воду и минеральные соли. Вода этим растениям в относительно небольшом количестве нужна для питания. Но очень много воды они должны расходовать на физиологический процесс испарения, или транспирацию, чтобы был обеспечен нормальный ход их жизни.

Углекислого газа в воздухе всего только 0.03 %. Питательные минеральные соли находятся в почве в очень раздробленном состоянии. Почвенной воды часто нехватает растениям для транспирации.

<sup>1</sup> Ф. Энгельс. Анти-Дюринг, 1938, стр. 83.

<sup>2</sup> Ф. Энгельс. Диалектика природы, 1941, стр. 240.

В результате всего этого эволюция привела к развитию у растений большой наружной поглощающей поверхности: в воздухе — у листьев, в почве — у корней. Даже маленькое растение имеет относительно большую поверхность соприкосновения с наружной средой. И эта поверхность служит для извлечения из окружающей среды материальных ресурсов, необходимых для жизни. На этой поверхности происходит поглощение солнечного света, углекислого газа, воды, минеральных солей.

Если сравнивать высшее зеленое покрытосеменное растение, например яблоню или пшеницу, с каким-либо высшим млекопитающим животным, то можно образно сказать, что у растения его поверхность питания как бы вывернута к наружной среде. И благодаря этому в процессе эволюции вся организация и жизнь растения получила очень тесное, интимное отношение с окружающей средой.

Но среда характеризуется постоянной подвижностью: она находится все время в состоянии движения, изменения, преобразования. Сменяются дни и ночи, времена года, каждый раз на новой основе. Совершаются изменения в почвах и климате, в отношениях растений между собой и с миром животных. Сами растения изменяют среду своего обитания или ставят себя в условия новой среды. Например, когда пшеница подрастает на поле или молодой лес поднимается все выше и выше, то условия существования каждого отдельного растения в пшеничном посеве или лесу подвергаются значительным изменениям. Или представим себе клевер, у которого ночью листочки сложены; ковыль, листья которого под влиянием засухи сложились в трубку. Вспомним о яровом культурном растении, например о просе, корни которого после посева быстро проникают в новые, более глубокие слои почвы. Так, в 1914 г. на мощном черноземе около Воронежа корни проса ко времени его уборки через 93 дня от посева достигли глубины 120 см.

Во всех этих случаях с клевером, ковылем, просом растение само ставит себя в новые условия среды. Таким образом растения очень тесно связаны именно с чрезвычайно подвижной наружной средой, со средой, которая вечно изменяется и которую постоянно меняют и изменяют сами растения в процессе своего развития.

Эти отношения привели к результатам крупного принципиального значения.

Вся жизнь растений протекает в постоянной закономерной перестройке, в тесной зависимости их от вечно меняющейся среды. Живые ткани и целые органы растительного тела носят текучий кратковременный характер, отмирают, заменяясь новыми.

Эта особенность растений уже давно привлекла к себе внимание не только натуралистов, но и философов.

Так, Гегель приводит замечание специалиста-ботаника Шульца: «Рост растений есть вечное прибавление новых, прежде не существовавших частей».<sup>3</sup> Растение в процессе своего роста как бы постоянно возрождает себя заново.

Гегель пишет: «...процесс расчленения и самосохранения растительного субъекта есть выход из себя и распадение на ряд индивидуальностей, для которых единый целый индивидуум является скорее лишь почвой, чем субъективным единством членов: часть — почка, ветвь и т. д. — является вместе с тем целым растением».<sup>4</sup>

<sup>3</sup> Гегель. Соч., т. II. Философия природы. Соцэкиз, 1934, стр. 381. Это сочинение Гегеля было в 1817 г. впервые опубликовано в «Энциклопедии философии наук».

<sup>4</sup> Гегель. Соч., т. II, стр. 381.

Но такое возрождение себя заново помогает растениям приспособляться к подвижной меняющейся среде.

Знаменитые мамонтовы деревья — это хвойные породы двух видов *Sequoia gigantea* и *S. sempervirens*, родиной которых является Калифорния. Мамонтовыми их называют из-за громадных размеров, которых они достигают. Так, существовало дерево *Sequoia gigantea* с характерным названием «Отец леса». Ствол его имел в высоту 142 м, а в окружности у своего основания — 36 м. Когда этот ствол был повержен, то можно было на протяжении 60 м проехать внутри его и спасти выбраться наружу в отверстие от ветви. Были обнаружены мамонтовы деревья возрастом в 4000—5000 лет. Такие деревья принадлежат к наиболее долго живущим организмам, которые в настоящее время существуют на нашей планете.<sup>5</sup>

Но что же в таких деревьях имеет действительно такой колоссальный возраст в 4000—5000 лет? Листья-иглы живут у этих видов *Sequoia* всего 2—4 года. Кора отмирает и отслаивается снаружи, древесина отмирает внутрь, а на смену им камбий образует новые слои коры и древесины. И только молодые образовательные ткани, к которым принадлежит также камбий, остаются живыми в течение всего колоссального срока их жизни.

Попробуйте перенести растение в резко новые для него условия жизни. Как оно будет реагировать на такой перенос? Приспособленные к прежним условиям старые, взрослые листья или целые побеги станут у растения отмирать, и на смену им появятся новые, молодые, более гибкие для приспособления к новым условиям.

Как было упомянуто, растения в процессе своего индивидуального развития как бы возрождают себя заново. И встает вопрос: что же считать у растений отдельным индивидуумом, особью?

К. А. Тимирязев пишет: «В ходячем представлении дерево является особью, размножающейся своими семенами, между тем как на деле — это сложный организм, отдельные побеги его — особи последовательных поколений».<sup>6</sup>

У Энгельса мы читаем: «Индивид. И это понятие превратилось в совершенно относительное».<sup>7</sup> При этом Энгельс в качестве примера приводит кormus (так в ботанике называют тело высших растений в виде побегов, расчлененных на стебли и листья).

Другой результат крупного принципиального значения, который получился в процессе эволюции на основе особых отношений у растений к окружающей среде, заключается в следующем. Растению определенная смена условий среди стала необходимой, чтобы совершать свой полный жизненный цикл от семени до семени. Это, как увидим далее, с совершенной убедительностью доказывает теория стадийного развития Т. Д. Лысенко. При этом соответствующие отношения отнюдь нельзя сводить к пассивному подчинению растений окружающей их среде.

Растения требуют определенных условий среды и используют эти условия для своего нормального развития и надлежащей жизнестойкости. Кроме того, в процессе эволюции у растений выработались замечательные приспособления, которые можно выразить коротко следующим прониковенным положением К. А. Тимирязева: «Растение обращает в свою пользу враждебные ему силы природы». Это положение находится

<sup>5</sup> H. Molisch. Die Lebensdauer der Pflanze. Jena, 1929. Отсюда взяты мною сведения о размерах и возрасте мамонтовых деревьев.

<sup>6</sup> К. А. Тимирязев. Соч., т. VI, Сельхозгиз, 1939, стр. 166.

<sup>7</sup> Ф. Энгельс. Диалектика природы, 1941, стр. 249.

в лекции-статье К. А. Тимирязева о борьбе растения с засухой, которая была прочитана в Москве 26 марта 1892 г.<sup>8</sup>

Далее я на основании своих личных опытов расскажу более подробно, как солончаковые растения обращают в свою пользу сильное засоление почвы. Оно прямо гибельно для огромного большинства растений, а солончаковые растения используют это засоление для своего гораздо более мощного развития и достижения очень высокой жизнестойкости.

Особенно надо подчеркнуть, что далеко не все условия окружающей среды необходимы для развития растения. Иначе растение не могло бы перестраиваться при изменении этих условий.

Вообще, выделяя значение среды в индивидуальном и эволюционном развитии растений, отнюдь нельзя умалять первенствующего значения в этом развитии самого растительного организма. Ввиду важности соответствующего вопроса ему дальше посвящается отдельная глава.

Но в вопросе об отношениях растений к окружающей среде нельзя основываться только на особенностях питания. Как бы долго не жили те же мамонтовы деревья, все-таки и для них наступают явления старения, приходит естественная смерть.

Поэтому чрезвычайно существенное место в отношениях растений к окружающей среде занимает вопрос об их размножении и, особенно, об их размножении через половой процесс. Никакой вид, никакая мелкая разновидность растений не может удержаться на земле в борьбе за существование без воспроизведения себя в потомстве.

И в этом отношении у растений есть свои характерные особенности, которые выработались в процессе эволюции под влиянием особенностей питания и вытекающего отсюда всего образа жизни растительных организмов.

Обратимся снова к крупному высшему звену эволюционного потока в растительном мире — к живущим на суше зеленым покрытосеменным растениям.

Даже у этих наиболее высоко организованных растений широкое распространение имеет вегетативное размножение. Несомненно, такая способность вытекает из указанных ранее характерных особенностей растений. В самом деле, растения в процессе своего индивидуального развития находятся как бы в состоянии постоянного самовозрождения, образуют новые органы и целые побеги, которые, по Тимирязеву, представляют собой особи последующих поколений. Относительность понятия индивидуума особи даже у высших растений обнаруживается в их чрезвычайно развитой способности к вегетативному размножению. Яркий пример такой способности представляют собой некоторые сорно-полевые травы, которые приспособились к тому, чтобы удерживаться на полях наперекор интересам человека-земледельца. И часто только настойчивой, упорной борьбой на основе науки и техники удается очистить засоренное поле от этих вредных для хозяйства нахлебников.

Для вегетативного размножения могут служить растениям все их основные органы — стебли, корни и листья. На стеблях, надземных или подземных (корневищах), расположены листья (развитые или в виде чешуек) и в пазухах листьев — нормальные пазушные почки, которые дают начало новым побегам, а вместе с тем могут давать начало и отдельным новым растениям. Но на корнях нет листьев, а следовательно и нормальных пазушных почек. Тем не менее, из корней также могут образовываться новые растения. При этом во внутренней части корня непосред-

<sup>8</sup> К. А. Тимирязев. Соч., т. III, Сельхозгиз, 1937, стр. 160.

ствено из недифференцированной эмбриональной ткани образуются так называемые придаточные почки. Даже листья у многих растений могут служить для их искусственного вегетативного размножения. Так, известно, что хорошо знакомое всем огородное растение помидор можно размножать листьями. Известно также, что декоративное садовое растение — бегонию размножают вегетативно при помощи листьев. Для бегонии установлено, что при таком размножении новая особь растения выражает из одной только клетки кожицы. Эта клетка вошла в состав постоянной специализированной ткани, по под влиянием особых условий, создаваемых при вегетативном размножении, снова переходит на положение эмбриональной клетки, дающей начало тоже придаточной почке, а потом целой новой особи растения.

Иост об этом пишет: «Таким образом нормальной клетке кожицы этого растения, без сомнения, свойственна способность образовывать почку».<sup>9</sup> И этот пример не единственный.

Такие случаи, как вегетативное размножение через листья и корни, обеспечивают интересную возможность изучения наследственной индивидуальности отдельных частей растения и даже отдельных его клеток.

У обыкновенного одуванчика кусочки корня всего в 0,5 см могут давать начало новым растениям. Уже поэтому надо приветствовать предлагаемый Т. Д. Лысенко способ вегетативного размножения для других видов одуванчика, представляющих собой ценнейшие каучуконосные, как кок-сагыз и крым-сагыз. Кроме того, при вегетативном размножении кусочками корней можно полнее выявить наследственные возможности растений в отношении хозяйствственно-ценных признаков.

Чрезвычайно сильно развита способность размножаться при помощи даже небольших кусочков корней у таких тяжелых полевых сорняков, как осоты — розовый (*Cirsium arvense*) и желтый (*Sonchus arvensis*). Вследствие этой способности обработка земли плугом, при которой разрезаются корни осотов, сама по себе, без других мер, только способствует их размножению.

У пырея той же сильно развитой способностью обладают подземные стебли-корневища, из-за чего пырей еще в древней Греции получил выразительное название *Agropyron*, что значит в переводе «огонь полей».

Часто для вегетативного размножения у растений образуются специальные органы со сложной системой соответствующих приспособлений. Так, дикий сорно-полевой чеснок (*Allium rotundum*) образует в своей луковице много мелких луковичек, которые на особых ножках продвигаются из луковицы в более верхние слои почвы и здесь при пахоте растаскиваются и перемешиваются с землей.

У лютика-чистяка (*Ranunculus ficaria*) в пазухах листьев образуются почки с клубеньками корневого происхождения. Из этих почек образуются новые особи растений, а клубеньки содержат в себе запасы питательных органических веществ на первое время развития этих особей. Эти клубеньки имеют сходство с пшеничными зернами. После отмирания стеблей и листьев они остаются на поверхности почвы и особенно становятся заметными, когда почву промоет дождь. Поэтому в Германии в некоторых местах говорится об этом явлении, как о пшеничном дожде. Эти клубеньки употребляются в пищу. В Финляндии они и корни другого дикого растения из того же семейства лютиковых — калужница (*Caltha palustris*) так

<sup>9</sup> W. Венеске и L. Йост. Pflanzenphysiologie, Bd II, 4-te Aufl. Jena, 1923, S. 149.

ценятся населением, что при их урожае оно считает себя застрахованным от голода.<sup>10</sup>

Можно было привести множество примеров таких специализированных органов вегетативного размножения. Но особенно важно отметить, что и обычные, не специализированные для указанной функции органы, в широкой степени сохраняют способность восстанавливать из себя целые растения и таким образом служить вегетативному размножению.

Растениеводы чрезвычайно широко и с очень давних времен используют способность растений к вегетативному размножению. Так обстоит дело, например, с картофелем, причем здесь растениеводы пользуются клубнями картофеля, которые представляют собой специализированные органы для вегетативного размножения. Клубни картофеля — это стебли с чрезвычайно сильно развитой запасающей питательной тканью, в которой из органических питательных веществ особенно много крахмала. На этих стеблях-клубнях сидят нормальные пазушные почки-глазки.

В качестве другого примера приведем прививки, на которых основано плодоводство. Лучшие сорта яблонь, груш и других плодовых деревьев размножаются вегетативно. Какой-либо сорт получается первоначально в виде одного дерева. От него берутся черенки или почки-глазки и прививаются на соответствующем подвое. Таким образом все деревья данного сорта в какой-нибудь местности происходят от одного единственного первоначального дерева путем вегетативного размножения.

Это самостоятельные особи-индивидуумы, испытавшие на себе различные вторичные влияния и изменения, и, вместе с тем, это части одной и той же особи — второго, третьего и последующих поколений. При этом указанные особи неполноценны, как таковые, потому что живут на подвоях, на чужих корнях. Недаром И. В. Мичурин особенное значение придавал получению новых сортов плодовых деревьев — корнесобственных, т. е. на своих корнях.

Но развитое вегетативное размножение у растений не снимает вопроса об их старении и естественной смерти. У поколений, которые долго размножаются вегетативно от одной первоначальной особи, раньше или позже обнаруживается бремя старости, конечно с большими различиями в зависимости от природы самого растения и от условий его существования. Эта принадлежность к одной первоначальной особи выражается, например, в следующем. У яблонь часто деревья одного и того же сорта между собой не скрещиваются. Для них такое скрещивание было бы самооплодотворением, так как все эти деревья происходят от одной первоначальной особи при помощи вегетативного размножения. А самооплодотворение у ряда цветковых растений, в том числе и у яблони, часто отсутствует. Поэтому при закладке яблоневого сада обязательно, чтобы он состоял не из одного сорта, а по крайней мере из двух, которые могли бы хорошо опылять и оплодотворять друг друга.

Интересные наблюдения сообщает Л. Ф. Блинов в отношении яблоневого сада в Сабурове Воронежской области. Этот сад был заложен еще до революции, и заложен неправильно. В нем, в округлых цифрах, было 85 % деревьев антоновки, 5 % — коричного и 10 % — остальных сортов. При этом еще все прочие сорта, кроме антоновки, были сосредоточены в немногих кварталах. Сад много лет имел очень низкую урожайность. Причину этого еще в 1914 г. правильно указал И. В. Мичурин. По его мнению, эта причина заключалась в плохой обеспеченности пе-

<sup>10</sup> A. Maurizio. Die Geschichte unserer Pflanzennährung von der Urzeit bis zur Gegenwart. Berlin, 1928, S. 71.

рекрестного опыления. Действительно, Блинов установил, что там, где антоновка и коричное растут ближе друг к другу, их урожайность значительно выше.

Из сказанного уже намечается, какое большое значение имеет в процессе эволюции для растений половой процесс не путем самооплодотворения, а путем перекрестного оплодотворения.

Эволюция животного мира на более высоких ее ступенях привела к образованию раздельнополых организмов. Таким образом самая возможность самооплодотворения у них исключена. У покрытосеменных растений раздельнополые организмы представляют исключение. Подающее большинство таких растений имеет в одном и том же цветке и материнские органы — пестики, и отцовские — тычинки.

Именно к высшим растениям в полной мере относится общий биологический закон Дарвина: «...ни одно органическое существо не ограничивается самооплодотворением в бесконечном ряду поколений, но..., напротив, скрещивание с другой особью от времени до времени — быть может, через длинные промежутки времени,— является необходимым».<sup>11</sup>

Вегетативная жизнь (питание и рост) и процесс полового воспроизведения образуют в индивидуальном развитии растения диалектическое единство, которое еще далеко не вскрыто во всем своем внутреннем богатстве содержания.

Напомню сначала некоторые факты. Покрытосеменные растения бывают монокарпные и поликарпные. Первые цветут и плодоносят только один раз в своей жизни, у вторых это происходит многократно. К монокарпным растениям относятся все однолетние, озимые и двухлетние травы, а также некоторые многолетники — травянистые и деревянистые.

Но резко преобладающее большинство многолетников принадлежит к поликарпным растениям.

Среди однолетников есть виды, которые живут в пустынях и совершают весь свой жизненный цикл от прорастания семян до образования новых семян в очень короткий срок немногих недель. Это происходит весной в то время, когда и в пустыне в почве достаточно влаги, а солнце еще не так сильно греет и сушит. Такие однолетники из-за кратковременности своей вегетации получили название весенних эфемеров пустыни. Это растения-карлики, высотой всего, например, в 2—5 см.

Но среди монокарпных растений есть и такие, как агавы и фуркрай (Agave и *Fourcroya*) из Центральной и Северной Америки. Они живут вегетативно до 50 и даже до 100 лет, а туземцы утверждают, что некоторым из этих растений — несколько сотен лет. Затем растение выбрасывает громадное соцветие. Последнее может достигать 20 м в высоту и нести до 1.5 миллиона цветов. Созревают плоды и семена, и затем растение отмирает.<sup>12</sup>

В пустынях Средней Азии встречаются крупные травы из семейства зонтичных, относящиеся к роду *Ferula*. Эти травы в течение ряда лет образуют над землей только розетки больших прикорневых листьев (в почве развивается толстый сочный корень). Затем наступает год, когда растение выбрасывает мощный цветочный стебель с большим количеством цветов и сейчас же после плодоношения погибает. Такова, например, *Ferula foetida* (вонючая), из корней которой добывают продукт — асуфетиду, находящий себе применение в медицине.

<sup>11</sup> Ч. Дарвин. Происхождение видов, Биомедгиз, 1937, стр. 151.

<sup>12</sup> J. Velevovský. Vergleichende Morphologie der Pflanzen, Teil II. Praha, 1907, S. 596.

К монокарпным растениям относятся деревянистые злаки — бамбуки. Например, *Bambusa arundinacea* образует целые рощи, которые после 20—30 лет существования целиком зацветают, и после плодоношения вся роща гибнет.<sup>13</sup>

Наконец, некоторые пальмы с верхушечным соцветием (например, из рода *Corypha*) в течение ряда лет развиваются только вегетативно, образуя мощный стройный ствол с конечной розеткой крупных листьев. Затем верхушка ствola дает большое соцветие, и после образования плодов и семян вся пальма гибнет. Про все подобные растения можно, в образном смысле, сказать словами Гейне:

„Я из рода бедных азров,  
Полюбив, мы умираем“.

Подавляющее большинство многолетников — травянистых и деревянистых — относится к поликарпным растениям. Половая зрелость у них наступает иногда только через значительное число лет, но когда она наступила, то эти растения многократно периодически цветут и плодоносят.

Однолетники — весенние эфемеры пустынь — быстро в течение немногих недель могут совершать свой полный жизненный цикл от прорастания семени до цветения и плодоношения включительно. А у дубов семенного происхождения первое цветение наступает при свободном стоянии деревьев большей частью не раньше 40 лет жизни, а в сокрушительном насаждении — обыкновенно только в возрасте от 80 до 100 лет.<sup>14</sup> Годы обильного цветения и плодоношения бывают у нашего обыкновенного черешчатого дуба, как правило, каждые 4—6 лет.<sup>15</sup>

Весенние эфемеры пустыни отмирают в связи с первым и единственным своим плодоношением. А дуб может жить сотни лет, постепенно дряхлея.

Дикие тюльпаны нашей полупустыни (*Tulipa Biebersteiniana*, *T. biflora*, *T. Schrenkii*), по исследованиям Д. Е. Янишевского, при прорашивании их из семян в течение ряда лет развиваются вегетативно, потом дают цветочный стебель, цветут и плодоносят. При этом цветочный побег, а вместе и вся луковица, которой он принадлежит, отмирает, и на смену им в пазухах листьев-чешуй образуется новая луковица с новым цветочным побегом.

Между перечисленными мною категориями растений нет непреодолимой границы. Наоборот, все свидетельствует об их взаимной эволюционной связи. Например, клещевина — *Ricinus communis* — у себя на родине, в тропической Африке, является древовидным растением и достигает высоты до 12 м. А во внетропических областях, в том числе и у нас, клещевина культивируется как однолетник. В Нижнем Поволжье на солонцах широко распространен мелкий полукустарник *Artemisia pauciflora*, по-казахски — караджусан, или, в переводе, черная полынь. Это многолетнее и в своем основании деревянистое растение. Существует оно в природе в весьма суровых условиях. Летом испытывает на себе воздействие сильной сухости и значительного засаления в почве, большую жару и сухость в воздухе. Самое жаркое и сухое время лета черная полынь проводит в состоянии относительного летнего покоя, или «сна».

<sup>13</sup> См. у Веленовского в указанном сочинении, стр. 596.

<sup>14</sup> O. Kirchner, E. Loew, C. Schröter. *Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas*, Lief. 18. Stuttgart, 1913, S. 110.

<sup>15</sup> В. И. Сукачев и др. *Дендрология с основами лесной геоботаники*. Л., 1934, стр. 324.

Я культивировал черную полынь в Воронеже все время при обильном водоснабжении и других благоприятных условиях. Она за один вегетационный период развилась из семян чрезвычайно пышно, обильно цветла и плодоносила и после этого отмерла.

Таким образом на примере клещевины и черной полыни мы видим превращение поликарпных (а у клещевины даже древовидных) растений в монокарпные однолетние.

Французский исследователь Боннье культивировал высоко в горах некоторые однолетние растения, взятые из низко расположенных равнин, и эти однолетки развивались там, как двухлетние и многолетние. Например, обыкновенный у нас злак, однолетний мятыник *Roa annua*, посаженный в нескольких местах на большой высоте, показал себя здесь как растение вполне многолетнее и размножался неограниченно при помощи подземных или надземных побегов.<sup>16</sup>

Крапива (*Urtica dioica*), чистотел (*Chelidonium majus*) — поликарпные многолетние травы, но при высевании их встречаются особи, которые совершают свой полный жизненный цикл как однолетники, в течение одного вегетационного периода.

Веленовский, профессор Чешского университета в Праге, в отношении крестоцветного *Diplotaxis muralis* писал, что оно у них растет то в виде нежных низеньких однолетних экземпляров, то как многолетия форма, сравнительно крупная, сильно ветвистая, высотой до 50 см, с крепким деревянистым основанием.<sup>17</sup>

У монокарпных растений переход к цветению и плодоношению завершается смертью всего растения. Но и у поликарпных растений цветение и плодоношение часто ведет к гибели всего цветущего побега, т. е. индивидуума второго или последующих порядков.

Что здесь дело именно в цветении и плодоношении, а не в каких-либо неблагоприятных внешних условиях, например в засухе или зимних холодах, показывают следующие факты.

Сорная трава — полевая ярутка (*Thlaspi arvense*) цветет и плодоносит часто задолго до зимних холодов и после плодоношения отмирает. Но бывает и так, что зима застает ярутку в цвету. Тогда она передко переживает зиму и на следующую весну продолжает свое цветение с того момента, в каком была застигнута зимой. То же наблюдается и у других сорных трав — пастьшей сумки (*Capsella bursa pastoris*) и полевой фиалки (*Viola arvensis*).

Не нужно, однако, представлять себе переход к цветению и плодоношению по пути к смерти особи или побега грубо механически — как угнетение жизнедеятельности растений в вегетативной области.

Э. Ф. Келлер еще в 1939 г. сделала на той же ярутке интереснейшее наблюдение. За образованием первых бутонов у этого растения происходит не угнетение, а наоборот, настоящий взрыв жизнедеятельности в вегетативной области. Растения, находившиеся в положении карликов, начинают быстро удлинять свой стебель и образовывать в пазухах листьев новые побеги (сверху вниз), причем рост этих побегов идет очень быстро, и они скоро приступают к образованию цветов. Это обратное влияние половой сферы организма на вегетативную до сих пор освещено крайне скучно, хотя, несомненно, оно очень глубоко и многосторонне.

<sup>16</sup> G. Bonnier. Nouvelles observations sur les cultures expérimentales à diverses altitudes et cultures par semis. Rev. gén. bot. Paris, 1920, p. 319.

<sup>17</sup> J. Velenovsky. Vergleichende Morphologie der Pflanzen, Teil. II. Prag, 1907, S. 597.

Бордаж в работе, на которой я останавливаюсь более подробно в дальнейшем, отмечает попутно следующий интересный факт. У дерева персика с сохранившейся на зиму листвой цветочная почка распускается только после опадения листа, в пазухе которого она находится. Как будто этот лист задерживает распускание цветочной почки. С другой стороны, когда в пазухе листа закладывается цветочная почка, то в черешке этого листа начинается образование разделительного слоя, при помощи которого происходит сбрасывание листьев. Образование упомянутого слоя начинается в то время, когда налицо благоприятные условия для вегетативной деятельности листьев, и самое сбрасывание последних совершается лишь спустя  $3\frac{1}{2}$  — 4 месяца.

Бордаж видит в указанных явлениях «ясный пример взаимодействия и антагонизма между плодовой почкой (или цветочной почкой) и почкой древесной (которая также листовая почка)». Как пример такого антагонизма Бордаж приводит еще много фактов, и в том числе следующий: «Персиковое дерево, выращенное из косточки от дерева с вечнозеленой (в своей массе) листвой, до своего первого цветения теряет меньше листьев, чем в тот год, когда это цветение должно иметь место.<sup>18</sup>

В вопросе об упомянутом антагонизме Бордаж ссылается на Спенсера. Вот что писал последний об антагонизме между силой питания и половым генезисом. «Так например, возьмите кокосовое дерево. Несколько лет сряду оно пускает побеги, не обнаруживая при этом ни малейшего пополнения приносить плоды. В возрасте около шести лет оно цветет, но цветки его увядают без всякой пользы. На седьмом году оно цветет и производит несколько орехов, которые, однако, оказываются недоносками и опадают. На восьмом году появляется несколько зрелых орехов, после чего число таких орехов увеличивается, и только, наконец, на десятом году дерево становится вполне плодоносным. А между тем, с первого же года его цветения рост его постепенно ослабевает, и так продолжается до десятого года, когда, наконец, рост совершенно прекращается. Антагонизм между ростом и половым генезисом проявляется здесь с обеих сторон — в виде борьбы между индивидуальным развитием и развитием поколения, причем в этой борьбе сначала первое некоторое время берет перевес над последним, а потом последнее одерживает верх над первым. Непрерывный рост родительской особи целые два года подавляет стремление к произведению новых индивидуумов; когда же это стремление достигает значительной силы, то оно задерживает дальнейшее увеличение родительской формы».<sup>19</sup>

Шпрехер Бернегг, приступая к описанию закладки плантации кокосовой пальмы, ставит вопрос, что при этом необходимо учитывать, и отвечает:

- что дерево достигает возраста более 100 лет;
- что оно должно приносить плоды в течение 60—70 лет;
- что первые урожаи оно дает только на 7-м или 8-м году.

Лучшими семениками для плантаций рекомендуются деревья в возрасте 15—30 или 25—45 лет, т. е. относительно молодые.<sup>20</sup>

<sup>18</sup> E. Bordage. A propos de l'hérité des caractères acquis. Dctmer contre Weismann. Bull. sci. Fr. et Belg., t. XLIV, 7-me sér., v. II, 1910, p. 66—67.

<sup>19</sup> Г. Спенсер. Основания биологии. Соч. Герберта Сперсера, т. II, СПб., 1899, стр. 264.

<sup>20</sup> A. Sprecher von Bernegg. Tropische und subtropische Weltwirtschaftspflanzen, ihre Geschichte, Kultur und volkswirtschaftliche Bedeutung, Teil II, Oelpflanzen. Stuttgart, 1929, S. 194.

Таким образом самые факты в отношении кокосовой пальмы Спенсер излагает верно, но философское объяснение этих фактов не может быть принято даже в области биологии, а Спенсер вообще, вопреки истине, биологические закономерности переносит на общественные явления.

Что мы имеем в рассматриваемых биологических фактах? Организм представляет собой диалектическое единство, развитие которого происходит на основе борьбы двух противоположностей — процессов ассимиляции, усвоения и разрушения, жизни и смерти.

Процесс полового воспроизведения выходит за пределы индивидуальной жизни. Это создание нового жизнеспособного организма на смену старого, это преодоление смерти через образование новой жизни.

В этом смысле можно говорить об отношениях между силой питания или вегетативным ростом, с одной стороны, и половым воспроизведением — с другой, как о борьбе противоположностей. Но эти противоположности не антагонистичны. Между вегетативной жизнью и половой нет антагонизма в индивидуальном развитии, точно так же как нет антагонизма между индивидуумом и видом в эволюционном развитии.

Если растение не вырастет, не завоюет себе надлежащего существования на своем местообитании, не накопит необходимой органической пищи, то не произойдет и полового воспроизведения. С другой стороны, половое воспроизведение в его полноценном смысле обеспечивает потомству большую жизнестойкость в борьбе за существование. Без полового воспроизведения, по закону Дарвина, ни одно органическое существо не может сохраняться на земле в течение бесконечного ряда поколений и вступает раньше или позже на путь вырождения и вымирания.

Интересы существования индивидуума и вида не исключают, а напротив, взаимно обеспечивают друг друга. Но, действительно, между вегетативным ростом и образованием цветов есть противоположность, которая выражается в разных требованиях того и другого к окружающим условиям и в глубоких переломах процесса индивидуального развития.

Вегетативный рост происходит с особенной силой при увеличенной влажности, обильном минеральном и, в частности, азотном питании, сравнительно слабом свете, более высокой температуре. Напротив, яркий свет, известное охлаждение, некоторая сухость и богатые запасы органической пищи, в частности высокое содержание сахара в клеточном соке, возбуждают усиленное цветение. Например, можно способствовать более обильному цветению, обнажив и обрезав у растения часть корней и тем ослабив его снабжение водою.

По моей просьбе, директор Селекционно-генетической опытной станции имени И. В. Мичурина И. С. Горников сообщил мне о некоторых практических приемах, которые применяются плодоводами для того, чтобы ускорить плодоношение, когда внутренне, стадийно растение уже может перейти к нему.

1. Перетягивание на штамбах фруктовых деревьев коры при помощи бечевы или проволоки. После такой перетяжки 5-летние гибридные сеянцы яблони уже на следующий (6-й) год приступили к плодоношению. Между тем, контрольные растения, у которых перетяжка не производилась, не дали плодоношения даже в возрасте 10 лет.

2. Прививка на подвой, который не обеспечивает привитому растению хорошего роста; например, прививка яблони на боярышнике, парадиске, айве, груши — на айве, рябине.

3. Обрубание части корней.

4. Получение свилеватости — скручивание корней или стеблей. При

скручивании корней томатов было вызвано созревание плодов на две недели раньше.

##### 5. Обрезка и прищипка ветвей.

Этими мерами задерживается отток сахара из ветвей (перетяжка коры), или доставка в надземные органы воды с солями (скручивание корней или стеблей, обрубание корней), или расход сахара на быстрый рост (обрезка и прищипка ветвей).

Немало научных исследований было произведено, чтобы выяснить, как ускорить наступление цветения и плодоношения у растений, как делать плодоношение более обильным и притом ежегодным. Могущественным стимулом в развертывании этих исследований служили требования практики плодоводства: например, как заставить яблоню приносить плоды в более раннем возрасте каждый год.

Молиш в своей книге «Физиология растений как теория садоводства» следующим образом подводит итоги этим научным исследованиям, в которых принимали участие очень крупные ученые:

«Поэтому я вместе с Левом, Фишером, Бенеке и Дильсом также держусь мнения, что у высших растений определенная концентрация сахара освобождает склонность к образованию цветов и действует как раздражение на точку роста. Содержание сахара и других органических строительных материалов должно находиться в известном гармоническом равновесии с количеством минеральных питательных веществ для того, чтобы был обеспечен оптимальный рост. При изменении упомянутого взаимоотношения в пользу органических веществ уменьшается вегетативный рост и усиливается склонность к цветению и плодоношению. Для наступления половой деятельности важную роль играет, наряду с количеством питательных веществ, их качество. Чем более благоприятно идет ассимиляция углекислого газа, тем больше образуется сахара и крахмала и тем сильнее становится расположение (склонность) у растения к образованию цветов».<sup>21</sup>

Однако такие выводы являются грубо механистическими, поверхностными. Они пытаются свести переход живого существа к важнейшему биологическому явлению — половому воспроизведению — на изменение элементарных химических соотношений и отбрасывают в сторону закономерности индивидуального развития организма.

Сам Молиш чувствует до известной степени неудовлетворительность своих выводов. По крайней мере, он пишет далее: «Когда мы проникнем в комплекс явлений, ведущих к образованию цветов, глубже, чем теперь, мы будем в состоянии вынуждать растение к цветению в гораздо более ранней стадии, чем теперь, и сможем понять также причины «преждевременного цветения», как оно наблюдалось у различных растений».

Ключ к действительному пониманию соответствующих явлений дал Т. Д. Лысенко своей теорией стадийного развития. Конечно, стадии развития по Т. Д. Лысенко не имеют ничего общего с поверхностным, формальным пониманием стадий развития у Молиша.

Пока отмечу только, что, согласно теории стадийного развития растений, внутренний переход к цветению может происходить при соответствующем воздействии среды очень рано — в семенах, которые только заключились. Это явление также подтверждает, что между вегетативным ростом и цветением нет антагонизма.

<sup>21</sup> H. Molisch. Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei. 6-te Aufl. Jena, 1930, S. 306.

Переход из одной стадии в другую, из стадии вегетативного роста в стадию, которая ведет к цветению,—это переход одной противоположности в другую. Но и по пути к цветению растение идет через вегетативный рост и при помощи его.

Таким образом и самую противоположность между вегетативным ростом и половым воспроизведением нельзя представлять себе на основании только внешних признаков, а по тем внутренним процессам, наличность которых устанавливается экспериментально и которые в большей или меньшей степени мы умеем улавливать через внешние признаки.

Возвращаясь к основной теме данной главы.

Особенности питания зеленых растений привели их в процессе эволюции к тому, что они живут прикрепленными к земле. Под влиянием такого образа жизни выработались специальные приспособления для того, чтобы достигать перекрестного опыления — перенос пыльцы ветром, насекомыми, а также специальные приспособления для распространения плодов и семян. Под влиянием прикрепленного образа жизни огромное большинство покрытосеменных растений получило в процессе эволюции обоеполые цветы, и часто у этих растений сохраняется возможность самооплодотворения как своего рода страховка от неудачи скрещивания. Органы для ассимиляции углерода при помощи солнечного света — листья — частично приспособлялись к тому, чтобы служить интересам перекрестного оплодотворения, например в виде тычинок и лепестков в цветах. Коротко говоря, особенности питания у зеленых растений оказали свое глубокое и многообразное влияние на эволюцию органов и путей полового воспроизведения и привели к тому, что и в этой области у растений сложились свои особенные отношения со средой.

Мне хотелось бы, чтобы читатель из данной главы сделал следующий основной вывод: эволюция растительного мира с самого начала попала по пути особого типа питания, и этот особый тип питания составил общую основу и дал направление всей этой эволюции, определил особенности отношений у растений со средой не только в вегетативной, но и в половой их жизни.

До сих пор проблема эволюции рассматривается главным образом при помощи формальных морфологических методов. Между тем, надо вскрыть физиологическую основу эволюционного процесса, исходя из глубокого, уже цитированного мною, положения Ф. Энгельса о том, что «морфологические и физиологические явления, форма и функция обусловливают взаимно друг друга».<sup>22</sup>

---

<sup>22</sup> Ф. Энгельс. Диалектика природы, 1941, стр. 249.

### Глава III

#### К ПОСТАНОВКЕ ВОПРОСА О ПРИСПОСОБЛЕНИЯХ

У Ф. Энгельса мы читаем: «Реакция оказывается налицо всюду, где есть живая протоплазма. А так как благодаря действию медленно изменяющихся раздражений протоплазма так же изменяется, чтобы не погибнуть, то ко всем органическим телам должно быть применимо одно и то же выражение, а именно: приспособление».<sup>1</sup>

Действительно, вместе с возникновением первых живых существ возникала у них и способность приспособления, как неотъемлемая характерная особенность всякой живой материи.

Несомненно, что некоторые основные приспособления — реакции уходят своими истоками в очень отдаленную геологическую древность, к самому началу жизни на земле. Это относится, например, к реакции на свет и темноту при помощи движения и роста. Такие реакции чрезвычайно широко распространены во всем мире растений и животных.

Известно, что плазмодии слизистых грибов, представляющие собой скопления голой протоплазмы с многочисленными ядрами, уползают от света, и это дает им возможность скрываться в темные места под кору, где они лучше защищены от высыхания. Но поведение этой голой массы протоплазмы меняется, когда ей приходит пора образовывать споры. Последние служат размножению и распространению слизевика. Они разносятся при помощи ветра и, понятно, должны находиться на открытых сухих местах. В соответствии с этим для образования спор плазмодий гриба ищет сухости и ползет к свету. Он всползает порой высоко. Например, его наблюдали взобравшимся в саду на верхушку палки с этикеткой.

Реакция на свет движением наблюдалась у синезеленых водорослей, которые принадлежат к простейшим растениям доклеточного типа. Б. В. Перфильев описывает следующий свой опыт с синезеленой водорослью *Synechococcus*: «Если банку с илом, содержащую *Synechococcus*, обернуть предварительно светонепроницаемой бумагой с вырезанным в ней отверстием определенной формы (например, креста), то очертания образующихся скоплений *Synechococcus* вполне отвечают форме отверстия. Если затем сместить такой экран с отверстием несколько в сторону, то через несколько дней передвинется соответственно и скопление *Synechococcus*, оставив на прежнем месте едва заметный след из утративших, в силу тех или иных причин, подвижность клеток».<sup>2</sup> Между тем, у сине-

<sup>1</sup> Фридрих Энгельс. Анти-Дюринг, 1938, стр. 369.

<sup>2</sup> Б. В. Перфильев. О движении синезеленой водоросли *Synechococcus*. Журн. микробиол., 1915, 2, стр. 239.

зеленых водорослей нет таких специальных органов движения, как жгутики и реснички, и их движения совершаются при помощи двигательной слизи.

С той же водорослью *Synechococcus* Перфильев сделал еще следующие интересные наблюдения: «В одном из цилиндриков, подвергнутых продолжительному (свыше 3 недель) одностороннему освещению, с экраном в виде щели во всю длину цилиндра, наблюдалось поднятие скопления по стенке, причем *Synechococcus* вплоть над поверхностью воды, наполнившей цилиндр до  $\frac{2}{3}$  высоты, и поднялся до пробки, заполнив отчасти и промежуток между ней и стенкой. Таким образом, мы видим переход от водного к наземному образу жизни, вызванный, быть может, недостатком кислорода».<sup>3</sup>

Зооспоры у водорослей и целые зеленые водоросли, снабженные жгутиками, обладают способностью направлять свое движение в ту сторону, откуда идут солнечные лучи. Ориентироваться в этом направлении помогает зооспорам и целым водорослям специальный клеточный орган — красный «глазок». Эти зооспоры и водоросли из темноты плывут на свет, который нужен им как источник энергии для процесса питания (усвоения углерода). Но когда свет становится для них чересчур сильным, их реакция на свет принимает обратный характер. Они от такого света уплывают и таким образом могут находить для себя наиболее благоприятные условия освещения. По Страсбургеру, у зооспор их «световое настроение» меняется в зависимости от внутренних и внешних условий: возраста, силы света, температуры и т. д. Например, в молодости зооспоры настроены к более яркому свету, чем в старости».<sup>4</sup>

Замечательно, что хлорофилловые зерна в листьях высших покрытосеменных растений также обладают способностью передвигаться под влиянием света и темноты и при помощи этого движения ставят себя в условия освещения, наиболее выгодные для процесса усвоения углерода.

Нельзя сомневаться, что в рассматриваемых движениях синезеленых водорослей, зооспор и целых зеленых водорослей, с одной стороны, и хлорофилловых зерен — с другой, мы имеем приспособительную реакцию к условиям освещения с общей исходной эволюционной основой. И основа эта относится к очень большой геологической древности, к чрезвычайно далеким истокам эволюции растительного мира.

Грибы лишены хлорофилла. Но и бесхлорофильные зооспоры у некоторых грибов все-таки плывут к свету. И это находит себе объяснение в том, что соответствующие грибы паразитируют на зеленых водорослях, которые живут на свету. У ряда грибов есть приспособления, чтобы их органы размножения — споры попадали на открытые, светлые места.

Спорангии гриба *Pilobolus* могут загибать к свету свои спорангии. Можно проделать с этим грибом опыт, подобный тому, какой проделал Перфильев с синезеленою водорослью. Культивируют этот гриб в темном помещении, которое имеет сбоку оконечко. Спорангии гриба наклоняются в сторону этого оконечка. И потом, когда они лопаются, то с силой выбрасывают свои споры именно на это освещенное место.

У более сложно организованных водорослей, как мы увидим далее, темнота способствует образованию их корневидных частей — ризоидов, а свет — образованию волосков на ассимилирующих органах.

<sup>3</sup> Б. В. Перфильев. О движении синезеленої водоросли *Synechococcus*. Журн. микробиол., 1915, 2, стр. 289.

<sup>4</sup> Обсуждение вопроса о «световом настроении» у подвижных водорослей и их зооспор см. Д. И. Ивановский. Физиология растений. Изд. 2-е, Госиздат, М., 1924, стр. 518.

Шталь установил, что при прорастании споры у хвощей первая перегородка в клетке споры возникает перпендикулярно падающим световым лучам. Таким образом обособляется нижняя клетка, дающая начало корневидным образованиям — ризоидам, и верхняя, на которой развивается наземная часть заростка, обращенная к свету и способная к ассимиляции углерода.

У высших растений их корни растут от света, а ассимилирующие побеги — к свету. Всё видели, как тянутся и загибаются в сторону света компактные растения на окнах.

Вот как В. И. Талиев описывает движение молодых корзинок подсолнечника за солнцем: «Нераспустившиеся шляпки подсолнечника (*Helianthus annuus*) следуют за солнцем в его суточном движении. Утром верхушки всех подсолнечников обращены к востоку, в полдень — на юг. Когда солнце приближается к закату, они уже смотрят на запад. За ночь шляпки возвращаются к утреннему положению. Там, где подсолнечники растут в большом количестве, это движение резко бросается в глаза, так как благодаря впечатлению как бы от целой армии солдат, обращенных лицом к солнцу, отдельные слабые отклонения в ту или другую сторону становятся совершенно незаметными. Раскрывшиеся шляпки подсолнечника, вероятно вследствие прекращения роста стебля, теряют эту способность следить за солнцем, но тогда они неизменно смотрят в ту сторону, откуда всего больше приходит тепла и света, т. е. приблизительно на юг».<sup>5</sup> Отсюда и название подсолнечник — *Helianthus* (солнечный цветок).

Сходное движение описывает Палладин для видов козлобородника (*Tragopogon pratensis, orientalis* и других). Вообще многие цветы и соцветия реагируют на свет движением. Но «очень сильный свет может остановить движение цветков».<sup>6</sup>

Вспомним, что вся эволюция растительного мира шла в основном по пути наиболее полного и совершенного использования солнечной энергии, падающей на поверхность нашей планеты. Отсюда понятно, что у растений приспособительные реакции движения, роста и развития в зависимости от условий освещения достигли большого богатства, сложности и разнообразия. Здесь можно было бы напомнить еще бесчисленные движения у растений, связанные со сменой дня и ночи, затем явления так называемого фотопериодизма, или световой стадии в развитии растений. Эти последние явления, как увидим далее, дают большое могущество в преобразовании формы у растительного организма. И все указанное богатство приспособительных световых реакций исходит из общей очень древней основы.

Леб пишет: «Жизнь животных в несравненно меньшей степени зависит от прямого действия света. Получая запас энергии от растений, животные не нуждаются в свете».<sup>7</sup> Однако все-таки в основном эволюция животного мира и, тем более, эволюция наземных животных происходила в условиях света. И понятно, что в этой эволюции световые условия нашли себе очень мощное и многообразное использование. Достаточно напомнить, какое большое значение получили у всех более высоко организованных групп животных глаза.

<sup>5</sup> В. И. Талиев. Биологические наблюдения. Отдельный оттиск из Тр. об-ва исп. природы при Харьк. ун-те, т. XXVIII. Харьков, 1895, стр. 6.

<sup>6</sup> В. И. Палладин. Физиология растений. 9-е изд., Пг., 1922, стр. 333.

<sup>7</sup> Проф. Леб. Динамика живого вещества. Одесса, 1910, стр. 183.

Леб пишет, что «явления гелиотропизма, наблюдаемые на растениях, мы встречаем также и у животных, прикрепленных к почве. Сходство явлений гелиотропизма у растений и животных настолько велико, что можно все явления, наблюдаемые на растениях, продемонстрировать на животных и обратно».<sup>8</sup>

И дальше для доказательства этого Леб разбирает пример гидроидного полипа *Eudendrium*. Полипы этого гидроида устанавливаются строго по направлению лучей света и растут затем, придерживаясь того же направления. Гелиотропические изгибы в сторону света наблюдаются, по Лебу, также у морского кольчатого червя *Spirographis Spalanzanii* и у другого морского червя — *Serpula uncinata*.

Этому вопросу Леб посвятил брошюру, вышедшую еще в 1889 г., — «Гелиотропизм животных и его совпадение с гелиотропизмом растений».<sup>9</sup>

Леб излагает также результаты своих опытов над движением животных к свету. Так, гусеницы бабочки *Porthesia* были помещены в пробирку, у которой один конец был обращен внутрь комнаты, а другой — к окну. И все гусеницы собрались в освещенном конце пробирки. С другой стороны, есть ряд животных, которые движутся от света. К ним принадлежат, например, пресноводный ракок *Gammarus pulex*, личинки мухи *Musca vomitoria*, когда они уже достигли полного развития и готовы окунуться, и др.

Нет сомнения, что и эти приспособительные реакции животных имеют общую с растениями очень древнюю исходную основу. Вероятно, наиболее древними были приспособительные реакции живых существ на химические раздражения кислородом и пищевыми веществами. С другой стороны, жизнь возникла и первоначально развивалась в воде. И поэтому приспособительные реакции на сухость должны были появиться позднее. Однако надо отметить, что уже простейшие растения доклеточного типа — синезеленые водоросли, как видно из приведенного ранее примера, обнаруживают чрезвычайную устойчивость к сухости.

При последующей эволюции растительный мир достиг очень разнообразных и сложных систем приспособления, и часто эти системы выражались узкой специализацией в тех или иных конкретных условиях жизни. Но за всем огромным богатством и разнообразием разных явлений нельзя забывать, что они в своем прошлом сводятся к сравнительно немногим основным исходным приспособительным реакциям живой материи.

Всякая приспособленность у растений во всех отдельных своих проявлениях имеет временный, относительный характер. Приспособления возникают, развиваются и при изменении условий жизни могут выходить из строя и даже превращаться в свою противоположность, делаться вредными. Такая опасность грозит в особенности узкоспециализированным в своих приспособлениях живым существам.

Замечательный пример такого узкоспециализированного взаимного приспособления друг к другу двух живых существ представляют растения Северной Америки, относящиеся к роду *Licca* (из семейства лилейных) и бабочка моли из рода *Pronuba*.

Вот какую картину представляют отношения между растением юккой и молью-пронубой. Моль подолгу живет в цветах у юкки и производит

<sup>8</sup> Профессор Леб. Динамика живого вещества. Одесса, 1910, стр. 189.

<sup>9</sup> Я перевожу словом совпадение слово *Übereinstimmung*, которое употребил здесь Леб.

их опыление.<sup>10</sup> Моль имеет около рта особый аппарат для сортирования пыльцы. Этот аппарат представляет собой длинный, способный к изгибу цилиндрический вырост, который служит для захватывания пыльцы. Днем моль прячется в полуоткрытых цветах юкки. С наступлением темноты самцы моли, несколько более сильные в полете, кружатся в поисках самок и, наконец, оплодотворяют их.

Чрезвычайно интересно дальнейшее поведение оплодотворенных самок. Самка влезает вверх по тычинке к пыльнику и захватывает здесь пыльцу, которую соединяет в маленький пыльцевой шарик. Для того чтобы набрать достаточное количество пыльцы, моль повторяет эту свою операцию на 3—4 тычинках, пока пыльцевой шарик не достигнет объема приблизительно в три раза больше, чем голова самой моли. С этим грузом моль, как правило, летит к другому, свежему цветку, чтобы отложить там яйца. На заднем конце тела у моли находится яйцеклад, снабженный аппаратом, который представляет собой комбинацию ланцета и пилы. Моль садится в цветок головой к рыльцу, держась за тычинки, и задний конец своего тела прикладывает к средине завязи. В таком положении моль при помощи упомянутого аппарата прокалывает канал в нежной ткани завязи и через него вдвигает нитевидное яйцо на конце длинной ножки так, что оно ложится к семяпочкам с внутренней их стороны, со стороны места их прикрепления. При этом яйцо попадает к 7—8 семяпочке в их вертикальном ряду, считая от того места, где молью сделан укол в стенке завязи. Семяпочки, соседние с местом укода, отстают в своем развитии, а более удаленные кверху и книзу, наоборот, сильно вздуваются. После отложения яйца наступает третья стадия в деятельности моли, самая важная для опыления цветов юкки.

Самка моли влезает вверх по пестику к рыльцу, которое соответствует тому гнезду завязи, где эта самка уже отложила свое яйцо. Здесь она заталкивает часть пыльцы из своего пыльцевого шарика в углубление рыльца, соединенное с каналом в столбике. Для этого моль производит быстрые движения головой. После такой трудной работы, которая длится несколько секунд, моль отдыхает 4—5 минут. Затем цепь операций опять повторяется. Моль снова спускается к завязи, чтобы отложить яйцо теперь во второе ее гнездо, и опять поднимается вверх, чтобы часть своей пыльцы втолкнуть в углубление соответствующего второго рыльца. Все это моль, обыкновенно, проделывает три раза в соответствии с тем, что пестик имеет три гнезда в завязи и три обслуживающих их рыльца наверху. Инстинкт у самки моли действует с поразительной точностью, как будто моль знает строение и дальнейшее развитие завязи и понимает смысл своих действий.

Но все же в этих действиях бывают и изменения, свидетельствующие о том, что этот инстинкт у моли обладает некоторой подвижностью, характерной для эволюционного явления. Так, иногда самка моли откладывает в один пестик не 3, а 10—20 яиц, нередко яйца откладываются подряд одно за другим, и только уж тогда моль переходит к опылению рыльца, или между всем этим еще раз производит сортирование пыльцы.

Из отложенного яйца через 8 дней выходит личинка, которая во время своего развития в завязи поедает приблизительно дюжину семяпочек из общего большого числа их в каждом гнезде.

Когда приближается созревание семян и плода, личинка прогрызает

<sup>10</sup> Я описываю дальнейшие соответствующие явления по сводке: P. K n u t h. Handbuch der Blütenbiologie, Bd III. Bearb. u. herausg. v. E. Loew, Teil I. Leipzig, 1904, S. 130.

себе дырку в его стенке и на паутинке спускается на землю. В земле личинка окукливается. Бабочки моли появляются из коконов ее на следующий год одновременно с распусканием цветов у юкки.

Перед нами система необыкновенно сложного и тонкого приспособления двух разнородных существ друг к другу. Не только для растения, но и для моли выгодно, чтобы произошло опыление и оплодотворение цветов. У растения остается большое число здоровых, способных к прорастанию семян. С другой стороны, без оплодотворения семяпочки и завязь стала бы засыхать, а при оплодотворении она развивается дальше, и таким образом обеспечивается постоянная свежая пища для личинки моли.

При этом следует отметить, что юкка — растение крупное, а самка моли имеет длину тела всего приблизительно в 13 мм и крылья в размахе около 25 мм. Перед нами яркий пример взаимной необходимой связи большого живого существа с маленьким.

Можно еще прибавить, что сама моль в стадии бабочки ничего от цветов юкки не получает. Рот у этой бабочки неспособен к всасыванию цветочного сока, и пищеварительный канал у нее недоразвит. Между тем, у юкки в цветах есть нектарные железы и происходит отделение сладкого сока — нектара. Но оно очень неравномерно у разных видов и иногда совсем отсутствует. Может быть, пектарный аппарат у юкки находится на пути потери своей функции в связи с упомянутой особенностью опылителя — моли, которая не пользуется пектаром. Моль не может воспроизвести себя в потомстве без юкки. А юкка без моли не получает оплодотворения. И если бы одно из этих существ стало вымирать, то другому трудно было бы приспособиться к его исчезновению.

Приспособительные реакции никогда не достигали и не могли достигнуть полного совершенства. Так, в разобранной мною ранее реакции живых существ на свет наблюдаются такие явления, как бабочки, которые летят на огонь костра и сгорают в нем, или птицы, разбивающиеся ночью насмерть о стекла светящихся маяков.

Да и вообще приспособлениям приходится иметь дело с постоянно меняющейся средой, и это не дает возможности установиться в их отношениях с ней полной гармонии. В зиму 1940/41 г. в лесах под Москвой вымерзли деревья дуба, которые до этого оставались живыми и, следовательно, были достаточно приспособленными в течение нескольких десятков лет.

Сравнительно очень редко живые существа без значительных изменений сохраняются в течение очень долгого геологического времени. Наиболее поразительный пример в этом отношении представляют животные *Lingula* и *Discina* из группы руконогих (*Brachiopoda*). Раковины этих животных не претерпели существенных изменений с очень древней, кембрийской геологической эпохи. Неймайр пишет в отношении этих двух родов руконогих: «Можно смело сказать, что эти два рода обладают, может быть, наибольшей устойчивостью во всем животном царстве: некоторые виды их настолько упорнодерживают свои признаки, что часто трудно заметить с первого взгляда разницу между представителями древнейших палеозойских периодов и современными формами».<sup>11</sup>

Вообще среди живых существ есть формы более устойчивые, слабее поддающиеся изменениям, и менее устойчивые. Первые, как правило, легче вымирают. И если эти руконогие сохранились без существенных

<sup>11</sup> М. Неймайр. История Земли, т. II. СПб., 1898, стр. 51.

изменений до нашего времени, то это свидетельствует лишь о том, что и условия их жизни в море не изменились достаточно существенно.

Разберем пример, чтобы лучше осветить значение приспособительных реакций для эволюции. Наступает весенний заморозок, как обыкновенно, в раннее утреннее время. Но он приходит не внезапно. Уже с вечера началось похолодание, и у растения стала приходить в действие сложная система приспособительных реакций, которая помогает им переносить температуру ниже нуля. Когда наступил заморозок, то одни растения оказались лучше подготовленными и перенесли его, другие сильно пострадали или даже погибли. А растения, которые перенесли заморозки, будут быстрее перестраиваться и лучше выносить новые заморозки.

Таким образом сама природа при помощи естественного отбора как бы воспитывает растения в отношении их выносливости к более сильным заморозкам.

О том, какое значение имеет подготовка к морозу при помощи соответствующих приспособительных реакций, свидетельствует следующий опыт.

Туманов и Бородина замораживали при  $10^{\circ}\text{C}$  различные озимые культуры: ржи, пшеницы, ячменя, овса, вики, гороха, но перед этим в каждой культуре 5 дней держали одну часть при  $-1.5^{\circ}\text{C}$ , другую — при  $+25^{\circ}\text{C}$ . В первой части все растения остались неповрежденными, а во второй — погибли все, кроме ржи и вики, но и они сильно пострадали.

Но откуда же берутся соответствующие приспособительные реакции растений? Не признаем ли мы здесь, подобно Ламарку, изначального стремления природы к прогрессу? Ничуть не бывало.

Наши положения в этом вопросе в основном сводятся к следующему:

1. Естественный отбор нельзя противопоставлять изменчивости растений и, в частности, их приспособительным реакциям как самостоятельное обособленное явление. Условия существования одновременно и отбирают растения и действуют на них преобразующим образом через их приспособительные реакции.

2. Такое одновременное отбирающее и преобразующее действие условий существования оказывало свое влияние уже в самой колыбели жизни на земле, при образовании первых самых простых живых организмов и возникавших вместе с ними первых самых простых приспособительных реакций.

В дальнейшем все приспособительные реакции, как и сами виды растений, возникли и развивались под постоянным совместным отбирающим и преобразующим действием среды.

Но у защищаемых мною положений есть коренное принципиальное различие с тем, что утверждает формальная генетика. Согласно формальной генетике, новые наследственные изменения возникают вне упомянутых приспособительных реакций, независимо от них. Я защищаю ту мысль, что вся приспособительная реакция, раз возникнув, сама включается в этот отношении в процесс эволюции. Новые наследственные изменения образуются на основе перестройки, обогащения и развития ранее исторически сложившейся у растений системы приспособительных реакций.

Я считаю очень важным положение о том, что естественный отбор нельзя отделять от изменяющего действия среды и соответствующих реакций приспособления у растений. Возьмем простой пример. Корова поедает траву. Только в том случае, если корова сразу вырвет весь экземпляр травы с корнем, можно утверждать, что естественный отбор существует без всякой приспособительной реакции со стороны растения. Но в подавляющем большинстве случаев корова только объедает траву,

и у последней возникает сложная цепь приспособительных реакций восстановления, включая сюда и вторичное образование цветов и плодов.

На пастбищах развертывается поучительная картина активной борьбы растений за свое существование против гибели от поедания животными. В природе, в травяных степях, приспособление растений к травоядным животным дошло до того, что пастьба и питание этих животных травой стали необходимым условием для нормального существования степной растительности. Иначе эта растительность накапливает чересчур много мертвых остатков травяной массы, стесняющих дальнейшее ее существование. Таким образом и здесь подтверждается уже приведенное мною ранее положение К. А. Тимирязева о том, что растение обращает в свою пользу враждебные ему силы природы.

Мысль о том, что естественный отбор нельзя отрывать от изменяющего действия среды, вполне соответствует глубокому замечанию Дарвина: «В одном только смысле жизненные условия, можно сказать, не только вызывают изменчивость, прямо или косвенно, но и включают естественный отбор; это в том именно смысле, что эти условия определяют, выживет ли та или другая разновидность».<sup>12</sup>

Эта проводимая мною мысль вполне согласуется также с выводами Ф. Энгельса. Энгельс писал: «Ошибка Дарвина заключается именно в том, что он в своем «естественном отборе или выживании наиболее приспособленных» смешивает две совершенно различные вещи:

1) Отбор под давлением перенаселения, где наисильнейшие, быть может, и выживают в первую очередь, но могут оказаться вместе с тем и наислабейшими в некоторых отношениях.

2) Отбор благодаря большей способности приспособления к изменившимся обстоятельствам, где выживающие индивиды лучше приспособлены к этим обстоятельствам...»<sup>13</sup>

Энгельс особенное значение в эволюции придавал второму виду отбора — подбору благодаря большей способности приспособления у организма к изменившимся обстоятельствам.

Другими словами, на основании этого вывода Энгельса естественный отбор нельзя отделять от изменяющего действия среды, так как изменившиеся условия существования оказывают одновременно и отбирающее, и преобразующее действие через приспособительные реакции организма. В процессе эволюции возникали, обогащались, осложнялись и совершенствовались системы приспособительных реакций растений. И по мере этого реакции становились все более крупным и мощным фактором эволюции; они быстрее двигали ее вперед.

Из указанного явления вытекает закономерность, которую с таким глубоким проникновением отмечает Энгельс: «...ко всей истории развития организмов надо принять закон ускорения пропорционально квадрату расстояния во времени от исходного пункта... Чем выше, тем быстрее идет дело».<sup>14</sup>

В следующей главе приведен пример, ярко подтверждающий это положение Энгельса: высокоорганизованные покрытосеменные растения относительно очень быстро завладели сушей, создав здесь огромное разнообразие растительности, приспособленной к резко различным условиям жизни — в теплых сырых тропиках, пустынях, в соседстве с вечными снегами в горах, в Арктике и т. д.

<sup>12</sup> Ч. Дарвин. Происхождение видов. Биомедгиз, 1937, стр. 202.

<sup>13</sup> Ф. Энгельс. Диалектика природы, 1941, стр. 250.

<sup>14</sup> Там же, стр. 249.

## Глава IV

### УСЛОЖНЕНИЕ И УСОВЕРШЕНСТВОВАНИЕ В РЕАКЦИЯХ И В ОРГАНИЗАЦИИ ТЕЛА У РАСТЕНИЙ

Благодаря борьбе за существование и естественному отбору живая природа растений стихийно шла в общем по пути прогресса, или усложнения и усовершенствования в реакциях и в организации тела. Это усложнение и усовершенствование обеспечивало растительному миру более полное освоение и использование материальных ресурсов окружающей среды и делало соответствующие приспособления у растений более активными.

Следя за эволюцией растительного мира, мы видим в ней следующие крупные звенья и направления на путях прогресса:

1. Переход от доклеточных существ к одноклеточным и потом к многоклеточным.

2. Специализация органов из каждого из этих этапов.

3. Овладение более трудными условиями среды и, в частности, повторные попытки выхода на сушу, пока это не привело к развитию необыкновенно богатой и разнообразной высшей наземной растительности.

4. Выработка растительных организмов и целых их группировок (фитоценозов), более мощных в использовании материальных ресурсов среды. Сюда надо отнести возникновение крупных деревьев, которые используют более мощные пласти почвы и воздуха. Сюда относится также возникновение лесов, представляющих собой среду с большой биологической проницаемостью и вместе насыщенностью. Особенно велика эта биологическая проницаемость и насыщенность у описанного далее типа тропических дождевых лесов.

5. Выработка системы приспособлений с большой гибкостью и разнообразием, которые позволили растительному миру более полно овладевать поверхностью суши, проникая в пустыни, полярные области, высоко в горы и т. д.

Некоторый числовой масштаб к усложнению и специализации растительного мира дают цифры, приводимые Циммерманом. У простейших слоевцевых растений число различных типов клеток равно всего 1—3, а у высших покрытосеменных растений — 74—76.<sup>1</sup>

Однако сами явления прогресса надо понимать диалектически. Энгельс писал: «...каждый прогресс в органическом развитии является вместе с тем и регрессом, ибо он закрепляет одностороннее развитие и исключает возможность развития во многих других направлениях».<sup>2</sup>

<sup>1</sup> W. Zimmermann. Die Phylogenie der Pflanzen. Jena, 1930, S. 28.

<sup>2</sup> Ф. Энгельс. Диалектика природы. 1941, стр. 251.

Действительно, специализация органов или приспособлений часто заво-  
дит природу в тупик и имеет своим результатом вытеснение и вымирание  
целых групп растений при существенном изменении условий среды и по-  
явление новых растений с более совершенными приспособлениями к среде.

Различные ступени в освоении материальных ресурсов среды можно  
иллюстрировать следующим примером.

В пустынях встречаются пленки синезеленых водорослей на почве и  
своебразные пустынные леса из саксаула. Для синезеленых водорослей  
их действительная среда обитания — это только очень тонкий поверх-  
ностный слой почвы с прилегающим к нему воздухом. Кроме того, сине-  
зеленые водоросли находятся в сравнительно пассивном подчинении  
изменениям условий в этом чрезвычайно тонком слое. Наступление жары и  
засухи влечет за собой очень быстро высыхание водорослей и переход  
их в состояние «сна».

Действительная среда обитания у саксаула и в почве, и в воздухе  
гораздо большего объема. При помощи сложной системы реакций при-  
способления и особенностей организации саксаул может продолжать со-  
значительной интенсивностью свою вегетацию и, в частности, усвоение  
углерода, много времени спустя после того, как синезеленые водоросли  
вынуждены бывают перейти в сухое, «спящее» состояние.

Но особенности организации и реакции приспособления у саксаула  
резко специализированы к своеобразным пустынным условиям. А при  
остановке, более благоприятной для растительной жизни, предоставленный  
самому себе среди других диких растений, саксаул не мог бы  
существовать.

У простейших одноклеточных животных (*Protozoa*) в группе инфузорий  
очень далеко пошла специализация в пределах одной клетки.

В. А. Догель на конкретном примере строения тела у инфузорий показывает, как поразительно глубока аналогия в этом строении со строением тела у многоклеточных животных, например у ресничных червей.

В частности, у инфузорий в теле бывает развит наружный и внутренний скелет. И во внутреннем скелете Догель видит некоторое сходство даже с костями позвоночных. У инфузории «для вытягиваний, сгибаний и разгибаний разных частей тела имеется прекрасно развитой аппарат из тонких мышечных волокон, или мионем. Аппарат этот обнаруживает некоторые удивительно далеко проведенные параллели с мускульной системой червей».

У инфузорий есть пищеварительный канал с ротовым и заднепро-  
ходным отверстием. У него в стенках развита своя система мышечных  
волоконец, колцевых и продольных. В теле инфузорий обнаружен первио-  
двигательный аппарат, своего рода клеточный «мозг», с отходящими  
от него нервами.

В теле инфузорий открыт выделительный аппарат, который достигает очень большой сложности и в таком виде мало чем уступает в сложности таковому ресничных и других червей.

Догелю удалось установить поразительное явление в половом про-  
цессе у некоторых инфузорий. Оказывается, что мужские ядра у этих инфузорий принимают вид настоящих живчиков, или сперматозоидов, и ведут себя при оплодотворении, как эти последние. Такой живчик заменяет собой целую мужскую клетку, а женское ядро инфузории — целую женскую клетку (яйцо). Таким образом, по Догелю, о постепен-  
ном ходе полового процесса у описываемой инфузории можно рассказать теми же словами и пользуясь теми же терминами, как и при описании полового размножения полипов.

Достаточно ограничиться повсюду заменой слова и н ф у з о р и я словом п о л и п. Инфузория ведет себя так, как многоклеточный герм-фродитный организм, выпускающий из себя на волю живчиков и воспринимающий в себя чужие мужские элементы.

Обобщая соответствующие факты, Догель пишет: «Как капля воды отражает в себе в малом масштабе предметы, которые тысячекратно превышают ее по размерам, так и в организме *Protozoa* передаются в миниатюре те же черты строения, в которые выливается и многоклеточное живое существо». И несколько раньше: «...при сравнении *Protozoa* и *Metazoa* надо на время оторваться от связывающей нас по рукам и ногам клеточной теории, надо приподнять голову над образуемым ею барьера, и тогда нам откроются истинные отношения между теми и другими». И в том и другом случае основным субстратом для образования организма служит одно и то же живое вещество — п р о т о п л а з м а . Протоплазма и организм представляют собою начало и конец формообразовательного процесса. Нечего поэтому удивляться, если при одинаковом начале и конце и самое построение организма, как у *Protozoa*, так и у *Metazoa* выливается в одни и те же формы».<sup>3</sup>

Описанные явления у простейших животных поразительно ярко подтверждают закономерность, которую указал Ф. Энгельс: «Повторение морфологических форм на всех ступенях развития...»<sup>4</sup> В группе простейших животных возникновение существ с высокоспециализированными частями тела и клеточными органами было прогрессом. Но в эволюции всего животного мира это оказалось тупиком, так как основная линия прогресса пошла по другому пути, по пути возникновения и усложнения многоклеточных организмов.

Вообще эволюция живого мира производит такое впечатление, как будто природа стихийно, слепо, множество раз на разных ступенях своего развития толкается в одни и те же двери по пути использования возможностей среды и при этом часто заходит в тупик, пока не выбьется «на большую дорогу».

Подойдем с этой точки зрения к усложнению и усовершенствованию организации в растительном мире. Конечно, и эти явления в эволюции происходили на основе особенностей питания и вытекающих отсюда особенностей в отношениях растений к среде.

Энгельс, со своей обычной проницательностью философа-марксиста, заместил уже упомянутую интереснейшую закономерность. Он отмечал также, что «...трубчатые водоросли (*Siphoneae*) предвосхищают ствол, стебель, корень и форму листа высших растений...»<sup>5</sup>

Раслечение тела растений на три основных специализированных органа — лист, стебель и корень — вытекает из основных особенностей питания и отношения растений к среде. И растительный мир на разных ступенях эволюции и своей организации, в разных условиях среды подходил к этому расчленению, пока не пришел к тому наиболее совершенному решению, которое мы находим у высших наземных растений.

К трубчатым водорослям *Siphoneae* или *Siphonales* относится замечательный род *Caulerpa*.<sup>6</sup> Тело этой водоросли содержит в себе протоплаз-

<sup>3</sup> В. А. Д о г е л ь . Простейшие, как совершенные организмы. Природа, № 4—6, 1935, стр. 57.

<sup>4</sup> Ф. Э н г е л ь с . Диалектика природы, 1941, стр. 249.

<sup>5</sup> Т а м ж е , стр. 247.

<sup>6</sup> В отношении приводимых далее фактов по водорослям я пользуюсь сводкой Ольтманса: F. O l t m a n n s . Morphologie und Biologie der Algen, Bd I—III. Jena, 1922—1923.

му с большим количеством ядер, но без разделения на клеточные ячейки. Возможно, что *Caulerpa* — это существо многоклеточное, но клетки его не разделены между собой оболочками. Подобные организмы получили название неклеточных. Для механической устойчивости у каулерпы есть особые перекладины-распорки, которые проходят внутри ее тела от одной его наружной стенки к другой.

У этих неклеточных организмов есть виды, которые в расчленении своего тела имеют части, поразительно напоминающие основные органы высших растений — листья, стебли и корни. У этих видов каулерпы есть нечто вроде подземного стебля — «корневища», которое ползет на морском дне в рыхлом субстрате из ила, кораллового песка и т. п. От этого корневища отходят вверх сравнительно широкие пластинчатые образования, которые напоминают собой листья и служат соответственным образом для ассимиляции углерода при помощи солнечного света. А вниз от «корневища» отходят ризоиды — разветвленные корневидные образования. При помощи этих ризоидов каулерпа обрастает частицы субстрата на дне и скрепляет их в более или менее крепкие комочки. «Корневища» каулерпы могут достигать одного метра в длину. Сплетаясь своими «корневищами», эти растения образуют обширные подводные луга.

Но этот оригинальный путь расчленения тела без разделения внутри на ячейки клеток не получил развития и оказался тупиком в эволюции растительного мира.

В различных крупных группах водорослей — зеленых, красных, бурых — до сих пор можно наблюдать разные ступени переходов от тел одноклеточных или клеточных нитей до имеющих расчленение на листо-, стебле- и корневидные образования включительно.

У водоросли *Ulothrix zonata* Ktzl. тело представляет собой нить из клеток, расположенных в один ряд. Но эти нити растут прикрепленными к субстрату, и им для прикрепления служит самая нижняя «корневая» клеточка, которая является наполовину бесцветной, гипеноидной хлорофилла. Это как бы первая зародышевая форма расчленения тела на корневидные и листовидные образования у более высоко организованных водорослей.

Гораздо дальше это расчленение пошло у красной водоросли *Delesseria*. Ее ассимилирующие органы поразительно напоминают листья. Эти органы имеют форму пластинок, в которых есть даже жилки — срединная и боковые.

Бурая водоросль — *Laminaria* всем своим телом представляет подобие листа с развитым черешком. Этот «черешок» своим нижним концом прикрепляется к субстрату при помощи выростов, действующих как присоски или зацепки. Этот «лист» и его «черешок» могут достигать крупных размеров. Так, у *Laminaria saccharina* листовая пластинка достигает в длину — 2.5—3 м, черешок — 1—1.5 м, а у *Lam. longicruris* листовая пластинка доходит до 4 м в длину и 60 см в ширину, черешок бывает длиной до 5 м.

Но у высших наземных растений расчленение их тела на лист, стебель и корень представляет для всей этой группы общее, очень постоянное и характерное явление, причем эти органы имеют известную обособленность в системе растительного организма. В качестве таких органов лист, стебель и корень у высших наземных растений подвергаются чрезвычайно разнообразным вторичным изменениям в явлениях так называемого метаморфоза. Эти изменения обеспечивают высшим наземным растениям большую гибкость, чрезвычайное богатство и разнообразие приспособлений. Сама способность к приспособлениям поднимается на более высокую ступень благодаря установившейся организации, расчленению тела на лист, корень и стебель. А у водорослей расчленение тела на листо-, стебле-

и корневидные образования — это явление частное, повторно возникавшее на различных направлениях эволюции, на их более высоких ступенях. При этом нигде это расчленение не достигло той степени обособленности и высоты строения органов, которая давала бы право причислять их к подлинным листьям, стеблям и корням. Тем не менее, весь растительный мир в своей эволюции прошел через стадию водной жизни, через стадию водорослей. И в этой стадии надо искать первые истоки для многих направлений эволюции, которые начинались уже в водной среде, но не получали в ней большого развития, а развернулись широко и достигли высоких ступеней только у наземной растительности.

Причина такого отставания водных растений по сравнению с наземными заключается в свойствах водной среды. Для нее не нужно такой высокой и сложной организации, как для жизни на суше. В самом деле, водоросли в море существуют геологический много дольше, чем высшие растения на суше, и тем не менее, водоросли — высшие из представителей явственно отстают от высших наземных растений в отношении прогресса в рассматриваемом здесь смысле. Возьмем для примера наш обыкновенный дуб и крупную бурую водоросль *Macrocystis pyrifera*. Дуб в лесу достигает высоты, при благоприятных для этого условиях, примерно до 40 м и проникает своим главным корнем в почву на глубину не менее 5 м. Таким образом слой почвы, который является непосредственной средой обитания дуба, может доходить в толщину до величины порядка 50 м. Дуб несет множество широких пластинчатых листьев, которые имеют очень большую общую поверхность испарения.

Создавая в процессе эволюции такие растительные организмы, как дуб, природа должна была преодолеть очень крупные затруднения и выработать для этого сложную и богатую систему приспособлений. В частности, нужно было обеспечить достаточным количеством воды большую испаряющую поверхность кроны у дуба. А для этого вода должна большими массами подниматься через корни из почвы вверх по стволу на значительную высоту. Вместе с водой надо было доставлять из почвы к листьям и минеральные питательные вещества.

Во взаимной связи со всем этим находилось развитие под землей мощной корневой системы, которую надо было обеспечить большим количеством готовой органической пищи из листьев.

Углекислый газ для своего питания листья дуба получают из воздуха. Этот газ должен проникать внутрь листа к его ассимилирующим клеткам, но так, чтобы при этом листьям не грозило высыхание. Это достигается при помощи покрова — кожицы листьев и, вместе с тем, при помощи сложного строения и сложных реакций открывания и закрывания устьиц.

Стволу дуба приходится удовлетворять большим механическим требованиям вследствие нагрузки ветвями и листьями и действия ветра. Ствол у наиболее старых деревьев в свободном стоянии достигает в толщину до 4 м.

*Macrocystis pyrifera*, по утверждению Ольтманса, принадлежит к наиболее замечательным из всех морских водорослей. Она как бы за jakiжается на дне моря к камням, раковинам и т. д. при помощи многочисленных присосок. Тело ее достигает в длину 50—60 м и имеет очень гибкий «ствол» всего только в 5—11 мм толщиной. На «стволе» расположены плоские листовидные образования длиной до 1,5 м и шириной до 19 см. В своем основании эти «листья» имеют большие пузыревидные вздутия, которые поддерживают массивное тело *Macrocystis* в плавающем состоянии. Таким образом *Macrocystis pyrifera* — тоже крупный растительный организм. Но в отношении к нему природе не приходилось преодолевать таких трудностей, как в отношении дуба. Водоросль *Macrocystis* живет

погруженной в воду и всасывает ее всем своим телом. Углекислый газ и другие минеральные питательные вещества также могут всасываться перерабатывающими их клетками прямо из окружающей водной среды.

Таким образом отпадает необходимость поднимать и проводить на значительную высоту большие количества воды и, вместе с ней, минеральную пищу из почвы. Отпадает задача снабжать листья углекислым газом из воздуха и так, чтобы им не грозила опасность высыхания. Отпадает потребность в развитии богатой корневой системы для снабжения надземных органов растений водой и минеральной пищей. Корневидным образованиям приходится выполнять только узкую задачу закоривания растений на морском дне. Требования к механической устойчивости сильно снижены, так как тело *Macrocystis pyrifera* поддерживается самой водой в плавающем состоянии при помощи специальных плавательных пузырей.

У водорослей в полосе прибоя осуществляются специальные механические задачи — крепко закориваться на морском дне и быть устойчивыми в своем теле против разрыва под действием волн.

Для лучшего усвоения углекислого газа из водной среды важно, чтобы возможно большее количество ассимилирующих клеток непосредственно соприкасалось с этой средой. Такое соприкосновение может достигаться не только пластинчатой формой ассимилирующих органов, но и расщеплением их на тонкие волосовидные нити, омываемые со всех сторон водой. И эта вторая форма также широко распространена у водорослей.

Замечательно, что когда высшие покрытосеменные растения приспособляются вторично к жизни погруженными в воду, то их тело испытывает соответствующее более или менее значительное упрощение, которое представляет как бы некоторый шаг назад, к водорослям. Может исчезать корень. Листья лишаются устьиц и принимают характер тонких мало дифференцированных внутри пластинок или оказываются расщепленными на многочисленные волосовидные долики. Конкретные примеры этих явлений приводятся далее.

Малая обособленность листо-, стебле- и корневидных образований у водорослей доказывается еще и тем, что можно при помощи воздействия условий среды на опыте в процессе индивидуального развития растений одно такое образование превращать в другое.

Так, *Bryopsis* относится к той же группе трубчатых водорослей, что и описанная мною выше *Caulerpa*. У водоросли *Bryopsis* ее неклеточное тело с общей внутренней полостью имеет внизу подобие корневища с корневидными выростами — ризоидами. От «корневища» поднимаются стволики, которые в своей верхней части напоминают перистый лист. Если такое растениеце *Bryopsis* посадить в перевернутом положении верхушкой зеленого перистого «листа» в песок, то долики на верхушке этого листа, попавшие в условия затенения, начинают расти дальше как ризоиды. А долики над песком загибаются вверх, к свету. Удавалось и обратное превращение ризоидов в стволики с перистым «листом». Таким образом у *Bryopsis* происходит в его неклеточном теле непосредственное превращение одного органа этого тела в другой.

У разных водорослей установлено на опыте образование ризоидов под влиянием затенения и превращения их в зеленые ассимилирующие органы на свету. Обратно ризоидам ведут себя в отношении света и темноты волоски у водорослей. Яркий свет чрезвычайно усиливает образование волосков, а затемнение, напротив, приводит к их исчезновению. Ольтманн в культуре вызывал обильное образование волосков у бурой водоросли

*Fucus* и у красных водорослей *Rhodomela* и *Polysiphonia*, когда ставил сосуд с ними на солнечное окно. А под влиянием затенения у тех же экземпляров водорослей при дальнейшем развитии их волоски исчезали.

Этот пример для нас очень важен, потому что он показывает, как глубоко в прошлое уходят истоки некоторых реакций растений на воздействие среды. В условиях сильного солнечного освещения и большой сухости имеют широкое распространение высшие покрытосеменные растения с обильным покровом из волосков на своих листьях. Мы видели, что способность к образованию волосков под влиянием сильного солнечного света получила большое развитие уже у водорослей, причем здесь она носит еще очень гибкий характер. Именно, в зависимости от условий освещения количество волосков колеблется от большого их обилия до полного исчезновения.

У высших покрытосеменных наземных растений на отдельных ветвях эволюции сильная волосистость или отсутствие волосков стали относительно постоянным и значительно менее гибким признаком. При этом, как общее правило волосистость свойственна растениям очень солнечных, сухих местообитаний, а отсутствие или слабое развитие волосков — растениям местообитаний лесных, затененных.

Нет сомнения, что эти явления имеют общий исток с указанной раньше способностью водорослей образовывать волоски в сильно колеблющемся количестве, вплоть до их отсутствия, в зависимости от условий освещения.

Это направление эволюции у водорослей в сторону листо-, стебле- и корневидных образований вообще не является единственным в этой группе организмов. Оно характерно только для водорослей, которые живут прикрепленными к морскому дну. Но есть водоросли, которые пошли по пути приспособления к жизни в свободном, взвешенном состоянии в верхних слоях воды, на открытом просторе океанов и морей, а также в озерах и реках. В этих условиях существует своеобразный мир очень мелких, частью микроскопических существ — простейших животных, раков, водорослей и т. д., которому дают общее название планктона.

Водоросли планктона являются одноклеточными или представляют собой колонии клеток и часто снабжены оригинальными приспособлениями, чтобы удерживаться в плавающем, взвешенном состоянии, не падать на дно. В качестве таких приспособлений могут служить выросты, увеличивающие поверхность организма.

Группа водорослей и сейчас развертывает перед нами богатую картину того, по каким путям и ступеням происходила эволюция в растительном мире от одноклеточных существ через клеточные колонии к многоклеточным организмам. Вместе с тем, у водорослей, в разных рядах их эволюции, можно наблюдать все последовательные ступени в специализации половых клеток, или гамет.

На начальном этапе обе сливающиеся клетки — мужская и женская — совсем или почти не отличаются друг от друга по своему внешнему виду и имеют характер живых существ, способных к известной самостоятельной жизни. Так например, у водоросли *Ulothrix* обе сливающиеся между собой гаметы одинаковы по своей внешности, содержат в себе хлорофилл, имеют клеточный орган — красный глазок, способны плавать в воде при помощи жгутиков. На конечном этапе эволюции женская клетка приобретает характер грузного, неподвижного яйца, мужская — мелкого подвижного живчика (например, у водорослей *Volvox*, *Fucus*).

Приспособленность полового процесса у растений к условиям водной среды еще долго имела свое последействие у высших растений, которые перешли к наземному образу жизни.

Эволюция растительного мира сначала проходила в водной среде. И этот крупный этап эволюции оставил свое разнообразное и глубокое последствие в следующем этапе эволюции растительного мира на суше. Более высоко организованные водные растения стали выходить на сушу очень давно, уже в конце силурийской эпохи. На суше растительному миру пришлось иметь дело с большими трудностями. В их преодолении осложнялась, совершенствовалась и поднималась на более высокую ступень и организация растений и, вместе с тем, их способность лучше использовать окружающую среду при помощи сложной системы реакций. Основная трудность в области вегетативной жизни заключалась в том, чтобы разрешить противоречие между увеличением поверхности листьев для большего поглощения солнечного света — углекислого газа, с одной стороны, и опасностью чрезмерного увеличения потери воды — с другой. На этом пути высшие наземные растения в своей эволюции дошли до образования деревьев, гигантов с богатой листвой, и даже выработали разнообразные типы растительных организмов, приспособленные к жизни в пустынях.

Покойный московский ботаник М. И. Голенкин в своей интересной работе «Победители в жизненной борьбе» развивает мысль, что при выяснении причин и путей эволюции растений явно недооценивалось значение вегетативных органов. Свою работу М. И. Голенкин посвящает выяснению того, почему в средине меловой эпохи сравнительно быстро появились и получили широкое распространение сразу представители многих семейств высших покрытосеменных растений. Основную причину этого явления М. И. Голенкин видит в том, что на соответствующих частях земли существенно улучшились условия солнечного освещения, и покрытосеменные лучше выносили и использовали этот усиленный приток солнечной энергии.

Нет сомнения, что эволюция вышедших на сушу высокоорганизованных водных растений шла в значительной мере именно по пути более полного усвоения солнечной энергии для процесса ассимиляции углерода и преодоления связанных с этим трудностей обеспечения водой. При этом, несомненно, происходил общий прогресс растительного мира в указанном отношении. И вне связи с этим общим прогрессом нельзя понять и дать правильную оценку явлениям прогресса или регресса при возникновении отдельных видов растений.

В главе VII рассматривается тип тропических дождевых лесов, который, как мы уже отмечали, характеризуется максимальной биологической насыщенностью. Для этого типа лесов характерно обилие лиан и эпифитов. Взятые сами по себе, лианы и эпифиты могут быть рассматриваемы как явления регressive, потому что эти растения узко специализированы в отношении условий своей жизни и сильно зависят от других растений. Но в отношении всего типа тропического дождевого леса лианы и эпифиты представляют явление прогрессивное, так как они увеличивают биологическую насыщенность этого леса и его общую способность поглощать и накапливать солнечную энергию, увеличивают общее накопление его растительной массы.

Первые более высоко организованные водные растения, вышедшие на сушу, были еще очень мало к ней приспособлены. И поэтому суша для этих растений даже там, где она была заболочена, представляла по условиям существования некоторое подобие пустыни. Такими первенцами высших растений, вышедших на сушу, считаются псилофиты. Они представляют собой начальный этап развития большой группы папоротникообразных растений и появляются в глубокой геологической древности, в отложениях конца силурийской и, потом, девонской эпохи.

Мы рассмотрим из этих древнейших псилофитов замечательное растение *Rhynia*, найденное в Шотландии.

Есть рисунки, на которых представлено тело этой *Rhynia*<sup>7</sup> в реставрированном виде. По существу ее тело надо еще называть, как и тело водорослей, словищем, так как в нем нет настоящего расчленения на листья, стебли и корни. Но уже намечается характерная для наземных растений резкая противоположность между нижними органами, находящимися в земле, и верхними — на воздухе.

Ископаемые растения *Rhynia* были найдены в вертикальном положении, как они поднимались над древней поверхностью торфа. Внизу у них располагались горизонтальные оси с группами одноклеточных волосков — ризоидов, заменивших корни; кверху поднимались оси, которые своими конечными разветвлениями служили для ассимиляции и частью на верхушках заканчивались спорангиями. Ветвление было древнего типа — вильчатое.

Простому расчленению тела соответствовала и простота анатомического строения. В середине осей по их длине проходил цилиндрический столбик, или «стеля», с проводящими элементами, имеющими примитивный характер. Внутри «стели» расположены трахеиды, по которым проводится вода и сырая минеральная пища; у другого вида *Rhynia*, найденного вместе с видом, описанным выше, в трахеидах сохранились утолщения в виде колец, иногда связанных между собой. Вокруг трахеид находился луб, служащий для проведения готовой органической пищи. Он состоял из удлиненных клеток с косыми перегородками на концах. Ситовидного продырявливания в этих перегородках заметить не удалось. На поверхности осей была хорошо выраженная кожница с толстой кутикулой и сравнительно малым количеством устьиц. Под кожицеей в коре находилась гиподерма из широких клеток в 1—4 слоя, а глубже — несомненная ассимиляционная ткань с округленными клетками и межклеточными промежутками. Эти внутренние межклеточные полости связаны с отверстиями устьиц. Устьица простого строения.

Таков этот замечательный примитив высших растений на суще. Рост их еще маленький. Длина воздушных побегов у *Rhynia major* приблизительно 40—50 см, у другого вида (*Rh. Gwynne — Vaughan*) — всего 15—20 см. При большой высоте в условиях суши растения должны иметь в своем строении сложные приспособления для обеспечения себя достаточным количеством воды. А эти приспособления могли возникнуть лишь в результате продолжительной эволюции.

У древних псилофитов есть устьица и примитивные элементы для проведения воды и сырой минеральной пищи — трахеиды с кольчатыми утолщениями, намечается расчленение тела на листья, стебли и корни. Для *Rhynia* указывается толстая кутикула на кожице у ее воздушных побегов. Это вовсе не значит, что данное растение существовало в условиях большой сухости. Это только признак недостаточного совершенства организма в отношении обеспечения себя водой и, в частности, еще слабого развития системы элементов, поглощающих воду. Характерно, что кожница на корневищах у *Rhynia* не имеет отложений кутикулы, а также и устьиц.

Толстая кутикула среди современной флоры особенно характерна для листьев растений, которым грозит повышенная опасность высыхания. Например, толстая кутикула свойственна плотным кожистым листьям

<sup>7</sup> При дальнейшем описании я пользуюсь главным образом книгой: М. Нігтег. Handbuch der Paläobotanik, Bd I. München u. Berlin, 1927, S. 149 folg.

вечнозеленых древесных пород Средиземноморской области, как пробковый дуб, маслина.

В Шотландии в слоях того же геологического возраста встречаются еще другие псилофиты. Мы коснемся из них родов *Hornea* и *Asteroxylon*. У псилофита *Hornea* каждый воздушный побег поднимается вверх из клубня лапчатой формы с ризоидами. В корневище такие клубни вырастают один из другого и нанизываются друг за другом целой цепочкой. В клубнях в межклеточных полостях обнаружены грибные нити. Вероятно, это зародыш так называемых «микориз» — грибокорней (о них см. подробнее дальше, в VIII главе). У псилофита *Asteroxylon* воздушные побеги усажены маленькими чешуевидными выростами, которые представляют собой примитивные листья. Они лишены проводящего пучка, веточки которого доходят только до их основания. Эти примитивные листья состоят из внутренней ассимилирующей паренхимы и кожицы с многочисленными устьицами. На «корневищах» у *Asteroxylon* ризоидов нет, и вместо них отходят книзу разветвления, напоминающие собой корни. Между «корневищами» и воздушными побегами есть промежуточная область, где «листья» расположены реже и постепенно книзу уменьшаются, как бы сходя на нет.

На примере рассмотренных псилофитов мы видим, к какой глубокой геологической древности восходят способности растений образовывать толстую кутикулу, устьица, зачаточные листья, корневые клубни, микоризы. Это относится также ко многим другим способностям и, конечно, вместе с тем к соответствующим приспособительным реакциям высших наземных растений. Зародыши корневых клубней и грибокорней — микориза появились раньше, чем возникли настоящие корни. Возможно, что вообще клубни у наземных более высоко организованных растений возникли первоначально в результате реакции соответствующего растения на поражение грибными нитями. Впрочем, как я старался показать выше, многие способности и реакции высших наземных растений уходят в геологическую глубину времен еще дальше, в первоначальный водный этап эволюции растительного мира.

М. И. Голенин в упомянутой мною работе обращает внимание на резко различную пластичность вегетативных органов тела и, в частности, листьев у групп высших наземных растений различной геологической древности. Очень мала эта пластичность у папоротникообразных и голосеменных растений и, наоборот, очень богата у покрытосеменных. Какое большое сравнительно однообразие господствует в форме листьев у папоротников и хвойных! У хвойных листья мелкие, простые, нерасчлененные — в виде игол или чешуй. В иглах наших обыкновенных хвойных — сосны, ели — стенки клеток кожицы имеют в себе мощные кутикулярные отложения. И вообще эти листья обнаруживают сильную приспособленность к защите от высыхания. Это вытекает из необходимости предохранять хвою от зимнего испарения в то время, когда подача воды из почвы к листьям остановлена.

Но эти приспособления, так же как малые размеры и игловидная или чешуевидная форма листьев у хвойных, есть вместе с тем наследие прошлого, отпечаток общего относительно более низкого уровня их организации. Корни и стволы у хвойных еще не достигли хорошего приспособления для всасывания и подъема вверх на значительную высоту достаточно больших количеств воды. В частности, в стволах у хвойных для пронесения воды служат только относительно короткие клетки — трахеиды, а не длинные сквозные трубки — цепочки клеток — сосуды, значительно более приспособленные для быстрого передвижения воды на дальние расстояния. Трахеиды у сосны имеют в длину (по Шатерниковой) 1.9—3.4 мм,

а у дуба нередки сосуды длиной примерно в 2 м. В первом случае ток воды через каждые 1.9—3.4 мм встречает некоторое препятствие в виде поперечной перегородки, во втором — только через 2 м.

Весенние трахеиды сосны, с более крупной полостью для проведения воды, имеют в диаметре 0.038 мм, в том числе на самую полость приходится 0.032 мм (по Мелехову, с некоторым округлением). А более крупные сосуды у дуба заметны уже для невооруженного глаза, и поперечник у них 0.2—0.3 мм.<sup>8</sup>

Все эти данные свидетельствуют о том, что сопротивление для движения тока воды по древесине у сосны должно быть значительно больше, чем у дуба. Это доказывается и прямыми опытами. Губер на основании таких опытов приходит к выводу, что сопротивление на каждый метр длины в стволе лиственных древесных пород составляет в среднем 0.3 атмосферы, а в стволе хвойных — 0.7 атмосферы.<sup>9</sup>

У покрытосеменных растений вегетативные органы их тела, в особенности листья, показывают в общем огромное разнообразие в своих приспособлениях к среде и различным жизненным функциям. Это разнообразие кажется неисчислимым. В частности, в отношении разнообразия функций можно указать на листья-ловушки у насекомоядных растений, листья-резервуары для собирания воды у эпифитов, листья в цветах на службе органов оплодотворения, сочные листья-чешуи — хранилища запасных питательных веществ в луковицах, листья-колючки, листья-усики и т. д.

Но и там, где листья выполняют свою основную функцию — усвоение углерода при помощи солнечного света, они также представляют огромное разнообразие в величине, форме, строении и вообще в своих приспособлениях к самым различным условиям жизни. Эту основную функцию листья осуществляют в пустынях и воде, в тропическом дождевом лесу и на границе жизни у вечного снега в горах или Арктике, в глубокой тени леса и при очень интенсивном солнечном освещении. У пустынных растений их зеленые ассимилирующие листья представляют собой нередко лишь небольшие чешуйки или даже вовсе исчезают, и тогда функция ассимиляции переносится на стеблевые части. А у пальм их характерные крупные зеленые листья могут достигать большой длины.

Очень большое разнообразие приспособлений обнаруживают покрытосеменные и в других своих органах, или, точнее, во всем своем теле. И эта способность позволила покрытосеменным растениям расселиться по всей поверхности земли, до крайних пределов растительной жизни, и на значительно большей части этой поверхности занять господствующее положение. Только местами покрытосеменные оказались в известном подчинении, например в хвойных лесах или на моховых сфагновых болотах. Покрытосеменные растения, пройдя через условия суши, вторично перешли в водную среду — в пресные и морские воды, до той глубины, куда проникает достаточное количество солнечного света.

М. И. Голепкин подчеркивает, что для покрытосеменных растений характерно огромное разнообразие не только в форме и строении, но и в органических веществах, химических продуктах их жизнеобмена. Несомненно, что приспособительные реакции в этой высшей группе растений поднялись на более высокую ступень совершенства в смысле своей слож-

<sup>8</sup> См. Вани и. Древесиноведение. Гослестехиздат, стр. 32—33. G. Н a b e g l a n d t. Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig, 1909, S. 297. И. П. Бородин. Курс анатомии растений. 5-е изд., Сельхозгиз, 1938, стр. 179.

<sup>9</sup> B. H u b e r. Der Wasserhaushalt der Pflanzen. Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Bd VI, N. 2, S. 1120.

ности, тонкой дифференцированности и более активного использования материальных ресурсов окружающей среды.

Получается такое впечатление, как будто природа растения пробила, наконец, широкую брешь в толстой стене и через эту брешь сравнительно очень быстро и чрезвычайно широко разлилась во множество гибких приспособлений по всему земному шару. Это явление стало возможным на основе более высокой организации, которой достигла природа в покрытосеменных растениях. Но где в этой организации та основная причина, благодаря которой покрытосеменные растения в своей эволюции могли обнаружить такое разнообразие, силу и гибкость в своих приспособлениях?

Я присоединяюсь к мысли М. И. Голенкина, согласно которой покрытосеменные растения завоевали землю благодаря своей способности лучше использовать солнечную энергию для усвоения углерода.

Но я продолжаю эту мысль дальше. Покрытосеменные растения поднялись на гораздо более высокую ступень в разрешении основного внутреннего противоречия, которое существует в наземном растительном организме более высокого типа. Это противоречие между интересами более полного усвоения солнечной энергии и углекислого газа, с одной стороны, и трудностями достаточного водоснабжения ассимилирующей листовой массы — с другой. Упомянутые трудности у покрытосеменных растений разрешены на более высоком уровне благодаря лучшему развитию всей системы — всасывающей, проводящей и распределяющей воду. Раньше уже упоминалось, что древесина у лиственных древесных пород представляет гораздо меньше сопротивления для проведения воды, чем у хвойных.

А вот некоторая иллюстрация в отношении системы, распределяющей воду в листьях, по данным моей лаборатории.

Э. Ф. Келлер задалась вопросом, до каких количественных показателей может подниматься сеть жилок, подающих воду в листья, у папоротников с наиболее сухих солнечных местообитаний. Христ в своей книге «География папоротников» посвящает целую главу таким папоротникам-ксерофитам с указанных местообитаний. Он различает среди них два главных типа — тип *Cheilanthes* и тип *Elaphoglossum*.

Э. Ф. Келлер приводит цифры общей длины жилок на единицу площади листа для разных видов папоротников с влажных тенистых и сухих солнечных местообитаний (в том числе для одного вида *Cheilanthes*).

К первой группе относятся в приводимой далее таблице:

*Hymenophyllum radicans* — взят из папоротниковой оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде.

*Struthiopteris filicastrum* All. — в сыром тенистом ольшаннике около г. Воронежа, в долине реки того же имени.

*Cystopteris fragilis* Bernh. — в тенистом дубовом лесу около г. Воронежа.

К второй группе:

*Cheilanthes argentea* Knze. — по гербарным экземплярам из Италии и Далмации, растение скал.

*Pteridium aquilinum* Kuhn. — сухая опушка леса на песчаной почве около г. Воронежа.

Для сравнения мною приводятся соответствующие данные в отношении двух двудольных покрытосеменных растений (также из работы Э. Ф. Келлера).<sup>10</sup>

<sup>10</sup> Э. Ф. Келлер. Длина жилок и число устьиц на единицу площади листа как экологический признак. Сб. «Растение и среда». Изд. АН СССР, М.—Л., 1940.

*Asperula odorata* L.— в тенистом дубовом лесу около г. Воронежа.  
*Rosa persica* Michx.— в глинистой пустыне вблизи станции Арысь  
 в Узбекистане.

Таблица 9

Сравнительная длина жилок у двух групп папоротников  
 и покрытосеменных

Растения	Общая длина жилок (в мм) на 1 кв. см площади листа
<b>Папоротники</b>	
1 - я группа:	
<i>Hymenophyllum radicans</i> . . . . .	125
<i>Struthiopteris silicastrum</i> . . . . .	180
<i>Cystopteris fragilis</i> . . . . .	254
2 - я группа:	
<i>Cheilanthes argentea</i> . . . . .	226
<i>Pteridium aquilinum</i> . . . . .	303
<b>Покрытосеменные</b>	
1 - я группа:	
<i>Asperula odorata</i> . . . . .	312
2 - я группа:	
<i>Rosa persica</i> . . . . .	3128

Из табл. 9 видно, что в пустынных условиях общая длина жилок\* в листьях у покрытосеменных растений может достигать огромной величины, более 3 м на 1 кв. см листовой площади.

Но так как покрытосеменные растения поднялись на гораздо более высокую ступень в отношении водоснабжения своей зеленою ассимилирующей листовой массы, то это дало основу для огромного разнообразия в решении этого вопроса применительно к отдельным конкретным задачам.

Приведенный в таблице персидский шиповник в пустынных условиях имеет сеть проводящих воду жилок общей длиной более 3 м на 1 кв. см листовой поверхности. А у таких покрытосеменных растений, как *Helodea canadensis*, *Vallisneria spiralis*, которые живут погруженными в воду, элементы, проводящие воду, в их листьях вообще не развиты. В тропическом дождевом лесу листья на верхушках более высоких деревьев под действием прямых солнечных лучей попадают в условия значительной засухи. Этим листьям нехватает воды. А внутри листа испарение у растений, особенно ночью, настолько бывает подавлено, что при помощи своей мощной поглощающей и проводящей воду системы деревья через свои листья выделяют избыток воды в виде множества капелек. В лесу тогда идет своего рода физиологический дождь, который производится самими растениями.

При выходе более высоко организованных водных растений на сушу половой процесс в известных направлениях эволюции оказался более консервативным, чем вегетативная жизнь растений. Так было, например, в том направлении, которое привело к образованию современных папоротников. У этих папоротников различают два поколения — бесполое и

половое. Бесполое поколение выражено сравнительно мощно и представляет собой то, что нам хорошо знакомо под именем папоротника. У наших обыкновенных лесных папоротников это поколение имеет хорошо выраженный подземный стебель — корневище, от которого вверх отходит пучок крупных перистых листьев, а вниз — корни. Во влажных тропиках и субтропиках до сих пор сохранились древовидные папоротники, которые в прежние геологические эпохи имели на земле значительно большее распространение. У этих папоротников есть развитой надземный ствол, который наверху увенчан пучком крупных перистых листьев.

Таково бесполое поколение у папоротников. На нем образуется множество спор, которые служат для размножения и распространения через воздушную среду.

А из спор вырастает половое поколение папоротников. Оно представляет собой маленькую простую пластинку — слоевище, на котором образуются половые органы: материнские — архегонии и отцовские — антеридии. Оплодотворение происходит через водную среду. Достаточно бывает капли воды, чтобы сперматозоид, обладающий способностью плавать в ней при помощи ресничек, мог достичь архегония, в котором находится материнская клетка, или яйцо.

Таким образом эта группа папоротников в своем процессе оплодотворения не оторвалась окончательно от водной среды и стала благодаря этому одному из тупиков эволюции, уступив свое место другим группам, более приспособленным к жизни на суше. Вместе с тем в группе папоротников уже в очень далекой геологической древности выделилось другое эволюционное направление — так называемых семенных папоротников. У них половое поколение не оторвалось от бесполого, и благодаря этому процесс оплодотворения вступил на путь лучшего приспособления к наземному образу жизни. Из этих семенных папоротников при дальнейшей эволюции возникли семенные растения, высшие представители которых — покрытосеменные — стали настоящими завоевателями суши.

Характерно, что среди голосеменных растений у некоторых саговниковых и у *Ginkgo* обнаружены живчики с органами движения для плавания в воде — ресничками. Это остаток прежних приспособлений к оплодотворению в условиях водной среды.

Своеобразный тупик в развитии растительного мира представляют также мхи. Это попытка природы соединить в одном организме органы питания и, в частности, листья для наземной жизни и половые органы, рассчитанные на оплодотворение через воду. Но эта попытка привела лишь к возникновению карликовых растений со слабой в общем дифференцировкой. Возможно, что именно труднопреодолимая связь полового процесса с водной средой задерживала у мхов развитие вегетативных органов.

Среди покрытосеменных растений некоторые вторично приспособились к жизни в воде. И у этих растений половой процесс также оказался более консервативным. У многих таких покрытосеменных растений, вегетативные органы которых приспособлены целиком к водной среде, процесс оплодотворения происходит все же на воздухе, и это достигается порой при помощи сложной системы приспособления. Например, у *Vallisneria spiralis* L. женские цветы выставляются для этого на поверхность воды при помощи длинных ножек, мужские цветы отрываются и всплывают туда же. А после опыления будущий плод для созревания снова утаскивается той же ножкой опять в воду.

Только у сравнительно немногих покрытосеменных растений, которые своими вегетативными органами погружены в воду, и весь процесс оплодотворения совершается под водой. Сюда относится, например, из пресно-

водных растений роголистник (*Ceratophyllum*) и из морских — морская трава (*Zostera*). У этих растений пыльца переносится водой.

Покрытосеменные растения имеют еще другие преимущества, которые помогли им занять господствующее положение в современном растительном мире.

Из этих преимуществ отметим следующие:

1. При помощи разнообразной системы приспособлений решен вопрос относительно обеспечения перекрестного оплодотворения в условиях суши. В частности, главными посредниками для перекрестного опыления служат ветер и насекомые, а иногда даже птицы и летучие мыши.

2. Новые молодые растенята — зародыши в семенах образуются непосредственно на материнском растении под защитой покровов завязи и плода. Эти зародыши снабжаются на первое время своего развития запасами соответствующей органической пищи.

3. Плоды и семена обладают большим разнообразием приспособлений для своего распространения в условиях суши.

Подводя итоги изложенному в данной главе, необходимо особенно подчеркнуть следующее.

Эволюция растительного мира достигла наиболее высоких своих ступеней в группе покрытосеменных растений. Эта группа, начиная с середины меловой эпохи, приобрела господствующее положение на земной суше и достигла огромного видового богатства и разнообразия. Число всех видов растений, ныне существующих на земле, составляет приблизительно 500 000, и из них примерно 250 000, или половина, приходится на покрытосеменных.

Покрытосеменные растения приобрели господствующее положение благодаря тому, что были в состоянии более полно использовать для своего роста, питания и размножения все материальные ресурсы, существующие на земной поверхности. Такое использование стало возможным благодаря более высокой организации и связанной с ней большой гибкости приспособлений.

При этом главное значение имели следующие особенности у покрытосеменных растений:

1. Большого обособления и относительной самостоятельности достигли у них основные органы тела — лист, стебель, корень.

2. На более высоком уровне разрешалось главное противоречие в эволюции наземных растений. Это противоречие между увеличением ассимилирующей листовой поверхности для лучшего усвоения солнечного света и углекислого газа, с одной стороны, и опасностью чрезмерной потери воды и высыхания — с другой. Более совершенному разрешению этого противоречия сильно способствовало соответствующее развитие системы — всасывающей, проводящей и распределяющей воду.

3. Не только в своей вегетативной жизни, но и в органах своего полового воспроизведения и размножения покрытосеменные растения в самом своем типе освободились от водной среды.

4. В основе огромного разнообразия приспособительных форм и особенностей организации у покрытосеменных растений действует, несомненно, и большое богатство более тонких и дифференцированных приспособительных реакций. Самые способы приспособления стали значительно активнее; при смене пассивного подчинения условиям среды усилилось использование этих условий в интересах индивидуального развития растений.

При рассмотрении и оценке прогресса или регресса у отдельных видов покрытосеменных растений нельзя отрываться от общего прогресса

всей этой группы и всего растительного мира в его естественных сочетаниях — фитоценозах, населяющих землю.

Можно сказать, что растительный мир, и, в частности, вся группа покрытосеменных растений в целом достигли в этих сочетаниях большого прогресса в смысле использования материальных ресурсов окружающей среды. Покрытосеменные растения проникли в самые разнообразные природные области земли, вплоть до крайних пределов жизни в пустыне, Арктике, на высотах альпийских гор. Покрытосеменные растения образовали сочетания — фитоценозы с огромной биологической проницаемостью и насыщенностью и с очень большой продукцией растительной массы. Пройдя через суровую школу суши, некоторые представители покрытосеменных растений вторично приспособились к жизни в воде, пресной и морской.

Великая космическая роль, которую осуществляет растительный мир на поверхности земли в современную эпоху, достигла высокого уровня именно благодаря покрытосеменным растениям. По М. И. Голенкину, человечество использует из растительного мира для своих целей около 23 000 видов, и из них 20 000 видов приходится на покрытосеменные. Основная пища человека и его домашних животных прямо или косвенно происходит от покрытосеменных растений.

Но, среди отдельных видов покрытосеменных растений, мы нередко встречаемся с узкой специализацией приспособления, с узкой зависимостью их от других растений или животных.

Вот почему к явлениям прогресса в растительном мире, как уже было мною отмечено, следует подходить диалектически — по Энгельсу.

## *Глава V*

### **ОПЫТЫ С ОСЕННЕ-ВЕСЕННИМИ ЭФЕМЕРАМИ ПУСТЫНИ**

В этих опытах я использовал теорию стадийного развития растений Т. Д. Лысенко и потому считаю необходимым предпослать изложению своих опытов несколько общих замечаний о значении этой теории в проблеме эволюции растений.

Какую наиболее общую закономерность должна искать и выявлять наука о жизни — биология? Это — закономерность, которая охватывает эволюционное и индивидуальное развитие живого существа в тесной взаимной обусловленности обоих видов развития.

Именно, индивидуальное развитие строится на основе предшествующей эволюции, и, в свою очередь, из него органически, закономерно вытекает последующая эволюция, или, иными словами, индивидуальное развитие совершается через эволюционное и наоборот.

Наиболее общую закономерность в биологии установила теория Дарвина. В этой теории главное внимание было обращено на эволюционное развитие. Но она давала необходимую основу и для выяснения закономерностей индивидуального развития растений. Однако закономерности этого последнего долго оставались невскрытыми. Накоплялись обильные формальные описания различных внешних проявлений рассматриваемого развития. Было сделано много частных наблюдений, опытов и выводов, неувязанных с общей теорией. Теперь такая теория явилась. Это теория стадийного развития растений Т. Д. Лысенко. Она выросла из больших работ по овладению растениями и переделке их наследственной природы — работ, развернувшихся в нашей советской стране для повышения продуктивности социалистического сельского хозяйства.

Теория стадийного развития растений представляет собой продолжение и развитие дарвинизма в новых условиях, при социализме.

Правда, теория стадийного развития пока разработана конкретно только для сравнительно небольшой группы озимых и яровых культурных растений, и только для первых двух стадий. Но уже сейчас ясно, что в этой теории мы имеем значительно более широкую биологическую закономерность, которая является большой движущей и направляющей силой в понимании растений и переделке их жизни и наследственной природы.

В частности, Т. Д. Лысенко удалось при помощи соответствующего воспитания в течение небольшого количества поколений переделать озимую пшеницу Кооператорку и озимую рожь Таращансскую из озимых растений в яровые. Позднее в этом направлении достигнуты новые большие успехи. Т. Д. Лысенко и его сотрудники доказали следующее: всего

в течение двух-трех поколений из любого озимого сорта можно при помощи воспитания получить яровой или обратно: из любого ярового сорта — озимый. Эти факты и выводы имеют огромную принципиальную важность. Из них мы убеждаемся в следующем.

От воздействия условий среды и способов воспитания изменяется наследственная природа растений. И, в частности, зная закономерности индивидуального развития растений, можно при помощи изменения этого развития улучшать наследственную природу растений и направлено в интересах человека.

Учение Мичурина — Лысенко проливает новый глубокий свет на ранние фазы развития растений.

Раньше эмбриональные (зародышевые) ткани растений рассматривались преимущественно с внешней, морфологической стороны, как ткани, еще не определившиеся. Теперь выясняется, что в этих тканях идут интенсивные жизненные процессы, которыми относительно задолго вперед определяется весь дальнейший путь развития растения.

Оказывается, что растения в молодом возрасте, на ранних стадиях своего развития, обладают особенной гибкостью в приспособлении к новым условиям жизни и особенно податливы к изменению своей наследственной природы под влиянием методов воспитания. И это подтверждается следующим явлением, на которое я уже указывал и которое встречается в растительном мире, можно сказать, на каждом шагу. Если взрослое растение перенести в резко отличные условия жизни, то оно обыкновенно реагирует на это отмиранием старых побегов и образованием новых. Растения таким образом приспособляются к новым условиям жизни через молодые побеги. И это ставит перед нами для исследования новые вопросы большого принципиального значения. В частности, например, встает вопрос, как взрослые органы растения влияют на его эмбриональные части. В чем здесь дело, показывает следующий пример.

В кроне одного и того же дерева световые и теневые листья бывают более или менее резко различны между собой по своему анатомическому строению. Зависимость этих отличий от условий освещения несомненна. Но если почку на ветке, которая была раньше в тени, заставить развиваться на свету, она дает все же листья теневого типа. Повидимому, эмбриональные ткани в этой почке уже получили раньше соответствующую «зарядку» от взрослых листьев теневого типа.

С другой стороны, за последнее время все больше начинает выясняться, как велико влияние, которое можно оказывать на все дальнейшее индивидуальное развитие растений при помощи воздействия на их семена и молодые проростки. В ряду соответствующих явлений следует отметить различные способы закалки растений против морозов, засухи, сильного почвенного засоления. Но особенно велико могущество, которое дает в этом отношении теория стадийного развития растений. Явления так называемого фотопериодизма нашли свое место в теории стадийного развития Т. Д. Лысенко как вторая, световая стадия.

Вот что писал Мацков в отношении изменений, которые можно вызвать у растений таким простым приемом, как укорочение или удлинение светлого или темного периода суток.

Искусный ботаник-экспериментатор, по своему усмотрению, может теперь очень легко получать плодоносящие и неплодоносящие растения, карликовые и гигантские формы, прикорневые розетки и высоко поднимающиеся стебли одного и того же вида. Он может добиться клубневосков без клубней, а растения, обычно не образующие последних, может заставить их производить. Искусственно изменения длину дня, экспери-

ментатор, по своему желанию, изменяет пол растения, однолетники превращает в многолетники и наоборот; прямостоячие формы растения заставляет стлаться по земле, а стелящиеся — давать вертикальный рост стебля, невзрачным клейстогамным цветам он дает окраску и аромат, у деревьев задерживает осеннее опадение листьев и вызывает раскрытие покоящихся почек; наконец, он изменяет внутреннее анатомическое строение и химический состав растений.

Лишь в 1920 г. явления фотопериодизма были открыты Гарнером и Аллардом.<sup>1</sup> Началом создания теории стадийного развития надо считать работу Т. Д. Лысенко, вышедшую в 1928 г.<sup>2</sup>

Таким образом только сравнительно недавно в биологии было установлено, что при помощи столь поразительно простых средств, как холод или тепло и изменение длины дня, можно подвергать индивидуальное развитие растений глубокой перестройке.

Эти примеры показывают наглядно, что мы еще только у начала нового пути огромного значения и что на этом пути мы найдем новое небывалое могущество в перестройке жизни и преобразовании природы растений. И на этот путь поставила нас теория стадийного развития. Она уже сейчас объясняет нам множество характерных явлений растительной жизни.

Меня особенно занимал и занимает вопрос, как лучше использовать теорию стадийного развития растений Т. Д. Лысенко для выяснения конкретных путей эволюции в растительном мире. Для такого выяснения надо научиться на основе этой теории преобразовывать растения.

Для соответствующих опытов, по моему мнению, очень подходит группа так называемых весенних или осенне-весенних эфемеров ярового или озимого типа, очень широко распространенных и богатых видами в наших полупустынях и пустынях. В пользу выбора этой группы свидетельствуют следующие соображения:

1. Это миниатюрные растения, способные завершать весь свой жизненный цикл от семени до семени более или менее быстро.

2. На них в короткое время можно наблюдать очень отчетливо выраженные явления стадийного развития.

3. Эти эфемеры обладают весьма высокой гибкостью в своих приспособлениях, так как совершают свою вегетацию в период, когда происходят быстрые и резкие колебания погоды — поздней осенью и ранней весной, а среди более южной пустынной природы, например в Туркмении, даже зимой.

4. Наконец, у ряда этих эфемеров в течение их индивидуального развития обнаруживается сильная гетерофилия, т. е. смена листьев резко различной формы. Именно такие эфемеры я по преимуществу и выбрал для своих опытов.

Начал я эти опыты еще весной 1941 г. в Москве и продолжал их с весны 1942 г. в Ашхабаде, причем после начала Великой Отечественной войны уделял им только очень ограниченное время. Более законченный характер получили мои опыты в отношении следующих четырех видов эфемеров — все из одного семейства крестоцветных (*Cruciferae*):

<sup>1</sup> W. Garner a. H. Allard. Effect of the relatively length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. Journ. Arg. Res., v. XVIII, 1920. Об истории изучения явлений фотопериодизма см. в советской литературе статью Н. Максимова. «Фотопериодизм (значение в жизни растения соотношения между продолжительностью дня и ночи)». Тр. по прикл. ботанике и селекции, т. XIV, вып. 5, 1924—1925.

<sup>2</sup> Т. Д. Лысенко. Влияние термического фактора на продолжительность развития растений. Опыт со злаками и хлопчатником, Баку, 1928.

1. *Lepidium perfoliatum* L. Сначала образует прикорневую розетку со сложными дважды перистораздельными листьями, а потом на цветочном стебле появляются листья резко отличной формы — простые цельные и цельнокрайние, сидячие, глубоко охватывающие стебель своим сердцевидным основанием.

2. *Leptaleum filifolium* DC. При прорастании сначала дает несколько цельных и цельнокрайних, тонких, вытянутых нитевидных листьев, за которыми следуют листья сложные, перисторассеченные, с немногочисленными нитевидными дольками.

3. *Hymenolobus procumbens* Nutt. (*Capsella elliptica* C. A. Mey.). При прорастании тоже образует первоначально цельные, цельнокрайние листья, после которых появляются сложные перистораздельные с эллиптическими или ланцетными дольками.

4. *Tauscheria lasiocarpa* Fisch. Имеет гетерофилию, выраженную гораздо слабее. Все листья у этого растения простые, цельные, цельнокрайние. Но в прикорневых розетках они несколько суживаются внизу, образуя неясный черешок, а на цветочном стебле — расположенные выше сидячие, с сердцевидным глубоко стеблеохватывающим основанием.

Все эти 4 вида весенних эфемеров в моих опытах выращивались при двух различных комбинациях условий среды:

а) с применением действия холода в период прорастания;

б) без действия холода в период прорастания, причем, однако, в дальнейшем проростки все же испытывали на себе некоторый холод в более слабой степени.

Действие холода при прорастании применялось короткое время, обыкновенно всего 10—12 дней, и всегда только с самого начала намачивания семян. Тем не менее, как увидим далее, этот холод действовал на весенне-осенние эфемеры прямо чудесно, вызывая необыкновенно сильные сдвиги в их развитии, а также формообразовании. Далее кратко излагаются результаты моих опытов по отдельным растениям.

### *Lepidium perfoliatum* L.

Это один из видов клоповника, широко распространенный в наших полупустынях и пустынях. В 1940 г. мой сотрудник Г. В. Микешин, по моей просьбе, доставил мне этот клоповник в живом состоянии из окрестностей озера Эльтона. Растения были собраны весной вместе с почвой с молодыми соцветиями и принесены в оранжерею, в Москве, обильные плоды и семена, которые потом хранились при комнатной температуре и не испытывали на себе действия холода.

Весной следующего 1941 г. я стал выяснять условия прорастания этих семян. Результаты получились следующие:

1. Семена в термостате при температуре +25° С не прорастали.

2. Семена при комнатной температуре +15° С прорастали быстро и в большом проценте. Но при дальнейшем развитии проростки их застремляли в положении розеток прикорневых листьев и не выбрасывали цветочных стеблей.

3. Семена в холодильнике при температуре +5° С прорастали значительно медленнее, но все же в большом количестве. Даже при температуре +2, +3° С прорастало еще порядочно семян. Эти проростки, которые появились и пробыли некоторое время на холода при указанных температурах +5 и +2 — +3° С, тоже сначала давали розетки прикорневых листьев, но потом все без исключения переходили к образованию цветоч-

ных стеблей. Вот конкретные цифры одного из относящихся сюда опытов, которые я повторял несколько раз с такими же результатами.

27 апреля в холодильник положено по 200 семян при температуре в +5 и +2 — +3° С. С 27 апреля по 3 мая включительно прорастания не было.

6 мая 100 семян положены в комнате при температуре +15° С.

В табл. 10 представлена сравнительная картина прорастания семян при всех упомянутых температурах.

Таблица 10

Прорастание семян *Lepidium perfoliatum* при разных температурах

Температура (в °С)	Общее количество проросших семян на данное число мая														Процент проросших семян к концу опыта
	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	16	19	21	22	
+2 + 3	3	9	15	29	40	49	59	66	83	92	100	100	100	100	50
+5	3	24	63	99	122	147	151	153	159	162	164	165	165	165	82.5
+15			0	8	69	74	81	81	82						82

9 мая часть из этих проростков была посажена в 4 стеклянных сосуда с песком и нормальной питательной смесью. В каждом сосуде на одной стороне помещены растения, пророщенные при температуре +5° С, на другой — при +15° С.

Проростки из порции семян, которая находилась при температуре +2 — +3° С, были оставлены при этой температуре в холодильнике до 20 мая. В этот день часть этих проростков была использована, чтобы засадить ими одну сторону в трех новых таких же сосудах с песчаной культурой. На другой стороне в этих сосудах были помещены проростки из семян, положенных на прорастание 14 мая при температуре также в +15° С. Все сосуды находились в светлой оранжерее. Первоначально проростки во всех семи сосудах образовали розетки прикорневых листьев. Но позднее началась характерная дифференцировка. Проростки, не испытавшие действия холода, все остались в состоянии розеток. Проростки, находившиеся некоторое время при температуре +5 и +2 — +3° С, стали из розеток выбрасывать цветочные стебли.

В первой группе сосудов, засаженных 9 мая, эта дифференцировка обнаружилась ясно приблизительно через месяц, в начале июня. Но и во второй группе сосудов соответствующие растения мало отстали в этом отношении от растений первой группы, вероятно потому, что они выдерживались перед посадкой при более низкой температуре и более долго.

Для иллюстрации общего итога опыта расскажу о картине, которая наблюдалась 19 июня. Были взяты 1 сосуд из второй группы и 2 сосуда из первой группы. В каждом сосуде с левой стороны (от зрителя) находились растения, не испытавшие холода, справа — испытавшие его. Общий итог для всех трех сосудов в упомянутом порядке их перечисления следующий:

Число растений в отдельных сосудах с левой стороны

$$12 + 8 + 8$$

Все только с розетками прикорневых листьев.

Число растений в отдельных сосудах с правой стороны

$$12 + 8 + 8$$

Все имеют цветочные стебли.

А вот результаты такого же опыта, проделанного в цветочных горшочках с садовой землей. В трех горшочках слева растения не испытывали действия холода, в трех горшочках справа испытывали его.

Число растений в горшочках слева

$3 + 3 + 3$

Все только с розетками прикорневых листьев.

В проведенных мною опытах выявляются некоторые интересные особенности:

1. Весенний эфемер *Lepidium perfoliatum* хорошо прорастает только при относительно невысокой температуре, которая наступает осенью.

2. Для того чтобы пройти стадию яровизации при температуре  $+5^{\circ}\text{C}$ , этому растению нужен очень короткий срок. В моем опыте проростки находились при указанной температуре до высадки их в оранжерею не более 2—6 дней, и с того времени, как семена были положены на прорастание до высадки проростков, протекло 12 дней.

Таким коротким периодом охлаждения обеспечивается крупнейший поворот в жизни весеннего эфемера — его внутренний поворот к цветению, и притом обеспечивается задолго до того, как это цветение наступает.

Те же в общем результаты, однако с интересными новыми явлениями, получились в моих опытах, проведенных в Ашхабаде, с *Lepidium perfoliatum* в 1942 г. (с семенами местного происхождения). Сравнивались растения, полученные из трех проб семян:

1. В первой пробе для действия холодом намоченные семена были выставлены наружу на дворе дома в городе на 10 дней, начиная с 18 февраля. О колебаниях температуры на месте нахождения семян за указанный период можно судить по табл. 11, которая послужит нам также при рассмотрении опытов с другими эфемерами.

Изменение температуры за время воздействия на семена

Числа месяца	Температура (в $^{\circ}\text{C}$ )		Числа месяца	Температура (в $^{\circ}\text{C}$ )	
	минимум за предшес- твующую ночь	максимум за день		минимум за предшес- твующую ночь	максимум за день
Февраль			Март		
19	- 2.5	+ 7	1	+ 0.9	+ 14
20	- 2.25	+ 10	2	+ 3.0	+ 4.5
21	- 1.2	+ 7.0	3	+ 2.0	+ 5.0
22	+ 2.5	+ 4.5	4	+ 2.6	+ 8
23	+ 0.25	+ 7.75	5	+ 2.5	+ 13.5
24	+ 0.25	+ 9.0	6	+ 2.5	+ 17.0
25	0.0	+ 12.0	7	+ 7.5	+ 16.0
26	+ 1.5	+ 16	8	+ 9.0	+ 13.5
27	+ 2.5	+ 18.0	9	+ 1.0	+ 6.5
28	+ 11.5	+ 19.0	10	- 0.5	+ 12.0
			11	0.0	+ 16.5
			12	+ 4.5	+ 9.5
			13	+ 4.5	+ 13.5

Как видно из табл. 11, ночи с 19 по 28 февраля, кроме самой последней, были холодными, но днем температура поднималась, и максимум за указанный срок доходил до  $16-19^{\circ}\text{C}$ .

27 февраля в этой пробе, находившейся на холоде, были в порядочном количестве семена, слабо, но ясно проросшие. 28 февраля эти проростки были высажены в горшочки с песком.

2. Во второй пробе намоченные семена были оставлены на холоду только 3 дня — с 18 по 21 февраля, а потом внесены в комнату с температурой в +16 — +18° С. У этих семян прорастание происходило уже в комнате, и проростки были высажены в такие же горшочки 24 февраля.

3. Третью пробу составляли семена, которые 21 февраля были намочены и оставлены в комнате при температуре в +16 — +18° С. Уже 24 и 25 февраля обильные проростки из этих семян подверглись высадке.

Из пробы второй и третьей было получено по 2 горшочка, а из первой пробы — 4 горшочка с проростками. Сейчас же после высадки проростков горшочки с ними помещались в оранжерее с застекленным верхом и боками. Эта оранжерея подтапливала; однако она все же была плохо защищена от ночного охлаждения. Температура ночью в ней значительно понижалась. Температура в этой оранжерее во время моих опытов с весенне-осенними эфемерами показана в табл. 12. В ней имеются пробелы: показания термометра приводятся с точностью до 0.5 градуса, но характер колебаний температуры определяется все-таки с достаточной ясностью.

Таблица 12  
Температура в оранжерее во время опытов

Числа месяца	Минимум за преды- дущую ночь	Максимум за день	Числа месяца	Минимум за преды- дущую ночь	Максимум за день	Числа месяца	Минимум за преды- дущую ночь	Максимум за день
<b>Февраль</b>			<b>Март</b>			<b>Апрель</b>		
17	3.5	18.5	2	6.5	19.5	1	6.5	30.5
18	6.0	20.5	3	5.5	21.0	2	6.5	28.0
19	0.5	23.5	4	5.0	22.5	3	8.5	29.0
20	3.0	24.5	5	8.5	23.5	4	13.0	29.5
21	3.5	19.5	6	7.5	28.5	6	9.0*	32.0*
23	6.0*	22.0*	7	9.5	29.5	7	11.0	34.0
24	5.5	23.0	9	6.5*	18.0*	8	7.5	24.5
25	4.5	24.0	10	2.5	28.0	9	8.5	25.5
26	3.5	24.5	11	6.0	30.5	10	8.5	26.5
27	6.5	31.0	12	9.5	20.5	11	9.5	26.0
28	8.0	31.5	13	9.0	18.5	13	9.5*	24.0*
			14	9.5	29.5	14	10.5	26.5
						15	12.5	28.0
						16	12.5	32.5
						17	13.0	29.5
						18	8.5	22.5
			20	7.5*	28.0*	20	2.0*	18.0*
			21	13.0	24.0	21	9.0	22.5
						22	8.5	24.5
			23	9.5*	21.5*	23	8.5	28.5
			24	4.5	19.5	24	10.5	34.0
			25	3.5	18.0	25	11.0	36.0
			26	6.0	26.0			
			27	5.5	29.0	27	10.5	35.5
			28	10.5	31.0	28	13.0	36.5
			30	12.5*	29.0*	29	13.5	34.5
			31	5.0	26.5	30	12.0	35.0

Примечание. Температуры — в °С, все положительные.

\* Отмечает температуру за две и более предшествующие ночи.

26 апреля, через два с лишним месяца после начала опыта, результаты его оказались следующими (табл. 13):

Таблица 13

Состояние растений *Lepidium perfoliatum*, испытавших холода

Проба	Воздействие холода в период прорастания	Семена положены в прорастание	Проростки высажены в горшочки	Число растений		
				общее	только с прикорневыми розетками листьев	с цветочными стеблями
Первая ..	10 дней	18 февр.	28 февр.	113	6	97
Вторая ..	3 дня	18 февр.	24 февр.	93	93	нет
Третья ..	Не применялось	21 февр.	24—25 февр.			

Таким образом семена, не испытавшие холода при своем прорастании или испытавшие его всего в течение трех дней еще до своего прорастания, все надолго застрияли только на розетках прикорневых листьев и не дали цветочных стеблей (рис. 2—а, стр. 79).

После 26 апреля в 2 горшочках второй и 2 горшочках третьей пробы было оставлено по 6 лучше развитых розеток из каждого горшочка. Затем они вместе с комом земли пересажены в 4 более крупных горшка с удобренной почвой и выставлены из оранжереи наружу. С того времени прошел еще месяц. 26 мая ни одна из этих розеток не обнаружила никаких признаков образования цветочных стеблей. Вместе с тем подавляющее большинство розеток (19 из 24) приобрело новый характерный облик. Они состояли из большого числа мелких скученных листьев с сильной сероватой окраской от обильного их опушения. Только 5 розеток имели сравнительно интенсивно зеленую окраску благодаря более слабому опушению листьев, которые в общем были более крупными.

Таким образом через три с лишним месяца от начала опыта проростки *Lepidium*, не испытавшие холода во время своего прорастания, все еще оставались только в виде прикорневых розеток. Но еще через месяц, 27 июня, картина резко изменилась, что на первый взгляд показалось мне неожиданным.

Состояние рассматриваемых растений на 27 июня представлялось в следующем виде (табл. 14, стр. 80).

Другими словами, из 24 розеток 9 все-таки перешли к образованию цветочных стеблей, причем 4 розетки дали крепкие развитые цветочные стебли высотой 16.5; 16; 15; 12.5; 11.5 и 6 см. Все эти стебли несли незрелые плоды и последние цветы. На этих стеблях были хорошо развиты цельные цельнокрайние листья, которые имели сильную толстоватость (рис. 2—б). 2 розетки из упомянутых 4 образовали по 3 цветочных стебля, а одна — даже 5.

Таким образом, хотя медленно, но эти растения *Lepidium* все-таки прошли свою стадию яровизации, вероятно в то время, когда в оранжерее происходили ночные понижения температуры. Но образование цветочных стеблей сильно затянулось и выпало уже на жаркое время года — на то время, когда *Lepidium perfoliatum* сохраняется в природе только в виде семян. Под действием непривычной для него сильной жары и сухости это растение приобрело и новые внешние свойства — значительное опушение своих розеток, сильную толстоватость листьев на

цветочных стеблях, кустистость с образованием двух и более цветочных стеблей. Самый вид этих цветочных стеблей, развившихся на открытом воздухе, резко отличается от цветочных стеблей, которые образовались при моих опытах в более ранний весенний период в условиях оранжереи.



Рис. 2. *Lepidium perfoliatum*. а — растения (проба вторая), не испытавшие холода при прорастании, образовали только розетку листьев; б — растения (проба вторая), перешедшие к цветению после четырехмесячного розеточного состояния; в — растения (проба первая), быстро перешедшие к цветению; листья на цветочном стебле мелкие, снизу перистораздельные; г — полученная в опыте форма — без цветочного стебля.

Состояние растений *Lepidium perfoliatum*, не испытавших холода

Проба	Состояние растений и окраска розеток	Без цветочных стеблей		Цветочные стебли					Розетки	
		сероватые	зеленые	хорошо развитые с незрелыми плодами и последними цветами	менее развитые с цветами и молодыми плодами	молодые с бутонами	совсем молодые	плохо развитые	без цветочных стеблей	с цветочными стеблями
2-я	Розетки . . . . . Розетки сероват. Розетки сероват. Розетки сероват. Розетка зеленая	7	1	2 2 1	2	1		1 1	8	4
3-я	Розетки . . . . . Розетка сероват. Розетка сероват. Розетка сероват. Розетка сероват. Розетка зеленая	5	2	2	1 1 1	1 1 1		2	7	5
Всего . .		12	3	7	4	4	1	4	15	9

Из растений первой пробы только 6 из 113, или 5.3%, задержкались в своем развитии на состоянии розеток, все другие перешли к образованию цветочных стеблей, и многие к 26 апреля достигли цветения и плодоношения. 94 растения из 113 в этот день имели незрелые плоды, цветы и бутоны. У всех растений было только по одному цветочному стеблю.

Я сравнивал выведенные мною в опыте в оранжерее цветущие растения *Lepidium perfoliatum* с растениями, которые развились в природе в окрестностях Ашхабада. При этом сравнении обратила на себя внимание следующая особенность.

Для цветочных стеблей, в отличие от прикорневых розеток, у этого вида клоповника, как известно, характерны листья простые, цельнокрайние, глубоко охватывающие стебли своим основанием. Уже при начале роста цветочного стебля из прикорневой розетки, когда этот стебель еще очень короток, на нем заметны листья указанного типа.

У растений из природы эти листья относительно крупные и как бы господствуют на цветочном стебле. У растений из моих опытов эти листья мелкие и часто приурочены только к самой верхней части стебля, а снизу на стебле бывает относительно много сложных перистораздельных листьев (рис. 2в).

Получается впечатление, как будто у этой второй группы листья того типа, как в прикорневых розетках, в большей степени распространяются на цветочный стебель, а характерные для него простые листья отступают перед ними в своем развитии.

Сильнее выражены также у моих растений переходы между обоими указанными типами листьев на их цветочных стеблях. Иногда на этих растениях было всего только два мелких простых листа, что очень изменило весь облик данного вида.

Цветочные стебли, которые образовались у меня в опыте на открытом воздухе в первой и второй пробах, сходны в рассматриваемом отношении с теми цветочными стеблями, которые распространены в природе.

16 мая 1942 г. мною были собраны в окрестностях Ашхабада свежие зрелые семена *Lepidium perfoliatum*. 25 мая семена этого свежего сбора были положены на прорастание (по 100 семян в каждой пробе) при следующих условиях:

- в комнате при температуре в  $+23 - +27^{\circ}\text{C}$ ;
- в холодильнике при температуре в  $+3 - +7^{\circ}\text{C}$ .

5 июня в первой пробе не было ни одного проросшего семени; во второй (в условиях холода) проросло 61 семя из 100; 15 июня результат был тот же.

Другими словами, прорастание семян *Lepidium perfoliatum* в течение лета задерживается высокой температурой и может наступать лишь осенью, при понижении температуры. В этом также можно видеть замечательное приспособление, при помощи которого данный весенне-осенний эфемер приурочивает свое жизненное развитие к наиболее благоприятному для себя времени года.

Подводя итоги этой группе своих опытов с *Lepidium perfoliatum*, я должен отметить, что освободить цветочный стебель от характерных для него цельных цельнокрайних листьев мне все-таки в опытах не удалось. В крайних изменениях полученных мною растений было все-таки два мелких листа этого типа.

Решение указанной задачи пришло на другом пути, в опыте, который я поставил летом 1943 г. в московских условиях. Семена были того же происхождения, как и семена, с которыми я работал в 1942 г. в Ашхабаде. Проращивались семена для этих опытов при следующих условиях:

- в комнате в темноте при температуре  $+16 - +19^{\circ}\text{C}$ ;
- ночью в холодильнике при температуре  $+0.5 - +3.5^{\circ}\text{C}$ , днем — в том же месте, где первая проба.

Семена были положены на прорастание 31 мая в чашках Петри. Всего в каждой пробе было по две чашки Петри и по 200 семян. Ночью в холодильнике семена находились с 9 часов вечера до 9 часов утра. Ход прорастания представлен в табл. 15.

Таблица 15

Прорастание семян у *Lepidium perfoliatum*

Проба семян		Числа июня										Всего (%)
		2	3	4	5	6	7	8	9	10		
Первая	Наклонулось . . .	27	23	2	1	—	—	—	—	—	—	70
	Проросло . . . .	44	95	134	137	139	139	140	140	140	140	
Вторая	Наклонулэсь . . .	10	22	11	4	—	—	—	—	—	—	81
	Проросло . . . .	—	30	133	154	162	162	162	162	162	162	

Растения первой пробы в виде проростков только с семядолями были высажены в горшочки 4 и 5 июня. Растения второй пробы в таком же состоянии были высажены в горшочки 10 июня. Следовательно, в течение 10 ночей эти растения находились при температуре  $+0.5 - +3.5^{\circ}$  С.

Горшочки обеих проб с растениями в дальнейшем стояли на балконе. Прямой солнечный свет имел к ним доступ начиная с 15 часов. Температура в тени здесь колебалась в течение июня, июля и августа между  $+9.5$  и  $+33^{\circ}$  С.

Растения первой пробы так и застягли в своем развитии на вегетативных розетках.

Растения второй пробы стали образовывать цветочные стебли, но с характерными особенностями. Цветение наступало, когда сами цветочные стебли были много короче обычных или даже вовсе отсутствовали.

Получается впечатление, как будто, выражаясь образно, цветочный стебель вдавливается в розетку. В связи с этим и листья, характерные для цветочного стебля, не достигают своего полного выражения и в своей типичной форме совсем выпадают.

Вопреки обычному правилу, в прикорневой розетке вырастают листья переходного типа к тем, которые свойственны цветочному стеблю. Эти переходы появляются в форме расширения листовой пластинки на верхушке сложных перистых листьев. Можно было по этим переходам заранее утверждать, что данная розетка готовится к цветению. Короткие цветочные стебли не имеют соответствующих стеблехватывающих цельных цельнокрайних листьев, типичных для цветочных стеблей у данного вида, а более короткие стебли совсем безлистны. Наконец, наблюдались и такие розетки, из середины которых выходили непосредственно цветы на своих ножках, и цветочного стебля совсем не было заметно (рис. 2г).

Цветущие растения представляли картину глубокой перестройки. Появившиеся у них изменения — видового порядка и эволюционного значения. Например, в том же семействе крестоцветных есть виды, встречающиеся на больших альпийских горных высотах и не имеющие цветочного стебля. Это часто отмечено и названием соответствующих видов — *exsara* (без цветочного стебля), например, *Chorispora exsara* Bge, *Parrya exsara* C. A. Mey.

Характеристику опыта можно дополнить следующими выборочными цифровыми показателями на 22 августа. 2 горшочка первой пробы имеют 11 розеток. Признаков появления цветочных стеблей и, в том числе, образования соответствующих переходных листьев ни у одной розетки не видно. 2 горшочка второй пробы имеют 10 розеток. Из них:

чисто вегетативных . . . . .	4	цветочный стебель очень сильно укорочен (0.7 см), несет бутоны . . . . .	1
имеющих переходные листья . . . . .	2		
с бутонами, ножки которых выходят прямо из розетки . . . . .	2	цветочный стебель сильно укорочен (2.6 см), с цветками и незрелыми плодами . . . . .	1

### *Tauscheria lasiocarpa* Fisch.

Это растение при моих опытах в Ашхабаде (с местными семенами) обнаружило такой же сильный и отчетливый эффект от яровизации, как и *Lepidium perfoliatum*. Я не вхожу в подробности постановки этих опытов, потому что они велись в тех же условиях, как и с описанным выше растением (действие холода на открытом воздухе, культура в гор-

шочках с песком в оранжерее и т. д.). Привожу конечные результаты, полученные для *Tauscheria* (табл. 16).

Таблица 16

Влияние яровизации на развитие *Tauscheria lasiocarpa*

Воздействие холода при прорастании	Семена положены на прорастание	Проростки высажены в горшочки	Число растений		
			общее	только с розетками прикорневых листьев	давших цветочные стебли и достигших плодоношения
10 дней (семена наружки, на воздухе, 18—28 февраля) . . .	18 февр.	28 февр.	7	нет	7
Не применялось (прорастание в комнате при +16 — +18° С) . . . . .	9 марта	13 марта	20	20	нет

30 апреля из 7 растений, которые подвергались действию холода, 5 имели цветы и незрелые плоды, а 2 — только цветы. 15 мая эти растения были убраны с плодами.

А те 20 растений, которые не подвергались действию холода, продолжали оставаться с прикорневыми розетками, без всяких признаков цветочных стеблей. 15 мая эти розетки были высажены в большие цветочные горшки с удобренной землей и выставлены из оранжереи наружу, но здесь с наступлением жары, несмотря на обильный полив, засохли.

Особенно интересными оказались результаты опытов с *Leptaleum filifolium* и *Hymenolobus procumbens*, так как в этих опытах ясно определилась возможность при помощи теории стадийного развития растений преобразовывать их форму.

*Leptaleum filifolium* DC.

Это типичный весенний эфемер ярового или озимого типа, имеющий широкое распространение в глинистых пустынях на буро- и сероземах. Я видел этот эфемер во множестве в районе Иnderского озера, у нижнего течения р. Урала и в предгорной пустыне около Ашхабада.

В районе Ашхабада у меня была возможность наблюдать развитие этого растения в природе с ранней весны. В его развитии было много своеобразного. Обыкновенно у крестоцветных развит длинный цветочный стебель, который заканчивается характерной для этого семейства кистью цветов. *Leptaleum filifolium* как бы торопится возможно раньше образовать цветы и плоды, чтобы избежать жары и засухи. (На рис. За изображено типичное растение этого вида, собранное 13 марта и 2 апреля в районе мечети Аннау.)

13 марта растения были еще карликового роста, всего в 2.0—3.5 см высотой, но уже имели 1—2 распустившихся цветка. Цветочный стебель у этих растений был еще очень короток, примерно 0.5—1.5 см. По первому впечатлению казалось, что цветы выходят прямо из прикорневой розетки, как это бывает у характерных альпийских видов из семейства крестоцветных. Эти виды не имеют развитой цветочной стрелки, почему

им дается название *exscapa*. Вместо целой кисти цветов они у *Leptaleum* сидели вместе по 1—3.

У основания цветочного стебля есть ясная прикорневая розетка, в которой за 2—4 нитевидными листьями шли перисторассеченные, с расставленными боковыми нитевидными дольками—немногочисленными, всего до 2 пар.

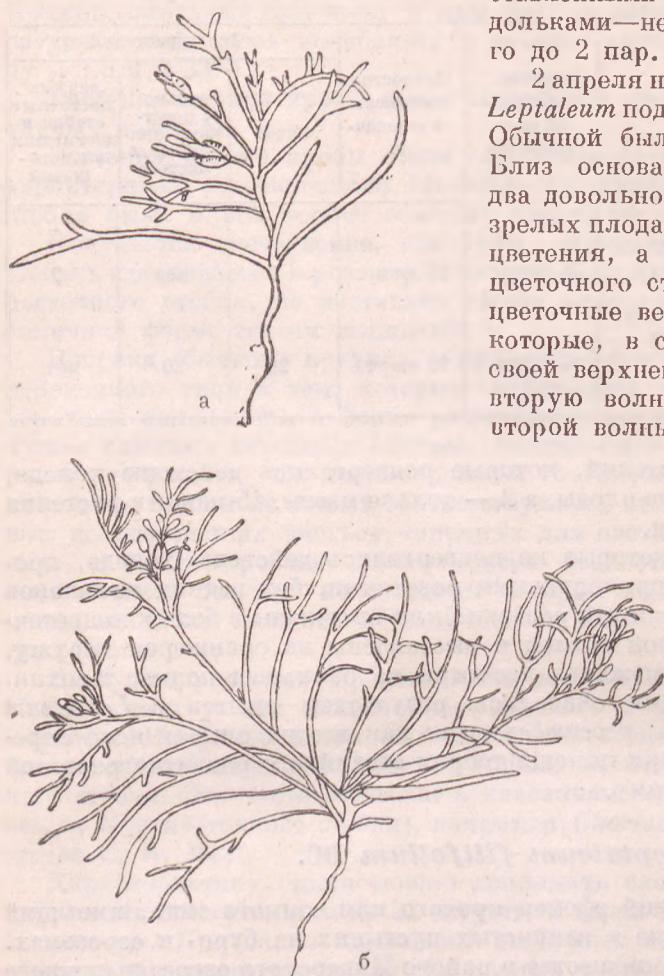


Рис. За, б. *Leptaleum filifolium*. Растение из природы (около Ашхабада); оно как бы торопится образовать цветы и плоды, чтобы избежать жары и засухи.

что и опыты с *Lepidium perfoliatum*. Семена были местного происхождения.

1. Семена в намоченном состоянии были положены на 10 дней, начиная с 18 февраля, на холод на открытом воздухе. О температурных условиях, при которых эти семена находились, дает представление табл. 11. 27 февраля было много, хотя и слабо проросших семян. 28 февраля семена были взяты в комнату, 2 марта проростки из них высажены в горшочки и скоро были перенесены в оранжерею. Уже 30 марта у этих проростков был обнаружен первый распустившийся цветок. 6 апреля проростки представляли следующую картину (ср. также рис. За и б). Всего растений 39. Они распределяются следующим образом:

2 апреля на том же месте растения *Leptaleum* поднялись до 8 см (рис. 3 б). Обычной была следующая картина. Близ основания кустика торчали два довольно развитых, но еще незрелых плода из цветов первой волны цветения, а под этими плодами от цветочного стебля отходили боковые цветочные ветви длиной до 6—7 см, которые, в свою очередь, несли в своей верхней части цветы, образуя вторую волну цветения. И от этой второй волны 2 апреля уже были довольно развитые, но еще незрелые плоды и тоже очень небольшими группами. На боковых цветочных ветвях листья были перисторассеченные, и число нитевидных долек у них доходило до трех пар.

От такого типичного облика здесь, в природе, были и разнообразные уклонения, на которых мы остановимся ниже.

А теперь перейду к описанию своих опытов, которые в общем проходили в тех же условиях,

а) 21 — имеет ясно выраженный цветочный стебель, но еще не цветет;  
б) 8 — угнетенного вида, без цветочных стеблей. Цветочные стебли у группы «а» прямостоячие, высотой до 9 см. Цветы в небольшом числе только на верхушке; боковых цветочных ветвей нет. Листья на цветочных стеблях снизу простые и только наверху перисторассеченные, часто всего только с 1—2 боковыми дольками. Но были экземпляры, у которых на цветущих стеблях находились только простые листья. Развитых розеток растения этой пробы не давали (рис. 3 в).

2. Во второй пробе намоченные семена были 22 февраля помещены в комнате при температуре +16 — +18° С. Уже 24 февраля много семян проросло. 24 и 26 февраля проростки были высажены в горшочки и скоро перенесены в оранжерею.

Развитие у этих растений пошло иначе (рис. 3 г, д). Стадию яровизации они проходили замедленно и дали сначала хорошо образованные розетки. В этих розетках сперва появились простые нитевидные листья, над которыми потом получали преобладание перисторассеченные.

6 апреля, когда проростки, подвергавшиеся действию холода, уже в значительном проценте цвели и даже перешли к образованию плодов, все растения второй пробы еще находились в вегетативном состоянии.

Вот какую они представляли картину. Всего растений было 32. Из них 31 имели относительно сильно развитые прикорневые розетки с преобладанием перисторассеченных листьев, у которых число боковых долек доходило до 5. Высота этих розеток была от 3 до 7 см. Только в одной розетке, более слабой, высотой в 2.5 см, простые нитевидные листья еще преобладали над перисторассечеными. Но позднее у этих розеток стали появляться цветы на коротком цветочном стебле, как будто они выходили прямо из самой розетки (рис. 3 д).

К 26 апреля все розетки, кроме одной, дали по 1—2 цветка. В дальнейшем они стали образовывать боковые цветочные ветви с цветами второго порядка (вторая волна цветения), а у некоторых растений — даже третьего порядка (третья волна цветения).

Общие результаты опыта можно формулировать в следующих положениях:

1. В первой пробе семян растения пропали стадию яровизации еще до периода своего усиленного роста и перешли к цветению, когда рост еще сравнительно недалеко продвинулся вперед. Цветение наступило без образования развитой прикорневой розетки листьев с первичными простыми листьями на цветочном стебле.

2. Во второй пробе стадия яровизации происходила замедленно, в одно время с усиленным ростом, цветение началось на хорошо выраженных розетках с большим количеством перисторассеченных листьев.

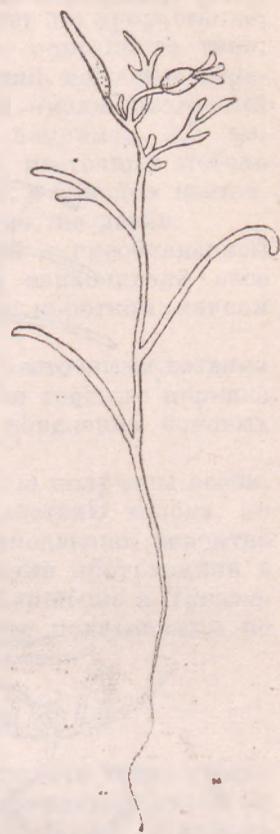


Рис. 3в. *Leptaleum filiforme* из опыта. Ясно выражен цветочный стебель, листья снизу простые и только наверху перисторассеченные.

3. В результате этих различий в условиях развития получились резко контрастные растения в морфологическом отношении, среди которых можно выделить два крайних типа:

а) без розеток прикорневых листьев с прямым цветочным стеблем, который заканчивается 1—2 цветами или плодами, имеет только одну волну цветения и несет одни первичные простые листья;

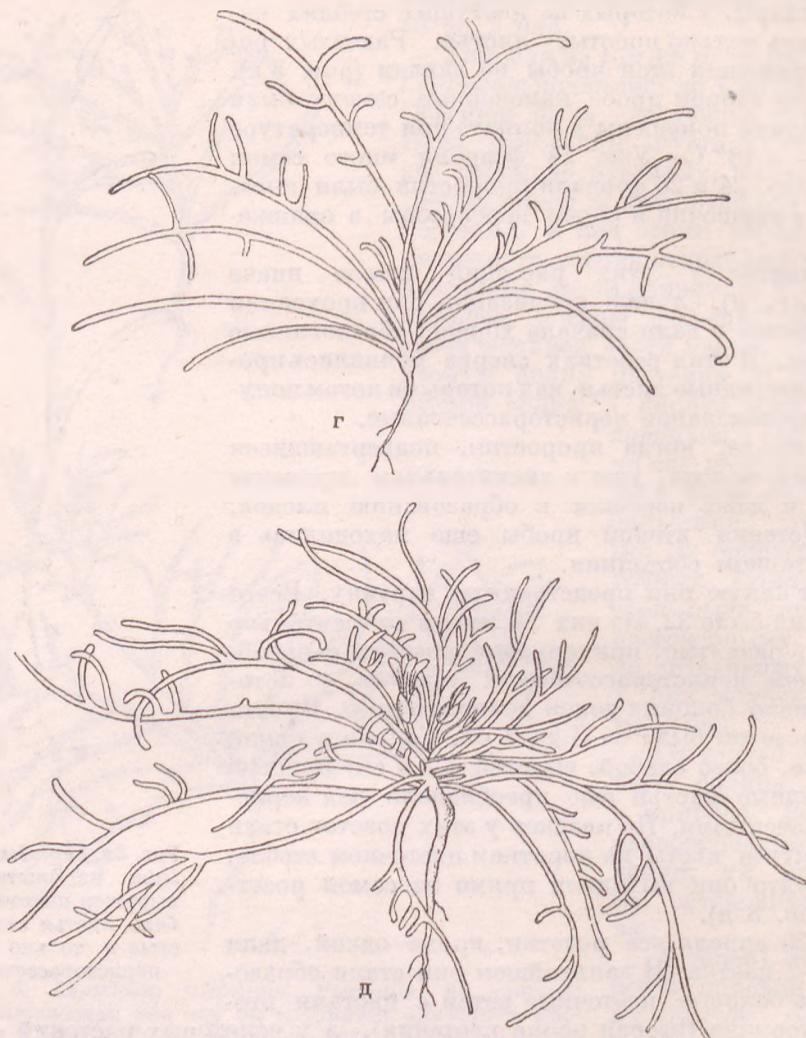


Рис. 3г, д. *Leptaleum filifolium* из опыта (проба вторая). Заделенная стадия яровизации, хорошо выражена розетка листьев; позднее появление коротких цветочных стеблей.

б) с относительно большой розеткой прикорневых листьев, в которой преобладают сложные перисторассеченные листья. Кроме короткого главного цветочного стебля, есть боковые цветочные ветви (вторая и даже третья волна цветения). На цветочных стеблевых частях развиты сложные перисторассеченные листья.

4. Таким образом определилась возможность на основе стадийного развития получать соответствующие растения в опыте с прикорневыми розетками или без них, с перисторассечеными листьями или только с простыми.

В отношении такого различия в листьях еще резче сказался результат, полученный у следующего испытывавшегося растения (*Hymenolobus procumbens*). Но прежде чем перейти к рассмотрению опытов с этим растением, я еще скажу про свои наблюдения над *Leptaleum filifolium* в природе.

Выше уже был описан типичный облик, какой имеют экземпляры этого вида в районе мечети Аннау, около Ашхабада. Но, в зависимости от того, когда прорастает семя и в каких условиях идет это прорастание, здесь можно видеть и разнообразные уклонения от описанного типа. Так, 2 апреля я находил в указанной местности растения, подобные выращенным мною под действием холода. Эти растения имели цветочный стебель в виде тоненькой былинки высотой всего, например, 2.5 см. Развитая розетка прикорневых листьев отсутствовала, цветочный стебель нес в нижней своей части простые нитевидные листья, и боковых цветочных ветвей, а следовательно и второй волны цветения, не давал.

Были растения с развитой прикорневой розеткой с преобладанием перисторассеченных листьев, причем эти растения заканчивали свое развитие образованием цветов и плодов только на очень коротком главном цветочном стебле.

Наконец, были растения, у которых за боковыми цветочными ветвями второго порядка появлялись цветочные боковые ветки третьего порядка (третья волна цветения). Повидимому, возможно появление боковых цветочных ветвей еще и следующих порядков.

Таким образом в моих опытах с *Leptaleum filifolium* получены особи, которые при своем прорастании не подвергались действию холода, но все же прошли стадию яровизации, хотя и более замедленно, вероятно благодаря заметным понижениям температуры, которые происходили в оранжерее ночью в марте и даже в апреле (табл. 11). *Leptaleum* и *Hymenolobus* оказались в этом отношении значительно более податливыми по сравнению с *Lepidium* и *Tauschia*.

### *Hymenolobus procumbens* Nutt.

Это миниатюрный весенний эфемер ярового или озимого типа, характерный для резких солончаков. Я встречал это растение ранней весной во множестве на солончаках, на окраине пустыни Кара-Кумы, в районе г. Ашхабада.

В моих опытах семена (местного происхождения) были разделены на такие же две пробы, как в предыдущих опытах.

1. В этой пробе семена намочены и выставлены на холод на открытом воздухе на 10 дней, начиная со 2 марта. 12 марта утром эта проба была взята в комнату. В ней были семена, слабо еще проросшие, но находились также проростки с освобожденными и позеленевшими семядолями. 19 марта проростки только с такими позеленевшими семядолями были высажены в горшочки.

2. 2 марта семена положены на прорастание в комнате при температуре +16 — +18° С. Они скоро дали много очень мелких проростков, которые 9 и 11 марта были высажены в горшочки.

Потом культура этого растения продолжалась в той же оранжерее, как и с другими растениями моих опытов в Ашхабаде. Различия, полученные у растений из этих двух проб, оказались очень резкими.

1. Проростки, испытавшие действие холода, дали сравнительно однобразную картину. Все 20 экземпляров имели развитые цветочные стебли, которые отцветали и несли незрелые плоды. Высота этих стеблей была 6.8—19.8 см.

Все 20 экземпляров имели цельные листья. Но у 16 они были все также цельнокрайние, а у 4 растений от 1 до 4 листьев имели 1—3 зубца, остальные листья у этих растений были тоже цельнокрайние (рис. 4а и б).

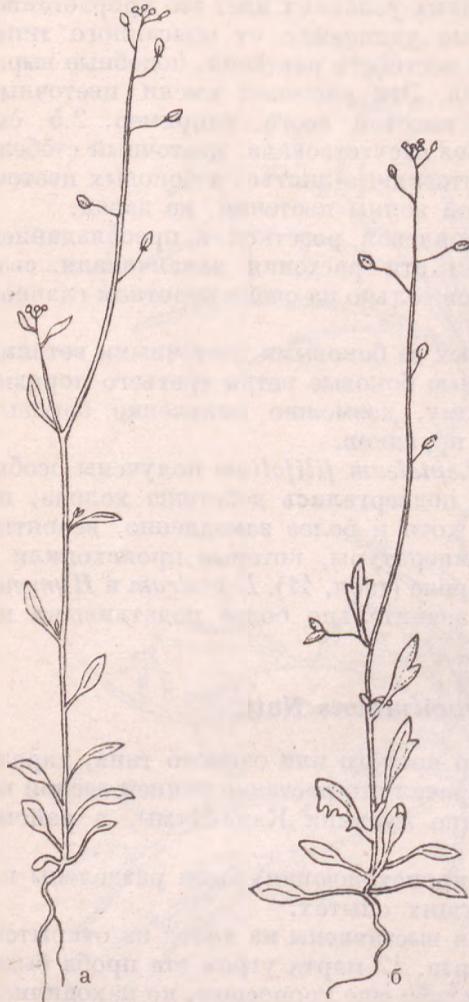


Рис. 4а, б. *Hymenolobus procumbens* из опыта. Растения, испытавшие действие холода, имеют развитой цветочный стебель с цельными листьями.



Рис. 4в. *Hymenolobus procumbens* из опыта (проба вторая). Растения с перисторассечеными листьями.

2. Растения второй пробы, к которым воздействие холода в период прорастания не применялось, представляли очень разнообразную картину в своем развитии. В этой пробе в некоторых горшочках песчаный субстрат был подвергнут засолению. В каждый горшочек было внесено по 2 г NaCl, что составляло примерно 1% к поливной воде при полном ее содержании в горшочке. Растения в засоленных культурах в общем развились значительно лучше, чем в незасоленных. Характерно, что у растений из засоленных культур у основания цветочных стеблей

были очень сильно развиты прикорневые розетки с большим количеством перистораздельных листьев.

В частности, учет 3 мая дал следующую картину:

а) культура без засоления. Общее число растений 35, из них:

отцветающих и с незрелыми плодами . . . . .	10
цветет . . . . .	9
с бутонами и молодыми цветочными стеблями . . . . .	7
розеток без ясных цветочных стеблей . . . . .	9
Высота растений с цветами и незрелыми плодами . . . . .	2—10.7 см

У всех экземпляров, кроме двух, на цветочных стеблях и в прикорневых розетках хорошо развиты перистораздельные листья (рис. 4 в).

б) Культура с засолением. Общее число растений 38, из них:

отцветающих и с незрелыми плодами . . . . .	9
с цветами . . . . .	10
с бутонами и молодыми цветочными стеблями . . . . .	15
розеток без ясных цветочных стеблей . . . . .	4
Высота растений с цветами и незрелыми плодами . . . . .	2.7—15.2 см

У всех растений на цветочных стеблях и в прикорневых розетках хорошо развиты перистораздельные листья.

Таким образом из растений, не подвергавшихся действию холода в период своего прорастания и проходивших затяжную яровизацию, только у двух из 73 экземпляров были одни цельные листья, для остальных было характерно сильное развитие перистораздельных листьев. Следовательно, у *Hymenolobus procumbens* можно по произволу вызывать образование цветущих растений только с цельными цельнокрайними или же с обильными перистораздельными листьями.

В природе около Ашхабада я видел множество *Hymenolobus procumbens* с развитыми сложными перистораздельными листьями, но Н. А. Буш во «Флоре СССР» устанавливает для этого вида разновидность цельнолистную var. *integrifolia*.<sup>3</sup>

Из сказанного видно, что эту разновидность можно получать от обычного перистолистного растения путем соответствующего изменения условий его развития.

Факты, указывающие на то, что цветы могут появляться в сочетании с формами листьев, которые характерны для юного и детского возраста растений, приводились в литературе неоднократно. И этими фактам приписывалось известное эволюционное значение.<sup>4</sup> Но рассматривались факты эти как случайные уклонения, курьезы в природе. Теперь мы находим для них не только общее закономерное объяснение, но и метод вызывать их искусственно, и, я не сомневаюсь, также способ использовать их для направленного получения эволюционных изменений у растений.

Как уже было отмечено мною, сочетание цветов и плодов с юношескими, первоначальными простыми листьями в моих опытах вызывались тем, что стадия яровизации проходила в только наклонувшихся или лишь слабо проросших семенах при подавленном росте, и растения не успевали в процессах роста развернуть свои сложные листья до начала цветения. А когда яровизация шла замедленно, в условиях интенсивного

<sup>3</sup> Флора СССР. Изд. АН СССР, т. VIII, 1939, стр. 549.

<sup>4</sup> См., например, сводку: L. D i e l s. Jugendformen und Blütenreife im Pflanzenreich. Berlin, 1906.

роста, то цветение проходило в сочетании с сложными листьями зрелого возраста растений.

С *Leptaleum filifolium* и *Hymenolobus procumbens* я повторил свои опыты в Ашхабаде в той же оранжерее осенью и, частью, зимой 1942 г. Вот некоторые сведения о постановке этих опытов.

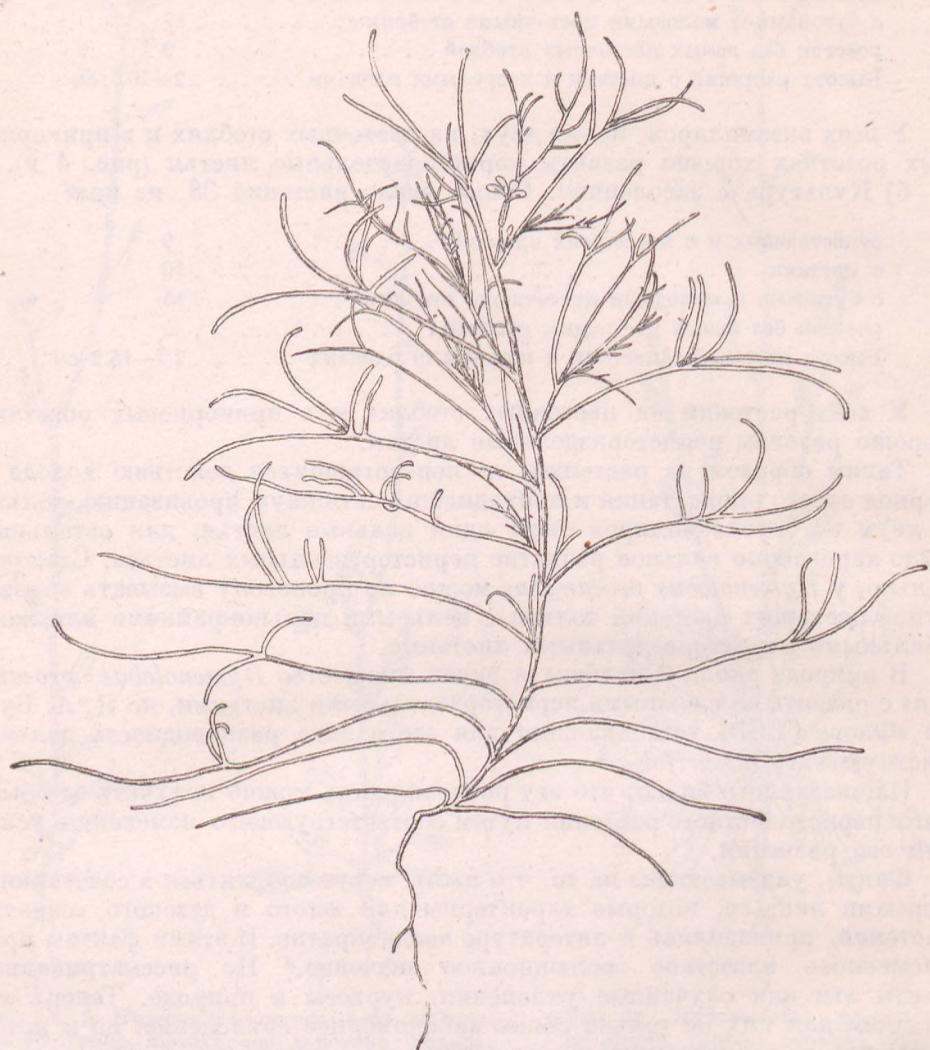


Рис. 5а. *Leptaleum filifolium*. Осенью, с ускоренной яровизацией.

*Leptaleum filifolium*. Семена положены на прорастание 25 сентября.

Первая проба. Семена в комнате, в темноте. Проростки высажены в горшочки 1 октября.

Вторая проба. Семена 15 дней в холодильнике на льду.<sup>5</sup> Проростки высажены в горшочки 11 октября.

<sup>5</sup> Холодильник при этих опытах закладывался льдом. Чашки Петри с семенами помещались на тающий лед.

*Hymenolobus procumbens.*

Первая проба. Семена в комнате, в темноте. Положены на прорастание 25 сентября. Проростки высажены в горшочки 5 октября.

Вторая проба. Семена 15 дней в холодильнике на льду. Положены на прорастание 5 сентября. Проростки высажены в горшочки 22 сентября.

Всего в моих опытах с двумя растениями было четыре главных сочетания условий воспитания растений и, в соответствии с этим, образовалось четыре главных их типа. Для обоих растений — *Leptaleum filifolium* и *Hymenolobus procumbens* — результаты получились очень близкие. В частности, осенне-зимние растения у *Hymenolobus* имели отличия того же общего характера, как у *Leptaleum*. Поэтому свое сравнительное описание указанных четырех главных типов я привожу только для *Leptaleum filifolium*. Вот эти 4 типа:

I. Проросшие весной, с ускоренной яровизацией

Маленькие растения без розеток прикорневых листьев. Цветочный стебель не ветвистый, прямой, торчащий вверх, короткий. Несет листья только простые, цельнокрайние и цветы на верхушке (рис. 3 в).



Рис. 5б. *Leptaleum filifolium*. Осенью, с замедленной яровизацией.

II. Проросшие весной, с замедленной яровизацией

Растения несколько крупнее, с развитой розеткой прикорневых листьев. Цветочный стебель развит сильнее, ветвистый. В розетках и на цветочном стебле преобладают сложные перистые листья. Цветы в своем появлении образуют несколько волн. Первые цветы появляются как будто

прямо из розетки прикорневых листьев, словно растение торопится как можно раньше начать цветение и образовать свое семенное потомство. Позднее с развитием стебля появляются цветы на его ветвях первого и последующих порядков, т. е. вторая и следующие волны цветения (рис. 3 г, д).

### III. Проросшие осенью, с ускоренной яровизацией

С удлиненным сильно ветвистым цветочным стеблем, который несет редко расположенные сложные перистые листья. Цветы на верхушке стебля. Розетка прикорневых листьев не развита (рис. 5 а).

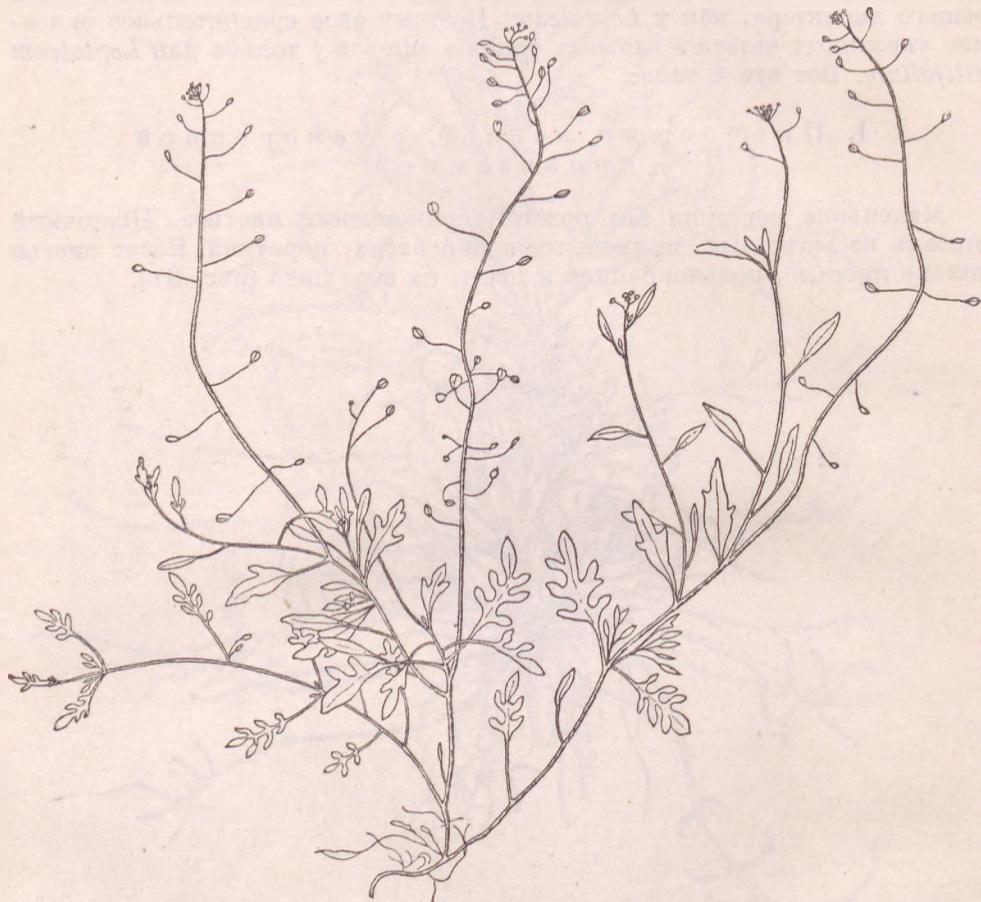


Рис. 6а. *Hymenolobus procumbens*. Осенью, с ускоренной яровизацией.

### IV. Проросшие осенью, с замедленной яровизацией

Цветочный стебель очень укороченный. Розетка прикорневых листьев очень сильно развита. Все растение несет большое количество сложных перистых листьев (рис. 5 б. Ср. также рис. ба и бб для *Hymenolobus*).

Каждый из этих четырех крайних типов при настойчивом влиянии среды в соответствующем направлении мог бы стать исходным для образования отдельного вида растений.

Из своих опытов с осенне-весенними эфемерами пустынь (в частности, с *Lepidium perfoliatum*, *Leptaleum filifolium* и *Hymenolobus procumbens*) я хотел бы подчеркнуть один общий вывод.

На основе закономерного изменения индивидуального развития растений можно вызывать у них морфологические отличия видового, эволюционного значения.

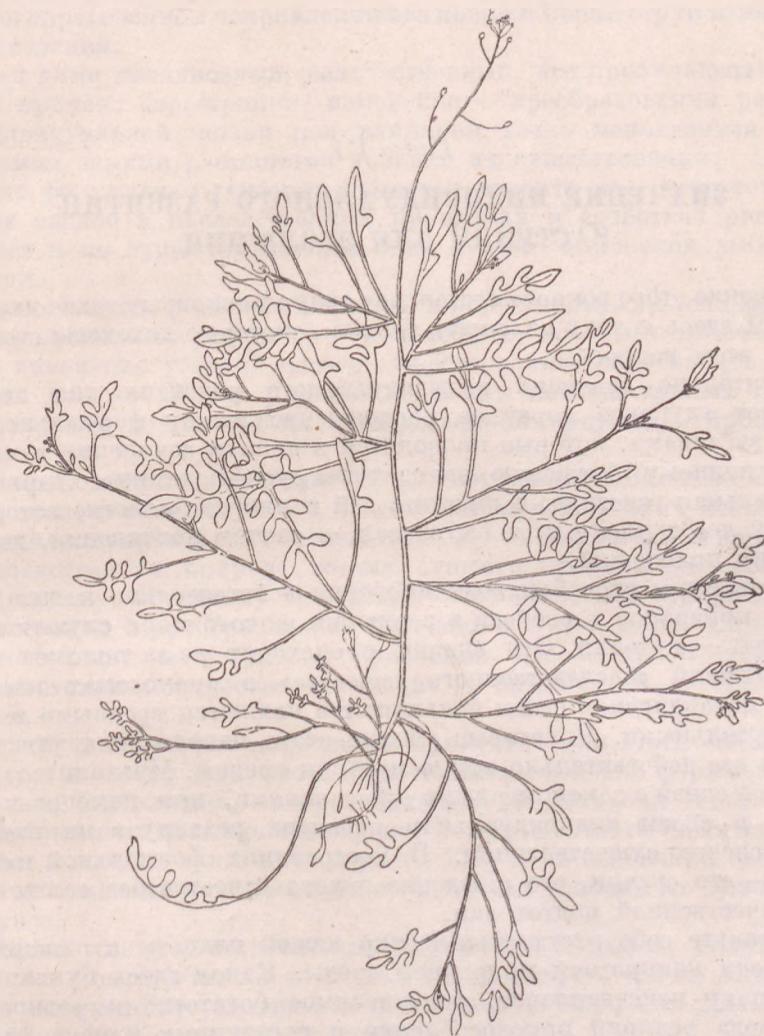


Рис. 66. *Hymenolobus procumbens*. Осенью, с замедленной яровизацией.

Я не сомневаюсь в том, что при соответствующем настойчивом действии на индивидуальное развитие в одном направлении эти морфологические отличия будут еще углубляться.

Мне кажется, что мои опыты несколько расширяют просвет в общую область планомерного, направленного преобразования формы у растений и на пути овладения их эволюцией.

## *Глава VI*

### **ЗНАЧЕНИЕ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ ДЛЯ ЭВОЛЮЦИИ**

Выяснение этого вопроса составляет одну из основных задач настоящей работы. И здесь я хочу изложить только некоторые исходные свои положения в этом вопросе.

Относительно значения индивидуального развития для эволюции существует глубокое коренное расхождение между формальной генетикой и взглядами, которые проводятся в данном сочинении и которые, по моему полному убеждению, находятся в русле подлинного дарвинизма.

Формальная генетика, а вместе с ней и многие биологи, которые находятся у нее в плену и, я бы сказал, в слепом подчинении, держатся следующих положений.

Единственным способом возникновения действительно новых наследственных признаков и свойств в эволюции живого мира служат случайные скачки — мутации. Эти скачки происходят из-за поломок и других нарушений «наследственного вещества» в хромосомах клеточных ядер и в подавляющем своем большинстве являются вредными и частью даже смертельными. Некоторые ученые этого направления утверждают даже, что все действительно новые мутации вредны. Мутации возникают вне всякой связи с закономерными изменениями, при помощи которых организм в своем индивидуальном развитии реагирует на изменение условий своего существования. В построениях формальной генетики мутация — это скачки, это рождение нового качества без соответствующей количественной подготовки.

Представьте себе растительный мир нашей планеты в явлениях его жизни среди конкретной природной среды. Какое здесь буквально на каждом шагу неисчерпаемое, неисчислимое богатство и разнообразие всякого рода реакций приспособления и постоянных изменений в индивидуальном развитии растений в зависимости от вечно меняющихся условий их существования! Остаются ли растения на месте или расселяются, их отношения со средой, в том числе и с другими растениями, постоянно меняются. И это вызывает закономерные реакции — изменения у растений. На каждом шагу природа придает таким изменениям определенное направление, например, когда растение проникает на новые местообитания или в новую природную область, или когда на месте совершается медленная эволюция почв и климатов, или одни группировки растений вытесняются другими.

В более северной полосе Европейской части Союза ССР в широких размерах происходило вытеснение сосны елью, превращение сосновых

лесов в еловые. И уже один этот факт имел своим последствием глубокую перестройку отношений для многих других растений.

Можно представить себе весь растительный мир нашей планеты и каждый отдельный клочок его, участок луга, леса и т. д., как живую ткань, вечно переливающуюся изменениями, сплетенную из разнообразных индивидуальностей, находящихся в постоянном движении и перестройке своего индивидуального развития. В этой ткани вечно возникают и текут в определенном направлении все новые и новые струи изменения — преобразования.

Перед нами грандиозный, величественный, все проникающий законо-мерный процесс перестройки, изменения — преобразования растений в их индивидуальной жизни под влиянием вечно меняющихся и вечно изменяемых самими растениями условий их существования.

И вот формальная генетика пытается уверить нас, что этот процесс никаких следов в наследственных признаках и свойствах растений не оставляет и по существу должен быть в этом отношении выброшен из эволюции.

Я в своем труде развиваю взгляды, в корне противоположные. Именно в тех закономерных реакциях — изменениях, которыми отвечают растения на изменение условий своего существования, надо искать основной источник для появления у растений новых наследственных признаков и свойств и переделки всей их наследственной природы в процессе эволюции.

При этом сначала у растений возникают ненаследственные изменения. Потом, после соответствующей подготовки на основе этих ненаследственных изменений, происходят наследственные — в том же самом направлении.

Наследственная природа живых существ представляет собой целостную систему. И потому изменения наследственной природы зависят от перестройки и преобразования отношений в этой системе в результате предшествующих в организме изменений. После такой количественной подготовки количество переходит в качество, и совершается это скачком.

Я, однако, не считаю возможным применять для этого скачка термин *мутация* ввиду того, что с этим термином связано формальное, метафизическое содержание, которое дала ему формальная генетика.

Подобный взгляд на происхождение новых наследственных изменений у растений я высказывал в печати уже в 1923 г. на основании своих многолетних наблюдений над влиянием на растения условий их существования в природе.<sup>1</sup>

В своей книге «Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь» я писал: «Эколог и систематик не могут и сейчас отказаться от мысли, что внешние условия имели в процессе эволюции преобразующее действие, а не только отбирающее».

«Наследственные изменения часто лежат в том же направлении, что и модификации... И если природная обстановка в каком-либо районе или на отдельных местообитаниях модифицирует растения в определенном направлении, то это может служить для многих случаев симптомом, указанием на вероятность возникновения соответствующих наследственных изменений. Вместе с тем трудно допускать мысль, что между такими наследственными изменениями и модификациями нет никаких внутрен-

<sup>1</sup> Проф. Б. Келлер. Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь, вып. 1. Воронеж, 1923. Книга эта была написана еще в 1917 г., но из-за трудностей печатания вышла в свет только в 1923 г.

них взаимоотношений, никакой координированности и, может быть, корреляций».<sup>2</sup> Вообще я уже тогда проводил мысль, что ненаследственные изменения от воздействия окружающей среды могут при известных условиях переходить в наследственные.

В пользу такого взгляда имеется ряд общих соображений и фактических оснований. Вот главные из них:

1. Есть подавляющая масса фактов, показывающих, что непаследственные и наследственные изменения идут в одном и том же направлении и часто по внешности неотличимы.

2. Следя за распространением растений из близких между собой видов в природе, можно сплошь и рядом наблюдать, как по мере изменения условий местообитания один вид как бы на глазах превращается в другой.

3. Еще не было, да и не может быть, такого случая, чтобы новый вид возник в природе на основании какой-либо вредной мутации. Напротив, известно немало примеров, когда под непосредственным воздействием условий существования в опытах возникали формы растений, которые, с точки зрения систематики, представляют собой отдельные виды и действительно описывались как таковые.

4. В индивидуальном развитии растений мы часто наблюдаем смену признаков и свойств, которые соответствуют видовым и даже родовым различиям.

5. Возможность унаследования так называемых благоприобретенных признаков доказана прямыми опытами мичуринской школы. Сюда относятся в особенности опыты Т. Д. Лысенко и его сотрудников по переделке озимых растений в яровые или обратно и по изменению потомства под влиянием вегетативной гибридизации. В свете этих опытов новый вес приобретают результаты соответствующих старых исследований, которые были в пренебрежении под давлением формальной генетики (например, сообщаемые мною далее наблюдения и опыты Бордажа).

Приведенные здесь пять положений вполне укладываются в представления об эволюции, как это освещал с полной четкостью один из величайших философов-марксистов, основоположников марксизма — Ф. Энгельса. По Ф. Энгельсу, путь эволюции идет через унаследование приобретенных признаков, наследственное закрепление результатов упражнения и неупражнения органов. Как иначе можно толковать следующие ясные выводы Ф. Энгельса:

«Рука, таким образом, является не только органом труда, она также и продукт его. Только благодаря труду, благодаря приспособлению к все новым операциям, благодаря передаче по наследству достигнутого таким путем особого развития мускулов, связок и, за более долгие промежутки времени, также и костей, и благодаря всему новому применению этих переданных по наследству усовершенствований к новым, все более сложным операциям,— только благодаря всему этому человеческая рука достигла той высокой ступени совершенства, на которой она смогла, как бы силой волшебства, вызывать к жизни картины Рафаэля, статуи Торвальдсена, музыку Паганини».<sup>3</sup> И дальше:

«...Коротко говоря, формировавшиеся люди пришли к тому, что у них явилась потребность что-то сказать друг другу. Потребность создала себе свой орган: неразвитая гортань обезьяны медленно, но неук-

<sup>2</sup> Проф. Б. Келлер. Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь, вып. I. Воронеж, 1923, стр. 47.

<sup>3</sup> Ф. Энгельс. Роль труда в процессе превращения обезьяны в человека, 1939, стр. 7.

полно преобразовывалась путем модуляции для все более развитой модуляции, а органы рта постепенно приучались произносить один члено-раздельный звук за другим».<sup>4</sup>

Приведенные мною пять основных положений проходят через весь этот мой труд. Тем не менее, уже здесь я считаю полезным несколько развернуть из них второе, третье и четвертое.

Давно уже было обращено внимание на то, что очень родственные разновидности или виды растений бывают приурочены к различным местообитаниям. И, естественно, возникла мысль, что в самом своем происхождении эти виды и разновидности зависели от различий в их местообитаниях.

А. Кернер еще в 1863 г. дал длинный список парных, параллельных, близких между собой форм, которые, встречаясь в одной и той же местности, были приурочены соответственно в каждой паре: одна форма — к субстрату сильно известковому, богатому углекислым кальцием, другая — к неизвестковому.<sup>5</sup>

Классический пример таких параллельных «известковых» и «неизвестковых» форм представляет альпийская ветреница — *Anemone alpina* L. У этого вида есть две формы: одна с белыми, другая — с желтыми цветами и еще с некоторыми мелкими различиями между собой. Вот что писал Христ еще в 1879 г. об их распространении в Альпах:

«Наиболее замечательным примером является *Anemone alpina* L. В своей белой форме она приурочена у нас (но в Вогезах уже нет) к известковым горам, в своей желтой — к горам глинистым и кварцевым, и притом с абсолютной резкостью, так что в местностях, где оба вида гор проходят друг через друга, и распределение обеих форм ветреницы точнейшим образом следует контурам «пограничной линии» между упомянутыми разными горами... Даже более того: где переход от известняка к каменной породе, бедной известью, происходит не по резкой границе, а путем постепенного смешения, там ветреница в таком же смешении переходит через многочисленные промежуточные формы из белой в желтую».

Христ отмечает далее, что на одном таком месте соседства обеих форм он убедился, что дело здесь идет не о гибридах, а о переходах между ними.<sup>6</sup>

Шретер, на основании соответствующих наблюдений Люди и данных Прево-Риттера, сам склоняется к выводу, что эти промежуточные формы имеют гибридное происхождение, но указывает, что этот вывод требует экспериментального подтверждения. Прево-Риттер пересаживал белую форму альпийской ветреницы на необычный для нее кремнеземистый субстрат, и она не получала на этом субстрате желтой окраски. Но, как отмечает Шретер, опыты Прево-Риттера продолжались лишь в течение 5 лет, и данные этого исследования о составе субстрата, на котором велась культура, очень неопределенны.<sup>7</sup>

Вообще многие исследователи приходили к выводу, что эволюция видов и более мелких систематических единиц (подвидов, разновидностей, рас и т. п.) происходила под непосредственным преобразующим влиянием географических и экологических условий.

<sup>4</sup> Ф. Энгельс. Роль труда в процессе превращения обезьяны в человека. 1939, стр. 8.

<sup>5</sup> Я пользуюсь указанием на работу А. Кернера в книге: A. F. Schimper g. Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena, 1898, S. 115.

<sup>6</sup> H. Christ. Das Pflanzenleben der Schweiz. Zürich, 1879, S. 271. То же наблюдение с тем же выводом повторяется в позднейшем издании этого сочинения Христа: H. Christ. La flore de la Suisse et ses origines. Bale — Genève — Lyon, 1907, p. 317.

<sup>7</sup> C. Schroeter. Das Pflanzenleben der Alpen. Zürich, 1926, S. 564—565.

Р. Веттштейн возвел соответствующие идеи на степень географо-морфологического метода в систематике.<sup>8</sup> Этот ученый для иллюстрации при помощи указанного метода дает анализ родственных отношений в спутанном клубке мелких видов и подвидов из родов горечавки (*Gentiana*) и очанки (*Euphrasia*). Следя за географическим распространением этих видов и подвидов, Р. Веттштейн устанавливает историю их расселения и, вместе с тем, историю их происхождения и обособления.

В частности, по Веттштейну, существуют две категории рас по степени их обособленности.

Одни расы, близко между собой сходные в морфологическом отношении, имеют ареалы распространения, взаимно исключающие друг друга. А там, где они соприкасаются в своем распространении, между ними есть промежуточные формы не гибридного происхождения. Расы как бы переходят одна в другую. Такие расы возникли сравнительно недавно (большей частью уже после ледникового периода). Для этой группы рас Веттштейн устанавливает в систематике категорию подвида (*subspecies*).

В противоположность этому, к категории видов, по Веттштейну, относятся расы, которые уже потеряли связь между собой через переходные формы и у которых области их распространения уже не исключают друг друга. Происхождение этих видов восходит к более древнему, доледниковому, времени. Покажем на примере метод работы Веттштейна. Европейские виды из секции *Endotricha* рода *Gentiana* обнаруживают сложный клубок родственных взаимоотношений, который совершенно невозможно распутать на основе одних морфологических различий.

Тогда Веттштейн наносит на одну общую карту границы распространения этих видов. При первом взгляде на эту карту тоже получается впечатление неразрешимой путаницы. Но вот Веттштейн в этом клубке границ начинает прослеживать те из них, по которым разные виды взаимно соприкасаются друг с другом. Таким образом запутанная карта, общая для всех видов, разлагается на ряд более простых карт, охватывающих только отдельными небольшими группами видов.

Одна из таких более простых карт изображает границы распространения трех близких между собой видов, или, по Веттштейну, подвидов: *Gentiana campestris* L., *Gent. baltica* Murb. и *Gent. hypericifolia* (Murb.). Из них *Gentiana baltica* приурочена к низменной части Средней Европы и здесь успевает принести цветы и плоды за одно лето. *Gentiana campestris* свойственна северу, а также более высоким горам Средней и Южной Европы. *Gentiana hypericifolia* растет в Пиренеях. Оба последних подвида цветут и плодоносят только на второй год своей жизни.

Веттштейн приходит к заключению, что эти три подвида происходят от одного общего вида, который пережил ледниковый период в Южной Европе и отсюда в послеледниковое время стал распространяться к северу. При этом сначала из этого потока растений выделилась *Gentiana hypericifolia*, а потому *Gent. baltica*. В своем географическом распространении эти три подвида еще сохранили свежие следы своего распространения и истории своего образования, а также ясную связь с теми физико-географическими условиями, под влиянием которых они образовались. Эти подвиды в пределах указанных условий удерживают свои отличительные признаки, но в пограничных переходных природных областях своего распространения сами представлены соответствующими переходными формами.

<sup>8</sup> R. Wettstein. Grundzüge der geographisch-morphologischen Methode der Pflanzensystematik. Jena, 1898.

Я не буду вдаваться здесь в рассмотрение обширной литературы, имеющейся по данному вопросу, и приведу только несколько конкретных примеров из своего личного опыта.

Уже в начале своих ботанических исследований в природе, приблизительно 40 лет назад, я стал обращать внимание на изменения, которые происходят у растений под влиянием различных условий местообитания.

Есть два близко родственных между собой вида гвоздики — *Dianthus arenarius* L. и *Dianthus squarrosus* M.B., которые оба встречаются на песках в Европейской части Союза ССР. Но первый из этих видов характерен для более северных лесных районов, а второй — для более южных — степных и полупустынных. Еще В. Я. Цингер в 1885 г. отмечал в отношении *D. arenarius*, что «на юго-востоке этот вид как бы заменяется *D. squarrosus*».<sup>9</sup> В частности, *D. arenarius* имеется, например, в Горьковском крае, *D. squarrosus* — около Сталинграда.

В 1900 г. я нашел около Саратова гвоздику, которую отнес к *D. arenarius*.<sup>10</sup> Она росла на песках по опушке лиственного леса вместе со степными видами. Но на этих же песках было найдено такое типичное растение северного соснового бора, как олений лишай (*Cladonia silvatica* (L.) Hoffm.).

Вместе с тем под влиянием общей, более южной, степной обстановки у этой гвоздики были ясные, но еще слабые склонения в сторону *D. squarrosus*.

Повидимому, обе гвоздики в пограничной области своего распространения связаны друг с другом переходными формами и, следовательно, представляют собой пару близко родственных географических подвидов, в понимании Веттштейна. В подобных же отношениях друг к другу находятся виды из рода *Jurinea*, тоже характерные для песков, в более северных районах — *Jur. cyanoides* DC, в более южных — *Jur. Eversmanni* Bge, или пара колокольчиков: более северный лугово-лесной — *Camp. patula* L. и более южный лугово-степной — *Camp. simplex* Stev.

В окрестностях Сталинграда, по сухим и возвышенным глинистым местам, не тронутым пашней, в бесчисленном множестве встречаются низенькие кустики белой приморской полыни (*Artemisia maritima* Bess. subsp. *incana*, B. Kell.). Листья этой полыни покрыты густым войлоком воздухоносных волосков, который придает ей характерную голубовато-белую окраску. Народное название этой полыни у казахов — «ак-джусан», в переводе — «белая полынь».

Там же в окрестностях Сталинграда, на более пониженных местах, влажных и солончаковых, встречается другой вид полыни, близкий к упомянутому. Это так называемая солончаковая полынь (*Artemisia maritima* Bess. subsp. *salina* Willd. (sp.)). Она более рослая, менее опущенная, по окраске зеленоватая.

Если с более возвышенных мест постепенно спускаться в пониженные, то как будто прямо на глазах происходит превращение одного вида полыни в другой — белой в солончаковую. Совершенно несомненно, что отличительные признаки этих двух видов (разница в опушении и др.) выработались как непосредственная реакция на особенности в условиях их местообитания.<sup>11</sup>

<sup>9</sup> В. Я. Цингер. Сборник сведений о флоре средней России. М., 1885, стр. 92.

<sup>10</sup> Б. Келлер. Ботанико-географические исследования в Саратовской губернии. Тр. об-ва естествоисп. при Каз. ун-те, т. XXXV, вып. 4, Казань, 1901, стр. 18 и 93.

<sup>11</sup> Б. А. Келлер. Очерки и заметки по флоре юга Чарынского уезда. См. И. А. Димо и Б. А. Келлер. В области полупустыни. Саратов, 1907, ч. II, стр. 109.

В каменистых полупустынях и пустынях Зайсанского и Курчумского районов Восточно-Казахстанской области, в предгорьях Алтая, широко распространена полынь, которую я в свое время выделил в сборной группе *Artemisia maritima* Bess. под названием *Art. maritima subles-singiana* B. Kell.

Эта полынь в указанной местности имеет две крайние формы. Одна из них приурочена к выпуклым, сильно сухим и несколько засоленным местам. Она имеет карликовый рост и сильное серовато-войлокное опушение. Другая встречается на дне ложбин, в зарослях кустарника *Spiraea hypericifolia* и вообще на местообитаниях менее сухих и незасоленных. Эта форма рослая, с менее обильным опушением — сильно зеленоватая. Если положить рядом растения этих двух крайних форм, то они кажутся принадлежащими двум разным мелким видам или подвидам. Но когда вы поднимаетесь из понижения на более возвышенное место, то на ваших глазах зеленоватая форма рассматриваемой полыни как бы переходит в сероватую. Я назвал обе эти формы соответственно: f. *virescens* (зеленоватая) и f. *canescens* (сероватая). Отношения между ними подобны тем, как у *Artemisia maritima incana* и *salina*.<sup>12</sup>

В том же Зайсанском районе, на Алтае, в 1908 г. я встретил на большой высоте, на альпийских пастбищах, над озером Маркакулем, тысячелистник. Было много вероятности, что этот тысячелистник проник на пастбища и получил здесь известное распространение благодаря интенсивной пастыре в хозяйстве кочевников-скотоводов. Проникнуть сюда он мог из нижележащего степного пояса, который в этой части алтайских гор не отделен от альпийского пояса развитой лесной растительностью.

Этот тысячелистник приобрел на альпийской высоте характерные особенности альпийского растения: относительно крупные цветы и соцветия-корзинки, карликовый рост и т. д. Я описал это растение как особую форму тысячелистника — *Achillaea setacea* W. et Kit. f. *subalpina* B. Kell.<sup>13</sup>

В 1909 г. я нашел в предгорьях Алтая, в пределах нынешней Ойротии, на луговых стежнях, распространенную здесь форму мяты (Poa). Долго я колебался, к какому виду мяты прислать эту форму. На более влажных степных участках она напоминала лесной мяты (Poa nemoralis L.). Но она встречалась также и на более сухих степях, включая переходные к ковыльным, и здесь имела характерный степной облик — более низкий рост, жесткие торчащие стебли, узкие щетиновидные листья, обдененные соцветия-метелки и т. д.

В конце концов я пришел к выводу, что это действительно лесной мяты, но здесь он идет по пути переработки — приспособления к степным условиям жизни.

Дело в том, что степи в предгорьях Алтая в значительной степени сформировались недавно — на месте истребленных лесов. И в растительности этих степей еще уцелели лесные виды, как костяника (*Rubus saxatilis* L.), осоки (*Carex pediformis* C. A. Mey) и, в числе их лесной мяты (Poa nemoralis L.). На самом лесном мяты видны свежие следы того, как он перерабатывался из лесной в степную форму.<sup>14</sup>

<sup>12</sup> Б. А. Келлер. Ботанико-географические исследования в Зайсанском уезде Семипалатинской области, ч. II. Отдельный оттиск из Тр. Об-ва естествоисп. при Каз. ун-те, Казань, 1912, стр. 89.

<sup>13</sup> Там же, стр. 81.

<sup>14</sup> Б. А. Келлер. Флористические, геоботанические и экологические заметки. VII. Некоторые интересные растения Горного Алтая. Отдельный оттиск, 1928.

В Горном Алтае встречаются два близких между собой вида дикого овса. Один — *Avena versicolor* Vill.— характерен для области альпийских гор, другой — *Avena Schelliana* Hack.— встречается в травяных степях в нижнем горном поясе. При своих ботанических исследованиях на Алтае в 1909 и 1910 гг. я не раз наблюдал на соответствующих промежуточных местообитаниях и переходные формы между этими двумя видами.<sup>15</sup>

Примеры, подобные приведенным, при внимательном наблюдении встречаются в природе на каждом шагу. И можно только удивляться, как сколастиично и безидейно строятся в этом отношении разные «Определители растений» и «Флоры», как далеки они от дарвинизма. Взять для примера хотя бы известную «Флору» Маевского в новом виде, как она издана недавно Ботаническим институтом АН СССР.

Попробуйте просмотреть все, что там написано об упомянутых мною видах гвоздики — *Dianthus arenarius* и *squarrosus* и еще о третьем виде, который к ним близок, — *D. acicularis* Fisch. Здесь не только путаница и незнание литературных указаний, но и совершенная безидейность. Нет ни намека на родственные отношения этих трех видов, что мы находим еще в 1885 г. у В. Я. Цингера.

В последнее время вошло в большую моду учение Турессона об экотипах. В основе этого учения лежат правильные наблюдения. Если брать один и тот же вид растений с существенно различных его местообитаний, то оказывается, что каждому местообитанию соответствует особая форма или особый экотип вида. Но само это явление не находит себе подлинного объяснения в рамках формальной генетики, у которой находятся в плену и сам Турессон, и его последователи, в том числе и наши, советские, как М. А. Розанова, Е. Н. Синская. Все дело сводится к тому, чтобы дать формальную классификацию соответствующих экотипов, разложить их по полочкам ненаследственных и наследственных изменений, или так называемых «модификаций» и «мутаций», паворачивая при этом немало лишней терминологии.

Вопрос в том, что именно в экологических формах можно и должно искать выяснения глубокой внутренней зависимости наследственных изменений от ненаследственных, не ставится. Подход действительно эволюционный, с точки зрения дарвинизма, отсутствует. Повторяю: еще не было, да и не может быть, такого случая, чтобы новый вид в природе возник на основе какой-либо вредной мутации. Напротив, известно немало случаев, когда под непосредственным воздействием условий существования образовывались формы, которые, с точки зрения систематики растений, соответствуют отдельным видам и описывались действительно как таковые.

Поразительный факт этого рода описывается в одной из более ранних работ нашего выдающегося ботаника-дарвинаста Н. В. Цингера. Он нашел в природе растения, у которых на одном и том же экземпляре побеги двух следующих друг за другом годов — 1896 и 1897 — оказались принадлежащими двум разным видам, причем эти виды свойственны различным удаленным друг от друга природным районам.

Два различных вида — в одном растении!

Это было миниатюрное растение из рода подорожников *Plantago*. На экземплярах этого растения побеги 1897 г. принадлежали виду *Plantago tenuiflora* W. K. Это более южный вид. В Полтавской губернии, где производил свои наблюдения Цингер, проходит северная граница распро-

<sup>15</sup> Б. А. Келлер. Флористические, геоботанические и экологические заметки. VII. Некоторые интересные растения Горного Алтая. Отдельный оттиск, 1928, стр. 4.

странения этого вида. А побеги предыдущего, 1896 г. на тех же растениях относились к другому, более северному виду *Plantago minor* Fr., который произрастает на острове Эланде в Балтийском море.

Цингер объясняет появление на экземплярах *Plantago tenuiflora* побегов другого, более северного вида тем, что в 1896 г. в Полтавской губернии была необычайная для нее очень холодная и дождливая погода. *Plantago tenuiflora*, как было уже указано, находится в Полтавской губернии на северной границе своего распространения. А холодная и дождливая погода как бы еще больше привела это растение к северу. И вот это растение дало побеги, совершенно сходные с северным видом.

Но *Plantago tenuiflora*, как правило, представляет собой однолетник. Холодная и дождливая погода привела к тому, что экземпляры этого растения (в форме *Pl. minor*) дожили до осени, перезимовали и стали развиваться дальше как двухлетники. На следующий год в условиях погоды, нормальной для Полтавской губернии, на тех же экземплярах побеги северного вида *Plantago minor* сменились побегами южного вида, свойственного этой губернии — *Pl. tenuiflora*.<sup>16</sup>

Известный американский ученый в области экологии растений Клеменц напоминает, что еще Бэкон в 1635 г. дал идею изменения растений при помощи пересадки их в новые условия жизни. Бэкон предлагал болотные травы разводить на вершинах холмов и на песчаном или очень сухом грунте. Бэкон утверждал, что сухость и бесплодная почва ведут растения к вырождению в некоторых случаях так далеко, что изменяют их в другой сорт.

И в другом месте Бэкон писал: «Вы должны принять во внимание, что если вы хотите одно растение изменить в другое, вы должны добиться того, чтобы питание было сильнее влияния семени. И, следовательно, вы должны осуществлять это при помощи питания, которое действовало бы в противоположном направлении по отношению к природе травы, но так, чтобы трава все-таки могла расти...»<sup>17</sup>

Много лет спустя Боннье провел свои замечательные опыты, в которых осуществлялась идея Бэкона.

Перенеситесь воображением на большие высоты Альп, Кавказа, Алтая или других гор. Здесь, в близком соседстве с вечными снегами, перед вами развернутся дикие цветники поразительной красоты. Они состоят преимущественно из многолетних трав, которые принадлежат к очень разнообразным семействам и все получили характерные особенности так называемых альпийских растений. К этим особенностям относятся карликовый рост, непомерно крупные по сравнению с ростом цветы, яркая их окраска. Эти особенности распространяются также на анатомическое строение и на жизненные процессы растений, их дыхание, усвоение углерода, транспирацию и т. д. Вообще в природе выработались особые типы альпийских растений со свойствами, закрепленными наследственностью.

Куда нас тянет при объяснении появления альпийских особенностей формальная генетика? Она тянет нас к противоестественному допущению, что эти особенности возникли вне всякой связи с условиями альпийского климата, в виде случайных мутаций. А потом такие мутации были подхвачены естественным отбором, причем естественный отбор на их возникновение никакого влияния не оказывал.

<sup>16</sup> Н. В. Цингер. *Plantago tenuiflora* W. K. и *Plantago minor* Fr. К вопросу о влиянии климата на форму и жизнь растений. Оттиск из Зап. Киевск. об-ва естествоисп. т. XIX, вып. 1, Киев, 1904.

<sup>17</sup> F. E. Clements. Experimental methods in adaptation and morphology. Journ. Ecol., v. XVII, № 2, Cambridge, August 1929.

В таком допущении прежде всего выбрасывается за борт свойственная растению очень большая гибкость к приспособлению. Растение, впервые попавшее в условия альпийского климата, сразу же начинает перестраиваться под его влиянием. При этом некоторые растения, неспособные к достаточной перестройке, погибают, другие идут по пути все более глубокого приспособления к новым условиям жизни. Все метафизические рассуждения формальной генетики о том, что это приспособление основано на появлении новых случайных мутаций, попросту рассыпаются. Растения успеют приспособиться ранее появления соответствующих наследственных изменений. Эти изменения не предшествуют процессу приспособления, а являются его результатом, завершают его и вместе открывают для него новые возможности в том же направлении.

Что это приспособление совершается спачала на основе ненаследственных изменений, блестяще доказали опыты Боннье.

Боннье в своих опытах широко применял следующий способ. Один и тот же экземпляр растения разделялся на две части, и одна из этих частей высаживалась высоко в горах (в Альпах или Пиренеях), другая — внизу, на равнине.

Боннье начал свои опыты с 1884 г. и шире развернул их с 1886 г. Последний свой отчет о них Боннье опубликовал в 1920 г., когда общая продолжительность этих опытов составляла более тридцати лет.<sup>18</sup>

В своем последнем отчете Боннье перечисляет семнадцать видов растений, которые, будучи перенесены с равнины на большую горную высоту, получили здесь сходство с родственными им альпийскими видами, нормально живущими на этой высоте. Виды, у которых было получено такое превращение, относились к очень различным семействам.

Характерно, что податливость к этому превращению у различных видов оказалась неодинаковой. Нередко оно требовало значительного времени. С годами превращение усиливалось.

Так, Боннье пишет про обычное у нас сорное растение — хлопушку (*Silene inflata* Sm.): «Уже к концу шести лет побеги этого растения, перенесенные из равнины на высоту 2300 метров, сильно походили на *Silene alpina* Tomas, но это сходство сделалось еще много больше спустя 20 лет». Богословская трава (*Thymus serpyllum* L.) особенно долго сопротивлялась приспособлению к альпийскому климату. Однако спустя тридцать лет пробы этого растения, пересаженные на большие высоты, наконец, приобрели почти все признаки высокогорного вида — *Thymus polytrichum* A. Kerner. Обыкновенный можжевельник (*Juniperus communis* L.), встречающийся на равнинах, стал превращаться на большой горной высоте в альпийский карликовый можжевельник (*Juniperus nana* Willd.). И это превращение под конец опытов стало полным, одинаково выраженным как в наружной форме, так и в анатомическом строении.

Американский ученый Клеменц поставил серию опытов для проверки выводов Боннье на Пайкс-пике в Скалистых горах, в Соединенных Штатах Америки. Эти опыты были проведены в период 1900—1908 гг. и потом возобновлены в 1918 г. Они дали полное подтверждение выводов Боннье.

В своей более поздней публикации, 1938 г., Клеменц упоминает о ряде случаев превращения видов, которое получилось благодаря пересадке растений в новую для них среду или вследствие изменения этой среды на

<sup>18</sup> G. Bonnier. Nouvelles observations sur les cultures expérimentales à diverses altitudes et cultures par semis. Rev. gén. bot., t. XXXII. Livraison du 15 Août, № 380. Paris, 1920.

месте.<sup>19</sup> Так например, *Agropyrum caninum* превратился в *Agrop. subsecundum*, *Trisetum montanum* — в *Tris. spicatum*, *Elymus ambiguus* — в *Elym. condensatus*.

Константен сообщает о замечательных случаях превращения растений в тропических горных областях Мадагаскара, там, где выжигались леса с целью расширения площадей для культуры. На выжженных местах, в условиях нового режима, в общей обстановке сырых тропиков, способствующей интенсивной растительной жизни, происходят изменения растений не только видового, но даже и родового характера. Константен ссылается на Умбера, который показал, что в таких условиях род *Epallage* из семейства сложноцветных перешел в род *Sphacophyllum*. При этом оба эти рода видными ботаниками-систематиками относятся к разным разделам семейства. Следовательно, получилось превращение родов, да еще из разных разделов семейства сложноцветных. Под влиянием новых условий, в результате уничтожения леса, заметно изменились признаки цветов, обыкновенно очень постоянные. «Таким образом догма постоянства признаков цветов не остается неприкосновенной».<sup>20</sup>

Стоит здесь отметить еще опыты чешского ботаника Кражана, который производил их в 80-е и 90-е годы прошлого столетия в окрестностях Граца.

Кражан подбирал пары близких между собой видов, которые были приурочены в природе к разным местообитаниям, и растения каждого вида в такой паре пересаживал на местообитание другого вида. Такие обоюдные пересадки были проделаны со следующими парами видов: *Festuca sulcata* Hack. и *Fest. glauca* Lam., *Knautia arvensis* и *Kn. pannonica* Wettst., *Ajuga genevensis* и *Ajuga reptans*, *Viola odorata* и *V. collina* и еще с некоторыми другими.

Путем этих пересадок Кражану удалось вызвать превращение *Festuca sulcata* в *F. glauca*, *Knautia arvensis* — в *Kn. pannonica*, *Ajuga genevensis* — в *A. reptans*, *Viola odorata* — в *V. collina*. Но обратные превращения не удавались. На этом основании Кражан считает первые в каждой паре виды за исходные, а вторые — за производные.

Кражан сообщает еще ряд замечательных результатов своих опытов. Так, например, превращение *Festuca sulcata* Hack. в *Fest. glauca* Lam. var. *pallens* Hack. совершается в некоторых случаях уже в течение 3—8 лет, в других — после 11, до 14 лет. Превращение происходит через почки, но начинается с листьев, цветочные метелки медленно следуют за листьями. При этом различные почки в одной и той же дерновине оказываются податливыми в неодинаковой степени. Ряд лет в одной и той же дерновине *Festuca* появляются отдельные побеги с листьями и цветочными метелками исходной формы, в то время как другие побеги по листьям принадлежат к форме *glauca*. Наконец, приходит годы, когда вся дерновина в своих листьях и цветочных метелках представляет одну форму *glauca*.

Подлинная *Knautia arvensis* с дважды перисторассечеными листьями в опытах Кражана, при пересадке ее на тенистое или полузатененное местообитание, переходила в *Kn. pannonica*. Превращение в 2—3 года идет так далеко, что конечная цель изменения достигается с полной определенностью. Превращение и здесь идет через новые почки. Оно начинается, когда выступают наружу подземные побеги, из которых каждый несет

<sup>19</sup> F. E. Clements, F. L. Long a. E. V. Martin. Ecology, Factor and Function in Adaptation (Отдельный оттиск из «Carnegie Institution of Washington Yearbook», № 37 for the year 1937—1938).

<sup>20</sup> J. Constantine. Actualités biologiques. L'évolution. Problèmes aquatiques et montagnardes. Annales des Sciences naturelles. 10-me série. Botanique, t. XII, Paris, 1931, p. X.

на конце по одной розетке листьев. Это побеги, выступающие паружу летом после того, как растение цветло в первый раз на новом местообитании.

В опытах Кражана с *Festuca* и *Knautia* превращение одного вида в другой требовало более или менее продолжительного времени. При этом в зависимости от условий опыта превращение совершалось скорее или медленнее. Кроме того, даже на одном и том же растении отдельные побеги его вели себя в отношении скорости превращения неодинаково. Вспомним, что и в опытах Боннье нередко для превращения видов требовался значительный срок. С другой стороны, Кражан сообщает, что при пересадке *Ajuga genevensis* на местообитание *Ajuga reptans* он уже через два месяца не мог отличить полученные новые побеги у первого вида от побегов второго вида. А во втором подобном опыте уже спустя три недели образованные после пересадки листья у *Ajuga genevensis* ничем не отличались от листьев *Ajuga reptans*.

Наконец, отметим еще одно общее значение Кражана: «... способность к изменчивости есть свойство, присущее протоплазме, потому что из семян или отводков одного и того же материнского индивидуума у изменчивых растений никогда на чужой почве (даже при совершенно одинаковых условиях местообитания) не получаются дочерние индивидуумы, которые бы в одинаковой степени отличались от материнской формы».<sup>21</sup>

Теория стадийного развития вскрывает глубокие внутренние переломы, которые происходят под влиянием условий окружающей среды и переводят растение с пути вегетативного роста на путь цветения и плодоношения. На этой основе развертывается чрезвычайно богатая система различных вторичных изменений в индивидуальном развитии растительного организма. Так, например, у колокольчика круглолистного на смену вегетативным розеткам с прикорневыми листьями появляются цветочные стебли со всей сменой ассимилирующих листьев отличного характера, с прицветниками и цветами.

Но при таких условиях в процессах роста и развития растений постоянно меняются внутренние соотношения между его органами и их соотношения с окружающей средой. И под влиянием этих изменений на одном и том же растении появляются в его тканях и органах разнообразные отличия количественного и качественного характера.

Мало того, один и тот же основной орган (лист, стебель или корень), в зависимости от своего положения и назначения в общей системе растения и окружающей среде, может представлять очень существенные отличия в своей форме и анатомическом строении. Множество из таких отличий, наблюдающихся в нормальном ходе индивидуального развития растений, по своей степени должны быть приравнены к видовым и даже родовым различиям. Конечно, такие явления не могли остаться без научных попыток овладеть ими при помощи эксперимента.

В дальнейшем мы рассмотрим характерные примеры таких явлений и некоторые итоги экспериментальной работы в этом направлении. Особенно многочисленны и известны такого рода явления в вегетативных органах и, в частности, в листьях. Так, есть значительная группа растений, у которых часть листьев вегетирует, будучи целиком погружена в воду,

<sup>21</sup> Отмечаю здесь более поздние работы Кражана, из которых взяты мною полученные им факты и выводы:

F. K r a š a n. Ergebnisse meiner neuesten Untersuchungen über die Polymorphie der Pflanzen.

F. K r a š a n. Weitere Beobachtungen an freiwachsenden und an versezten Pflanzen.

A. E n g l e r's botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie, Bd. XXVIII, Leipzig, 1900—1901.

а часть плавает на воде или своей пластинкой торчит полностью в воздухе. Отличия в форме между погруженными в воду и плавающими на воде листьями у водяного лютика (*Ranunculus aquatilis*) очень велики. Не менее велики бывают отличия у таких листьев в их анатомическом строении.

Можно сравнить поперечные разрезы через плавающий на воде и погруженный в воду лист желтой водяной лилии, или кубышки (*Nuphar luteum*), из окрестностей Воронежа. Сравнительное исследование этих листьев произведено моим учеником Г. Н. Новиковым.

Сравнение погруженных в воду и плавающих на ней листьев у водяного лютика и кубышки обнаруживает ряд резких характерных отличий, представляющих совершенно ясное приспособление к соответствующим различиям в среде (табл. 17)

Таблица 17

Длина жилок и число устьиц у плавающих и погруженных листьев  
*Nuphar luteum*

Название растения	Условия жизни листьев	Число устьиц на 1 кв. мм		Общая длина жилок (в мм) на 1 кв. см площади листа
		верхняя сторона	нижняя сторона	
<i>Nuphar luteum</i> Sm.	Лист, погруженный в воду . . . . .	0	0	96
	Плавающий на воде . .	450	0	323

Ассимилирующая пластика листьев, погруженных в воду, гораздо более тонкая и (у водяного лютика) разделена на тонкие волосовидные долеки. Она как бы возвращается в этом отношении к ассимилирующим органам у морских водорослей, о которых сказано выше. Там же было указано и значение соответствующих приспособлений.

Устьица у подводных листьев отсутствуют, а у плавающих на воде сосредоточены на верхней стороне, обращенной к воздуху. Сеть жилок (на примере *Nuphar luteum*) развита у подводных листьев значительно слабее, чем у плавающих. И т. д.

Упрощение тела в связи с водным образом в процессе эволюции пошло еще дальше.

Так, у водяной чумы (*Elodea canadensis* Rich.) в листьях нет обособленной кожицы, и в большей своей части лист состоит всего из двух слоев ассимилирующих клеток. Лишь в середине листа, где проходит жилка, клетки расположены в несколько слоев. Жилка только одна, срединная, слабо выраженная. Специальные элементы для проведения воды в ней вовсе отсутствуют. Отсутствуют, конечно, также устьица.

Упрощается у водных растений и их морфология. Исчезают корни (их нет, например, у роголистника — *Ceratophyllum*). До крайнего упрощения тела дошла эволюция у рясок, особенно у таких, как *Wolffia arrhiza*. У нее тело имеет вид простых чешуек, плавающих на поверхности воды, и не только по внешности, но и по внутреннему строению напоминает скорее слоевище какого-либо растения из низших. Чешуйки эти — листовой природы. Длина их всего 1—1.5 мм, так что эта ряска принадлежит к числу самых мелких цветковых растений. Корни отсутствуют.

Все-таки у покрытосеменных растений, которые живут погруженными в воду, мы встречаем не только упрощение тела, но иногда и новые сложные приспособления к жизни в водной среде. Так, у пузырчатки (*Utricularia vulgaris* L.) на ее ассимилирующих органах имеются пузырьки, представляющие собой сложные ловчие аппараты, которые приманивают и захватывают плавающих в воде мелких ракообразных животных.

Уже давно было начато экспериментальное изучение изменений, которые происходят у сухопутных растений при культуре их погруженными в воду.

Факты таких изменений сообщались и обсуждались еще в августе 1873 г. на четвертом Съезде русских естествоиспытателей в Казани. Тогда Леваковский изложил свои наблюдения над влиянием воды на форму и строение одного из видов ежевики (*Rubus fruticosus*). Это наземное растение при погружении в воду не погибало, а давало характерные изменения своих ветвей и листьев.<sup>22</sup> Из более поздней работы Леваковского видно, что в этом опыте у наземного растения получались уклонения в сторону водных растений.

Очень интересны факты, показывающие, что один и тот же вид растений может существовать в двух формах — наземной и водной. Такая способность свойственна растениям прибрежным и является приспособлением к понижению или подъему уровня воды, что особенно резко оказывается на условиях жизни растений в прибрежной полосе. Так, есть гречишко, которая благодаря этой способности получила название земноводной — *Polygonum amphibium* L. Водная форма этой гречишко имеет листья, плавающие на воде. У наземной они целиком находятся в воздухе.

Обе формы отличаются рядом признаков, которые возникают как реакция приспособления под влиянием воздействия водной или воздушной среды.

Массар получал по желанию ту или иную форму при соответствующей культуре из черенков одного и того же экземпляра растения. При этом один черенок высаживался в глубокую воду и давал форму с плавающими листьями — f. *natans*. Получилось голое растение. Листья у него были с длинным черешком и овальной пластинкой. Устьица находились на верхней ее стороне. Механическая ткань не развивалась.

Другой черенок сажался на прочной земле у края воды. Получалась из этого черенка наземная форма — f. *terrestris*. У нее листья были узко-ланцетные, с коротким черешком. Устьица находились на нижней поверхности листьев. Механическая ткань была развита. Растение волосистое. Характерно, что наземная форма редко дает цветы и что существует еще третья форма этой гречишко — f. *coenosa*. Она произрастает на очень сухой земле, никогда не цветет, имеет крепкий стебель с короткими междоузлиями и листья на коротких черешках. Эти листья покрыты железистыми волосками, а не простыми, как у другой наземной формы (f. *terrestris*), и имеют устьица на обеих сторонах листовой пластиинки. Константен прибавляет, что «этот последний пример показывает еще раз непосредственную и непрерывную лепку растений под воздействием среды».<sup>23</sup>

У различных родов и видов из семейства частуховых — *Alismaceae* на одном и том же растении могут развиваться при соответствующих

<sup>22</sup> Труды четвертого Съезда русских естествоиспытателей по отделению ботаники, анатомии и физиологии растений (без обозначения года и места печати), стр. 3.

<sup>23</sup> J. Constant. Actualités biologiques. L'évolution. Problèmes aquatiques et montagnards. Annales des Sciences naturelles. 10-me série. Botanique, t. XII. Paris, 1931, p. X.

условиях 3 типа листьев: листья подводные лентовидные, потом почковидные, плавающие на воде, и, наконец, торчащие своими пластинками в воздухе, стреловидные.

У обыкновенного болотного растения — стрелолиста (*Sagittaria sagittifolia* L.) можно в опыте вызывать появление того или иного из упомянутых типов листьев. В природе бывают такие условия, когда у этого растения развивается только один какой-нибудь тип листьев.

У стрелолиста, росшего в стоячей воде с глубиной в 150—180 см, отдельные экземпляры имели только лентовидные листья в числе 14—17; они были длиной от 152 до 204 см и шириной в 17—25 мм. У этих экземпляров наблюдалось цветение.

Наземная форма стрелолиста представляет собой растения с одними воздушными стреловидными листьями.

Различия между растениями стрелолиста так велики, что их свободно можно было бы принять за разные виды. В действительности это формы одного и того же вида, образовавшиеся под непосредственным воздействием различий в их условиях жизни.

Приведенные и другие известные науке факты в отношении водных растений можно обобщить в следующих положениях:

1. В процессе эволюции некоторые высшие покрытосеменные растения вторично перешли к жизни в воде и при этом получили резкие характерные приспособления к водной среде.

2. Если типично сухопутные растения воспитывать в воде, то у них нередко в результате приспособительных реакций появляются изменения в том же самом направлении, как и в указанном эволюционном процессе.

3. Соответствующие резкие характерные отличия в форме и строении листьев, погруженных в воду и воздушных, можно наблюдать на одном и том же растении в процессе его индивидуального развития, в зависимости от того, в какой среде, водной или воздушной, эти листья находятся.

4. Указанные отличия у таких растений можно получать на опыте согласно заданию, применяя к ним соответствующие методы воспитания.

Опишем теперь опыты Гебеля с круглолистным колокольчиком — *Campanula rotundifolia* L.

Этот колокольчик имеет довольно широкое распространение в флоре Советского Союза и часто встречается на песчаных полянках в сосновых лесах. У колокольчика круглолистного на одном и том же растении листья относятся к двум различным крайним типам. «Листья не цветущих веточек корневища с длинными черешками, почковидно-округлые или сердцевидно-яйцевидные, крупно-городчато-зубчатые; цветущие стебли внизу с ланцетными, городчато-пильчатыми, паверху с линейными, цельнокрайними листьями...»<sup>24</sup>

Можно было бы думать, что условием, которое определяет ту или иную крайнюю форму листьев у названного колокольчика, является разница в условиях освещения: прикорневые листья благодаря своему положению ближе к земле могут быть затенены травой, верхние — на цветочных стеблях — больше выставлены на свет.

Гебель проделал с круглолистным колокольчиком интересные опыты, задача которых состояла в том, чтобы выяснить условия появления у этого растения крайних типов листьев.

<sup>24</sup> И. Шмальгаузен. Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа, т. II. Киев, 1897, стр. 176.

Опыты Гебеля действительно обнаружили связь формы листьев с условиями освещения. Если этот колокольчик все время культивировать при слабом освещении, то на его главном стебле, который при этом сильнее вытягивается, образуются только округлые листья. Если экземпляр, который развивался при обычных условиях и уже дал узкие линейные листья, перенести в обстановку слабого освещения, то на необычных местах, в верхней части растения, на боковых или даже на главном побеге, можно вызвать снова образование округлых листьев.

Таким образом ясно существует связь между формой листьев и освещением. Но эта связь — не прямая. Свет влияет на внутренние условия, на направление соответствующих физиологических процессов, которые и приводят к образованию той или иной формы листьев.

Сам Гебель толкует рассматриваемое явление с упрощенной, механистической точки зрения. По Гебелю, в этой смене листьев имеет значение внутренний баланс (соотношение) в растении между водой и минеральными солями, с одной стороны, и органическими веществами — с другой. Первое время баланс склоняется больше в сторону воды и минеральных веществ, и только позднее, когда в процессе ассимиляции растение успеет накопить достаточно органических веществ, этим возбуждается развитие узких линейных листьев.

В пользу своего толкования Гебель приводит следующий свой опыт. Если данный колокольчик выращивать из семян на субстрате с повышенной температурой (в 22°C), то даже в условиях сравнительно хорошего освещения получались растения с большим количеством округлых листьев, распространяющихся и в более высокой части стеблей. По Гебелю, корни при такой высокой температуре энергичнее всасывали воду и минеральные соли, и, следовательно, баланс внутри растения сильнее склонялся именно в сторону минеральных веществ, а относительное количество органических веществ уменьшалось.

Конечно, действительная причина рассматриваемой смены листьев гораздо глубже и, вероятно, связана с подавлением или, наоборот, усиливанием процессов, ведущих к цветению или, напротив, к вегетативному росту.

Приведенные здесь опыты Гебель изложил в книге «Введение в экспериментальную морфологию растений».<sup>25</sup>

Органы полового воспроизведения — цветы и плоды — считаются более устойчивыми в своих отличительных особенностях по сравнению с листьями и вообще органами вегетативной жизни. Тем не менее, и цветы и плоды на одном и том же растении могут иметь существенные различия между собой.

Рассмотрим несколько относящихся сюда примеров.

Есть немало таких растений, у которых цветы бывают раздельнополые — мужские и женские, причем те и другие помещаются в разных соцветиях, но на одной и той же особи. Примеры таких растений — береза, орешник, дуб, кукуруза.

У хвойных — ели и пихты — женские шишки сосредоточены преимущественно в верхней части кроны, а мужские расположены главным образом книзу.

У конского каштана на одном и том же дереве встречаются мужские, женские и обоеполые цветы.

Кусты тамариска могут цвети в течение вегетационного периода два раза. При этом ранневесенние цветы имеют четверной тип, а поздневесен-

<sup>25</sup> K. Goebel. Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. 1908.

ние или летние — пятерной. Ветви с этими различными цветами описывались как разные виды, а между тем, они встречаются на одном и том же растении. Так произошло, например, с *Tamarix laxa* Willd. (с четвертыми цветами) и *Tamarix gracilis* Willd (с пятерными цветами), которые на самом деле представляли собой лишь различные фазы цветения одного и того же вида.

По Русанову, образование цветов двоякого типа при разном времени цветения на одном растении наблюдается у всех видов тамарисков из секции *vernalis*.<sup>26</sup>

В семействе сложноцветных (*Compositae*) насчитывают более 20 отличающихся друг от друга форм цветов; при этом две разные формы цветов часто встречаются в одном и том же соцветии — корзинке.

Веттштейн приводит следующие 10 главных типов в отношении распределения цветочных форм и полов в одной корзинке:

1. Все цветы обоеполые и трубчатые (пример: *Eupatorium*).
2. Все цветы обоеполые и губастые (многие *Mutisiae*).
3. Все цветы обоеполые и язычковые (*Tragopogon*).
4. Все цветы трубчатые, центральные — обоеполые, наружные — женские (виды *Gnaphalium*).
5. Все цветы трубчатые, только женские или обоеполые (*Brachylaeana*).
6. Обоеполые цветы трубчатые (в центре), женские или обоеполые цветы язычковидные (по краю) — *Chrysanthemum*.
7. Все цветы трубчатые, центральные — мужские, наружные — женские (виды *Conyza*).
8. Центральные цветы трубчатые и мужские, наружные — язычковидные и женские (виды *Conyza*).
9. Двудомное. Все цветы трубчатые (виды *Antennaria*).
10. Обоеполые трубчатые цветы в центре, обоеполые и женские губастые цветы и женские язычковидные цветы на периферии (*Gerbera*).

Кроме того, многочисленные отдельные случаи уклонений.<sup>27</sup>

Широко известна обыкновенная калина (*Viburnum opulus* L.), в соцветиях которой по краю расположены особые цветы — бесполые, но с более крупным распространенным венчиком, остальные цветы обоеполые — с тычинками и пестиками; венчик у этих цветов меньше, малозаметный.

У этой калины, как и у многих сложноцветных, краевые цветы служат для того, чтобы делать все собрание цветов (соцветие) более заметным для насекомых, которые производят перекрестное опыление у растения. Следовательно, целым краевым цветам в соцветиях здесь принадлежит та функция, которую обыкновенно в отдельных цветах выполняет венчик. В связи с этим краевые цветы часто теряют полностью или частично половую функцию.

У видов *Hydrangea*, к которой относятся садовые гортензии, в краевых цветах сильно развита чашечка. Она и выполняет здесь функцию венчика, или «вывески», для всего соцветия, в то время как другие части цветка более или менее редуцированы. В соцветиях, вытянутых в ширину, наблюдается разделение функций между краевыми цветами и цветами, расположеными вовнутрь. А у соцветий, вытянутых в длину, аналогичное разделение бывает у верхних и ниже расположенных цветов.

<sup>26</sup> Ф. Н. Русанов. Эксперимент в изучении видов рода *Tamarix*. Сб. «Растение и среда». Изд. АН СССР, М.—Л., 1940, стр. 275.

<sup>27</sup> R. Wettstein. Handbuch der systematischen Botanik. 3-te Aufl. 1924, S. 842.

Последнее явление наблюдается у *Muscaria comosum* из семейства лилейных. На верхушке соцветия у этого растения находятся бесплодные цветы, которые делают все соцветие более заметным при помощи своих сильно удлиненных синих цветоножек.<sup>28</sup>

Таким образом там, где цветы или другие органы растений более или менее тесно собраны вместе, между ними может происходить разделение функций при несомненном влиянии разного положения и разных условий питания этих органов в общей их системе: по краю или внутри, паверху или ниже.

Гебель приводит примеры растений, у которых часть цветов преобразована в железистые органы, колючки и т. д.

Следовательно, в индивидуальном развитии растений есть такие условия, внешние и внутренние, благодаря которым образуются цветы разного типа, или даже зачатки цветов превращаются в другие органы. Однако о соответствующих процессах мы почти еще ничего не знаем.

Несколько лучше положение в отношении следующего явления.

Есть растения, которые образуют два типа цветов — клейстогамные и хазмогамные. Клейстогамные значит в переводе закрытобрачные. В них возможно только самоопыление и самооплодотворение, так как эти цветы даже не раскрываются. Хазмогамные цветы, напротив, раскрываются для перекрестного опыления и оплодотворения.

Оба типа цветов появляются на одном и том же растении, например у фиалок, которые растут в наших лиственных лесах. Очень обыкновенна в этих лесах фиалка удивительная — *Viola mirabilis* L. Ранней весной, когда деревья еще не оделись листвой и в лесу много света, на этой фиалке видны раскрытые цветы, с крупным заметным венчиком и сильным приятным запахом. Позднее, когда лес становится тенистым, на тех же растениях появляются невзрачные малозаметные закрытые цветы с недоразвитым венчиком.

Гебель сообщает, что в опытах можно управлять появлением того или другого типа цветов.<sup>29</sup>

У *Viola mirabilis* можно совсем подавить появление открытых цветов, и притом двояким способом. Во-первых, при помощи культуры на сухой, скучной почве; во-вторых, культурой в теплой влажной оранжерее, — таким образом как будто при совершенно различных условиях.

Гебель отмечает, однако, что в обоих случаях питание цветочных почек было хуже, чем при нормальных условиях; в первом случае — непосредственно благодаря влиянию среды, во втором — вследствие пышного роста вегетативных органов.

У других фиалок — *Viola odorata* (культурной расы) и *V. silvatica* уже после того, как они перешли к образованию клейстогамных цветов, можно было снова вызвать появление открытых (хазмогамных) цветов. Это достигалось при помощи культуры фиалок в условиях сильного солнечного освещения и сухости, когда эти фиалки относительно много ассимилировали, но относительно мало росли.

Таким образом, по Гебелю, появление клейсто- и хазмогамных цветов на одном и том же растении зависит от внешних условий и соотношений питания.

<sup>28</sup> K. Goebel. Organographie der Pflanzen, Teil III, 2-te Aufl. Jena, 1923, S. 1684.

<sup>29</sup> K. Goebel. Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig u. Berlin, 1908, S. 134.

Как уже было отмечено мною, органы полового воспроизведения — цветы и плоды — более устойчивы в своих признаках в различных условиях окружающей среды. Поэтому выяснение родственных эволюционных отношений в систематике растений строится главным образом на цветах и плодах. Однако можно найти такие способы воздействия, которые и в цветах вызывают весьма существенные изменения. В этом отношении наиболее значительные результаты получил в своих опытах Клебс, о чём дают представление его рисунки. На этих рисунках наряду с нормальными цветами изображены и их разнообразные изменения, которые были получены Клебсом. Одна часть рисунков представляет результаты опытов с цветами обыкновенного в наших лесах колокольчика крашиволистного — *Campanula trachelium* L., другая — опытов с цветами молодила — *Sempervivum Funkii*. Рассматривая эти рисунки, можно судить, как глубоки изменения цветов, которые получал в своих опытах Клебс.

Различия по своей степени могут быть отнесены к видовым и даже родовым; между тем, они получены сравнительно простыми способами культуры. Характерно при этом, что ни у *Campanula trachelium*, ни у *Sempervivum Funkii* в Ботаническом саду, откуда они были взяты для опытов, цветы не обнаруживали в своем строении никаких существенных отличий.

Подводя итоги опытам, Клебс рассматривает так называемые ретро-грессивные и регрессивные мутации де Фриза и пишет: «Все признаки, которые появляются как такие мутации, касаются ли они окраски, формы листьев, стебля, продолжительности жизни и времени цветения, различных преобразований, махровости, пролиферации, всего облика растений, гигантизма или карликового роста и т. д., могут развиваться как вариации вида. Во всяком случае, иногда, когда это еще не доказано, возможность этого должна оставаться открытой, принимая во внимание малое число исследований относительно потенциальной широты соответствующей изменчивости».<sup>30</sup> Под вариациями Клебс понимает здесь изменения, которые возникают как реакция растений на воздействие изменений условий существования и относятся по формальной генетике к так называемым ненаследственным изменениям.

Позднейшие исследования с большим избытком подтвердили этот общий вывод Клебса. Наука показала, как глубоко можно преобразовывать растение в процессе его индивидуального развития при помощи сравнительно простых способов воздействия.

А между тем несомненно, что мы находимся еще только на пороге нашего будущего огромного, неизмеримого могущества в этом отношении.

Теперь обратимся к фактам, которые показывают, что на одном и том же растении могут образовываться существенно различные плоды и семена.

У обыкновенных ноготков (*Calendula officinalis*) в одной и той же корзинке возникает три типа плодов. Вот как их описывает Леббок: «Два или три ряда вокруг края цветоложа состоят из сильно удлиненных, причудливо согнутых семянок, бугорчатых на своей спинке, часто имеющих на верхушке клюв и близко к основанию внутренней стороны вытянутых в крючкообразный призводок. Средняя группа плодов снабжена широкими крыльями, завернутыми по краю, но не имеет ни клюва на верхушке, ни призводка у основания. А вокруг центра цветоложа плоды так сильно

<sup>30</sup> K. Klebs. Über Variationen der Blüten. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Bd. XLII. Leipzig, 1906, S. 315.

согнуты, что часто образуют полное кольцо и имеют узкие крылья, завернутые по краю».<sup>31</sup>

Уже давно было обращено внимание, что у некоторых видов лебеды (*Atriplex*) плоды и семена бывают двух и даже трех типов. На заседании французского ботанического общества 8 мая 1857 г. Кло сделал сообщение о двух типах семян у *Atriplex*.<sup>32</sup> Одни семена — более крупные, красноватые, несколько вздутие по своему краю и вдавлены в центре. Другие — более мелкие, коричнево-черноватые, чечевицеобразные, вздутие на обеих блестящих своих сторонах и заостренные по краям. Семена второго типа очень сходны с семенами другого рода лебеды (*Chenopodium*). Сходство настолько велико, что видный специалист того времени Мокен-Тандон, по его сообщению на упомянутом заседании, в течение двух лет прорашивал упомянутые черные семена *Atriplex* в надежде превратить этот род в другой — в *Chenopodium*, но получал растения, которые ничем не отличались от *Atriplex*. Между двумя крайними типами семян у *Atriplex* есть еще промежуточный, о чем упоминал Мокен-Тандон. Дело в том, что крупные, светлые семена расположены в околоцветнике вертикально, а мелкие, черные, чечевицеобразные — горизонтально. Но есть еще черные семена, которые имеют в околоцветнике вертикальное положение и по некоторым другим своим признакам являются промежуточными между крайними типами семян.

Более подробно эти три сорта семян описывает Шарлок у другого вида — *Atriplex nitens* Schkuhr., который близок к *Atriplex hortensis* L.<sup>33</sup> Автор пишет о своем удивлении, когда он нашел у *Atriplex nitens* сначала два, а потом даже три сорта семян. Ознакомившись с литературой, автор убедился, что раньше у этого вида растений было известно два сорта семян, а именно:

а) в трех-пятичленном околоцветнике обоеполых цветов образовывались семена горизонтальные и

б) в двухчленном околоцветнике женских цветов — вертикальные.

Сам Шарлок нашел:

(а) более крупные, желтоватые или буроватые семена, которые сидели большей частью крепко в вертикальном положении между двумя листочками своего околоцветника;

б) более мелкие, черно-серые, которые очень легко выпадали из своего четырех-пятираздельного околоцветника, но прикреплялись внутри его своей широкой стороной и выглядели, как семена *Chenopodium*, хотя я был того мнения, что видел только *Atriplex* и от нее производил свой сбор;

в) в двухлистном околоцветнике встречались еще семена, которые тоже были расположены вертикально, но имели черноватую окраску, неправильную чечевицеобразную форму и по величине занимали среднее положение между двумя другими типами семян».

Эти различные семена с одного и того же растения отличаются не только по форме. Кло на упомянутом заседании в 1857 г. сообщил, что он повторно прорашивал оба сорта семян у *Atriplex* и пришел к выводу, что крупные, светлые семена способны прорастать, а черные — нет.

<sup>31</sup> J. B. Lubbock. A contribution to our knowledge of seedings. In two volumes, v. II. London, 1892, p. 101.

<sup>32</sup> D. Clos. Des graines de l'*Atriplex hortensis* et de leur germination. Bull. Soc. Bot. Fr., t. IV. Paris, 1857, p. 441.

<sup>33</sup> Scharlock. Über die dreifachgestalteten Saamen der *Atriplex nitens* Schkuhr. Bot. Zeit. 31 Jahrg. Leipzig, 1873, S. 318.

В датской работе Ланге, опубликованной в Ботаническом журнале за 1867—1868 гг., приводятся слова французского ботаника Гартнера в отношении семян *Atriplex hortensis* L.: «Все семена (красные и черные) заключают в себе хорошо сформированный зародыш, но только первые имеют способность прорастать... Какова причина этого различия? Не могут ли черные семена прорастать только спустя более или менее продолжительное время после их полного сформирования?»<sup>34</sup>

Таким образом, уже 70—90 лет назад было обращено внимание на рассматриваемое явление. Но его большой эволюционный интерес не получил надлежащего освещения.

В 1941 г. я начал изучение двух сортов семян и растений из них у *Atriplex amblyostegia* Turcz. с солончакового субстрата у северных берегов Каспийского моря. У этой лебеды есть два крайних типа семян, подобные тем, как у *Atriplex hortensis* L. Одни семена крупные, светлые, желтовато-буроватые, плоские, другие — мелкие, черные, линзообразные. Первые прорастают очень легко и быстро, причем для них характерна очень широкая температурная амплитуда прорастания. Это иллюстрируется табл. 18 — данные одного из моих опытов, которые с теми же общими результатами повторялись мною неоднократно. 1 мая было положено в термостат и холодильник на прорастание по 100 семян, прорастание которых показано в табл. 18.

Таблица 18.

Прорастание семян *Atriplex amblyostegia*

Temperatura	Проросло и наклонулось всех семян на данное число мая							
	2		3		4		5	
	проросло	наклонулось	проросло	наклонулось	проросло	наклонулось	проросло	наклонулось
+ 23°C . . .	1	99	73	27	93	7	97	3*
+ 2°C . . .	0	0	0	51	42	57	97	3

\*Одно семя сгнило.

Из таблицы видно, что за 5 дней при температуре + 2° проросло столько же, сколько и при температуре + 23°. Что касается черных семян, то у них не удавалось вызвать прорастания, пока оставались целыми их покровы. Не действовало предварительное промораживание, влияние разных температур, света и темноты. Эти черные семена имеют наружный покров в виде жесткой скорлупы. Но, чтобы вызвать у них прорастание, надо было нарушить не только эту черную скорлупу, но и тонкую внутреннюю бурую оболочку на семени.

При нарушении покровов мне удалось получить значительное количество проросших семян и растений из них. Но все же прорастание было далеко не таким полным и дружным, как у светлых семян. В нем сказалась особенности, которые нужно еще изучить.

<sup>34</sup> J. L a n g e. Gderliegere bemaerkningen om de tveformede froe nos *Atriplex hortensis* L. Bot. Tidsskr. Andet Bind. Kjobenhavn, 1864—1868.

Весной 1942 г. я испытывал прорастание двух рассматриваемых крайних типов семян у садовой разновидности *Atriplex hortensis* L. var. *rubra* Roth. Семена происходили от растений, которые культивировались в 1939 г. в Ашхабаде, в Ботаническом саду, куда были первоначально привезены из Швейцарии (из Базеля).

Черные мелкие семена и у этой разновидности прорастали только после поранения их покровов. Массовое хорошее их прорастание я наблюдал при комнатной температуре в +18° С. Проростки из двух крайних типов семян — крупных и мелких — обнаружили некоторые отличия. В частности, проростки из более мелких семян сначала по общему росту, размерам семядолей и листьев тоже были более мелкими. Кроме того, эти проростки обладали еще некоторыми отличиями в очертании листовых пластинок: основание пластинки у первой пары листьев, следующей за семядолями, было по бокам угловатым, а у выше расположенных листьев имело даже оттопыренные в сторону заостренные лопасти-ушки. Между тем, у проростков из более крупных семян основание пластинки у первой пары листьев над семядолями было по бокам округленное. А у расположенных выше листьев заостренные лопасти-ушки при основании пластинки, но они слабее выражены и обращены не в стороны, а внутрь к стеблю.

Все эти отличия между проростками характерны, но все же не выдержаны строго.

Мои опыты по сравнению различных типов семян и полученных из них растений у *Atriplex hortensis* L. еще не закончены. А пока подчеркну, что у значительной группы видов из рода *Atriplex* есть два резко различных типа семян и плодов на одном растении. Эти семена отличаются не только по своей величине и форме, но и по своим физиологическим приспособлениям. Именно, светлые крупные семена рассчитаны на быстрое прорастание, а черные мелкие — на удаленное. Эти последние способствуют распространению соответствующего вида не только в пространстве, но и во времени. Я не сомневаюсь также, что существуют такие способы, при помощи которых мы могли бы управлять образованием разного типа цветов и семян у соответствующих видов лебеды (*Atriplex*).

Плоды во многих случаях широко используются в систематике для классификации растений и выяснения их эволюционных отношений. Можно привести для примера род джузгуна, или кандымы — *Calligonum*, который характерен для песчаных пустынь. У различных видов этого рода мы встречаем большое разнообразие в форме придатков на плодах. Есть плоды с цельными крыльями. У других плодов имеется богатая система многократно ветвистых щетинистых выростов. И т. д.

При классификации рода *Calligonum* плоды и их придатки используются очень широко, но при этом исключительно только со стороны их формы, которая при этом берется в готовом, мертвом виде. Между тем, у этих придатков есть свои существенные эколого-физиологические особенности в процессе их развития при образовании и созревании плода. И без выяснения этих особенностей нельзя найти ключ к действительному пониманию эволюции рода *Calligonum* и правильному построению его классификации.

Вообще в отношении эколого-физиологического значения различных особенностей формы у плодов с их придатками в процессе их образования и созревания мы, по существу, не знаем почти ничего. А это и соответствующим эволюционным построениям сообщает мертвый, схоластический характер.

Заканчивая данную главу, я хотел бы обратить особенное внимание на следующее.

В индивидуальном развитии растений скрыты огромные возможности для его перестройки и получения разнообразных признаков и свойств. Со всеми нашими большими открытиями мы находимся все-таки еще только на пороге этих возможностей, на пороге нашего будущего могущества в этом отношении. Перед нами в этом направлении путь, который ведет и приведет нас к чрезвычайно крупным теоретическим и производственным достижениям.

Формальная генетика застыла на мертвей метафизической формуле — что признаки и свойства организма определяются группами его «наследственного вещества» — генами. Эта точка зрения демобилизует науку, держит ее в застое, реакции. Вместо этого необходимо вскрывать закономерности того, как развиваются признаки и свойства организма под влиянием условий среды, и таким путем в индивидуальном развитии организма вскрывать не только следы прошлой его эволюции, но и возможность будущего его преобразования.

Для индивидуального развития животных установлен так называемый биогенетический закон. Существо этого закона было ясно выражено Дарвином. Но более подробно биогенетический закон был развит и разработан на конкретном материале Ф. Мюллером и Э. Геккелем.<sup>35</sup> В современной формулировке этот закон может быть вкратце выражен следующим образом.

В индивидуальном развитии животных на ранних его стадиях обнаружаются черты сходства с молодыми стадиями других животных более древнего типа, от которых данные животные произошли в процессе своей эволюции. Так, у млекопитающих животных и у человека в их зародышах появляются зачатки жаберных дуг, сходные с такими зачатками в зародышах у рыб. Другими словами, в индивидуальном развитии животных отражается в виде следов, пережитков эволюция этих животных, с очень древних времен, или, еще короче, в онтогенезе отражается путь филогенеза.

Конечно, и у растений в их индивидуальном развитии должна отражаться так или иначе их предшествующая эволюционная история. Но несомненно также, что распространять биогенетический закон в той его форме, как он разработан на явлениях животного мира, непосредственно на растительный мир невозможно.

Не так давно Б. М. Козо-Полянский выпустил монографию «Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения».<sup>36</sup> Отсылая читателя к этой монографии, я хотел бы только отметить следующее. Козо-Полянский справедливо указывает, что при анализе явлений индивидуального развития у растений мы сразу же сталкиваемся с вопросом, что считать у них за индивидуум и, следовательно, также, что считать за молодую зародышевую стадию этого индивидуума.

Ранее я касался вопроса о понимании индивидуальности у растений и упоминал о том, что к каждомуциальному побегу на одном и том же растении можно в известном смысле применять понятие индивидуума.

Мне кажется, что при смене побегов — индивидуумов разного порядка в одном растении, да и при развитии одного побега — индивидуума, можно часто наблюдать проявление биогенетического закона у растений.

<sup>35</sup> См. Ф. Мюллер — Э. Геккель. Основной биогенетический закон. Изд. АН СССР, М.—Л., 1940. См. также критические замечания на это издание Л. Давидашвили в журнале «Под знамением марксизма», № 5, 1941, стр. 184.

<sup>36</sup> Б. М. Козо-Полянский. Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. Областное издательство, Воронеж, 1937.

Разве на барбарисе нельзя установить историю происхождения его колючек путем редукции мякоти листа? Или разве нельзя на *Lepidium perfoliatum* установить, каким образом из каких частей полночленного листа возникают его своеобразные цельные цельнокрайние пронзенные листья на цветочных стеблях? Я уже не говорю об явлениях так называемой смены поколений, благодаря которой устанавливается историческая связь голо-семенных и покрытосеменных растений с папоротникообразными.

Кроме того, необходимо при анализе явлений индивидуального развития растений учитывать особенные интимные их отношения с окружающей средой, на которых я также достаточно подробно останавливался ранее.

Несомненно, что требования, которые предъявляет растение к окружающей среде на различных стадиях своего развития (некоторое охлаждение, короткий или длинный день), отражают предшествующую эволюционную историю этого растения. Но это история совсем недавняя или, выражаясь образно, только вчерающая.

С другой стороны, известно, что органы полового воспроизведения у растений менее поддаются изменениям под влиянием окружающей среды и потому в гораздо большей степени отражают в себе отношения исторической, эволюционной связи между различными группами растений.

Изучение этих органов в процессе их развития, в молодом возрасте, уже обнаружило и должно еще обнаружить гораздо больше следов древней эволюционной истории. Здесь мы можем обогатить биогенетический закон в растительном мире новым обильным содержанием, которое характерно именно для растений.

Но сейчас я хочу обратить внимание читателя не столько на то, что в индивидуальном развитии растений можно и должно искать следы их прошлой эволюционной истории. Нет! Перед нами стоит в данное время на первом месте другой огромный вопрос, который, конечно, неразрывно связан с предыдущим вопросом. Для нас индивидуальное развитие растений должно стать подлинной основой, чтобы на ней творить их дальнейшую эволюцию направленно, в сторону, нужную для человечества.

А для этого мы не можем оставаться только наблюдателями этого индивидуального развития, а должны вмешиваться в него методами активного воздействия, овладевать и открывать в нем все новые и новые, все более могущественные пути и способы преобразований растений в нужную сторону. Сейчас не видно границ для возможностей перестройки индивидуального развития растений.

Клебс писал: «Типическое, или обыкновенное, развитие — это лишь маленький, ограниченный вырезок из множества возможных формирований. Органическая природа по своим скрытым возможностям гораздо богаче, чем она обнаруживает себя в явлениях, которые обозначаются как нормальные, или типические». <sup>37</sup>

В литературе нет недостатка в указаниях, что в индивидуальном развитии растений и, в частности, в характерной для него смене форм надо искать источники для возникновения новых самостоятельных ветвей эволюции.

Некоторые итоги этому научному направлению в ботанике подвел Дильс в своей книге «Юные формы и цветочная зрелость в растительном царстве». <sup>38</sup> Однако, несмотря на широту общих рассуждений, конкретный

<sup>37</sup> G. Klebs. Über Probleme der Entwicklung. Biol. Zbl., Bd. XXIV, 1904, S. 290.

<sup>38</sup> L. Diels. Jugendformen und Blütenreife im Pflanzenreich. 1906.

материал в этой книге дан узко. Дильс показывает, что под воздействием различных условий среды цветение может наступать на разных ступенях образования вегетативных органов у растения и, в частности, при различной форме его листьев. При этом цветы сочетаются, например, с такой формой листьев, которая характерна только для нецветущего состояния растения.

Дильс принимает, что такое необычайное сочетание может закрепиться наследственностью и привести к образованию отдельного вида.

Мои опыты, описанные в предыдущей главе и основанные на теории стадийного развития Т. Д. Лысенко, подводят общую закономерность для получения такого необычайного сочетания. Но, конечно, это лишь маленькая частица того, что может дать и даст для выяснения конкретных способов эволюции новый дарвинизм мичуринского направления.

---

## Глава VII

### ТРОПИЧЕСКИЕ ДОЖДЕВЫЕ ЛЕСА-ГИЛЕИ

Ч. Дарвин, разбирая вопрос о значении в эволюции борьбы за существование и естественного отбора, выдвинул положение: «Взаимные отношения между организмами — самые важные из всех отношений».

В этой главе я хочу дать читателю некоторое представление о том, какого богатства и многообразия приспособлений достиг дикий растительный мир в наиболее благоприятных для этого условиях на земле — в сырых тропиках.

В этом отношении тропические дождевые леса дают прекрасную иллюстрацию к приведенному положению Ч. Дарвина, но вместе с тем они же подчеркивают очень крупное значение в эволюции растений физико-географических условий среди и, в частности, климата, причем климат оказывает свое сильное влияние на взаимоотношения между организмами.

В тропическом поясе есть две крайности. В условиях континентального климата большое количество тепла соединяется с чрезвычайной сухостью. Тогда получаются пустыни. В условиях морского климата обилие тепла сопровождается огромным количеством осадков, и такое сочетание держится более или менее равномерно в течение всего года. В результате получается наиболее роскошная форма растительности на земле — знаменитые тропические дождевые леса-гилеи.<sup>1</sup>

В пустынях тропического пояса среднее годовое количество осадков может иметь ничтожную величину — всего в 5—10 мм (Чили, Юго-Западная Африка), а в области тропических дождевых лесов достигать чудовищных размеров — больше 10 м.

На Яве, в области дождевых лесов, в Бюитензорге, находится тропический ботанический сад мировой известности. Вот некоторые метеорологические данные для Бюитенсорга.

Средняя температура: годовая +25°, самого теплого месяца (сентября) +25°.5, самого холодного месяца (февраля) +24°.5. Таким образом вся годовая амплитуда средних температур — только один градус. Габерландт, у которого я взял эти цифры, сравнивает по постоянству температуры эту местность с термостатом.<sup>2</sup>

Средний температурный максимум в Бюитензорге — только +30°.1 С (меньше, чем в Москве).

<sup>1</sup> Это название дал впервые Гумбольдт тропическим дождевым лесам в бассейне р. Амазонки; от греческого слова *ὑλη* — чаща.

<sup>2</sup> G. Haberlandt. Eine botanische Tropenreise. 3-te Aufl. 1925. Все ссылки на Габерландта в данной главе относятся к этой книге.

Таким образом, круглый год много тепла, но не бывает таких чрезмерно больших подъемов температуры, как в гораздо более северных широтах при континентальном климате. Впрочем, физиологическая цена теплой температуры в сырых тропиках другая, чем в сухих условиях; солнечное нагревание испытывается физиологически значительно сильнее, потому что сырость воздуха очень понижает испарение.

Среднее количество осадков в Бютензорге составляет, по Фаберу: для всего года — 4.48 м, для самого дождливого месяца (января) — 45 см, для самого сухого — августа — 23 см.<sup>3</sup>

В 1890 г. дней с дождями было, по Габерландту, 235, или 64.4%.

Из приведенных цифр видно, что полной равномерности в климате здесь, да и нигде на земле не существует. Есть периоды более дождливые и менее дождливые. Кроме того, необходимо иметь в виду еще следующее характерное явление. Часто дожди идут регулярно каждый день, во вторую его половину, а до этого растения подвергаются сильному нагреванию солнцем, которое поднимается здесь на небе высоко и посыпает свои лучи прямо сверху.

В течение суток могут происходить значительные колебания температуры и влажности воздуха. В частности, разница температур за одни сутки колеблется в среднем по месяцам от 10°.2 до 6°.9 С. А дефицит влажности воздуха может достигать величины того же порядка, как летом в венгерских степях.<sup>4</sup>

Дожди, которые отличаются большой регулярностью, носят характер мощных ливней. Вот что пишет Габерландт про Бютензорг:

«Как часто с веранды директорского жилища я смотрел и слушал этот величественный спектакль: водные массы с жестким треском обрушаются на грубые, крепко построенные листовые системы деревьев и кустарников, вспоминается громкий шорох, который бывает от ливня с градом, и чувствуешь механическую мощь проливного дождя, к которой должен был приспособиться растительный мир».

В такой более или менее постоянной теплой базе развивается чрезвычайно роскошная растительность, которая носит на себе резкий отпечаток своеобразных условий существования. Здесь мы встречаем примеры исключительно быстрого и сильного роста.

Акация из порядка бобовых (*Leguminosae*) может на Яве достигать в 10 лет высоты в 35 м. Букву в Европе для этого нужно примерно 150 лет (Фабер). Вот какое интересное сопоставление приводит Шретер:<sup>5</sup>

*Albizia moluccana* Miquel, росшая в Бютензоргском саду; средняя годовая температура 25°C; вегетационный период — круглый год; в возрасте 17 лет имела в высоту 44 м и диаметр ствола 1.1 м, средняя ширина годичного прироста в толщину — 32.6 мм.

*Loiseleuria procumbens* Desv. — альпийская азалия, жившая на высоте 2.400 м при средней годовой температуре приблизительно 1°.5 С и веге-

<sup>3</sup> A. F. W. Schimper. Pflanzengographie auf physiologischer Grundlage, Bd. I, 3-te neu bearb. u. wesentl. erweit. Aufl., herausg. v. F. C. v. Faber. Jena, 1935. В этой книге есть специальный раздел, посвященный тропическим дождевым лесам. В этом разделе приводятся многочисленные наблюдения Шимпера и Фабера и дается сводка обширной литературы. Мои ссылки на Шимпера и Фабера в данной главе относятся к этой книге.

<sup>4</sup> O. Stocker. Transpiration und Wasserhaushalt in verschiedenen Klimazonen. III. Ein Beitrag zur Transpirationsgrösse im javanischen Regenwalde. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Bd. LXXXI, H. 3, 1935.

<sup>5</sup> C. Schröter. Das Pflanzenleben der Alpen. Eine Schilderung der Hochgebirgsflora. Zürich, 1926, S. 200—201.

тационном периоде в 2.5 месяца; имела возраст в 55 лет и поперечник ствола всего 8 мм; средняя ширина годового кольца — 0.072 мм.

Эта акация, по Голтерманну, принадлежит к наиболее быстро растущим деревьям тропиков, и годичные кольца у нее в стволе незаметны.<sup>6</sup>

Не могу удержаться, чтобы не напомнить читателю, как описывал свои впечатления на море у берегов Явы Гончаров.<sup>7</sup>

«Каждую ночь на горизонте во всех углах играла яркая зарница. Небо мило избытком жара, и по вечерам носились в нем в виде пыли какие-то атомы, помрачившие немного огнестые зори, как будто семена и зародыши жаркой производительной силы, которую так обильно лили здесь на землю и воду солнечные лучи. Мы часто видели метеоры, пролетавшие по горизонту. В этом воздухе природа как будто явно и открыто для человека совершает процесс творчества, здесь можно непосвященному глазу следить, как образуются, растут и зреют ее чудеса; подслушивать, как растет трава. Творческие мечты ее так явны, как вдохновенные мысли на лице художника».

Предоставим теперь слово специалисту-ботанику Габерландту, который описывает свои впечатления от тропического дождевого леса на Яве, недалеко от Биютензорга. Лес этот оставлен на заповедник и лежит довольно высоко в горах (1.425 м), но сохраняет основные признаки своего типа.

«Число видов древесных пород, которые составляют здесь лес, еще чрезвычайно велико, и богатство лиан и эпифитов также поразительно. Попытка представить общее физиономическое впечатление, которое оказывает на посетителя такой перепутанный лесной организм, совершенно не в силах дать характерную картину этого подавляющего богатства и разнообразия при помощи тех средств выражения, которые есть в наших европейских языках.

Нужно обладать смелостью речи Рюккера, чтобы отважиться на такую попытку с некоторой надеждой на успех. Нужно решаться на новые словообразования, рисковать неслыханными оборотами и все-таки оставлять впечатление безыскусственной речи. Передо мной носятся некоторые строфы из «Наль и Дамаянти» Рюккера. Покинутая супруга нишадерского князя бродит, заблудившись в первобытном лесу:

«Уходила все глубже она  
В одинокость пустыни лесной,  
Что ветерками вся озвучена,  
Легионами сверчков опевучена.  
Где дерево — куст — поросли себя сплачивали,  
Растения — травы — побеги себя переслаивали.  
Лист — сук — ветви все перецеплялись.  
И темные тени колыхались...»

Самое общее впечатление, которое тропический первобытный лес каждый раз оказывает на своего посетителя — это впечатление очень далеко идущего использования пространства. Когда Юнгхун говорит, что тропический лес боится пустоты, имеет *horror vacu*, то можно еще добавить, что для этого леса трехмерное пространство вообще кажется чересчур тесным. Здесь, в этой путанице нагроможденных друг на друга, переплетенных между собой растений и их органов, действительно, пы-

<sup>6</sup> C. Holtermann. Der Einfluss des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe. Anatomisch-physiologische Untersuchungen in den Tropen. 1907, S. 196.

<sup>7</sup> И. А. Гончаров. Фрегат «Паллада», т. I, СПб., 1862.

таясь в смелой гипотезе передать общее впечатление, можно впасть в идею четырехмерного пространства».

Вообразите, читатель, толицу живой растительной массы примерно в 30—40 м, которую природа насытила исключительным богатством и разнообразием растений. Именно здесь с особенной силой оправдывается замечание Дарвина, что «наибольшая сумма жизни осуществляется при наибольшем разнообразии строения».<sup>8</sup>

Перейдем теперь от общих впечатлений к анализу.

Характерные особенности тропического дождевого леса выступят перед нами более отчетливо при сравнении с лесами нашего северного типа.

1. Тропический дождевой лес состоит из очень большого числа разнообразных древесных пород, которые принадлежат к различным семействам. В наших северных лесах преобладает обыкновенно одна какая-нибудь порода, в результате чего леса делятся, например, на еловые, сосновые, березовые и т. д. В тропическом дождевом лесу, как правило, число древесных пород исчисляется сотнями видов, и благодаря этому несложно найти рядом два дерева одного и того же вида. Во всей европейской флоре приблизительно 12.000 видов растений, и среди них 250 древесных пород и крупных кустарников, а в Бразилии таких деревянистых растений Варминг указывает 400 видов на 3 кв. милях. Янсе сообщает, что около Бютензорга, в заповедном тропическом дождевом лесу, на высоте 1400—1800 м, как и во всех других лесах Западной Явы, флора исключительно богата. В частности, в этом заповедном лесу на площади около 280 гектаров растет приблизительно 250 различных видов деревьев,<sup>9</sup> т. е. столько же, сколько во всей Европе.

2. С разнообразием систематического состава древесных пород связано и разнообразие внутреннего строения леса. В наших северных лесах господствующая древесная порода образует наверху сравнительно плоскую общую крышу. В тропическом дождевом лесу такой общей крыши обыкновенно нет. Отдельные гиганты деревья высоко поднимаются над другими. Древесный полог леса оказывается очень расчлененным по высоте, и, как правило, не имеет ясно выраженных сплошных ярусов. Крыша его поэтому имеет очень неровную, сильно зубчатую или зигзагообразную поверхность. По Янсе, в том же заповедном лесу на Яве деревья бывают высотой от 5 до 50 м. Между деревьями находится множество более мелких кустарников, а также деревянистых лиан. Почва покрыта различными травянистыми растениями. На деревьях растут многочисленные эпифиты из явнобрачных, папоротников, лиственных мхов и печеночников.

3. Большого внимания заслуживают особенности деревьев, которые характерны для тропического дождевого леса. Несмотря на свое разнообразие, эти деревья имеют все-таки некоторые распространенные черты, отличающие их от наших древесных пород. Вот, например, дерево с местным названием Розамала — *Altingia excelsa* (из семейства *Hamatellaceae*), которое высоко выдается над другими деревьями в горном лесу около Бютензорга. *Altingia* имеет светлый, гладкий, стройный колонновидный ствол, который может достигать высоты до 60 м и толщины около 2 м (185 см), но обыкновенно бывает высотой в 40—45 м. Только на высоте от 25 до 30 м ствол разделяется на несколько ветвей. Ветвление

<sup>8</sup> Ч. Дарвин. Происхождение видов. Биомедгиз. М.—Л., 1937, стр. 171.

<sup>9</sup> I. M. Janse. Les endophytes radicaux de quelques plantes javanaises. Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg, v. XIV. Leiden, 1897, S. 55.

сравнительно с нашими дубами гораздо менее обильна, а листовая корона — скучная, разреженная. Эти особенности — гладкий, светлый ствол, который ветвится только наверху и притом сравнительно мало, более бедная листвами светлая корона — вообще считаются распространенными у деревьев рассматриваемого типа леса.

Габерландт выражает свое впечатление от такой скучности ветвления образным сравнением: эти деревья в миниатюре напоминали ему «европейский парк после осеннего листопада, где в течение ряда лет работал своей пилой и ножницами несколько чересчур энергичный садовник», обрезавший много ветвей.

Габерландт описывает наблюдавшиеся им в Бютензоргском саду разные варианты такого скучного ветвления деревьев: например, дерево, которое представляет собой подобие канделябра с короной наверху в виде шатра, когда, конечно, у короны есть возможность развернуться на свободе.

В общем у деревьев тропических дождевых лесов, по сравнению с нашими, на одну и ту же массу листьев приходится значительно большая масса стволов и ветвей.

Это явление объясняют тем, что в сырьих тропиках одинаковая общая листовая площадь оказывается гораздо более продуктивной, так как усвоение углерода может происходить при весьма благоприятных условиях в течение целого года. Вследствие разнообразия и гигантского роста деревьев, с высоко вынесенной кверху короной, в таком лесу ботанику очень трудно бывает определить систематический состав лесного полога и дать его научное описание. Часто приходится довольствоваться падающими вниз венчиками цветов, плодами и т. п. Рекомендуют, например, итии на крик стаи попугаев, потому что под соответствующим деревом можно найти сброшенные ими случайно ягоды, из-за которых они слетелись. Но при этом все-таки нельзя было знать точно, от какого растения, находящегося наверху, происходят упавшие вниз цветы или плоды. Не всегда помогает и срубание отдельных деревьев, так как их трудно бывает свалить из-за крепкого сплетения лиан.

4. Лесные деревья-гиганты нередко имеют у основания своих стволов характерные, так называемые досчатые, корни. В тропическом своем выражении это вертикально стоящие, сравнительно тонкие пластинки, которые могут достигать высоты 1—2 м. Жители на Яве порою используют их непосредственно в качестве верхней доски для стола или на колеса арбы. Такие досчатые корни увеличивают механическую устойчивость стволов деревьев-гигантов против ветра. Это тем более важно, что такие стволы часто имеют поверхностную корневую систему.

5. Растительность тропической области в нашем представлении обычно связывается с образом пальм, которые относятся к классу однодольных. Пальмы, действительно, здесь очень характерны для культурных ландшафтов, а также для более открытых солнечных мест. В тропических же дождевых лесах пальмы имеют лишь второстепенное значение. В этих лесах главную массу деревьев составляют довольноные из очень разнообразных семейств.

В нашей флоре умеренных широт многие семейства часто представлены исключительно или преимущественно травянистыми видами. Даже у одного и того же семейства, которое мы у себя привыкли видеть травянистым, в тропическом поясе могут быть крупные деревья. Так, например, наши молочай и другие представители семейства молочайных (*Euphorbiaceae*) — травы, а в тропических дождевых лесах бассейна р. Амазонки встречаются из этого семейства деревья *Hevea brasiliensis*, известные

всему миру, как богатейший источник каучука и достигающие высоты 20—30 м, а иногда еще больше. У нас семейство мотыльковых (*Papilionaceae*) состоит главным образом из травянистых видов, а в тропиках оно имеет крупные древесные породы в составе дождевых лесов. Кроме того, в тропическом поясе распространены еще два семейства: *Mimosaceae* и *Caesalpiniaceae*, которые вместе с мотыльковыми объединяются в один порядок бобовых (*Leguminosae*). *Mimosaceae* и *Caesalpiniaceae* — по преимуществу деревянистые и тоже распространены в лесах этого типа.

Таким образом:

У нас — травы

Семейство *Guttiferae*

Зверобой *Hypericum*

Семейство *Lythraceae*

Подбережник — *Lythrum*

Семейство *Urticaceae*

Крапива — *Urtica*

В тропических дождевых лесах — деревья;

*Garcinia*

*Duabanga*

Семейство *Moraceae*

Хлебное дерево — *Artocarpus*

Некоторые виды *Ficus*

Даже в семействе фиалковых (*Violaceae*), которое в нашей флоре представлено мелкими травами — фиалками, в тропиках есть древовидные формы.

Но, конечно, в тропических дождевых лесах многие древесные породы относятся к таким семействам, которые в нашей северной флоре совсем не встречаются и существуют только в условиях большого равномерного тепла, почему и получили название м е г а т е р м ы . К таким семействам принадлежат, например, *Sapindaceae*, *Bombaceae*, *Sterculiaceae*, *Dipterocarpaceae* и др.

6. Деревья тропического дождевого леса характеризуются не только сравнительно небогатой листовой кроной, но также еще и о с о б е н ы м расположением листьев. Во многих случаях листья бывают ориентированы в направлении, которое приближается к вертикальному, так что солнечные лучи при высоком стоянии солнца почти скользят вдоль них. При этом часто листья имеют гладкую, блестящую поверхность, сильно отражающую солнечный свет. Благодаря гладкой поверхности с них легко скатывается вода, что имеет очень существенное значение. В частности, при задержке воды на листьях очень быстро развивались бы водоросли, лишайники, мхи, паразитные грибы, и листья скоро выходили бы из строя.

Эти особенности в расположении и свойствах листьев важны также для защиты от чрезмерного солнечного нагревания и сокрушительного действия дождей-ливней.

7. Отмеченные ранее свойства древесных пород: сравнительная скучность листовой кроны, характерное расположение листьев и т. д., вместе с высоким поднятием солнца на небе, приводят к тому, что внутрь леса проникает довольно много солнечного света. К этому присоединяются еще обильные яркие пятна-блестки благодаря отражению солнечных лучей от гладкой поверхности листьев.

Таким образом создаются условия для развития богатой растительности в более нижних горизонтах леса, до самой поверхности почвы.

Конечно, условия для жизни растений в такой исключительно мощной живой растительной толще вверху и внизу существенно различаются.

Количество света внизу уменьшается, а влажность увеличивается. У деревьев-гигантов, листовые кроны которых высоко поднимаются в отдельности над остальной растительностью, в этих кронах в солнечные часы могут даже наступать условия внутренней физиологической сухости, из-за большого дефицита влажности воздуха и затруднения в быстром подъеме достаточного количества воды в стволе на большую высоту. Штоккер отмечает, что в сыром тропическом климате бывают случаи подвздания листьев в полуденные часы солнечных дней, а когда более сухие дни идут подряд, то и случаи засыхания и опадения листьев.<sup>10</sup>

А внутри леса испарение у растений под влиянием большой влажности воздуха очень подавлено.

Штоккер пришел к выводу, что у исследованных им тропических деревьев в Бютензоргском саду на Яве транспирация на единицу поверхности листьев меньше, чем у растений других климатов, как в целом за сутки, так и по своим наибольшим величинам. Штоккер при своем сравнении имеет в виду главным образом деревья венгерских степей и лапландские растения, транспирацию которых он сам исследовал. Оказалось, что такие деревья в венгерских степях, как берест (*Ulmus glabra*), белая акация, серебристый тополь, испаряют воду гораздо интенсивнее, чем деревья сырьих тропиков. Подобно этому и теневые растения сырого тропического леса по своей транспирации на единицу поверхности листьев значительно отстают от теневых растений среднеевропейского лиственного леса.

В зависимости от слабого испарения, как результат корреляции (внутренних соотношений), в организме у растений сырого тропического леса в исключительно сильной степени развились выделение воды в жидкое состояние. Нет сомнения, что задержка испарения неблагоприятно отзывается на подтоке минеральных веществ из почвы. Растению надо больше минеральной пищи. Особенно это важно при быстром росте, который характерен для растений сырьих тропиков, в то время как свойственные последним почвы здесь сильно промыты. Недостаток испарения растения возмещают себе усиленным выделением наружу капельно-жидкой воды при помощи специальных водяных устьиц и водяных железок.

Иногда это выделение получает характер настоящего внутреннего дождя капель в лесу. Есть растение *Calocasia pumphaefolia*, у которого вода даже выбрызгивается с известной силой из кончиков листьев (Габерландт). Этот автор картина сравнивает выделение воды растениями тропического дождевого леса с выделением пота: «В сыром тропическом климате и растение должно обильно потеть, чтобы этим способом при уменьшенной или подавленной транспирации освобождать себя от избытка поглощенной воды».

8. Из предыдущего вытекает заключение, что главным фактором в борьбе за существование между растениями тропического дождевого леса является свет. Разнообразие систематических форм растений в связи с обилием влаги и тепла привело к тому, что в процессе эволюции здесь возникло огромное богатство оригинальнейших приспособлений в борьбе из-за света. Напомним прежде всего такие своеобразные комплексы жизненных форм, как лианы и эпифиты, которые обнаруживают в своих приспособлениях очень богатую дифференцировку. Здесь, например, мы

<sup>10</sup> O. Stocker. Transpiration und Wasserhaushalt in verschiedenen Klimazonen III. Ein Beitrag zur Transpirationsgrösse im javanischen Regenwalde. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Bd. LXXXI, H. 3, 1935.

находим поразительных эпифитов из рода *Ficus*, которые, поселяясь на деревьях, душат, заглушают их в крепких «объятиях» своих корней и получили название «душителей деревьев».

Эпифиты в таком богатстве поселяются на ветвях древесных пород, что ветви иногда не выдерживают их тяжести и с громким треском обламываются.

Эпифиты проникают даже в верхние части кроны лесных деревьев-гигантов. Так, по указанию Шимпера, в горном дождевом лесу около Бюитензорга яванский рододендрон (*Rhododendron javanicum*) забирается даже на верхушки самых высоких деревьев и издали бывает заметен оттуда в виде букета оранжево-красных цветов, а внутри первобытного леса его присутствие выдают только опавшие венчики внизу.

Вся верхняя часть леса обильно переплетена лианами и пасынчена эпифитами. В результате здесь высоко над землей создается свой особенный, почти сплошной, растительный слой со своим особым животным населением. Несомненно, что обезьяны в своей эволюции были тесно связаны с этой чрезвычайно богатой и оригинальной растительной средой в верхней части леса.

9. Травянистая растительность на почве также представляет очень большое разнообразие. Но отдельные виды здесь часто встречаются не в одиночку, а группами и зарослями. У этих растений имеются особенности, значение которых, однако, еще не вполне выяснено. По Шимперу, здесь встречаются листья с бархатистой верхней стороной. Бархатистость происходит оттого, что поверхность листа тесно усажена бугорками в форме сосочеков. Есть предположение, что такие бугорки могут концентрировать свет, направляя его в ассимилирующую ткань. Кроме того, они должны способствовать усилению испарения.

Иногда на листьях трав, растущих на почве, наблюдается яркая разрисовка с белыми, серебристыми, золотыми, красными пятнами и полосками, благодаря чему эти растения очень подходят для декоративных целей (бегонии, *Maranthaceae*, орхидеи) (Шимпер).

Замечательно, что в тропическом дождевом лесу можно наблюдать не только гигантов, но и карликов из мира цветковых растений. Внизу, при раздвигании травы, на почве обнаруживаются миниатюрные орхидеи и некоторые другие виды.

10. На почве и в почве тропического дождевого леса, в условиях большого количества тепла и влаги, идут интенсивные процессы разложения органического вещества при деятельном участии микроорганизмов и, особенно, бактерий и грибов.

**Растения вечнозеленые и сбрасывающие свою листовую крону.** Тропические дождевые леса принадлежат к типу так называемых вечнозеленых. Многие деревья у них несут зеленые листья в течение всего года. Однако при этом каждый отдельный лист на дереве живет все-таки недолго, в большинстве случаев, вероятно, не больше одного-двух лет.

Надо помнить, что, помимо других причин, лист в самом себе иссет условия для своей более или менее быстрой естественной смерти. Лист является конечной станцией для тока воды с минеральными веществами. Вода испаряется, а минеральные вещества частично перерабатываются в жизненных процессах, частично остаются и накапливаются в листе как вредный балласт. Это должно приводить к старению и отмиранию листьев. Высшие животные — млекопитающие удаляют отбросы своего тела в виде мочи. У высших растений для подобной же цели служат опадение листьев и сбрасывание наружных слоев коры. Листопад, по Молишу, необходим как гигиеническое мероприятие для очищения растительного организма от

вредной перегрузки минеральными веществами.<sup>11</sup> В сырьих тропиках листья могут накапливать очень много кремневой кислоты, которая находится там в почвах в особенно подвижной коллоидной форме. В оболочках кожицы листьев в связи с этим сильно развиваются процессы окремнения. Это может быть полезным и для защиты от повреждения при ливнях и от поселения на листьях водорослей, паразитов-грибов и т. д. Но, в конце концов, получается перегрузка кремнекислотой. Опадение листьев связано также и с изменением отношений в кроне у дерева. Эта крона в процессе жизни подвержена систематической перестройке и обновлению: старые листья опадают, образуются новые побеги с новыми листьями, внутри кроны создаются новые условия и отношения между ее частями. В этих процессах оба явления — опадание и выгонка, новообразование, несомненно, внутренне между собой связаны и взаимно обусловлены, хотя не всегда связь достаточно ясна. Существует некоторая связь между опаданием листьев и цветением.

Наконец, в сырьих тропиках есть еще особые местные условия, которые могут препятствовать долговременному существованию листьев. Жизненность последних в сырьих дождевых лесах очень страдает от того, что часто листовой поверхностью постепенно завладевают водоросли, грибы, лишайники, мхи.

Теперь перед нами встает задача рассмотреть, как происходит опадение листьев и образование новых побегов у древесных пород в тропических дождевых лесах. При этом выясняется, что названия вечнозеленые растения и сбрасывающие свою листовую крону передают только поверхностное, физиономическое впечатление, а на самом деле в этих группах растений содержится огромное разнообразие явлений, связанных между собой переходами.

Прежде всего, даже в наиболее равномерном сырьом и теплом тропическом климате, повидимому, вовсе нет таких вечнозеленых деревьев, у которых опадение и выгонка совершались бы равномерно, в течение всего года. Как пример такого дерева, которое «растет постоянно», приводилась *Albizia moluccana*. Но выяснилось, что более старые экземпляры этого дерева имеют ясный период остановки в росте побегов и образования листьев. Известная периодичность рассматриваемых процессов, не который их ритм, вытекает, видимо, из внутренних условий в процессе индивидуального развития и ежегодной динамики кроны у деревьев. При рассмотрении такой периодичности надо учитывать три основные фазы: опадение листьев, задержка — покой в росте и выгонка новых побегов с новыми листьями.

В нашем северном климате его суровые условия ввели соответствующую периодичность в известное узкое русло, дали ей большее единство. В сырьих тропиках, по указанию ряда исследователей, не наблюдается в этой периодичности связи с годичными изменениями климатических факторов. Даже экземпляры одного вида проходят одни и те же фазы, часто в очень различное время. Вот что об этом сообщает Фолькенс:

«Мы видим два дерева того же вида рядом, и одно из них выгоняет новые побеги, другое — нет. Обыкновенно последнее начинает эту выгонку спустя дни и недели, но далеко не так редко спустя лишь месяцы. Мы видим на одном и том же дереве, как почки распускаются в совсем раз-

<sup>11</sup> Цитируемая (в главе VIII, стр. 170) работа Ареиса вносит в эти представления некоторое ограничение. Ареис показал, что из живых листьев при смачивании их росой или дождем выделяются заметные количества зольных элементов (K, Ca, Mg, PO<sub>4</sub>), а также органические соединения.

личное время; видим, что целые ветви или их системы сбрасывают листья и снова покрываются ими, тогда как ветви, ниже и выше расположенные, не дают никаких изменений... Одно и то же дерево ведет себя в молодости совсем иначе, чем в старости. Так, например, тиковое дерево в течение ряда лет является вечнозеленым, а потом, после того, как достаточно окрепнет, начинает через правильные периоды целиком сменять свою листву».<sup>12</sup>

Европейские дубы, яблони, груши, перенесенные в условия сырых тропиков, продолжают там сбрасывать свои листья, но при этом обнаруживают сильные различия на отдельных экземплярах и ветвях, теряют прежний порядок. Бывает даже так, что «на одном и том же дереве одновременно присутствуют зимние, весенние и осенние побеги» (Шимпер).

Возвращаемся к древесным породам тропического дождевого леса. Вечнозеленые их представители сбрасывают часть своих листьев у разных видов в один, два и даже до шести сроков в году. Образование новых побегов у них также может иметь шесть периодов. Замечательно, что в сырых тропиках, в условиях наиболее равномерного теплого климата, есть все-таки древесные породы, которые сбрасывают свою листовую крону целиком, хотя обыкновенно и на короткое время.

Так, самое высокое дерево дождевых лесов на Яве, уже упоминавшаяся раньше разамала (*Altinnea escelsa*), сбрасывает свою листву полностью при начале сухих восточных ветров, но на короткий срок. Каучуковое дерево — *Hevea brasiliensis* — в гиляхах, на своей родине в Бразилии, по указанию Губера, также в течение некоторого времени, обыкновенно в июне, стоит голым.<sup>13</sup>

Фабер сообщает, что различные виды теряют свои листья быстро в течение немногих дней перед выгонкой новых побегов.

По Фолькенсу, ряд деревьев сбрасывает свою крону на очень короткое время, всего до 8 дней. И это может происходить по нескользкому раз в году.

Есть деревья, у которых опадение листьев совершается одновременно — или немного раньше, или немного позже образования новых. Таким образом, существуют переходные формы между растениями вечнозелеными и сбрасывающими свою листовую крону.

Трудно также отнести в какую-либо из этих двух групп такие деревья, у которых опадение кроны происходит лишь на короткое время, всего в несколько дней.

Фолькенс пишет, как сильно картина таких процессов в Бюитензорге отличается от того, что наблюдается в наших северных широтах: «Сбивающее с толку богатство явлений, разнообразие, которое вызывает впечатление, что природа хотела здесь показать с исчерпывающей полнотой все возможные формы для одного и того же жизненного процесса. Природа не удовлетворяется тем, чтобы каждому виду дать в этом определенный, отличный от всех других отпечаток, она дает еще простор каждому индивидууму, даже отдельной ветви — свою собственную жизнь».

Само собой разумеется, что весь этот процесс обновления листьев и образования новых побегов имеет самую тесную связь с другими особенностями в жизни и строении древесных пород. К таким особенностям относятся образование годичных колец или вообще слоев прироста в стволе, степень развития и место нахождения ткани, запасающей органические питательные вещества.

<sup>12</sup> G. Volkens. Laubfall und Lauberneuerung in den Tropen, 1912, S. 423. К этой работе относятся ссылки на Фолькенса и дальше.

<sup>13</sup> I. Huber. Beitrag der periodischen Wachstumserscheinungen bei *Hevea brasiliensis* Müll. Bot. Zbl., Bd. LXXVI, II, 8, 1898, S. 260.

Голтерман сообщает, что даже в маленьких областях на Цейлоне, где ежегодное количество осадков равно 5—6 м и где солнечных дней бывает лишь немного в течение недели,— даже и там встречаются деревья с зонами прироста» в стволе.<sup>14</sup> После всего изложенного это не может представлять неожиданности.

В отношении запасающей ткани интересны исследования Симона (правда, очень исполненные).<sup>15</sup> Симон сравнивал строение древесины у двух видов *Ficus*: одного — вечнозеленого и другого, который долго стоит голым, в отношении развития у них анатомических элементов, где запасается органическая пища. Оказалось, что у первого вида соответствующие элементы — древесная паренхима и сердцевидные лучи — были развиты гораздо слабее, чем у второго.

Это различие свидетельствует о том, что эволюция от вечнозеленых деревьев к сбрасывающим свою листовую корону касается не только листьев, но и стволов и вообще представляет собой перестройку всего растительного организма.

Гуттенберг исследовал состояние листьев в разное время года у ряда вечнозеленых древесных пород кустарников средиземноморской области.<sup>16</sup> Были исследованы лавр (*Laurus nobilis*), каменный дуб (*Quercus ilex*), маслина (*Olea europaea*) и др. Оказалось, что зеленые ассимилирующие листья у этих растений весной превращаются в настоящие хранилища запасных питательных органических веществ. Мякоть листьев бывает буквально набита крупными крахмальными зернами, которые отлагаются даже в клетках кожицы.

Такое же явление было констатировано мною и моими сотрудниками (Э. Ф. Келлер, Ф. Ф. Лейсле, Г. С. Кежа) при работах во влажных советских субтропиках, в Батумском ботаническом саду.<sup>17</sup> Весной, в мае, листья, перезимовавшие с прошлого года, давали картину крайнего неполнения их крахмальными зернами. Это было констатировано у цитрусовых (мандарина — упшиу, лимона, кинкана), у магнолии, лавра и др. Очевидно, перед выгонкой новых весенних побегов и листьев здесь же поблизости, в старых листьях, был накоплен необходимый питательный материал.

Следует отметить, что в процессе перестройки короны вечнозеленого дерева его листья, в зависимости от своего возраста, играют различную роль и при одинаковом внешнем виде отличаются по своим физиологическим и биологическим особенностям. Получается своеобразная картина физиологической гетерофилии (разнолистности) на одном и том же растении. Некоторое представление о ней дают анализы, сделанные Г. С. Кежа.<sup>18</sup>

В табл. 19 перед нами ясная картина физиологической дифференцировки листьев в зависимости от их возраста и перестройки всей короны.

<sup>14</sup> Работа Голтермана цитирована мною на стр. 121.

<sup>15</sup> S. V. Simon. Studien über die Pericdizität der Lebensprozesse der in dauernd feuchten Tropengedichten heimischer Bäume. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Bd. LIV. 1914, S. 172.

<sup>16</sup> H. Guttenberg. Studien über das Verhalten des immergrünen Laubblättes der Mediterranflora zu verschiedenen Jahreszeiten. Planta, Bd. IV, H. 5. Berlin, 1927, S. 775.

<sup>17</sup> Б. А. Келлер с сотрудниками. Исследования по осмотическому давлению и биохимической динамике ядра у цитрусовых и других растений влажных советских субтропиков. Сов. ботаника, № 2, 1936. Ф. Ф. Лейсле. Изменение в содержании крахмала и динамика углеводов в листьях некоторых вечнозеленых растений. Сов. ботаника, № 2, 1936.

<sup>18</sup> Г. С. Кежа. Динамика углеводов и содержание золы в листьях разного возраста у цитрусовых. Сов. ботаника, № 2, 1936.

Таблица 19

**Динамика накопления углеводов у лимона**  
(цифры анализов даны в % на абсолютно-сухой вес)

	У г л е в о д ы				Минеральные ве-щества	
	моноозы	сахароза	фракция мальтозы	крахмал	зола	кальций
<b>20 мая, 4 часа дня:</b>						
Листья данного года, весенние побеги . . .	11.7	1.9	4.1	6.1	6.3	1.1
Листья предыдущего года, перезимовавшие	9.0	8.3	0.0	13.8	11.6	3.4
<b>21 августа, 4 часа дня:</b>						
Листья данного года, поздние, летние . . .	10.7	13.6	5.3	7.6	6.1	0.9
То же—весенние побеги	5.1	5.7	2.2	13.7	7.1	2.2
Листья предыдущего года, перезимовавшие	6.8	5.2	2.6	16.1	12.1	2.0

Часто в одном роде древесных пород, например, у дуба (*Quercus*), клена (*Acer*) есть и вечно-, и летнезеленые виды.

**Переход летнезеленых древесных пород в вечноzelеные или обратно.** Уже из предыдущего изложения видно, что между указанными двумя типами растений существуют разнообразные переходные ступени. Но есть также и факты непосредственного перехода обоих этих типов друг в друга.

Вот что рассказывает И. В. Мичурин об опыте своего ближайшего помощника П. Н. Яковлева. К однолетнему гибридному сеянцу группы *Берес зимняя* Мичурина были привиты в качестве менторов однолетние сеянцы вечноzelеного субтропического растения — лимона. И летнезеленая груша в этом опыте, под влиянием вечноzelеных менторов, перестала сбрасывать свои листья на зиму, стала вести себя, как вечноzelеная.<sup>19</sup>

Очень интересны в этом отношении наблюдения и опыты Бордажа, мало известные в литературе.<sup>20</sup>

Бордаж культивировал персик из семян европейского происхождения в условиях тропического климата, на острове Реюнион (Присоединения), который находится к востоку от Мадагаскара, в системе Маскаренских островов. Персик мы знаем как летнезеленую древесную породу. На острове Реюнион деревца персика, выращенные из семян, в первые годы своей жизни около полутора месяцев находились в состоянии покоя, совершенно обнаженными от листвы. Но с течением времени период покоя у них все укорачивался.

Культура персика, по Бордажу, существует на Маскаренских островах, к которым относится Реюнион, с 1743 г. Персик вполне освоился здесь и даже дичает. При этом через некоторое количество лет культуры персик из летнезеленого растения превращается в вечноzelеное.

<sup>19</sup> И. В. Мичурин. Соч., т. I. Принципы и методы работы. Сельхозгиз, 1939, стр. 355.

<sup>20</sup> E. Bordage. A propos de l'hérité des caractères acquis. Detmer contre Weismann. Bull. scient. Fr. et Belg., t. XLIV, 7-mo sér., v. II, 1910, p. 50.

Бордаж употребляет в отношении листвы таких вечнозеленых персиков выражение *sub persistent* — почти сохраняющийся, так как подобные деревья никогда не лишаются ее полностью, но все же в известный период года теряют три четверти, две трети или только половину своих листьев. Бордаж добавляет к этому еще следующее примечание: «Не надо забывать, что сами деревья с сохранившимися листьями (*regularis*) в определенный момент года теряют значительную часть их». В виде примера Бордаж приводит сосну (*Pinus sylvestris*), которая «каждый год возобновляет около трети своей листвы».

Далее в отношении персиковых и других подобных измененных деревьев мы будем употреблять для краткости термин *вечнозеленые*, но просим читателя учитывать упомянутую оговорку Бордажа. Впрочем, как видно уже из сказанного мною ранее и примечания самого Бордажа, эта его оговорка в большей или меньшей степени относится ко всем вечнозеленым растениям.

Замечательно, что на островах, к которым принадлежит Реюнион, персик, ввезенному сюда из Франции уже привитым, требуется 20—25 лет, чтобы стать вечнозеленым. А персик, выращенный на острове Реюнион прямо из косточки, делается вечнозеленым уже через 12—15 лет. Кроме того, в первом случае период покоя (безлистный) вначале бывает продолжительностью около  $2\frac{1}{2}$  месяцев, а во втором — только около  $4\frac{1}{2}$  месяцев. Подтверждается мичурицкое положение о том, что молодые растения более гибки в своем приспособлении к новым условиям жизни, чем старые. Бордаж выводил новое поколение из семян персиков, которые на острове Реюнион стали вечнозелеными. И сеянцы из таких семян сразу вели себя, как вечнозеленые. Они вели себя так даже на некоторой высоте, в горах, где персики, происходящие непосредственно из Европы, попрежнему полностью из года в год обнажались от листьев.

Бордаж делает правильный вывод, что в этом превращении персиков из летнезеленых в вечнозеленые произошло унаследование так называемых приобретенных признаков.

На острове Реюнион персик — не единственное дерево, вывезенное из Европы, которое приобрело свойство круглый год нести листья. Это явление очень заметно также у яблони и айвы. Но они не так удобны для изучения, так как не растут в прибрежной полосе, а требуют для своей культуры высоты не менее 500—600 м над уровнем моря. Однако Бордаж мог констатировать, что и у яблонь, и у айвы на деревьях, выращенных из семян местного происхождения, приобретенный признак вечнозелености передавался по наследству. Постоянную листву приобретали на острове Реюнион и другие древесные породы: дуб, шелковица (*Morus alba* и *M. nigra*), бумажная шелковица (*Broussonetia papyrifera*), виноградный куст, вавилонская ива (*Salix babylonica*), гранат и спирея (*Spiraea lanceolata*).

Но, кроме персика, яблони и айвы, никаких опытов с другими растениями на острове Реюнион не ставилось для выяснения того, передают ли они свою вечнозеленость по наследству через семена. В отношении плакучей вавилонской ивы это неосуществимо, так как все растения этого вида на острове состоят только из женских особей, размножаемых прививками и происходящих от одного-единственного черенка, взятого около 1835 г. с могилы Наполеона на острове св. Елены. Бордаж сообщает также факты, когда растения, как правило вечнозеленые, в виде исключения на некоторый период теряют всю свою листву. Так было на острове Реюнион в исключительно засушливый 1902 г. В этот год в течение 9 следующих друг за другом месяцев выпало ничтожное количество дождя. В резуль-

тате засухи некоторые хлебные, манговые и другие деревья, нормально вечноzelеные, целиком обнажились от листьев. И тут же рядом были деревья тех же видов, которые образовывали новые листья. Из тех деревьев, которые потеряли всю свою листву, около трети погибло. Другие восстановили свою листву лишь спустя несколько месяцев после того, как ее потеряли.

Бордаж приводит свои интересные наблюдения над изменениями и сдвигами в самом ритме жизни под влиянием новых условий среды у древесных пород, ввезенных на остров Рюнион из различных частей земного шара. Он пишет:

«Вскоре после моего приезда на Рюнион персиковые деревья, вывезенные из Франции, были посажены в Ботаническом саду в С. Дени в марте 1895 г. В то время я еще не знал, как поведут себя эти деревья в отношении листового ритма. Ни одного мига я не сомневался, что в течение начавшегося года они потеряют листву, но я думал, что наследственность листового ритма будет полной. Следовательно, я себе представлял, что листопад будет не ранее периода, когда он происходит во Франции, т. е. в ноябре... Я был, таким образом, удивлен, когда к концу июня я увидел, что эти персиковые деревья совершенно потеряли листья, оставаясь обнаженными в течение  $2\frac{1}{2}$  месяцев, и потом покрывались новыми листьями, которые оставались на месте до середины июня следующего года. Начиная с года ввоза этих деревьев, произошло изменение в их лиственном ритме в отношении продолжительности облиственного и безлиственного периодов. В наших странах эти два периода почти однапаковой продолжительности, т. е. по 6 месяцев каждый. На острове Рюнион продолжительность облиственного периода ( $9\frac{1}{2}$  месяцев) непосредственно берет верх над периодом безлистным ( $2\frac{1}{2}$  месяца). В последующие годы эта разница в продолжительности двух периодов становилась все более заметной. Первый увеличивался в ущерб второму, который постепенно клонился к исчезновению. Когда произойдет упразднение безлистного периода, то персиковое дерево преобразуется в дерево с почти постоянной листвой,— результат, который будет достигнут только к концу 20—25 лет... Перемещение ритма наблюдается у всех ввезенных деревьев, оно очень заметно и у всех плодовых деревьев, ввезенных из Европы. Так, яблони, айва и груша цветут в декабре — январе, приносят свои плоды в марте — апреле и теряют свои листья в июне. В январе можно видеть на одной и той же яблоне старые и новые листья, цветы и молодые плоды. У вишневого дерева цветение происходит в октябре — ноябре, и когда редкие плоды начинают развиваться, они достигают зрелости в январе».

Для лучшего понимания всех этих наблюдений следует напомнить, что остров Рюнион находится близко к южной границе тропического пояса, в южном полушарии. Следовательно, нашему лету там соответствует зима и наоборот, хотя эта смена времен года здесь, в тропическом поясе, достигает лишь слабого выражения.

Бордаж обращает внимание и на следующее интересное явление. Отдельные деревья персика, яблони, айвы и груши в отношении своего листового режима при общих условиях почти все вели себя одинаково. У других древесных пород, ввезенных на тот же остров из различных частей земного шара, обнаружились резкие индивидуальные различия между отдельными деревьями. Так, у японской хурмы (*Diospyros kaki*) некоторые особи плодоносили в июне, а другие, росшие при тех же условиях, — только в сентябре. Кроме того, эти растения теряли свои листья в различные периоды, без всякой связи с временами года. У *Sterculia platani-folia* растения от некоторых корней цветли последовательно два или три

раза с промежутками в один месяц, а от других — только один раз в году.

Как уже было мною отмечено раньше, перестройка вечнозеленого дерева в летнезеленое касается не только листьев, но также и ствола, и вообще представляет собой эколого-физиологическую переработку всего древесного организма.

Бордаж обращает внимание на отношения между опадением листьев и цветением, рассматривая эти явления как выражение антагонизма между вегетативным ростом и половым воспроизведением согласно со взглядами Спенсера. Я уже указывал ранее на то, что такого антагонизма на самом деле не существует. Но эти отношения представляют большой интерес, и я остановлюсь здесь несколько подробнее на конкретных фактах, которые сообщает Бордаж.

На острове Реюнион у персиков, которые находятся в безлистном периоде, цветение идет абсолютно так же, как в Европе. Другими словами, оно происходит одновременно. Дерево тогда целиком покрывается цветами, не имея еще ни одного листа. Наоборот, у персиковых деревьев, которые на острове Реюнион стали вечнозелеными, цветение сделалось затяжным и может тянуться до  $2\frac{1}{2}$  и иногда даже до 3 месяцев, причем главный период цветения — от конца мая до сентября. Оно происходит в несколько последовательных приемов, распространяясь постепенно от основания ветви к ее верхушке. Очень часто даже случается, что на одном и том же дереве соседние ветви цветут одна после другой, с промежутками в несколько недель.

Связь цветения и опадения листьев обнаруживается еще в ряде явлений.

По Бордажу, персик, полученный из косточки от дерева, которое стало вечнозеленым, теряет меньше листьев до своего первого цветения, чем в тот год, когда оно наступает.

Бордаж констатировал, что образование в черешках у листьев разделительного слоя, который служит для сбрасывания последних, происходит в разное время, в зависимости от того, имеют ли эти листья в своей пазухе цветочную почку или нет. После своего возвращения во Францию Бордаж установил у персика следующее. Разделительный слой в черешке листа с цветочной почкой в пазухе формируется, когда цветочная почка находится в состоянии быстрого роста и содержит уже ясно различимые составные части цветка. Это образование разделительного слоя происходит в первых числах июля, хотя цветочная почка распустится только на следующую весну. То же самое, по Бордажу, наблюдается у грушевого дерева и, вероятно, у большинства плодовых деревьев во Франции.

Между тем, в листьях, у которых в пазухах нет цветочных почек, разделительный слой образуется только незадолго до листопада. Это характерно для многих древесных пород, в том числе и для персика. Бордаж упоминает о трех древесных породах: *Manihot Glaziovii*, *Colvillea racemosa* и *Schizolobium excelsum*, у которых он на острове Реюнион констатировал следующее. До своего первого цветения они ведут себя, как вечнозеленые растения. Незадолго перед этим первым цветением они целиком теряют свою листву и потом на весь остаток своего существования становятся деревьями с опадающей листвой.

Бордаж отмечает также, что сходное, хотя и менее заметное, явление наблюдается и у вечнозеленых древесных пород. Каждый год непосредственно перед цветением у них опадает некоторое количество листьев. Это явление ясно выражено у машевого дерева.

Дынное дерево (*Carica papaya*) является раздельнополым. Во время сухого сезона мужские экземпляры этого растения сохраняют свои листья или даже образуют новые. А находящиеся в непосредственном соседстве с мужскими, женские экземпляры, обремененные цветами и плодами, иногда в сухой сезон совершенно теряют свою листву.

Таким образом, переход древесных пород из вечнозеленых в летнезеленые или обратно связан с глубокой перестройкой отношений между вегетативным ростом и цветением.

Бордаж высказывает предположение, что персик на острове Реюнион не достиг состояния вполне вечнозеленого растения с остающейся листвой, а дошел только до состояния почти остающейся листвы именно из-за упомянутых отношений, имеющихся у него между опадением листьев и цветением.

С другой стороны, Бордаж сообщает факты, которые, по его мнению, свидетельствуют о том, что присутствие листа задерживает распускание цветочной почки, которая находится в его пазухе. Так, Бордаж пишет:

«Начиная с 1898 г. я поражался следующим фактом: на персиковом дереве с почти остающейся листвой никогда не бывает, чтобы почка распустилась до опадения листа, в пазухе которого она развилась. Можно сказать, что этот последний своим присутствием некоторым образом оказывает запретительное действие на распускание цветочной почки... Это запретительное действие резко заметно в наших умеренных странах. В некоторых случаях оно все-таки как бы снимается. Так, деревья каштана имеют осеннее цветение, если их листья опали летом достаточно рано под влиянием упорной засухи. Также осеннее цветение может быть у различных растений (например, сирени), листья которых были уничтожены к концу лета насекомыми. Цветочные почки были уже совсем сформированы, но распуститься при нормальных условиях они должны были только следующей весной. С того момента, когда по какой-либо причине листья исчезали рано, запретительное действие, которое они выполняли, кончается, и цветочные почки распускаются».

В известном сочинении Кернера «Жизнь растений» сообщается следующее: «В Греции платан в единичных случаях остается зеленым даже в продолжение всей зимы, и поэтому рассказы Плиния о вечнозеленых платанах вовсе не должны считаться басней... Сирень, сбрасывающая на севере свою листву, в Поти, на Черном море, сохраняет ее в продолжение всей зимы». Наш обыкновенный дуб (*Quercus pedunculata*), по Кернеру, на постоянно теплой и влажной почве около кратера Сольфатара, в окрестностях Неаполя, сохраняют зеленую листву еще в конце апреля, хотя в это время из его почек уже начинает развертываться новая зелень.<sup>21</sup>

В 1939 г. бригада Наркомлеса и Краснодарлеса обследовала под моим руководством леса Северного Кавказа. Член бригады Г. Ф. Железнов сообщил мне о следующем интересном опыте, который был выявлен при этом обследовании в Кривенковской лесной даче Туапсинского лесхоза. При культуре пробкового дуба на определенной высоте в горах он стал сбрасывать на зиму свои листья и вынес мороз до — 23°C.

Из всего сказанного уже видна высокая эволюционная динамичность и тесная эволюционная взаимная связь таких явлений, какечно- и летнезеленые растения. Эти явления могут служить хорошим пробным камнем для сравнительной оценки выводов формальной генетики и тех положений,

<sup>21</sup> А. Кернер фон Марилауи. Жизнь растений, т. I, СПб., 1899, стр. 351.

на которых построена данная книга, при объяснении конкретных путей и способов эволюции.

В самом деле, поставим вопрос: можно ли закономерно, по плану, превращать вечноzelеные древесные породы в летнезеленые или обратно? Я напомню опять, что такое превращение касается не только листьев, но и ствola и вообще представляет собой эколого-физиологическую переработку всего древесного организма. Формальная генетика отвечает на поставленный вопрос отрицательно. Нужно дожидаться, пока случайно, независимо от условий соответствующего климата, возникнут необходимые мутации. При этом совершенно невероятно, чтобы одновременно возникла целая группа мутаций, которая согласованно изменяла бы свойства листьев, ствola и всего древесного организма.

Такая точка зрения абиологична. Она совершенно не считается с большой пластичностью живого существа — растения в его приспособлении к изменившимся условиям среды.

Точка зрения формальной генетики в корне ошибочна и вредна. Она разоружает науку, учит нас лишь ожидать милостей у природы в надежде подобрать случайные крохи с ее стола.

В действительности, уже приведенные мною факты свидетельствуют ясно в пользу положительного решения поставленного вопроса. Летнезеленые древесные породы могут переходить в вечноzelеные или обратно на основе своей пластичности под влиянием изменившихся условий жизни. Такое превращение не только укладывается в мичуринское учение, в подлинный дарвинизм, но само это учение дает предпосылки, чтобы лучше овладеть указанным превращением, производить его в более короткие сроки.

В противоположность формальной генетике, мичуринское учение ведет нас к тому, чтобы господствовать над природой в интересах человека, осуществлять основной мичуринский принцип: «Мы не можем ждать милостей у природы, взять их у нее — наша задача».

**Ассимиляция углерода.** Тропический дождевой лес в течение всего года стоит зеленым, с ассимилирующей листвой и образует очень большую растительную продукцию. Естественно возникает вопрос, насколько здесь, в условиях, наиболее благоприятных для жизни растений, используется солнечная энергия, с какой интенсивностью идет ассимиляция углерода и т. п.

Штоккер по этому вопросу приходит к следующим выводам (на основании исследования тропических деревьев Западной Явы).<sup>22</sup>

Количество углекислоты, которое усваивается этими деревьями на единицу площади листа, нельзя никоим образом считать высоким по сравнению с таковым у растений других климатов. Таким образом быстрый приток в тропическом дождевом лесу обусловливается не увеличением интенсивности ассимиляции, а возможностью ассимилировать углерод в течение всего года.

Вместе с темочные потери органического вещества благодаря дыханию тропических деревьев, по сравнению с нашими европейскими, не являются повышенными, несмотря на более высокиеочные температуры. Тропические деревья дышат при 30° не сильнее, чем арктические растения при 10° С.

Есть основания думать, что листья в тропическом дождевом лесу работают с неполной нагрузкой из-за недостатка углекислого газа.

<sup>22</sup> O. Stocker. Assimilation und Atmung Westjavanischer Tropenbäume. *Planta*, Bd. XXIV, H. 3, 1935.

Штоккер приводит определения содержания углекислоты в Ботаническом саду в Бюитензорге и в горном заповедном тропическом дождевом лесу около этого сада. Эти определения, по Штоккеру, показывают, что не может итти речь об усиленной ассимиляции в тропическом, дождовом лесу вследствие повышенного содержания углекислого газа. Напротив, от сильного потребления углекислоты большой листовой массой содержание этого газа в лесу в общем оказывается ниже нормального.

По сравнению со среднеевропейскими лесами, деревья тропического дождевого леса должны довольствоваться в среднем меньшим содержанием углекислоты, хотя разница, вероятно, незначительна.

Почки возобновления на побегах у древесных пород сырьих тропиков обыкновенно не имеют специальной защиты из чешуй или других частей растений, но бывают порою снабжены все-таки густым бурым опушением (Фабер).

**Явления цветения и плодоношения. Каулифлория.** Цветение у древесных пород в тропическом дождевом лесу представляет такую же сложную и разнообразную картину, как опадение листьев и образование новых побегов. Здесь также наблюдается очень большая индивидуализация, часто даже у разных ветвей одного и того же дерева. Хотя, по указанию Шимпера, в книгах по флоре тропиков при описании многих растений стоит замечание: «Цветет круглый год», однако это вовсе не значит, что на одном и том же побеге или дереве всегда бывают цветы. Периодичность в цветении также выражена вполне ясно. Однако в ней, как и в упомянутых ранее вегетативных явлениях, не обнаруживается обыкновению ясной прямой зависимости от метеорологических факторов.

Впрочем, по Шимперу, есть все-таки в сырьих тропиках такие виды растений, у которых все экземпляры на большой площади, часто во много квадратных километров, зацветают в один и тот же день. Это виды с очень коротким временем цветения, особенно орхидеи. У некоторых орхидей цветение происходит лишь в течение одного дня или даже короче. Такое одновременное массовое цветение наверное связано с влиянием внешних условий, например, с понижением температуры, хотя и незначительным.

Фабер считает также вероятным, что возбудителем массового цветения могут быть условия электрического напряжения, которые в сырьих тропиках играют большую роль.

В период усиленного цветения и плодоношения задерживается вегетативный рост. Есть деревья или кустарники, которые, переходя к цветению, сбрасывают свои листья, однако большей частью только на цветущих ветвях, в то время как чисто вегетативные ветви обыкновенно сохраняют свою листву (Шимпер).

Вообще вся динамика кроны дерева представляет картину постоянной перестройки, в которой явления вегетативной жизни, цветения и плодоношения протекают в тесном взаимодействии, в сложно взаимно связанным периодическом ритме.

Интересно замечание Шимпера: «Некоторые деревья в молодости, пока они еще не приносят цветов, вечнозелены, тогда как позднее каждый раз перед цветением сбрасывают свою листву».

В отношении цветения следует отметить одну очень оригинальную особенность, которая распространена именно в тропическом поясе. Есть ряд древесных пород, у которых цветы оказываются вынесеными за пределы главной массы листьев и образуются отдельно непосредственно на более старых стволах и ветвях. Получается непривычная для нашего

северного глаза картина: цветы и плоды торчат прямо из сравнительно старых стволов. Это и называется каулифлорией.

Это явление в очень яркой форме можно наблюдать в оранжерее Ботанического сада АН СССР в Ленинграде у шоколадного дерева (*Theobroma cacao*), родина которого — тропическая Центральная Америка.

Причина и значение каулифлории остаются невыясненными. Можно только констатировать, что в этом явлении перед нами известная специализация побегов на дереве: одни из них, более молодые, несут только вегетативные органы — листья; другие — более старые, образуют цветы. Конечно, и в этом явлении у разных видов мы находим различные ступени и формы такой специализации.

**Опыление.** Цветы в тропическом дождевом лесу, по внешнему впечатлению, не поражают своим богатством. Преобладают среди них менее заметные. Кроме того, много цветов ускользает от глаза наблюдателя, так как они находятся высоко и тонут в огромной толще зелени.

Габерландт пишет: «Если бы в любом участке нервобытного леса все цветы вдруг опали вниз, то мы были бы очень поражены, в какой цветочный дождь превратилась мнимая бедность цветами».

Затерянность цветов в большой зеленой массе представляет известные затруднения для их перекрестного опыления. Мы не будем здесь входить в рассмотрение этого вопроса и коснемся лишь некоторых особенностей указанного явления в сырьих трошиках, по сообщениям Габерландта.

Он приводит данные Порша, согласно которому из 170 семейств туземных цветковых растений на Яве не менее 28 имеют представителей, опыляемых птицами. Эти представители распределяются по 50 родам. В качестве опылителей здесь служат главным образом так называемые медовые птицы, которые по своим размерам и яркой расцветке перьев напоминают колибри. Последние такие принимают участие в опылении цветов, но они свойственны тропической Америке. Габерландт указывает, что колибри выполняют свою работу опыления лучше, чем медовые птицы. Именно они педантически парят у цветов, доставая мед из них длинным трубчатым языком, и все снова возвращаются к первоначальному положению. А медовые птицы порхают около цветов и часто добывают себе мед «незаконным» путем, производя его «кражу».

На Яве много летучих мышей. Брук обнаружил двудомное растение — лиану (*Freycinettia*), у которой перекрестное опыление совершают летучая собака (из упомянутой группы животных). Для привлечения большой и прожорливой летучей собаки служат яркоокрашенные в розово-красный цвет лепестки. Они играют роль одновременно и «вывески», и пищи.

Как пример сложных специализированных взаимных приспособлений цветов и насекомых мы рассмотрим здесь эти приспособления у инжира, или смоковницы — *Ficus carica*. Они часто описываются в учебниках ботаники.

У нас в СССР эти приспособления изучались у диких видов инжира, которые встречаются в Туркменистане, в горах Западного Копет-Дага. В дальнейшем я использую относящиеся сюда данные наших советских научных работников.<sup>23</sup>

Цветы у инжира помещаются в полостях особых органов плоской, округлой или грушевидной формы. Полости имеют выход наружу. Цветы

<sup>23</sup> Сводку этих данных и оригинальные исследования см. в сочинении: А. Н. Левитин. Дикорастущие инжирини Западного Копет-Дага и их использование в культуре. Всесо. научно-иссл. ин-т сухих субтропиков. Гостехиздат Узбекской ССР. Ташкент, 1940.

бывают трех родов: мужские, женские нормальные и женские цветы для насекомых. Последние специально приспособлены к тому, чтобы в них выводились насекомые из мелких ос (*Blastophaga*), при помощи которых совершается у инжира перекрестное опыление. У этих женских цветов, в отличие от нормальных женских цветов, рыльце неспособно воспринимать пыльцу, а столбик такой короткий, что оса может своим яйцеплодом достигнуть через него завязи и положить туда свое яичко.

Инжир — двудомен. На одних экземплярах его находятся упомянутые органы — урны только с женскими цветами, на других — с мужскими и цветами для ос или только с последними цветами.

Мужские цветы расположены у выхода из урн, а ниже под ними находятся цветы для ос. В последних осы выводятся из яичек, и здесь же в урнах происходит оплодотворение крылатых самок ос их бескрылыми самцами. После этого самки покидают урну и по дороге, у выхода из нее, перемазывают себя пыльцей от мужских цветов. Чтобы отложить свои яички, самки ищут новых урн. Это в условиях Копет-Дага происходит в середине июня и приводит к следующим двум возможным путям:

Первый путь. Самки проникают в урны с нормальными женскими цветами и пачкают их рыльца пыльцой со своего тела. В таких цветах пыльца на рыльце хорошо прорастает, и в завязи после оплодотворения образуется семя. Но попытки осы отложить яичко в такой цветок, за редким исключением, не удаются, потому что у него длинный столбик, через который оса своим яйцекладом не может достигнуть завязи. Яичко остается по дороге к ней и погибает. Сама самка, проникая в урну, часто теряет крылья и по выходе из нее тоже гибнет. Таким образом в данном случае насекомое служит растению, но само выгоды не получает.

Второй путь. Самки проникают в урны с цветами для ос и здесь находят благоприятные условия для развития и размножения своего потомства. Цветы для ос служат и насекомым, и интересам самого растения.

О том, в какой сложной системе связаны между собой чередование поколений у осы и различных типов цветов у инжира, свидетельствует табл. 20, взятая мною у Левитина (этую таблицу я несколько упростил в отношении терминологии и немного сократил).

Перед нами развертывается картина сложной взаимозависимости растения и насекомого. Растение без насекомого не образует семян. Насекомое без растения не может осуществлять свое развитие и размножение. В общем эта взаимозависимость идет в интересах обоих связанных между собой столь разнородных организмов. Но взаимное приспособление у них все же неполное. Весной женские цветы у инжира остаются неоплодотворенными и опадают бесплодно. Летом самки ос, попадая в урны с женскими цветами, погибают, не давая потомства.

Конечно, сложная система взаимного приспособления у инжира и ос могла возникнуть только в результате очень большой предшествующей эволюционной истории, через ряд промежуточных ступеней. Так, известны виды из рода *Ficus*, у которых еще нет женских цветов, специально приспособленных для того, чтобы в них осы откладывали свои яички, и осам служат для этого обычные женские цветы.

Надо еще отметить, что у инжира количественные соотношения между мужскими и женскими особями зависят от условий среды. По Левитину, «не менее 80% всех инжиров, которые в настоящее время существуют в Западном Копет-Даге, приходится на мужские особи, которые приносят также бесплодные женские цветы для ос».

## Чередование поколений цветов у инжира в связи с поколениями ос

Мужские особи	Женские особи
1-е поколение	1-е поколение
Появление ури с мужскими цветами и цветами для ос (середина или конец апреля). Формирование цветов (для ос) через 10—15 дней. Развитие мужских цветов и созревание пыльцы (до конца июня — начала июля). Опадение ури после вылета ос	Появление весенних ури с женскими цветами (середина или конец апреля). Опадение этих ури вскоре после появления
2-е поколение	2-е поколение
Появление ури с цветами для ос (середина июня). Опадение ури по мере вылета ос.	Появление съедобных фиг из женских цветов (середина июня). Созревание «плода» из опыленных цветов (до середины августа — начала сентября)
3-е поколение	3-е поколение
Появление ури с цветами для ос (конец сентября — начало октября) Зимовка ури на кустах инжира и опадение их весной после вылета ос (апрель — май)	Появление позднеосенних фиг "из женских цветов (октябрь) Созревание их

Левитин прибавляет также: «Обычно мужские экземпляры явно преобладают в засушливой экологической среде».

Очень интересен вопрос о тех внутренних и внешних условиях индивидуального развития, которые вызывают появление на мужских экземплярах в известное время вегетационного периода только недоразвитых для опыления женских цветов, служащих для выведения ос.

Большие трудности приходится преодолевать растениям в тропическом дождевом лесу для распространения плодов и семян. Отметим следующие интересные явления, о которых упоминает Габерландт. Важную роль в этом распространении играют птицы. И есть семена, подражающие своей яркой пурпурно- или шарлахово-красной окраской ягодам, которые употребляются в пищу птицами.

Это замечательный пример подражания (мимикрии) в растительном мире. Окраска должна возбуждать «аппетит» у птиц. Характерно, что такие семена не падают сразу на землю после раскрытия бобов, а держатся снаружи на их раскрытых створках.

О роли муравьев в распространении семян эпифитов будет сообщено далее.

**Лианы.** Лианы представляют особое направление эволюции в растительном мире. Их эволюция происходила под влиянием условий существования в высоком густом лесу. В борьбе за свет вырабатывались формы, которые выносили листья высоко вверх благодаря тому, что их стебель сильно рос в длину, в ущерб толщине, и в связи с этим должен был цепляться

за стволы и ветви деревьев. Действительно, стебель лиан редко бывает толщиной больше руки. А так как масса листьев, нагружающая стебель, значительна, то очевидно, что он должен обладать хорошей пропускной способностью для водяного тока. В соответствии с этим у лиан высокой степени развития достигли сосуды, проводящие воду. Длина сосудов доходит до 3—5 м. Это значит, что на всем протяжении водяной ток не встречает себе препятствия в виде сплошных поперечных перегородок. Диаметр сосудов бывает очень большой (до 0,35 и даже 0,5—0,6 мм). Ситовидные трубки, служащие для проведения готовой органической пищи, также имеют высокое развитие.

Стебель лиан должен обладать вместе с тем очень хорошей эластичностью, что в крайних формах выражается в особом анатомическом строении, наподобие, кареля, состоящего из проволок. Возникает такое строение благодаря специальным характерным уклонениям в деятельности камбия. Так например, камбий может давать в молодом стебле лианы особые выпячивания от своего кольца. Эти выпячивания обособляются в самостоятельные кольца. В итоге в стебле лианы на поперечном разрезе оказывается несколько тяжей древесины среди более мягкой тканевой массы.

Очень разнообразны способы, при помощи которых лианы взбираются вверху.

Шенк на основании морфологических и физиологических особенностей в этом отношении различает четыре группы лиан:

- 1) цепляющиеся;
- 2) обрастающие опору при помощи чувствительных и прикосновению усиков;
- 3) завивающиеся вокруг опоры своими побегами;
- 4) влезающие вверх при помощи присосков-корней.

Конечно, сами эти группы заключают большое разнообразие форм и приспособлений. Приведем некоторые примеры из наблюдений Габерландта (с Явы).

К первой группе относятся оригинальные пальмы-лианы, или, по местному, ротанги, из рода *Calamus*. Листовой стержень этих пальм кончается паверху жгутом, который бывает длиной до 1—2 м и усажен острыми обращенными назад крючками. Когда Габерландт попробовал определить крепость такого жгута, то его проводник сказал в шутку, что на этот жгут можно повесить лошадь. У различных видов *Calamus* в такие цепляющиеся жгуты превращены оси соцветий.

Гладкий, похожий на землю, извивающийся ствол ротанговых пальм, раскидывая во все стороны свои листья с мощными жгутами — якорями, может взбираться вверх, на самые высокие деревья первобытного леса. Тогда красивые перистые листья ротангов колышатся над общей массой лесной листвы. При отмирании листьев с прицепками ротанг, под влиянием своей тяжести, несколько опускается, «садится». Внизу, у почвы, при этом образуется змеевидное извитое сплетение его стволов. В первобытном лесу такие извитые стволы могут, по Габерландту, достигать длины 200—300 м.

К особенно тонким приспособлениям для поисков и использования опоры относятся усики. Они чувствительны к прикосновению и, реагируя на него, обвиваются вокруг своей опоры, крепко ее захватывая.

Как пример большой изощренности в этом направлении можно привести раздражимые усики-крючки лианы *Uncaria ovalifolia*. Иногда усики еще до того, как нашли себе опору, бывают завернуты в рыхлую эластическую спираль наподобие часовой пружинки. В такую спираль легко

ловятся ветви, и тогда она крепко «схватывает» и «зажимает» в своих обогортах попавшуюся ветвь.

В третьей группе ищет опоры верхушка побега. Она в процессе роста вращается в наклонном или горизонтальном положении по кругу, диаметр которого у тропических лиан может достигать 1—2 м.

Понятно, что при таком диаметре круговорота легко найти себе опору в густом тропическом лесу. В Бютензоргском саду есть лиана *Combretum latifolium*, которая из своей сгущенной листовой кроны выпускает во все стороны змеевидно извитые жгуты длиной в 2—3 м, с одними чешуйчатыми листьями. Час за часом меняется положение этих жгутов, описывая круги. Подобные щупальцам гигантского полипа, они ищут себе опоры в широкой окружности. Габерландт рисует воображаемую фантастическую картину, которая получилась бы, если бы все эти вытянутые вперед жгуты-ветви вдруг стали описывать свои большие круги со скоростью в 100 раз большей.

Лианы четвертой группы взбираются наверх при помощи корней-присосков. К этой группе относятся, например, виды плюща.

Лианы с корнями-присосками в процессе своей эволюции могут совсем отрываться от связи с землей и тогда переходят к образованию эпифитов. Габерландт отмечает, что действительно, почти во всех семействах и родах наряду с лианами, лазящими при помощи корней, есть также и эпифиты, которые могли происходить от этих лиан.

Конечно, между перечисленными 4 группами есть разнообразные переходы и комбинации. Бывает, что в одном растении сочетаются признаки разных групп.

Так например, у *Bignonia unguis* есть на концах листьев усики в виде трех острых коготков, напоминающих лапку птицы. Эти коготки обеспечивают предварительное укрепление молодых побегов, а окончательное совершается при помощи длинных корней-присосков.

Лианы — это растения по преимуществу тропические. Здесь они достигают очень большого богатства видов и разнообразия. По Габерландту, число видов лиан в тропиках считается в 2000 и свыше, причем большинство из них деревянистые. По мере удаления от тропиков, это число быстро убывает, и преобладание переходит к травянистым формам.

У нас в СССР довольно типичной лианой можно считать хмель (*Humulus lupulus*), который встречается, например, в сырых ольховых лесах. Есть несколько видов лиан на Черноморском побережье в Крыму, на Кавказе и в лесах Дальнего Востока (например, уже упомянутый ранее плющ — *Hedera helix* и др.).

По Штоккеру, почти половина семейств всех сосудистых растений имеет форму лиан, а некоторые (семейства виноградных — *Vitaceae*, тыквенных — *Cucurbitaceae*, вьюнковых — *Convolvulaceae*) преимущественно состоят из лиан. Даже в таких семействах, которые нам трудно вообразить в этой жизненной форме, все-таки она встречается; например, есть лианы — папоротники, бамбуки, пальмы.<sup>24</sup>

Как указывает Габерландт, для возникновения жизненной формы лиан в процессе эволюции были особенно благоприятны условия именно тропических дождевых лесов. Ни в каких других лесах нет такого тесно скученного множества опор из ветвей и стволов на различных уровнях от почвы. Здесь обстановка самой растительности толкала в разных систематических группах развитие по пути лиан. Кроме того, в очень сырой

<sup>24</sup> O. Stocker. Lianen. Handwörterbuch der Naturwissenschaften. 2-te Aufl., Bd. VI, 1931.

атмосфере легче преодолевались затруднения с проведением воды для листьев на большую высоту при сравнительно тонком стволе.

**Эпифиты.** В борьбе из-за света среди тропического дождевого леса эпифиты в процессе эволюции пошли по другому пути. Они совсем оторвались от земли. У них выработались изощренные приспособления для того, чтобы существовать на ветвях и стволах, проникая до самой верхней части деревьев. Эпифиты — не паразиты и пользуются другими растениями лишь как местом прикрепления, хотя и доводят их иногда до гибели («душители деревьев»).

Главное затруднение, которое приходилось преодолевать эпифитам в их эволюции, — это отсутствие почвы, через которую обычные наземные растения получают воду и минеральные соли. У эпифитов выработался ряд оригинальнейших приспособлений, чтобы обеспечить себе и то, и другое.

Раньше уже было указано, какое обилие воды льют в тропических лесах дожди. Эпифиты имеют приспособления, чтобы быстро всасывать и собирать эту падающую воду. Для этой задачи служат:

1. Особая всасывающая ткань на корнях. Она встречается у эпифитов из семейств орхидных, ароидных. Состоит из мертвых клеток, которые в сухое время наполнены воздухом. Эти клетки имеют отверстия для сообщения между собой и с наружной средой. Стенки клеток укреплены распорками. Таким образом на поверхности корней, обыкновенно в несколько слоев, находятся капиллярные полости, которые стоят разверстыми и быстро, как губка, всасывают дождевую воду. Эта ткань получила название *покровало* (*velamer*). Она отделена от внутренней части корня экзодермой с опробковелыми клеточными стенками, но в экзодерме есть пропускные клетки — живые, без опробковения, через которые поглощенная вода передается внутрь.

2. Особые всасывающие воду чешуйки на поверхности ассимилирующих органов. Есть такие чешуйки с крышечкой, которая при недостатке воды вдавливается в поверхность органа (защита от высыхания).

3. Листья, собранные в розетки, которые в нижней, более плотной своей части могут служить цистернами для воды. Иногда, если опрокинуть такую цистерну, можно получить порядочный душ — целый литр воды на голову.

4. Листья в форме кубков, собирающие воду, как у *Dischidia Raflesiana*.

Некоторые эпифиты своими листьями образуют ниши на стволе, к которому прикрепляются. За этими нишами собираются разлагающиеся растительные и животные остатки, туда всасывается дождевая вода. Даже собственные отмершие части эпифиты могут снова использовать для своего жизненного оборота.

Шимпер среди эпифитов по степени и характеру приспособлений различает четыре группы:

1. Протоэпифиты — как первая ступень развития, на которой растения не обнаруживают специальных, особо характерных приспособлений.

2. Гемиэпифиты, которые являются эпифитами только при прорастании и в начале своей индивидуальной жизни, а потом соединяются корнями с почвой.

3. Гнездовые эпифиты, которые при помощи особых приспособлений собирают себе заметные количества перегноя и воды.

4. Цистерновые эпифиты, у которых корни служат лишь для прикрепления, и их развитие совершенно подавлено, так что все питание идет благодаря деятельности листьев.

Однако это разделение не исчерпывает всего богатства и разнообразия растений рассматриваемого типа. Габерландт описывает представителя З-й упомянутой группы: папоротник-гнездо (*Asplenium nidus*). В горном дождевом лесу около Бюитензорга этот папоротник «образует листья свыше двух метров длины», так что поперечник всего гнезда иногда достигает 4—5 м. Трудно понять, как такой мощный эпифит может держаться на относительно тонких стволах лиан и ветвях деревьев. Листья этого папоротника у основания тесно скучены, образуя подобие воронки, где накапливается много гниющей листвы и ветвей, пыли и т. д. В результате получается порядочно перегноя, который закрывает стеблевую почку и молодые листья, предохраняя их от высыхания. Тут же, в этой собранной самим папоротником почве, растут и его корни, получая здесь такое же обилие воды и питания, как если бы растение находилось внизу, на земле.

Есть папоротник — олений рог (*Platycerium alcicorne*). У него листья торчат вверх, представляя некоторое сходство с рогами оленя. Другие образуют нишу на стволе дерева. В пище собирается растительный перегной и вода, и там же распространяются корни папоротника.

Небольшая орхидея — *Taeniophyllum Zollingeri* — представляет замечательный пример, как эволюция пошла по пути сильного сокращения испаряющей листовой поверхности (экономия воды в условиях эпифитной жизни). Листья остались лишь в виде незначительных чешуек. А функция ассимиляции перешла к корням. Они имеют здесь листоподобную форму — в виде зеленых ленточек — и при помощи корневых волосков прикреплены к ветви или стволу, на котором находится эпифит.

Эпифиты с цистернами встречаются в семействе бромелиевых. Цистерны образуются из скученных при основании листьев. Туда собирается вода, попадает пыль, остатки растений, насекомые, пауки и т. п. В цистернах с водой развивается свой особый мир живых существ. И отсюда же листья всасывают себе воду и пищу.

Большой интерес представляют листья-кубки у *Dischidia Rafflesiana*. Своими отверстиями они направлены не только вверху, но и в бок и даже вниз. Таким образом, очевидно, в них не всегда может собираться и сохраняться вода. Габерландт обращает внимание на то, что кубки могут в соответствующее время защищать от высыхания корни *Dischidia*, которые врастают сюда, плотно прижимаясь к внутренним стенкам. На этих же стенках кубка в защищенном положении находятся устьица, что должно помогать уже самому листу-кубку переносить сухость. Нередко в кубках поселяются муравьи, которые приносят туда частицы земли и сами своими экскрементами дают растениям удобрение.

Кубки у *Dischidia Rafflesiana* показывают, каким путем могла идти эволюция насекомоядных растений вроде знаменитой *Nepenthes*. У нее на листьях имеются удивительные кубки или кувшинчики, которые служат ловушками для насекомых. Вероятно, первоначально это были органы для собирания воды, в которой тонули насекомые. А отсюда совершился переход к насекомоядности. У *Dischidia* тоже в ее кубках иногда тонут насекомые, в частности муравьи. С другой стороны, насекомоядные виды и сейчас еще частью являются эпифитами. Сама насекомоядность у них может рассматриваться как приспособление для получения питательных веществ и, особенно, соединений азота при эпифитном образе жизни.

У эпифитов наблюдаются чрезвычайно интересные и оригинальные отношения с муравьями.

Так на Яве есть эпифит *Myrmecodia* из семейства мареновых (*Rubiaceae*). У этого эпифита стебель в нижней своей части превращен в клубень,

представляющий готовое гнездо для муравьев, которые и поселяются в нем. Клубень пронизан внутри системой камер и каналов, а снаружи имеет большое количество мелких входных отверстий. Оказывается, по Миз, эти камеры принадлежат двум типам. Одни имеют гладкие стенки, и в них муравьи выводят своих личинок; другие — с бугорчатыми стенками — служат для муравьев уборными. Стенки этих последних камер покрыты налетами плесневых грибов; здесь происходит разложение органических веществ, находящихся в экскрементах. Есть указания, что полученные продукты при помощи бугорков всасываются самим эпифитом. Перед нами поразительная картина своеобразного сожительства растения с муравьями, причем муравьи получают готовое жилище, а за квартиру расплачиваются удобрением.

Подобные же отношения наблюдаются в оригинальных муравьиных садах, которые встречаются в дождевых лесах Бразилии. Муравьи устраивают свои гнезда на ветвях и стволах деревьев, иногда на высоте 20—30 м над почвой. Наташивают туда земли и плодов, ягод растений. Последние начинают прорастать, скрепляя землю своими корнями. В результате образуется на ветви или стволе целая куртина растений, словно в цветочной вазе — муравьиный сад — гнездо.

Растения своей корневой системой дают гнезду скелет — механическую опору, а сами благодаря муравьям получают почву и удобрение. Муравьи способствуют также распространению плодов эпифитов. Такие «цветочные муравьиные сады» иногда достигают нескольких метров в диаметре и нескольких центнеров по весу. Они имеют особенную флору. Уле перечисляет 14 видов таких муравьиных эпифитов, принадлежащих к 7 семействам. Муравьи получают в корнях растений систему, скрепляющую их гнездо, и могут затрачивать на это меньше своей силы. А гнездам нужна усиленная крепость в условиях тропических ливней. Кроме того, леса в бассейне реки Амазонки подвергаются обширным затоплениям, отчего не страдают гнезда-сады, расположенные на известной высоте над почвой.

К группе семиэпифитов (полуэпифитов) принадлежат так называемые «душители деревьев». Сюда относятся различные виды *Ficus*, в том числе знаменитая индийская смоковница — *Ficus Bengalensis*. Семена этой породы прорастают на коре деревьев.

В Ботаническом саду в Калькутте есть громадная смоковница, которая сначала развивалась в качестве эпифита на финиковой пальме, но потом своими корнями оплела ствол и «удушила» ее. Когда корни молодой смоковницы достигают земли, то развитие растения идет быстро и приводит к оригинальной картине. На высоте над землей ветви сильно разрастаются в горизонтальном направлении, образуя зеленую кровлю; кровля держится на многочисленных столбах, как бы колоннах, которые представляют собою опорные придаточные корни, отходящие от ветвей. В конце концов один экземпляр смоковницы производит впечатление целой рощи. Так, упомянутая смоковница в Калькуттском ботаническом саду в возрасте 130—140 лет имела около 500 воздушных корней; своей листвой — крышей она захватывала площадь больше, чем полгектара. Есть известия о смоковнице, которая имела не менее 1350 толстых столовидных и 3000 более тонких воздушных корней. Конечно, в тропическом дождевом лесу нет простора для такого развертывания кроны, но виды *Ficus* — «душители деревьев» здесь встречаются и характерны.

Пример крайнего приспособления, скорее даже не эпифита, а аэрофита (воздушного растения), представляет знаменитая *Tillandsia usneoides*. Она также относится к семейству бромелиевых (*Bromeliaceae*). Встречается

в Америке, от Флориды до Аргентины. Состоит из тонких изогнутых стеблей с узкими длинными листьями и покрыта серовато-серебристыми чешуйками. Свое видовое название *usneoides* получила от бородатого лишайника (*Usnea*), с которым несколько схожа по внешнему виду и месту обитания; также свешивается прядями с чужих ветвей, причем эти пряди у *Tillandsia* могут достигать длины в 2—3 м.

*Tillandsia usneoides* держится на ветвях деревьев, обхватывая их своими закрученными стеблями. Птицы пользуются этим растением при постройке своих гнезд и таким образом способствуют его расселению. Корней *Tillandsia* во взрослом состоянии совсем не имеет, а на поверхности своего тела несет большое количество всасывающих воду чешуек. Таким образом это чрезвычайно оригинальное растение воду и всю свою пищу получает непосредственно из атмосферы.

Эпифиты, как и лианы, наибольшего богатства и разнообразия достигают в сырьих тропиках, а по мере удаления от них быстро убывают в числе. В наших северных лесах эпифиты представлены только низшими растениями — лишайниками и, отчасти, также водорослями и мхами, которые живут на коре деревьев. В тропических дождевых лесах эти низшие растения сохраняют известную монополию только в качестве эпифиллов, т. е. эпифитов на листьях, причем эта флора на листьях чрезвычайно богата, и для их изучения требуются, по Габерландту, целые годы.

На коре распространены цветковые и высшие споровые (папоротники, плауны). Есть целые семейства растений, например бромелиевых, орхидных, которые особенно богаты эпифитами.

Эпифиты, подобно лианам, представляют большой интерес и поучительность для выяснения конкретных путей и способов эволюции растений.

Эпифиты возникали в тропических дождевых лесах из таких растений, семена которых легко заносились на деревья ветром или птицами. И у нас на севере из таких семян случайно при благоприятных условиях, например на старых пнях, из дупла, даже на старых крышах, вырастают целые цветущие экземпляры. В тропических условиях некоторые виды, уже обладающие известными приспособлениями к существованию при недостатке воды и почвы, совсем оторвались от земли и переработаны были в типичных эпифитов. Так, Уле высказывает мысль, что некоторые виды эпифитов возникали там, где тропические леса соприкасались со скалами. А в трещинах скал уже существовали растения, в известной степени подготовленные к тому, чтобы быть превращенными в эпифитов.

Веттштейн<sup>25</sup> описывает интересные явления у орхидеи (*Epidendron paulense*) в сырьих тропиках Бразилии. На открытых травянистых местах эта орхидея растет на земле в виде кустов с несколькими стеблями и обильными цветами. Но везде, где эту орхидею затеняют соседние кустарники, в верхней части ее облиственных стеблей образуются боковые побеги, которые у своего основания дают многочисленные воздушные корни, совершенно сходные с такими корнями у большинства эпифитных орхидей. Входя в соприкосновение с ветвями окружающих кустарников, эти корни крепко прицепляются к их ветвям. И так, в конце концов, после отмирания растения на земле, эта орхидея целиком переходит на эпифитный образ жизни.

Другие эпифиты могли получиться из лиан, которые постепенно потеряли связь с землей. И сейчас есть лианы, которые в процессе своего индивидуального развития теряют связь с почвой, становятся эпифитами.

<sup>25</sup> R. Wettstein. Vegetationsbilder aus Südbrasilien. 1904.

С другой стороны, «душители деревьев» сначала развиваются в качестве эпифитов, а потом превращаются в подобие лиан.

Как уже было указано, от эпифитов намечается путь эволюции к насекомоядным растениям типа *Nepenthes*, у которой листья — ловушки для насекомых — имеют форму кубков. У рода *Nepenthes* и до сих пор есть виды, которые живут как эпифиты.

От эпифитов намечается также путь эволюции к полупаразитам типа омелы (*Viscum*).

Я уже приводил в начале этой главы замечание Дарвина о важности взаимных отношений между организмами. В тропических дождевых лесах с особенной яркостью выступает значение этих отношений для эволюции на примере таких растительных организмов, как лианы и эпифиты. При этом конкретный путь эволюции, который привел к возникновению таких организмов, нельзя себе представить иначе, как путь последовательной их эколого-физиологической переработки в процессе их индивидуального развития из поколения в поколение.

Еще я хочу особенно подчеркнуть, что даже в условиях наиболее равномерного и наиболее благоприятного климата для растительной жизни на земле, в индивидуальном развитии растений происходит характерная ритмическая смена состояний относительного ростового покоя и усиленного роста, преобладания вегетативной жизни и цветения.

В этом отношении даже у так называемых вечнозеленых древесных пород мы находим огромное богатство и разнообразие природных явлений, которые также освещают нам путь эволюции от вечнозеленых древесных пород к летнезеленым или как путь эколого-физиологической переработки растительных организмов.

## Глава VIII

### НАШИ СТЕПНЫЕ ДУБРАВЫ

Дубравы довольно широко распространены на равнинах Европейской части нашей страны и, в частности, очень характерны здесь, например, для полосы лесостепи. К знаменитым исторически известным лесостепным дубравам большого хозяйственного значения принадлежит так называемая Теллермановская роща в Воронежской области. Эта дубрава расположена по рекам Хопру и Вороне, на возвышенных местах и по склонам их нагорных берегов, а также отчасти в пойме. Еще до Петра I эту дубраву называли золотым дном. Петр I посетил ее вместе со своим учителем Тиммерманом примерно в 1704—1709 гг. и брал отсюда деревья, чтобы строить корабли для своего похода в Азовское море. Предполагают, что Петр I дал роще название Тиммермановской, но из-за ошибки дьяка в приказе она в дальнейшем стала называться Теллермановской.<sup>1</sup> Эта роща и сейчас дает много ценинейшей дубовой древесины. Мне приходилось здесь видеть величественные деревья дуба, которые имели возраст лет до 300 и, следовательно, начали расти еще до рождения Петра I.

**Возраст дубов.** Когда-то древняя Германия наводила ужас на римлян своими лесными чащами. Вот что пишет римский писатель того времени Плиний старший: «В Северной Германии огромный Герцинский дубовый лес, нетронутый веками и одного возраста со вселенной, превосходит чудеса своею почти бессмертною судьбой».

Выражения «одного возраста со вселенной», «почти бессмертною судьбой» — это, конечно, поэтические преувеличения. Но, во всяком случае, дубы могут жить несколько столетий.

В Германии, около города Роштока, есть Борвинов дуб (*Quercus pedunculata Ehrh.*), получивший свое название от князя Борвина III, который в 1252 г. продал городу Роштоку земельный участок. Возраст этого дуба полагают в 600 лет. А вот интересный факт по отношению к одной из древесных пород, часто сопутствующей дубу.

В Германии же, около Нейштадта, есть липа настолько старая и большая, что тело ее поддерживает свыше 100 каменных и деревянных колонн.

О ней еще в 1504 г. говорилось в песне:

„Bei Neustadt eine Linde stat  
Die 67 Säulen hat“,

<sup>1</sup> Исторические сведения о Теллермановской роще см.: Г. А. Корнаковский. План хозяйства и общее описание Теллермановской рощи. СПб., 1904.

т. е. около Нейштадта стоит липа, имеющая 67 колонн (подпорок). Кон сообщает, что, согласно преданию, не липа была посажена у города, а город построен у липы и, в соответствии с этим, получил название Neu-stadt-an-der-Linde — Нейштадт (новый город) у липы. Возраст этого дерева определяется различно. По Кону его можно принять равным 600—700 годам, но не больше. Кон здесь же пишет: «В Германии к самым долговечным деревьям принадлежат липы, которые, по старому обычаю, садили обыкновенно на дворе замков или на деревенской площади как место для собраний населения, а также для совещаний и суда».<sup>2</sup>

Молиш приводит, по Каннгиссеру, таблицу с перечислением дубов, знаменитых своими размерами и возрастом.<sup>3</sup>

Наибольший достоверный возраст по этой таблице — 1500 лет (один дуб в Англии). В Оксфорде, около университетского колледжа, стоял дуб, под которым могли бы поместиться 3000 человек. Его возраст определяли в 900 лет. Вальтер-Скотт, в своем романе «Квентин Дорвард» упоминает о «почетных дубах» около замков в средние века в Англии. К этим дубам владетели замков выходили встречать своих почетных гостей.

В Лотарингии есть огромный «дуб партизанов», названный так потому, что под ним в 1634 г. крестьяне ограбленных лотарингских деревень заключили союз против французов.<sup>4</sup> В июле 1908 г. этот дуб имел в обхвате у почвы 13 м, а на высоте 1.3 м — 7.5 м, высоту — 30 м, ширину кроны — 20 м.

Однако и для деревьев рано или поздно наступает старость и связанныя с нею дряхлость. И упомянутая липа с многочисленными подпорками представляет собой пример такой дряхлости.

**История дубрав.** Дубовые леса на наших равнинах в значительной части распространены в области ледниковых напосов и отложений ледниковых вод и стали здесь формироваться и расселяться в геологическом смысле относительно поздно — уже после ледниковой эпохи. После этой эпохи был период с климатом более теплым и сухим, чем современный, и тогда дубовые леса наиболее далеко распространились к северу. По Д. А. Герасимову, «бесспорным является совпадение послеледникового максимума тепла и максимального развития лесов из дуба, вяза и липы с подлеском из орешника».<sup>5</sup>

Вообще дубовые леса у нас и в Западной Европе прошли значительную эволюцию со времени ледниковой эпохи. Помимо изменений климата, в этой эволюции имели значение и другие причины.

В старых дубовых лесах часто создаются неблагоприятные условия для молодого дубового подроста; слишком много тени, происходит напряженная борьба из-за почвенной влаги, почва становится более кислой, беднеет минеральным питанием для растений, и т. д. Таким образом дубовый лес как бы сам подготовляет смену дуба другими, более тенелюбивыми, более приспособленными к изменившимся условиям древесными породами. И действительно, у нас на севере значительная часть дубовых лесов превратилась в еловые. А в Западной Европе, с ее более мягким, менее континентальным климатом, дубовые леса на значительных площадях были вытеснены буковыми.

<sup>2</sup> Ф. Кон. Растение, т. II, СПб., 1904, стр. 20.

<sup>3</sup> Н. Молиш. Die Lebensdauer der Pflanzen. Jena, 1929, S. 45.

<sup>4</sup> Ф. Каннгиссер. Zur Lebensdauer der Holzpflanzen. Flora, Bd. LXXXIX, 1909, S. 423.

<sup>5</sup> Д. А. Герасимов. К вопросу об изменении ландшафта в послеледниковую эпоху. Почвоведение, № 2, 1936.

С другой стороны, до интенсивного земледельческого освоения наших черноземных степей происходило наступление дубовых лесов на степь в результате которого получилась характерная природная полоса лесостепи.

Конечно, во время этой эволюции, изменилась растительность дубрав, изменились в известной степени и сами растения, в том числе и дуб. Надо только напомнить, что дубовые леса на наших равнинах, в области ледниковых наносов и отложений ледниковых вод, сравнительно очень молоды в геологическом смысле, к чему мы еще вернемся дальше. Если же посмотреть историю лесов из черешчатого дуба (*Quercus pedunculata* Ehrh.) и близких к нему видов во всей обширной области их распространения и с гораздо более древних времен, то, конечно, увидим, что изменения растительности и растений в этих лесах были много сильнее.

Характерную картину представляет распространение дуба и других сопутствующих ему широколиственных лесных древесных пород на равнинах Европейской части СССР. Это распространение производит впечатление потока, который идет с запада и постепенно беднеет и выклинивается на восток, по направлению к Сибири. Так, бук (*Fagus silvatica* L.) широко распространен в Западной Европе, с ее сравнительно мягким, более морским климатом, а на равнинах Европейской части СССР распространен только на Западе, в Украине и Бессарабии. На этих равнинах последовательно друг за другом исчезают в направлении с запада на восток граб (*Carpinus betulus* L.), неклен, или полевой клен (*Acer campestre* L.), ясень (*Fraxinus excelsior* L.). Дуб еще встречается на южных отрогах Уральского хребта, но дальше к востоку, в Сибирь, уже не проникает. В лесостепи Сибири вместо широколиственных лесов — дубрав распространены мелколиственные березняки. Близкую с дубом восточную границу имеет клен остролистный (*Acer platanoides* L.) и орешник (*Corylus avellana* L.). Липа (*Tilia cordata* Mill.) уходит на восток дальше дуба. Она в виде языка вдается в Сибирь, но здесь скоро достигает своей границы.

Вместе с этими широколиственными породами к востоку исчезает и целая свита живущих под их сенью травянистых растений. Так, помню, однажды я наблюдал в мае, как пассажиры поезда везли за Уральский хребет, по линии Куйбышев — Челябинск, букеты ландышей, столь знакомых и любимых нами обитателей лиственного леса, которые за Уральским хребтом уже отсутствуют.

Последовательное выпадение целого ряда широколиственных древесных пород с запада на восток является результатом того, что климат в этом направлении становится все более континентальным, с более продолжительной и суровой зимой. Вместе с тем в рассматриваемом явлении отражается история происхождения растительности наших дубовых лесов — ее распространение в послеледниковое время, в основном из западноевропейского центра. Впрочем, ряд элементов этой растительности мог также пережить неблагоприятные условия ледниковой эпохи в более южных частях наших европейских равнин, на возвышенных местах, куда не распространялись ледниковый покров и разливы ледниковых и морских вод. К таким местам относятся, например, Донецкий кряж, где до сих пор встречается граб оторвано от общей области своего географического распространения, затем возвышенность по среднему и нижнему течению реки Волги, южная часть Уральского хребта. Есть указания на то, что липа во время ледниковой эпохи нашла себе убежище в части Поволжья и отсюда стала распространяться после отступления великого ледника.

Современная эпоха застает перечисленные здесь широколиственные породы по пути их распространения к востоку и приспособления к более суровым климатическим условиям. Г. Ф. Морозов отмечает, что наиболее благоприятные климатические условия для дуба находятся в Западной Европе за пределами нашей границы, а у нас — в наиболее западной части страны — в Белоруссии и на Украине.<sup>6</sup>

Растительность дубовых лесов на наших равнинах стала формироваться значительно позднее того времени, когда здесь появилась человеческая культура. На этих равнинах обнаружены остатки древней культуры в виде орудий из кремня и кварцита. Они относятся к ледниковой эпохе, к тому ее времени, когда оледенение достигло наибольшего развития и распространения на юг. Это была культура древнего каменного периода (палеолита), так называемой мустьерской эпохи, которая относится к среднему палеолиту.<sup>7</sup> А время, когда на наших равнинах дубовые леса начали формироваться и достигли своего наибольшего развития и распространения на север, относится уже к последниковой эпохе. Это время распространения дубовых лесов, по некоторым подсчетам, было всего 7—5 тысяч лет тому назад в начале нового каменного периода (неолита).<sup>8</sup>

Следовательно, растительность наших равнинных дубрав уже с самого начала своего формирования имела некоторое отношение к жизни и хозяйству первобытных людей. А эти люди уже были знакомы с употреблением огня и вообще достигли известного культурного уровня.

В остатках культуры нового каменного периода (неолита) около Ладожского озера был пайден челнок, сделанный из огромного сплошного ствола дуба.

В Германии в средние века дубовые леса служили для своеобразного животноводческого хозяйства: в них производилась откормка свиней жолудями. В интересах этого хозяйства принимались известные меры охраны дубовых лесов, и это задерживало смену в них дуба буком. Но в XVIII столетии начали употреблять в пищу картофель, и стало возможным стойловое содержание свиней. С переходом на такое содержание началась смена дубовых лесов буковыми. Таким образом введение картофеля способствовало распространению буковых лесов за счет дубовых.<sup>9</sup>

**Листопад и водный режим.** Дубравы — это летнезеленые широколиственные леса. Такие леса характерны для умеренного климата с холодной зимой и теплым летом. Они к зиме обнажаются от листвы, а весной образывают ее вновь.

Однако осенний листопад нельзя рассматривать, как приспособление непосредственно к низким зимним температурам. Этот листопад имеет существенное значение в жизни лиственных древесных пород как защита от высыхания.

Дело в том, что в зимних условиях, при низких температурах, подача воды корнями вверх через ствол задерживается или совсем останавливается, а испарение продолжается. Испаряется не только жидкая вода, но и лед, даже в самые сильные морозы.

<sup>6</sup> Г. Ф. Морозов. Биология наших лесных пород. Библиотека натуралиста. СПб., 1914, стр. 92.

<sup>7</sup> П. П. Ефименко. Первобытное общество. 2-е изд. ОГИЗ — Соцгиз, 1938.

<sup>8</sup> М. А. Мензбир. Очерк истории фауны Европейской части СССР. Биомедгиз, 1934, стр. 493.

<sup>9</sup> H. Walter. Einführung in die allgemeine Pflanzgeographie Deutschlands. 1927, S. 241—242.

Интересные наглядные иллюстрации, доказывающие это, приводит наш старый, очень наблюдательный ученый-путешественник Миддендорф.<sup>10</sup>

Во что он пишет: «В одном отношении было бы даже свыше сил человека выносить при кочевом образе жизни страшные нападения сибирских морозов, если бы ему не помогала сухость воздуха. Именно, защиту от холода доставляет только совершенно сухое платье: в мокром или влажном там погибель. Между тем, в полушибаках и меховых чулках к вечеру каждый день скопляется влажность от испарений тела.»

Что же делает местный житель?

«Всякий вечер, прежде чем лечь в своей палатке, он выворачивает упомянутые платья и кладет на снег. Утром он находит их совершенно сухими. Хотя снег и лед испаряются несравненно медленнее воды, но при той степени сухости воздуха испарение их происходит необыкновенно быстро, как показывает следующий сделанный мною опыт. 26 ноября я был на южном склоне Станового водораздела; к вечеру ртуть замерзла. Я обмакнул в воду свою рукавицу из дубленой замши, выжал ее слегка и положил мерзлую, как кол, на снег. Не прошло еще полного часа, как я нашел ее совершенно сухою, так что она осталась суха и тогда, когда я нагрел ее у огня».

Таким образом большие пластинчатые листья древесных пород в летне-зеленых лесах должны были бы погибать от высыхания в зимнее время. Гораздо лучше защищены в этом отношении мелкие игловидные листья хвойных — сосны, ели, которые и зимой остаются зелеными, живыми.

В пользу именно такого толкования значения листопада говорят, например, следующие факты.

Лиственные летнезеленые леса распространены даже там, где температура в зимнее время обыкновенно лишь немногого спускается ниже нуля, да и то часто лишь на короткое время ранним утром. Такие условия существуют во влажных советских субтропиках, на Черноморском побережье Кавказа.

Я помню яркий контраст в Сочи в январе 1936 г. Днем так тепло и солнечно, что люди ходят в летних одеждах, а леса в окрестностях имеют мертвый вид: деревья без листьев, лианы в виде сплетенных голых стеблей и ветвей. Только местами бросается в глаза свежая зеленая листовая шуба плюща на деревьях, да кое-где на окружающих горных склонах в светлых голых лиственных лесах зеленеют пятна лавровиши и некоторых других вечнозеленых кустарников. Одна из причин такого противоречия между теплой солнечной погодой в дневное время и общим мертвенным видом лесов заключается, по моему мнению, в низкой почвенной температуре. По данным метеорологической станции в Сочи, температура почвы на глубине 10 см 16 января 1936 г. была всего около +3°, а 22 января колебалась от +5.5 до +7°.9 С. При подобной температуре корни могут оказаться не в состоянии всасывать достаточное количество воды чтобы обеспечить ею листовую крону деревьев.

С другой стороны, хвойные вечнозеленые леса с листьями в виде игол распространены в областях и с очень суровой зимой. Но у таких игольчатых листьев с очень малой поверхностью и соответствующими защитными анатомическими приспособлениями зимнее испарение происходит сравнительно слабо.

<sup>10</sup> А. Миддендорф. Путешествие на север и восток Сибири. Часть I. Север и восток Сибири в естественно-историческом отношении. Отдел III. Климат Сибири. СПб., 1862, стр. 372.

Очень интересны в этом отношении исследования Гордягина,<sup>11</sup> которые привели его к следующим важным для нас заключениям:

1. Однолетние ветви лиственных пород (дуба, ясения, яблони) испаряют при низких зимних температурах в расчете на живой вес больше воды, чем однолетние побеги хвойных (сосны, ели, пихты, сибирского кедра). И это явление обнаруживается, несмотря на то, что первые зимой лишены листьев, а вторые несут обильную хвою.

2. Потери веса у однолетних ветвей благодаря их высыханию не прекращаются даже при очень сильных морозах.

3. Особенno много воды теряют однолетние ветви лиственных пород в зимнее время через листовые рубцы, которые у различных видов данной группы растений залечиваются на зиму неодинаково быстро и хорошо. Так, у березы рубцы уже в начале зимы труднопроходимы для воды, а у дуба на его однолетних побегах они в течение всей зимы остаются слабо защищенными. Кроме того, залечивание рубцов на одном и том же дереве зависит от метеорологических условий года. Гордягин указывает, что в 1923 и 1926 гг. в Казани тепло осенью держалось дольше, чем обычно, и еще в ноябре средняя температура была положительной ( $+2^{\circ}$  в 1923 и  $+0.4^{\circ}$  С в 1926 г.). В результате липа (*Tilia vulgaris*) успела лучше залечить свои рубцы и теряла через них значительно меньше воды, чем в другие годы.

Через плохо залеченные рубцы у липы Гордягин наблюдал даже продавливание жидкой воды из ветки наружу.

Таким образом даже в безлистном своем состоянии лиственные породы могут зимой сильно страдать от высыхания, особенно, если зима длинная и сопровождается большими ветрами и другими факторами, которые увеличивают испарение.

Движение водяного тока из корней по ветвям деревьев может происходить при температурах ниже нуля. Но, по исследованиям Рязанцева, уже при  $-6$ ,  $-7^{\circ}$  С скорость этого движения и количество всасываемой воды ничтожны. А ниже  $-7$ ,  $-8^{\circ}$  С водяной ток из-за промерзания ветвей совсем останавливается и уже не помогает ветвям от зимней засухи.<sup>12</sup>

Исследования А. Гордягина и Л. Иванова<sup>13</sup> приводят их к согласному заключению, что границы распространения древесных пород в наших северных условиях могут в значительной степени зависеть именно от указанных явлений зимнего высыхания.

Иванов в качестве вывода выдвигает положение об испарении у зимующих побегов: «Относительно испарения различных древесных пород Евразии в общих чертах обнаруживается соответствие с их распространением. Оно тем меньше, чем больше порода идет к северу или поднимается в горы».

Выводы Гордягина и Иванова нашли себе полное подтверждение в экологических исследованиях Михаэлиса на альпийской границе древесной растительности.<sup>14</sup>

<sup>11</sup> А. Гордягин. К вопросу о зимнем испарении древесных пород. Тр. Об-ва естествоисп. при Каз. гос. ун-те, т. 1, вып. 5. Казань, 1925.

<sup>12</sup> А. В. Рязанцев. К вопросу о передвижении транспирационного тока в ветвях древесных пород зимой. Сб. научно-иссл. работ Пермск. сель-хоз. ин-та, VI, 1937.

<sup>13</sup> Л. А. Иванов. О водном режиме древесных пород зимой. Изв. Ленингр. лесн. ин-та, т. XXXII, 1925.

<sup>14</sup> Михаэлис, начиная с 1932 г., опубликовал пять статей под общим заглавием: P. Michælis. Oekologische Studien an der alpinen Baumgrenze. Я упоминаю из них две последние: IV. Zur Kenntnis des winterlichen Wasserhaushaltes. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Bd. LXXX, II. 2, 1934. V. Osmotischer Wert und Wassergehalt während des Winters in den verschiedenen Höhenlagen. Op. cit., II. 3.

В частности, Михаэлис считает, что для распространения ели в высоту в конечном счете решающее значение имеют трудности снабжения водой в зимнее время. Вместе с тем он подчеркивает, что хвоя ели обладает сильными средствами для уменьшения своего зимнего испарения. Эти средства заключаются преимущественно в замыкании устьиц и подсыхании наружных стенок клеток кожицы. По Михаэлису, зимнее испарение воды у хвойных, главным образом благодаря закрыванию устьиц, уменьшается примерно в 300 раз.

Но молодые побеги и иглы должны иметь летом достаточно времени для вызревания, чтобы хорошо подготовиться к сопротивлению суровым зимним условиям. А этого времени на крайнем верхнем пределе распространения древесной растительности нехватает.

Автор приходит к заключению, что у ели на верхней границе ее распространения перерыв водного тока из почвы зимой оказывает свое влияние на водное хозяйство игол лишь после продолжительного времени. Сначала для пополнения водного дефицита, который получается в иглах от дневного испарения, хватает запасов воды из прилегающих стеблевых частей. Кроме того, подсохшие за день наружные стенки кожицы у игол могут в вечерние часы, когда повышается влажность воздуха, всасывать водяной пар и воду из атмосферы, причем и в самих клетках содержание воды увеличивается.

Все это показывает, что даже такое, казалось бы, чисто физическое явление, как зимнее высыхание побегов у деревьев, на самом деле представляет собой сложный биологический процесс борьбы растения с неблагоприятными зимними условиями.

Характерно, что некоторые древесные породы, например липа, сбрасывают на зиму не только листья, но и более нежные кончики своих однолетних побегов.

Но каковы те условия развития, которые приводят дерево к массовому сбрасыванию листьев?

Еще за несколько недель до того, как происходит осенний листопад, у основания листьев начинается образование специальной разделительной ткани. По этой ткани происходит отпадение листа, и она же при помощи опробковения клеток заливает остающийся рубец. А число рубцов у взрослого дерева составляет много тысяч. Вообще сплошной листопад представляет огромную встряску в жизни дерева от его вершины до кончиков корней.

Листопад входит как существенное звено в годичный цикл развития наших летнезеленых пород и готовится всем предшествующим ходом этого развития под влиянием внешней среды и внутренних условий. Так например, еще до опадения листьев на дереве из них утекают в остающиеся стеблевые части вещества, содержащие азот, в котором растение испытывает наибольший недостаток.

Можно держать деревца наших летнезеленых пород все время в тепле в оранжерее, и они все-таки осенью сбрасывают свои листья.

И с другой стороны, следующее явление. У нашего обыкновенного дуба есть две формы: рано-и позднораспускающаяся. Вторая из них распускает свои листья и цветы весной на месяц позднее, чем первая. И это различие является наследственным.

Однако путь, который проложил Т. Д. Лысенко своей теорией стадийного развития растений, показывает, что наследственные свойства развиваются из наследственного основания под воздействием условий существования.

И перед нами стоит задача — выяснить, какие условия развития приводят к массовому листопаду осенью и к тому, например, что одна форма дуба весной распускается на месяц позднее, чем другая. Нет сомнения, что при помощи воздействия условий среды можно увеличить у того же нашего дуба продолжительность жизни его листьев — вместо одного лета до целого года или двух лет.

В опытах И. В. Мичурина груша, привитая на вечнозеленом растении — лимоне, не сбрасывала своих листьев на зиму.

А что касается сплошного осеннего листопада, то, как уже было отмечено в предыдущей главе, он исчезает у наших лиственных пород (дубов, яблонь и груш), перенесенных в условия равномерно сырого и теплого климата.

Раньше были изложены наблюдения и опыты Бордажа и других, подтверждающие возможность перехода летнезеленых древесных пород в вечнозеленые или обратно.

Денглер приводит интересную фотографию одного и того же вида клена-явора (*Acer pseudoplatanus*), взятого с разной высоты в горах.<sup>15</sup> На фотографии представлены 4-летние деревца, которые выращены вместе около Цюриха на высоте 670 м над уровнем моря. Но одна часть экземпляров произошла из семян с высоты 1050, другая — с высоты 1570 м. Снимок сделан 10 октября 1904 г. Первая группа экземпляров заметно выше ростом и еще одета листвой, а вторая уже обнажена от листвы. Ее период вегетации короче. Эти различия сохранились при культуре в одинаковых условиях в более низкой местности.

Из приведенных фактов можно сделать следующее общее заключение.

Продолжительность зимнего покоя и самое существование его у наших летнезеленых древесных пород несомненно зависит от их наследственных особенностей, но вместе с тем может сильно изменяться под воздействием условий существования. В рассмотренном в предыдущей главе примере с персиком мы имеем ясное указание на то, что такие приобретенные первоначально ненаследственные изменения могут переходить в наследственные. Именно так всего естественнее объясняется возникновение мелких наследственных форм древесных пород, различных по продолжительности своего вегетационного периода и зимнего покоя, по срокам весеннего распускания своей листвы и осеннего листопада. Именно так всего естественнее объясняются приведенные ранее примеры перехода летнезеленых пород в вечнозеленые.

Исходя из положения Энгельса о борьбе наследственности и приспособления, мы утверждаем, что в этих примерах приспособление преодолевало старую наследственность и приводило к ее изменению, к образованию новой наследственности.

**Наш обыкновенный дуб как пример древесного организма из группы летнезеленых широколиственных деревьев.** Для такого древесного организма типично очень сильное развитие наружной поверхности и захват этой поверхностью большого объема среды в вертикальном и горизонтальном направлениях.

Я уже указывал ранее, в чем ключ к пониманию такой архитектуры, выработавшейся под влиянием естественного отбора в эволюции растительного мира, и теперь напоминаю это еще раз.

Зеленые растения пользуются минеральной пищей, которая находится вокруг них в чрезвычайно распыленном виде. В воздухе этой пищей служит углекислый газ, которого там всего 0.03%, в почве — питательные

<sup>15</sup> A. Dengler. Oekologie des Waldes. 1930, S. 214.

минеральные соли (тоже, как правило, в очень слабом растворе). Кроме того, листья для своей ассимиляционной деятельности должны получать много солнечного света.

В зависимости от этих условий питания эволюция растений шла в общем по пути сильного расчленения снаружи, выработки большой наружной поверхности в своих органах. Обилие листьев и их характерная пластинчатая форма при малой толщине, множество корневых разветвлений и масса корневых волосков на всасывающих частях корней — это все возникло в результате упомянутого направления эволюции.

Как было отмечено, древесный организм захватывает и пронизывает своими органами большой объем среды в вертикальном и горизонтальном направлении. И это делает такой организм особенно могущественным в борьбе за существование. Он не только использует среду, но и сам с другими организмами того же типа в значительной мере ее создает. В лесу — свой особый климат, свои особые почвы. Захватив большой объем среды, мощные древесные организмы дуба все же не используют эту среду до конца и оставляют в ее объеме много места и возможностей для других, менее мощных растений и даже, по словам Ф. Энгельса, «покровительствуют» этим растениям.

Под влиянием борьбы за существование на разных ветвях эволюционного процесса вырабатывались крупные древесные организмы, но, конечно, на разной основе, с резко отличным строением и способностями к освоению среды. Как пример можно привести из ныне существующих растений — древовидные папоротники, хвойные, пальмы, лиственные деревья из двудольных — вечно-, летне- или зимнезеленые, своеобразные древесные породы пустынь — саксаул, кактусы и т. д. Из растений давних геологических периодов сюда относятся, например, чешуедревы (лепидодендроны) из класса плауновых и др. По этим причинам образовалось огромное богатство и разнообразие древесных пород во влажных тропиках, что было отмечено в предыдущей главе.

Сравнительно еще теплая Средиземноморская область не испытала на себе столь сильного влияния ледниковой эпохи, [как наши более северные места. И в Средиземноморской области встречаются в форме деревянистых видов такие растения, которые мы в условиях нашей северной природы привыкли считать травянистыми, например древовидная гвоздика (*Dianthus arboreus*), кустарниковая капуста (*Brassica fruticosa*).

Казалось бы, раз борьба за существование (конечно, при наличии соответствующих условий среды) благоприятна для развития мощных древесных организмов, то они должны достигать колоссальных размеров.

Однако есть и ограничивающие факторы, из которых отметим, как более общий, старение, а из частных — противоречие между ассимиляционной деятельностью дерева и достаточной обеспеченностью его водой,

Деревья могут достигать огромных размеров. Самое высокое дерево на земле, по Молишу, это — гигантский экземпляр эвкалипта в Австралии.<sup>16</sup> Он принадлежит к виду *Eucalyptus amygdalina*, имеет в высоту 155 м и окружность ствола у основания в 30 м. Я уже упоминал о гигантских хвойных деревьях из рода *Sequoia* в Калифорнии.

Поколение одних бактерий живет 20—30 минут, других (например, дрожжей) — от 4 до 20 часов, а поколение мамонтовых деревьев — до 4000—5000 лет. Но и для мамонтовых деревьев все же наступает старость.

Кроме того, увеличение размеров древесного организма рано или поздно приводит к большим затруднениям для нормального хода его жиз-

<sup>16</sup> H. Molisch. Die Lebensdauer der Pflanze. 1929.

ненных процессов. В самом деле, что происходит, например, у того же дуба, когда он из маленького ростка превращается в дерево возрастом в несколько столетий и очень сложной архитектуры? Дуб этим своим осложнением сам создает для отдельных своих частей — листьев, корней, целых побегов и т. д. — все более крупные различия во внутренней и наружной среде. Например, одни листья попадают в более благоприятные условия водоснабжения или освещения, чем другие. Вместе с тем растут и внутренние противоречия.

Так возникают крупные затруднения в отношении обеспечения водой. Вспомним, сколько ведер воды, да еще на большую высоту, должно доставляться через корни и ствол к листьям дуба в жаркий солнечный день, чтобы листья сохранили свою свежесть и полную жизнедеятельность или, по крайней мере, не погибали.

Весной, когда корни дерева усиливают всасывание воды из почвы, а испарение у побегов до распускания листьев еще сравнительно слабо, внутри дуба создается избыток и некоторое повышенное давление воды. Летом крона обеспечивается водой неполно, в дубе наступают условия «внутренней физиологической засухи».

В первом случае было противоречие между избытком воды и слабым ее испарением, которое служило стимулом сильного весеннего распускания и роста дерева. Во втором — противоречие между недостатком воды и тем большим ее количеством, которое необходимо, чтобы листья могли осуществлять свою основную функцию — ассимиляцию углерода.

У Губера есть интересная статья — «Из биологии кроны дерева».<sup>17</sup> Автор указывает на то, что для преодоления трения при прохождении воды в древесине нужно на каждые 10 м давление в 2—3 атмосферы и, кроме того, 1 атмосфера на каждые 10 м нужна, чтобы поднимать воду вверх. Останавливаясь на этих расчетах, Губер рисует идеальную схему того, какое для различных частей кроны требуется давление, чтобы обеспечивать их водой. Весенне распускание листьев идет с мест, требующих более слабого давления, так как они лучше обеспечены водой. А отмирание листьев от засухи, наоборот, начинается с мест, которые требуют более высокого давления и хуже снабжаются водой.

Губер, однако, отмечает, что приведенная схема соответствует упрощенным условиям, которых в общем не бывает в действительности. Нарушают схему следующие обстоятельства.

Расход воды у достаточно высоких деревьев кверху уменьшается. Например, у более выносливых и светолюбивых древесных пород на высоте 20 м расходуется воды примерно на 60 % меньше, чем у основания кроны. Кроме того, солнечные ветви на вершине дерева толще и имеют более богатую водопроводящую систему, чем теневые ветки при начале кроны внизу. В частности, например, у дуба в теневых ветвях элементы древесины составляют в поперечнике  $0.26 \text{ мм}^2$ , а в солнечных ветвях —  $0.44 \text{ мм}^2$ .

В 1942 г. Э. Ф. Келлер произвела, по моей просьбе, определения осмотического давления и содержания воды в листьях из различных частей кроны у более крупных деревьев Ботанического сада в Ашхабаде. Эти определения показали сильную способность живого древесного организма выравнивать свои внутренние условия даже в суровой среде знойного туркменского лета. Привожу несколько цифр для иллюстрации этого положения (табл. 21 и 22).

<sup>17</sup> B. Huber. Aus der Biologie der Baumkrone. Mitteilungen der Deutschen Dendrologischen Gesellschaft, № 38, 1927. И в более полном виде: B. Huber. Oekologische Probleme der Baumkrone. Planta, Bd. II, 1926.

Таблица 21

Оsmотическое давление и содержание воды в листьях у карагача (*Ulmus glabra*)

Часть кроны	6 час. утра; в тени $t^{\circ} = 22^{\circ}$ С		2 ч. 30 м. дня; в тени $t^{\circ} = 34^{\circ}$ С	
	осмотическое давление (в атмосферах)	содержание воды (в % на сырой вес)	осмотическое давление (в атмосферах)	содержание воды (в % на сырой вес)
Верхняя . . . . .	22.12	63.7	25.35	56.5
Две пробы . . . . .	21.88	61.0	25.71	63.4
Средняя . . . . .	22.60	57.5	24.40	53.7
Две пробы . . . . .	22.60	60.3	26.91	54.3
Нижняя . . . . .	22.72	59.4	25.71	56.9
Две пробы . . . . .	22.96	59.0	23.56	55.6
Среднее . . . . .	22.48	60.1	25.27	56.8

Примечание. Дерево высотой 8.5 м, в обхвате на высоте груди 74 см.  
Нижние пробы листьев взяты с высоты 1.5 м над почвой.

Таблица 22

Оsmотическое давление и содержание воды в листьях у платана (*Platanus orientalior*)

Часть кроны	6 ч. 30 м. утра; в тени $t^{\circ} = 23^{\circ}$ С		3 ч. дня; в тени $t^{\circ} = 34^{\circ}$ С	
	осмотическое давление (в атмосферах)	содержание воды (в % на сырой вес)	осмотическое давление (в атмосферах)	содержание воды (в % на сырой вес)
Верхняя . . . . .	14.68	57.5	16.24	57.5
Две пробы . . . . .	14.92	51.2	15.88	56.5
Средняя . . . . .	14.32	62.1	14.44	60.4
Две пробы . . . . .	15.16	61.6	15.16	58.6
Нижняя . . . . .	14.56	67.1	18.76	58.1
Две пробы . . . . .	12.04	70.5	17.32	63.4
Среднее . . . . .	14.28	61.6	16.30	59.0

Примечание. Дерево высотой 11 м, в обхвате на высоте груди 98 см.  
Нижние пробы листьев взяты на высоте 1.5 м над почвой.

Но, во всяком случае, наружная среда у большого дерева на разной высоте и в различных частях его кроны обнаруживает сильные и длительные отличия, и это находит свое выражение в неодинаковом напряжении

и характере соответствующих жизненных процессов и, вместе с тем, в самом строении органов и тканей.

Дальше на примере бука мы разберем отличия в строении световых и теневых листьев из кроны одного и того же дерева. В менее резкой форме это наблюдается и у дуба.

Отличия в кроне находят свое выражение и в органах полового воспроизведения. Известно, что у ели шишки с семенами образуются только в области верхней ее кроны. В отношении березы Губер отмечает, что у нее, «по Ридэ, с высотой стебля сдвигается отношение полов: нижние ветви могут нести только мужские сережки, с увеличивающейся высотой ствола увеличивается все больше процент женских сережек». И далее в качестве общего положения Губер выделяет разрядкой следующее: «Еще открытый вопрос, не будет ли, может быть, различным потомство с разной высоты ствола». Губер считает, что разработка этого вопроса имеет большое значение для теории (выяснение возможности унаследования приобретенных признаков) и практики (отбор высококачественных семян).

Рассмотренные здесь явления показывают, что в кроне большого дерева под влиянием усложнения его архитектуры создаются напряженные отношения в смысле недостатка воды, которые еще обостряются в условиях засухи. И это ведет к разнообразным изменениям и перестройкам в кроне.

Губер приводит пример, когда у дерева липы высотой в 20 м в области его вершины осмотическое давление клеточного сока оказалось в конце августа больше 70 атмосфер, что соответствует 20% раствору калийной селитры. Это давление того же порядка, как у африканских пустынных растений, и свидетельствует о том, что условия водоснабжения, в которых тогда находилась верхушка у липы, подобны пустынным.

И еще пример: два дерева серебристых тополей в саду, в Южном Тироле, почти ежегодно сбрасывают свои листья в августе с началом засухи.

На основе таких явлений Губер пишет в картишном выражении о «драматической» жизни деревьев. Но такая «драма» в большей или меньшей степени происходит во всяком растении и раскрывает наличие известной группы противоречий, которыми движется развитие всего растительного мира и отдельных растений в их индивидуальной жизни.

В этих явлениях выражается та борьба приспособления и наследственности, которая, по Ф. Энгельсу, представляет собой движущую силу, диалектику процесса эволюции. Этот общий вопрос чрезвычайной важности подвергается специальному обсуждению в последней, заключительной части данной книги.

А пока подчеркнем следующее.

У одного и того же древесного организма — дуба, по мере его развития и роста и усложнения его архитектуры, постоянно и закономерно, в теснейшей взаимной зависимости изменяются и отношения его органов и тканей, изменяются сами эти органы и ткани и все дерево в целом.

Глубокую перестройку у деревьев дуба и других лиственных древесных пород вызывает так называемое низкоствольное, или порослевое, лесное хозяйство. При этом хозяйство лес возобновляется не от семян, а посолью от пня.

Представим себе семенной дуб, у которого срублен ствол. Из спящих почек в пне этого дуба вырастают новые побеги, и вместо одного ствола на прежней корневой системе образуется несколько стволов. Вся архитектура древесного организма и соотношения его органов резко меняются. Такой искусственно перестроенный организм возбуждает интересные биологические вопросы.

Прежняя корневая система, рассчитанная на один ствол, теперь должна обслуживать несколько стволов. Как изменяется в зависимости от этого сама корневая система? Положим, перед нами порослевой дубовый лес возрастом в 40 лет. Но каков действительный возраст отдельных экземпляров дуба в таком порослевом лесу? И хотя при порослевом лесном хозяйстве после рубки образуются от пня новые молодые побеги, но общий возраст соответствующего древесного организма все увеличивается, и он неизбежно должен дряхнуть. Кроме того, когда на новой корневой системе сидит несколько стволов, то эти стволы не достигают такой мощности и высоты и не дают такой прекрасной древесины, как семенные одностволовые дубы.

Бывают случаи, когда и без срубания ствола у дуба в его основании образуется поросль из спящих почек. Я наблюдал это явление на склонах Ергеней около Красноармейска (Сарепты). Здесь дуб находится в неблагоприятных для него условиях существования среди общей полупустынной обстановки. Деревца дуба с порослью в нижней части своих стволиков были низкорослы, и крона их слабо развита.

Отметим еще, что иногда дубу приходится в тот же вегетационный период заново образовывать всю свою листву. Так бывает, например, когда листовая крона дуба весной погибает от заморозков или от объедания гусеницами.

Очень характерны и контрастны бывают изменения у дуба, когда деревья его вырастают в сильно различной природной обстановке. Эти контрасты бывают так велики, как будто мы имеем дело с древесными организмами различных видов. Прямой, высокий ствол характерен для так называемого делового дуба из Теллермановского леса. Деловой дуб получил такое название из-за высоких качеств своего ствола: большой высоты, толстый и стройный, он давал прекрасную древесину, которая при экспорте за границу расценивалась на вес дороже, чем пшеничное зерно.

Как такой деловой дуб вырастает?

Асосков пишет: «В лесоводстве сложилась поговорка: «Дуб любит рости в шубе, но с открытой головой», или формулируется требование держать дуб «с открытой головой, но обутым».<sup>18</sup> Это значит, что для получения высокого, стройного ствола дубу ему нужно хорошее освещение сверху и затенение с боков. Для развития делового дуба благоприятны в Теллермановском лесу плодородная почва и достаточное количество осадков.

Деловой дуб вырастает в лесу, где деревья влияют друг на друга и на всю среду своей жизни и где существуют условия бокового затенения. Иначе выглядит дуб, выросший в других, резко контрастных условиях — на юго-восточной границе своего распространения, около Красноармейска (Сарепта), в полупустыне. Этот дуб вырос в одиночку в неглубокой ложбине, которая является вершиной большой балки с дубовым лесом у самого ее выхода на водораздел. Этот дуб растет в ложбине, и она несколько смягчает для него условия жизни среди полупустыни. Но ложбина неглубокая, у самого водораздела, и дуб должен здесь почти в одиночку испытывать на себе сильное воздействие сурового полупустынного климата — сухого жаркого лета, сильных зимних ветров и т. д.

Весь облик этого дуба отражает его глубокую перестройку под влиянием таких неблагоприятных условий. Дерево при помощи наклоненного

<sup>18</sup> М. Е. Ткаченко, А. И. Асосков, В. Н. Синев. Общее лесоводство. Гостехлесиздат, Л., 1939, стр. 317.

ствола и растянутой в ширину кроны как будто стремится приластаться к земле для защиты от иссушающего действия ветров. Крона имеет форму широкого шатра с мелкими ветвями, скученными у его поверхности. Это тоже своего рода защитная форма от высыхания. Нет никакого сомнения, что указанные два типа роста у дуба получаются, как реакция — приспособление древесного организма на условия среды, в которой он развивается. И эти условия одновременно и преобразуют (в указанном смысле) древесный организм, и отбирают ту его форму, которая наиболее способна существовать в данных условиях. Преобразующего и отбирающего действия среды нельзя отрывать друг от друга. Они представляют собой единый процесс.

Уже давно обратили на себя внимание две формы нашего обыкновенного дуба: 1) ранораспускающаяся (*var. praecox* Czern.) и 2) позднораспускающаяся (*var. tardiflora* Czern.).

Кобранов указывает следующие характерные отличия этих двух форм (я перечислю здесь эти отличия сокращенно).<sup>19</sup>

1. Позднораспускающийся дуб распускает свои листья и цветы на месяц позднее и потому выходит ими из области весенних заморозков, а также весенних суховеев, что обуславливает у этого дуба лучшее плодоношение.

2. Хотя он распускается позже и листьев имеет меньше, но заканчивает свой вегетационный период в одно время с ранораспускающимся дубом и не уступает ему по количеству своей продукции. Следовательно, у первой разновидности дуба, по сравнению со второй, энергии роста и ассимиляции больше.

3. Годичные побеги у позднораспускающегося дуба не побиваются весенними заморозками, в силу чего его рост в высоту гораздо правильнее, ствол прямой, полнодревесный, крона сжатая, высокоподнятая, тогда как у ранораспускающегося, вследствие повреждения от заморозков, крона широкая, раскидистая, рост ствола неправильный.

4. Позднораспускающийся дуб обладает более быстрым ростом в молодости, причем высота его в 1.5 раза больше высоты ранораспускающегося дуба.

5. Позднораспускающийся дуб образует меньше почек, меньше побегов и менее облиственную крону.

6. Позднораспускающийся дуб в своем анатомическом строении более ксерофитен. Количество устьиц и общая длина жилок на единицу поверхности листьев у этого дуба больше.

7. У позднораспускающегося дуба древесина более высоких технических качеств, удельный вес ее больше, ширина летней древесины у него также больше и анатомическое строение ее иное — в пользу этой расы дуба. Благодаря позднему распусканью листьев он уходит от таких бичей дубовых лесов, как испарный шелкопряд, златогузка, листовертка и др. Он отличается большей устойчивостью к одной из важнейших грибных болезней дуба — мучнистой росе.

В заключение Кобранов выделяет курсивом как особо важное следующее положение: «Все эти особенности позднораспускающейся расы дуба, как показали работы русских и заграниценных исследователей, являются в значительной мере устойчивыми и передаваемыми по наследству».

Таким образом, как и следовало ожидать, различие во времени распускания листьев и цветов находится в органической связи с рядом других характерных особенностей у двух сравниваемых форм дуба.

<sup>19</sup> Н. П. Кобранов. Селекция дуба. «Новая деревня», М., 1925, стр. 17.

Конечно, вся эта система отличий развивалась на основе эколого-физиологической переработки под воздействием условий существования. В. Н. Сукачев считает возможным, что позднораспускающийся дуб имеет более южное происхождение, а ранораспускающийся — более северное.<sup>20</sup>

Во время ледниковой эпохи эти две формы дуба были разобщены друг от друга, а потом, после отступания ледника, стали смешиваться, и теперь нередко их можно встретить вперемежку на одном и том же местообитании.

Г. Ф. Железнов сообщил мне следующие интересные наблюдения над этими двумя формами дуба в Воронежской области. Позднораспускающийся дуб распространен преимущественно в тальвегах и других подобных пониженных местах, куда стекает холодный воздух и где особенно сильна опасность весенних заморозков. Вместе с тем здесь же, вероятно, г почвы весной холодае. А ранораспускающийся дуб приурочен к повышенным местам.

По сообщению Г. Ф. Железнова, в Воронежском сельскохозяйственном институте опыты культуры показали, что различия обоих форм дуба имеют наследственный характер, но вместе с тем между ними существуют самые разнообразные переходы. О переходах между обеими формами упоминает и Кобранов. Относить эти переходы за счет гибридизации едва ли возможно, потому что цветение поздно- и ранораспускающегося дуба разделено промежутком в целый месяц. И для того чтобы произошла гибридизация, переходы уже должны были существовать.

Можно думать, что позднораспускающийся дуб — это древняя форма, от которой в современную эпоху на наших глазах возникает новая, молодая, ранораспускающаяся форма.

Однако только через выяснение соответствующих условий развития по пути, который проложил Т. Д. Лысенко, можно подойти к решению того, как произошли обе сравниваемые формы дуба. На этом пути можно добиться и того, чтобы одну форму дуба заставлять развиваться, как другая, или даже превращать в другую.

Вообще, не раз надо повторять и подчеркивать на конкретных примерах, что сравнительная физиология и экология еще слишком мало участия принимают в разработке вопросов эволюции.

Наш обыкновенный черепечатый дуб имеет в Западной Европе и у нас в СССР близкие родственные ему виды — так называемый зимний дуб (*Quercus sessiliflora*) и более южный пушистый дуб (*Quercus lanuginosa*). Все эти дубы обладают большой изменчивостью.

Еще Дарвин писал: «Взгляните на обыкновенный дуб, как тщательно он был изучен; и тем не менее, один немецкий ботаник наделал более дюжины видов из форм, которые почти всеми другими ботаниками признаются за разновидности; а в Англии можно привести свидетельство высших ботанических авторитетов и практиков как в пользу того, что две формы дуба (*Q. sessiliflora* и *pedunculata*) — хорошие и самостоятельные виды, так и в пользу того, что это только разновидности».<sup>21</sup>

Дальше Дарвин, ссылаясь на Декандоля, подчеркивает большую изменчивость у дубов, которая затрудняет разграничения у них видов и свидетельствует об их родственных отношениях.

Но вся эта изменчивость еще очень слабо изучена с подлинно эволюционной точки зрения.

<sup>20</sup> В. Н. Сукачев. Дендрология с основами лесной геоботаники. Л., 1934, стр. 328.

<sup>21</sup> Ч. Дарвин. Происхождение видов. М.—Л., 1937, стр. 91.

Дуб принадлежит к перекрестьоопылителям. В дубовом лесу, можно определено утверждать, нет ни одного дерева, которое было бы тождественно с другим в своих наследственных свойствах. А на одном дереве нет двух жолудей, зародыши которых были бы тождественны между собой в своем наследственном основании. В этой богатой, подлинно индивидуальной изменчивости выражаются частные особенности наследственного прошлого, условий развития и роста каждого дерева и каждого жолудя на нем.

Известны у дуба изменения типа мутаций в прежнем, широком смысле этого слова. Так, еще Дарвин упоминает о дубах с плакучей, повисшей, пирамidalной формой кроны.<sup>22</sup> Есть дубы с красно-багровой окраской листвы, с пестрыми листьями, и т. д.

Вместе с тем, наш обыкновенный черешчатый дуб (*Quercus pedunculata* Ehrh.) имеет обширную область географического распространения, которая схематически представлена у Денглера.<sup>23</sup>

На этой обширной площади под влиянием различных условий существования выработалось много географо-климатических и экологических рас черешчатого дуба, в которых объединяется характерными общими признаками и свойствами большая масса особей этой древесной породы.

При искусственном возобновлении дубовых лесов далеко не безразлично, от какой географо-климатической или экологической расы дуба брать семена для посева. Цизляр сообщает, что в австрийской лесной опытной организации около середины 80-х годов прошлого столетия возникли первые исследования по вопросу о значении происхождения посевного материала по древесным породам. И сам Цизляр посвещает этому вопросу интересную работу о черешчатом дубе.<sup>24</sup>

Цизляр собрал для культуры 21 пробу жолудей различного географического происхождения (от Франции на западе до Буковины на востоке и от Истрии на юге до средней Швеции на севере). Как сильно отличается климат в крайних местах, откуда были взяты жолуди, об этом некоторое представление дают следующие цифры.

Одна проба жолудей происходила с юго-запада Франции, из местности со средней годовой температурой  $+13^{\circ}.7$  и средним годовым количеством осадков 1140 мм. Другая — из средней Швейцарии с соответствующими цифрами  $+5^{\circ}.6$  С и 510 мм. Большая часть проб была взята с одного материнского дерева и только некоторые — с двух-трех деревьев.

В начале апреля 1904 г. Цизляр посеял все свои пробы на одном участке на лесной опытной станции около Вены. Развившиеся из них деревца дуба обнаружили ясное влияние различного климата, в котором существовали их предки.

Так оказалось, что дубки, которые выросли из семян, полученных из местностей с наиболее отличными климатическими условиями по сравнению с климатом той местности, в которой проводился опыт, развивались хуже. Это наблюдалось в отношении дубков из юго-западной Франции и средней Швеции. По высоте своего роста в возрасте 17 лет они отставали от дубков из наилучших групп на 1.7—2.2 м.

<sup>22</sup> Ч. Д а р в и н. Изменения животных и растений под влиянием одомашнивания. Полн. собр. соч. Ч. Дарвина под ред. проф. М. А. Мензбира, т. III, кн. 1. ГИЗ, 1928, стр. 318.

<sup>23</sup> A. D e n g l e r. Oekologie des Waldes. 1930, S. 75.

<sup>24</sup> A. C i e s l a r. Untersuchungen über die wirtschaftliche Bedeutung der Herkunft des Saatgutes der Stieleiche. Zentralblatt für das gesammte Forstwesen. 49 Jahrg. 1923. S. 97.

Дубки из южных областей, с мягким или очень мягким климатом, с обильными летними дождями, образовали чрезвычайное богатство летних (так называемых ивановых) побегов. Повидимому, обильные летние дожди способствуют образованию таких побегов.

А у дубков из северных областей, с более суровым климатом, ивановых побегов совсем не было или они почти отсутствовали.

Это в свою очередь, влекло за собой различия в поражаемости грибком — дубовой мучнистой росой, который особенно нападает именно на ивановы побеги.

Были пробы, которые дали большой процент совершеннно прямоствольных дубков, и другие, в которых почти все дубки вырастали с кривыми сильно изогнутыми стволами, а совершеннно прямых стволов совсем не было.

Обнаружились существенные различия между дубками по чувствительности к морозам, выносливости к засухе, времени осеннеого пожелтения листвы, форме кроны и т. д.

В работе Цизляра вообще содержится много интересных биологических наблюдений. Так, он считает, что величина листьев в большинстве случаев служит чрезвычайно надежным масштабом для оценки вегетативной силы у черешчатого дуба. У дубов с более энергичным ростом в длину их главных и боковых осей листья в кронах расположены менее густо, и они более крупные, так как между величиной листьев и энергией роста существует тесное отношение. Это отношение выступает еще яснее, если принять во внимание рост ствола дуба не только в высоту, но и в толщину.

Черешчатый дуб с узкой формой кроны имеет, как правило, прямые стволы, которые быстрее растут в толщину. Кроме того, узкая крона позволяет иметь большее число стволов на единицу площади.

Денглер, излагая результаты приведенных здесь исследований Цизляра, делает в заключение следующее замечание: «В наличности сильных различий при разном климатическом происхождении у черешчатого дуба, таким образом, так же мало можно сомневаться, как и у других широко распространенных древесных пород, для которых она показана».<sup>25</sup>

А ведь Цизляр взял для своих опытов жолуди дуба только из сравнительно ограниченной части от всей огромной области распространения этой древесной породы.

Как практический вывод необходимо подчеркнуть, что для искусственного возобновления дубовых лесов необходимо брать жолуди от определенных, наиболее подходящих и ценных географо-климатических и экологических рас и учитывать при этом также ценные индивидуальные качества семенных деревьев.

Древесные организмы вроде дуба в особенно сильной степени подвержены влиянию различий в климате. Ведь эти организмы поднимаются высоко над землей и над зимним снеговым покровом на земле. Кроме того, они воспринимают это влияние и реагируют на него в течение многих десятилетий или даже нескольких столетий. Раньше на примере персика, перенесенного в условия более равномерного теплого и сырого климата, мы видели, как такая реакция с годами все углубляется. Конечно, и изменение наследственности под влиянием изменившихся условий существования должно в древесных организмах вроде дуба идти глубже, чем, например, у однолетников — эфемеров пустыни, которые всю свою ве-

<sup>25</sup> A. Dengler. Oekologie des Waldes. 1930, S. 75.

гетацию совершают в течение нескольких недель или нескольких месяцев весной и осенью.

Коснемся еще некоторых особенностей нашего дуба как летнезеленой широколистенной древесной породы и используем при этом метод сравнения.

В роде дубов (*Quercus*) есть и вечнозеленые деревья. К числу их принаследуют, например, каменный дуб (*Q. ilex*) и пробковый (*Q. suber*), характерные для Средиземноморской области.

Гуттенберг<sup>26</sup> исследовал состояние вечнозеленых листьев средиземноморской флоры в различные времена года, в том числе и у каменного дуба, и пришел к следующим выводам.

Эти листья — плотные, кожистые. Их кожица с толстыми наружными стенками, которые сильно пропитаны пробковым веществом — кутином для защиты от высыхания. А вообще листья средиземноморских вечнозеленых деревьев и кустарников приспособлены к двум резко контрастным климатическим периодам в году — времени дождей и времени засухи.

Вот в каком состоянии находятся эти листья весной, в марте — апреле, как раз перед началом или в начале образования новой молодой листвы. Условия для их жизнедеятельности в это время благоприятны: вода для них имеется в избытке, температура мягкая, наряду с дождливыми днями достаточно и хороших солнечных дней. В это время устьица в течение всего дня открыты в наибольшей степени не только на солнце, но и в пасмурные дни, и в тени, и вечером. Транспирация значительная. Ассимиляция идет так интенсивно, что листья переполняются крупными крахмальными зернами не только в листовой мякоти и проводящей паренхиме, но иногда даже в кожице. От дневной ассимиляции получается избыток, который остается в листьях, так что они превращаются в ясно выраженные хранилища запасных питательных веществ.

Летом, в августе, картина резко иная. Дожди совершенно отсутствуют, в результате — длительные периоды крайней засухи с очень высокой температурой, каждодневной инсоляцией и т. д. В это время устьица или постоянно бывают закрыты, или открываются слабо только ранним утром или поздно после полудня, а большую часть дня остаются совершенно замкнутыми. Вступают в полную силу защитные приспособления от потери воды в виде толстых кутикулярных слоев кожиц. К концу длительных периодов засухи листья оказываются совсем или почти обескрахмаленными. И если даже их питать искусственно сахаром, они не образуют крахмала. Отсюда Гуттенберг склоняется к предположению, что хлорофильный аппарат в листьях вследствие длительного недостатка воды и сильного нагревания повреждается, как бы впадает во временный паралич. После наступления осенних дождей листья снова постепенно наполняются крахмалом. В октябре Гуттенберг находил в листьях значительные количества крахмала.

В самые холодные месяцы (январь, февраль) крахмал снова исчезает, в особенности в палисадных клетках, но часто и во всей мякоти листа.

Я уже упоминал в предыдущей главе о работах группы моих сотрудниц (Э. Ф. Келлер, Ф. Ф. Лейсле, Г. С. Кека) над состоянием листьев в разные времена года у вечнозеленых лиственных пород влажных советских субтропиков, около Батуми.

В этих работах выяснилось, что листья, образовавшиеся в прошлом году весной (в мае), оказываются доотказа переполненными

<sup>26</sup> H. Guttenberg. Studien über das Verhalten der immergrünen Laubblätter der Mediterranflora zu verschiedenen Jahreszeiten. Planta, Bd. IV, H. 5, Berlin, 1927.

крахмальными зернами и выполняют роль запасных хранилищ, вероятно в значительной степени для быстро вырастающих в это время молодых побегов и листьев. Это явление наблюдалось у цитрусовых (мандарина — уншиу, лимона, кинкана), магнолии, лавра и ряда других вечнозеленых пород.

Таким образом листья этих пород выполняют функции то усиленной ассимиляции, то временных кладовых и должны выносить на себе неблагоприятные условия для своей жизнедеятельности в течение года.

Интересно с этой точки зрения сопоставить некоторые анатомические факты для листьев нашего летнезеленого дуба и средиземноморского вечнозеленого пробкового дуба (из работы моей ученицы Ф. Ф. Лейсле).<sup>27</sup>

Таблица 23

Сравнительные анатомические данные у летне- и вечнозеленого дуба

		Местонахождение и местообитание	Длина жилок (в мм) на 1 кв. см площади листа	Число устьиц на 1 кв. мм площади листа *
<i>Quercus pedunculata</i> Ehrh.	Воронеж — в тени . . . . .	990	279.9	
	» на свету . . . . .	1 248	390.3	
	Красноармейск — на свету . .	1 377	409.5	
<i>Quercus suber</i> . L.	Сухуми — в тени . . . . .	1 062	765.4	
	» на свету . . . . .	1 277	714.6	
	С очень крушного дерева (на свету) . . . . .	1 403.5	1 169.5	

\* Устьица только на нижней поверхности.

Приведенные здесь цифры показывают следующее:

1. Листья пробкового дуба обнаруживают ясные приспособления для того, чтобы с большой интенсивностью использовать благоприятные условия для своей жизнедеятельности и для того, чтобы хорошо выносить неблагоприятные. К первой группе приспособлений относится огромное количество устьиц и большая длина жилок на единицу площади листа и сильное развитие палисадной ассимилирующей ткани. Ко второй группе — мощное развитие кутикулярных слоев в наружной стенке клеток кожицы. Когда устьица замкнуты, то эта кожица образует вокруг всего листа нечто вроде пробкового панциря для защиты от высыхания.

2. Листья нашего летнезеленого дуба хорошо приспособлены к тому, чтобы использовать благоприятные условия для своей жизнедеятельности. Общая длина жилок и число устьиц на единицу площади листа — большие, хотя в отношении числа устьиц наш дуб все же сильно уступает пробковому. Но приспособления к неблагоприятным условиям в листьях нашего дуба выражены гораздо слабее, чем у пробкового. Листья нашего дуба рассчитаны на существование в сравнительно короткий благоприятный для их жизнедеятельности период года. Служить резервным хранилищем

<sup>27</sup> Ф. Ф. Лейсле. Некоторые анатомические особенности в строении *Quercus pedunculata* Ehrh., *Quercus pubescens* Willd., *Quercus suber* L. Сов. ботаника, № 2, 1933.

им не приходится: эта задача перенесена на ствол и ветви. Наш дуб принадлежит к широколиственным древесным породам. Его листья представляют широкие пластинки. Общая длина жилок на единицу их площади, даже у теплых листьев, больше, чем в листьях многих степных растений. Это указывает на то, что листья нашего дуба при благоприятных условиях водоснабжения имеют значительную интенсивность транспирации.

В соответствии с этим находится сильная пропускная способность водопроводящих элементов у дуба и мощное развитие его корневой системы. Сосуды, проводящие воду, характеризуются у дуба очень крупными просветами и большой длиной. Их просветы хорошо видны уже невооруженному глазу и имеют в диаметре 0.2—0.3 мм.<sup>28</sup> В длину многочисленные сосуды бывают в 2 м, а некоторые — в 3.6 м.<sup>29</sup> Это значит, что на всем указанном протяжении ток воды не встречает препятствий в виде попечерных перегородок.

Корни дуба при благоприятных условиях уходят в почву и грунт глубже 5 м.

Я хочу подчеркнуть, что свойства различных органов одного древесного организма представляют одну общую систему, в которой изменение одного свойства должно вести за собой перестройку другого. У летнезеленых древесных пород в ветвях и стеблях сильно развивается функция хранения на зиму запасных органических питательных веществ. Мощная крона из широких листовых пластинок, которая испаряет много воды, должна быть обеспечена развитыми водопроводящими путями в стволе и ветвях и глубокой, сильно разветвленной корневой системой. Ствол и ветви должны давать кроне надлежащую механическую опору.

Развитие различных элементов в древесине дуба регулируется в зависимости от внутренних соотношений и условий наружной среды. К элементам, в которых откладываются запасные питательные вещества, принадлежат сердцевинные лучи. По исследованиям Р. Гартига,<sup>30</sup> участие сердцевинных лучей в древесине тем больше, чем обширнее становится питательная деятельность листьев и чем больше поэтому количество запасных питательных веществ, которые отлагаются в дереве. Гартиг исследовал дуб, возрастом в 400 лет. У этого дуба на 40-м году его жизни сердцевинные лучи составляли 4.1% древесины, а в последующие годы достигли больше 8%. В возрасте 140 лет крона дуба оказалась на свободе над молодым буковым насаждением, в благоприятных условиях для своей жизнедеятельности. И с той поры процент сердцевинных лучей в древесине увеличился на 10—12.

Но, конечно, перестройка происходит не только в древесине. Изменяются соотношения всех тканей и органов, вся организация дерева. Некоторое представление об этом дают фотографии дуба (*Quercus pedunculata* Ehrh.) в Теллермановском лесу и среди полупустыни около Красноармейска.

Теперь от взаимосвязей и приспособлений отдельного древесного организма — дуба — переходим к взаимосвязям и приспособлениям в дубовых лесах.

**Состав и строение древесного насаждения.** В дальнейшем я хочу показать, как сложны и многообразны отношения между растениями в фитоценозе дубового леса, и коснусь также отношений между растениями и животными в этом фитоценозе.

<sup>28</sup> G. Haberlandt. Physiologische Pflanzenanatomie. 1909, S. 297.

<sup>29</sup> H. Büsgen. Bau und Leben unserer Waldbäume. 1897, S. 79.

<sup>30</sup> Я привожу их на основании указанной в предыдущей сноской работы Бюзгена.

Для начала остановимся на древесном насаждении. Его состав и строение сильно зависят от условий роста деревьев на различных почвах.

Об этом свидетельствуют табл. 24 и 25, которые относятся к дубравам лесостепи в Воронежской области.

Таблица 24

Число стволов дуба на гектар в зависимости от почвы

типа почвы	Дуб	Ясень	Липа	Клен	Ильмовые
Чернозем . . . . .	318	250	52	204	24
Лесной суглинок . . . . .	444	152	56	193	12
Солонцеватый суглинок . . . . .	1 023	90	—	—	—
Солонец . . . . .	1 440	—	—	—	—

Примечание. Возраст древостоя — около 80 лет (в Шиповом лесу, по Степанову).

Таблица 25

Состав и строение дубравы на разных почвах (в Липовской лесной даче, по Гуману)

типа почвы	Прус	Число стволов на 1.09 га *											Средний возраст	
		Дуб	Ясень	Липа	Клен остролистный	Клен полевой	Клен татарский	Ильм	Вереск	Груша	Всего	Средняя высота (в м)	Средний листвен (в см)	
Темносерый лесной суглинок	1-й	76	20	—	—	—	—	—	—	—	96	41.5	17.5	160
	2-й	72	216	80	148	—	—	36	40	—	592	23	3.5	50
	3-й	—	—	20	16	—	—	8	4	—	48	12	—	30
Солонцеватый суглинок	1-й	162	504	522	66	—	—	20	46	—	1 320	15.8	3.1	60
	2-й	6	144	474	132	—	—	12	24	30	858	—	—	—
Солонец . . . . .	—	836	968	40	—	56	48	—	88	—	2 036	12.7	2.0	60

\* В оригинале расчеты стволов даны на одну десятину, которая при переводе на метрические меры составляет 1.09 га.

Из таблиц видно следующее.

1. На плодородных почвах лес имеет наиболее сложное строение. В частности, в лесном древостое над землей можно различить три яруса.

2. На солонцеватых почвах деревья растут гораздо хуже и вверх и в толщину, более мелки и не разделяются по ярусам. Вместе с тем деревья меньше вытесняют друг друга, и потому число их на единицу площади гораздо больше.

Как известно, древостой лесов представляет собой классическую иллюстрацию борьбы за существование в мире растений в результате перенаселения. В молодом лесу на один гектар приходится много деревьев. При последующем росте огромное большинство их подвергается угнетению

и погибает. Происходит естественное изреживание леса, в результате которого сохраняются лишь немногие более сильные деревья.

Вот несколько цифр для иллюстрации этого явления.

Таблица 26

**Изреживание в буковых лесах, на известнике  
(по Гартигу)**

Возраст	Число деревьев на гектар	
	господствую- щих	угнетенных
10 лет . . . . .	149 800	898 860
50 . . . . .	2 630	1 830
120 » . . . . .	450	59

Цифры, приведенные в табл. 24 и 25, показывают, что характер борьбы за существование вследствие перенаселения сильно зависит от почвенных условий.

Кроме того, и здесь я хочу подчеркнуть положение, которое занимает важное принципиальное место в моих рассуждениях: борьба за существование и естественный отбор представляют собой процесс, который часто растягивается на большое количество лет и в котором условия среды для каждого отдельного растения оказывают одновременно на это растение и отбирающее, и преобразующее действие. Например, когда подрастает молодой лес, то каждое его молодое деревце подгоняется или угнетается и при этом приобретает тот или иной характер роста, формы своей кроны и т. д.

Табл. 25 позволяет также судить до известной степени, из каких древесных пород образованы рассматриваемые дубравы. Эти породы распределяются по ярусам с известной закономерностью. Так, при наиболее сложном строении древостоя в 1-м ярусе господствует дуб, один или вместе с ясенем. Для 2-го и 3-го яруса характерны липа, остролистный клен; татарский клен не поднимается выше 3-го яруса. И т. д.

Кроме трех древесных ярусов, в дубравах есть еще ярусы подлеска и травянистой растительности. Корни в почве также распределяются в различных по глубине слоях. На стволах деревьев живут лишайники и мхи.

Из таблицы видно, что при более благоприятных почвенных условиях фитоценоз дубового леса имеет более сложное строение и представляет гораздо большую хозяйственную ценность. Объем местообитания в почве и воздухе захватывается дубовым лесом при указанных условиях значительно больший, и соответствующая площадь земли, с точки зрения получения растительной продукции, используется гораздо интенсивнее.

**Ассимиляция углерода и продукция растительности.** Фехер и Зоммер исследовали ассимиляцию углерода в дубовом, сосновом и еловом лесах в Венгрии.<sup>31</sup> Из работы этих авторов приведем некоторые, более важные для нас результаты.

<sup>31</sup> D. Fehér u. G. Sommer. Untersuchungen über die Kohlenstoffernährung des Waldes. II. Biochemische Zeitschrift, Bd. CIC. 1928, S. 253.

1. Продукция углекислого газа лесной почвой непосредственно влияет на содержание его в воздухе леса.

2. Содержание углекислоты в лесном воздухе кверху медленно уменьшается вследствие ее потребления при ассимиляции углерода и благодаря постоянной диффузии.

3. «Дыхание» лесной почвы или выделение ею углекислого газа есть главным образом результат жизнедеятельности микробов, населяющих лесную почву почвенных бактерий, простейших животных, грибов.

4. В дубовом лесу почва содержит гораздо большее число бактерий, чем в хвойном. Авторы считают вероятным, что в этом явлении обнаруживает свое действие лучшее органическое питание, которое получают бактерии в лиственных лесах благодаря обильному листопаду. Из этого явления следует важный вывод для практики: к хвойным лесам для увеличения их продукции полезно примешивать лиственные породы.

5. Когда среди бактерий преобладают аэробные, то при увеличении числа бактерий и выделение углекислоты лесной почвой соответственно увеличивается. Следовательно, важно, чтобы почва в лесу находилась в состоянии хорошей аэрации. (проветривания).

6. В теплое время года атмосферные осадки усиливают продукцию углекислого газа из лесной почвы. Другими словами, дожди в теплое время приводят к усиленному удобрению растений углекислым газом.

7. Летом, при теплой светлой погоде, поглощение углекислого газа на уровне крон деревьев происходит с особенной интенсивностью, и содержание этого газа в воздухе падает; несмотря на усиление дыхания почвы.

Авторы отмечают, что в лесах с плохим состоянием почвы улучшение ее может приводить к последствиям, важным для деревьев в физиологическом и лесохозяйственном отношении. Большое значение придают авторы такому улучшению для естественного возобновления леса, потому что молодой подрост древесных пород, находящийся близко к почве, будет получать обильное питание углекислым газом.

Жизнедеятельность бактерий в почве имеет очень существенное значение и для лучшего снабжения лесной растительности азотом. По данным Фехера и Зоммера, это снабжение тем лучше, чем больше в почве число связующих свободный азот и нитрифицирующих бактерий.

Великан дуб и крохотный микроб-бактерия тесно связаны друг с другом в общей динамике жизни и, в том числе, в процессе эволюции. Опавшие листья дуба служат источником углерода и ему самому, и другим растениям дубового леса. Мертвая лесная подстилка из опавшей листвы и прочего благодаря деятельности микробов имеет существенное значение для роста древесины.

Отсюда ясно, как важно бережное отношение к лесной подстилке и правильный уход за ней в лесном хозяйстве.

Сколько же все-таки микробов находится в почве дубового леса?

А. А. и В. А. Рихтер<sup>32</sup> исследовали почву в дубовом лесу, на возвышенном плато около Саратова. Проба была взята в конце сентября 1924 г.

Были получены следующие цифры:

Количество микробов в 1 г почвы (в миллионах особей!)

Поверхность	Глубина 10 см	Глубина 20 см
2 897	1 818	709

<sup>32</sup>. А. А. Рихтер и В. А. Рихтер. К вопросу о микроскопическом изучении почвы. Уч. зап. Сарат. гос. ун-та им. Н. Г. Чернышевского, т. IV, вып. 2. Саратов, 1925, стр. 44.

В 1 г почвы, в поверхностном ее слое, содержалось около 3 миллиардов микробов!

При таком чрезвычайном обилии неудивительно, что деятельность мельчайших существ — микробов — имеет такое важное значение для гигантов, по сравнению с ними, дубов.

Нужно еще прибавить, что по справедливому замечанию Н. Н. Худякова,<sup>33</sup> приведенные цифры, несомненно, меньше действительных, так как метод, примененный при их получении, не позволяет учитывать микробов, находящихся в почве.

Одно из важных свойств фитоценозов заключается в том, что отбросы их жизнедеятельности в значительной степени снова пускаются в оборот и используются для питания фитоценоза. Дуб сам как бы удобряет себя углеродом и другими минеральными питательными веществами через свою опавшую листву. Но не только этим путем совершаются самоудобрение дуба. Так, Аренс показал, что из листьев с разных растений выделяются K, Ca, Mg, PO<sub>4</sub>, и органические соединения через кутикулу при смачивании их росой или дождем.<sup>34</sup> В отношении минеральных веществ установлено, что их выделение может происходить в значительных количествах. Обнаружено, что листья дуба выделяют таким способом все перечисленные минеральные вещества.

Казалось бы, дубовый лес в условиях нашего климата представляет собой тип растительности, особенно хорошо приспособленный к тому, чтобы давать большую продукцию органического вещества за счет усвоения углерода. В самом деле, действие ветра, который способствует рассеиванию углекислого газа, внутри леса сильно ослаблено. Почва каждый год получает большое углеродное (органическое) удобрение от листопада. Лесная растительность располагается над почвой высоким слоем, в несколько ярусов, и должна благодаря этому более полно поглощать углекислоту, которая выделяется из почвы. Однако и здесь оказывается ограниченность природы.

Уже теперь в полевых культурах однолетних растений достигнуты урожаи, которые превосходят годичный прирост древесной растительности в лесу.

Бойсен-Иенсен приводит следующие цифры годичного прироста органической массы для букового леса в Дании (вес на абсолютно-сухой гектар):<sup>35</sup>

Прирост стволов . . . . .	8.17 т
Листопад . . . . .	3.14 »
Отпад ветвей . . . . .	2.36 »
Всего . . . . .	13.67 »

Для сравнения этот автор сообщает переданные ему профессором Бондорфом цифры наибольших урожаев полевых культур (на гектар)

Пшеница — зерна . . . . .	8 т
» соломы . . . . .	8 »
Всего в абсолютно-сухом весе . . .	11.9 т

Сахариная свекла — бураков . . . . .	70 т
Абсолютно-сухого вещества, с листьями	28 т

<sup>33</sup> Н. Н. Худяков. Сельскохозяйственная микробиология. М., 1926, стр. 199.

<sup>34</sup> K. Arens. Die kutikuläre Exkretion des Laubblattes. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Bd. LXXX. Leipzig, 1934, S. 248.

<sup>35</sup> P. Boysen-Jensen. Die Stoffproduktion der Pflanzen. 1932.

Эти цифры для леса и поля можно считать лишь приблизительными. В них не учтены, например, потери органического вещества у растений на дыхание.

Наши стахановцы растениеводства установили новые мировые рекорды урожаев полевых культур. Многу уже было упомянуто, что А. С. Сергеева получила урожай пшеницы в 101 ц, или 10.1 т, с гектара. Для сахарной свеклы мы имеем стахановский урожай в 1200 ц, или 120 т, на гектар, а для кормовой свеклы — 2800 ц, или 280 т. Рекордный урожай пшеницы получен звеньевой колхоза С. Д. Кетишивили в Грузинской ССР в 1939 г., а урожай свеклы — тов. Легких в совхозе Новосибирской области.

Надо также принять во внимание, что в этих урожаях полевых культур получена огромная масса органических веществ очень большой ценности как пища.

Однако при сравнении продукции леса и полевых культур следует сделать все-таки некоторые поправки в пользу леса. Неизвестно, какова продукция леса в наиболее благоприятные для нее годы, так как она исчисляется в среднем за несколько лет. А главное, к лесам еще не подходили с такими методами более интенсивного воздействия (в частности уход за почвой и повышение ее плодородия), как в полеводстве.

Между тем, это стоило бы попробовать, хотя бы для начала в порядке опыта на небольшой площади. Во всяком случае, уже сейчас следует признать, что там, где в лесу почва плохая, часто сравнительно простыми и экономически выгодными способами улучшения ее можно значительно повысить годовую продукцию древесины.

Отметим попутно, что простая прочистка леса ведет к значительному увеличению годичного прироста его древесины. Бойсен-Иенсен, на основании своих исследований в ясеневом лесу, дает интересный анализ этого явления. В прочищеннем лесу больше света для ассимиляции углерода, листья находятся в более выгодном положении для поглощения света и сами в своем строении получают более световой характер. Благодаря всему этому лучше используется углекислота из почвы, а расход органического вещества у деревьев на дыхание оказывается значительно меньше.

Следовательно, прочистка леса вызывает неисчислимые последствия в виде реакций — приспособлений растений к изменившимся условиям жизни.

В наших дубовых лесах внизу на почве развит более или менее богатый покров из травянистых растений. Эти растения находятся в благоприятных условиях для ассимиляции, так как получают из почвы много углекислого газа. Но условия освещения для протекания фотосинтеза у лесных трав резко различны весной, до распускания листьев у дуба, и летом, когда лес стоит со всей своей кроной.

Даксер произвел сравнительные исследования над ассимиляцией и продукцией надземной массы у растений в нижнем травянистом ярусе лиственного и хвойного леса в резко различных условиях освещения весной и летом.<sup>36</sup> Исследования были произведены около Тюбингена в Германии, в буковом лесу, имевшем возраст около 20 лет, в буковом лесу с примесью дуба и ясения — приблизительно 80 лет и в хвойных лесах — примерно 20 и (еловом) 60 лет. Кроме того, изучались растения при разных условиях освещения в Ботаническом саду.

<sup>36</sup> H. Daxer. Über die Assimilationsökologie der Waldbodenflora. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Bd. LXXX. Leipzig, 1934, S. 363, u. folg.

Из более интересных для нас выводов отметим следующие:

1. В нижнем, травянистом ярусе леса растения получают свет, не только сильно ослабленный в количественном отношении, но и другого качества. В этом свете относительно меньше красных лучей (из главной полосы, которая поглощается хлорофиллом) и более лучей из синей части спектра.

2. До образования кроны листьев у деревьев травянистый ярус леса дает суточную продукцию с положительным балансом органического вещества. Образование кроны приводит к резкому перелому. В первое время после образования кроны у всех растений процесс разрушения органического вещества (диссимиляции) при дыхании преобладает над ассимиляцией.

3. Однако вслед за этим растения начинают вести себя по-разному, в зависимости от характера своих приспособлений. Весенние световые растения не могут перестроиться в условиях сильного затенения, когда лес одевается листвой. Эти растения сильно дышат, и ослабленная ассимиляция у них не покрывает расхода органического вещества на дыхание. К данной группе относятся, например, чина или сочевник весенний (*Lathyrus* или *Orobus vernus*). Другую группу составляют теневые растения. Когда в лесу наступает сильное затенение, у них дыхание ослабляется, а ассимиляция после некоторой первоначальной задержки несколько усиливается. Приспособление — перестройку в таком направлении обнаруживают, по автору, например, проростки и молодой подрост буков (*Fagus sylvatica*). Но все же в сокращенных насаждениях они заканчивают лето с чрезвычайно недостаточной прибылью органического вещества или совсем без нее. Как пример типично теневого растения, которое и в середине лета может давать положительный суточный баланс органического вещества, приводится папоротник (*Aspidium filix mas*). У него интенсивность дыхания незначительна, и ассимиляция в условиях сильного затенения все-таки давала маленький перевес над дыханием. Для этого папоротника характерны медленные процессы жизнеобмена. Противоположность ему представляет богатая весенняя травянистая растительность дубового леса. Она за короткое время весной, пока лес стоит еще голый, успевает накопить такой избыток органического вещества, который служит ей во весь остальной год.

**Микоризы.** Снова здесь перед нами важные взаимоотношения между дубом и низшими растениями, на этот раз грибами.

Слово микориза означает грибокорень. Так называют сочетание корней у высших растений с грибными нитями. Микоризы бывают эктотрофные, т. е. наружного питания, или, короче, наружные, и эндотрофные — внутреннего питания, или внутренние.

Микоризы встречаются, как правило, у большинства наших лесных древесных пород, хвойных и лиственных, в том числе и дуба. Это — микоризы наружные. На молодых всасывающих корешках дуба находятся чехлы из грибных нитей — гифы. Гифы врастают в перегородки между клетками, но внутрь клеток не проникают. Такие микоризы с наружными грибными чехлами и сами называются наружными. От грибного чехла в окружающую почву отходят короткие кончики гиф.

Дуб можно воспитать так, что на его корнях не образуется микориз. Однако микоризы в известных условиях улучшают его развитие.

Рекггаузен, исследуя микоризы у сосны, дуба и некоторых других растений, нашел, что в корнях хозяина, там, где есть микориза, скапливается много сахара. Был обнаружен сахар (тростниковый) и в самих грибных нитях микориз. С другой стороны, корни с грибами оказались богаче

фосфором и, в особенности, калием по сравнению с корнями без грибов. Отсюда делается вывод, что гриб получает от растения-хозяина углеводы и даже их запасает, а сам снабжает его минеральными питательными солями.

Для выяснения образования и значения наружных микориз большую ценность представляют исследования шведского ученого Мелина.<sup>37</sup> Он выращивал отдельно в чистых культурах грибы, участвующие в микоризах, и сеянцы сосны, ели и некоторых других хвойных. У части сеянцев Мелин вызывал образование микориз искусственно, заражая сеянцы грибами. Он воспитывал таким образом растеница сосны и ели в чистых культурах с микоризами и без них в течение трех лет в замкнутых стеклянных колбах. К результатам опытов Мелин присоединяет обобщение многочисленных имеющихся наблюдений над распространением и развитием микориз в природе. Из всего этого выясняется картина, представляющая большой интерес с эволюционной точки зрения.

Остановимся коротко на некоторых более важных для нас выводах Мелина.

Микоризы служат хвойному растению как органы восприятия питательных веществ и, в первую очередь, для усвоения соединений азота.

Грибы микориз могут передавать корням соли аммония и другие неорганические соединения.

При помощи микориз хвойные растения легче усваивают сложные органические соединения азота, чем при помощи одних корней.

Особенно большое значение имеют микоризы на почвах с грубым плохо разложившимся торфянистым перегноем. В таком перегное количество грибных нитей чрезвычайно велико. Они пронизывают и опутывают остатки растений и частицы перегноя. И корни здесь, помимо микоризных грибов, окружены в большей или меньшей степени мицелием других грибов. Благодаря микоризам хвойные деревья могут покрывать свою потребность в азоте, несмотря на жестокую конкуренцию с другими почвенными организмами. Это возможно вследствие того, что грибы микориз, как и другие почвенные грибы, способны легко усваивать соли аммония и органические соединения азота.

Отношения между грибом и хвойным растением принимают различный характер в зависимости от качества и состояния того и другого организма, а также в зависимости от условий окружающей почвенной среды.

В Швеции микоризы у сосны и ели всего лучше развиты в лесах с упомянутым грубым перегноем, который имеет сильно кислую реакцию. Показатель концентрации ионов водорода ( $pH$ ) для этого перегноя равен приблизительно 4. напротив, на почвах слабо кислых или нейтральных микоризы у сосны и ели развиты очень плохо.

Бывают случаи, когда гриб в отношении корня ведет себя как настоящий односторонний паразит. В опытах Мелина это приводило к угнетению и даже гибели молодого хвойного растения.

Мелин рисует следующую вероятную картину возникновения микориз в процессе эволюции. Первоначально грибы из группы гименомицетов (куда относятся многие наши обыкновенные шляпные лесные грибы) нападали на корни как паразиты и своими нитями-тифами проникали в клетки корней. Но у корней, в свою очередь, развивалась способность не только сопротивляться грибному паразиту, но и использовать его в

<sup>37</sup> E. Melin. Untersuchungen über die Bedeutung der Baummykorrhiza. Ein ökologisch-physiologische Studie. 1925.

процессе питания из почвы. Получился особый вид длительного утонченного паразитизма высшего растения на грибе.

Известные народные названия съедобных грибов, как подберезовики, подосиновики, не случайны. Они основаны на наблюдении, что некоторые виды шляпных грибов связаны в своем распространении с определенными древесными породами. Оказывается, что главные виды грибов, входящих в состав микориз у лесных деревьев, принадлежат именно к широко распространенным шляпным грибам нашего леса. И отсюда становится ясной связь в распространении этих грибов с теми или иными лесными деревьями.

Некоторые из этих грибов до такой степени приспособились к совместной жизни с древесными породами в микоризах, что без микориз не образуют своих органов размножения — плодовых тел.

По Мелину, благодаря образованию микориз оба их участника усиливаются в своем развитии. Грибы посредством микоризы вступили в новую эпоху своей эволюции, которая характеризуется оживленным видообразованием. А высшие растения, имеющие микоризы, могли проникнуть в такие климатические области, в которых из-за медленного разложения перегноя они не получают достаточного азотного питания.

Но паразитизм высших растений на грибах на отдельных ветвях эволюции пошел еще дальше: высшее растение становилось полным паразитом на грибе, обеспечивая при его посредстве свое углеродное питание.

Хороший пример этого представляет орхидея-гнездовка (*Neottia nidus avis*), которая встречается и в наших дубовых и еловых лесах. Эта орхидея ведет подземный образ жизни и появляется над почвой в лесу только для того, чтобы принести цветы, плоды и семена. Она не имеет зеленой окраски: ее бледные желтоватые побеги с малоразвитыми чешуйчатыми листьями производят странное впечатление среди остальной зеленой травянистой растительности. Орхидея-гнездовка потеряла способность самостоятельного питания за счет минеральных веществ, которое свойственно обычным зеленым растениям. Свое название она получила из-за оригинальной формы своей корневой системы: ее короткие толстоватые корни образуют скопление, имеющее отдаленное сходство с птичьим гнездом.

Если через такой корень сделать попечечный разрез, то под двумя самыми наружными рядами клеток оказываются три слоя, клетки которых поражены грибом. В среднем слое из этих трех видны ясно грибные нити. Если исследовать еще и продольный разрез, то обнаруживается, что грибные нити проникают из клетки в клетку, образуя внутри клеток целые клубни. В крайних двух слоях — внутреннем и внешнем — происходит процесс пищеварения: гриб переваривается живыми клетками орхидей. При этом грибные нити теряют свой нормальный вид: их оболочки разбухают и склеиваются, содержимое исчезает; наконец, нити совсем спадают, и сохраняются от них только плотные сгустки с остатками оболочек.

Новидимому, в этой пищеварительной работе особенное участие принимают клеточные ядра. Они при этом увеличивают свою поверхность, получая лапчатый амебообразный вид и обогащаются содержимым (гораздо сильнее сгущают в себе краски).

Образование таких сгустков начинается всегда в ближайшем соседстве с ядром, от которого в сторону сгустка идут тончайшие выросты. Стоит еще отметить, что живая клетка орхидеи в процессе обослования неиспользованных, негодных остатков грибных нитей выделяет для их скрепления вещества, подобные клетчатке.

Описанная картина наводит на интересные размышления. Прежде всего, орхидея-гнездовка почти лишена хлорофилла и, как уже было отмечено, не может питаться самостоятельно. Что касается грибов, то известно, что они могут извлекать для себя органическую пищу из разлагающихся остатков растений и животных и сами способствуют разложению этих остатков в лесном перегное почвы. Всего естественнее предположить, что в данном случае высшее цветковое растение — орхидея паразитирует на грибе, переваривает его и таким образом посредством гриба использует для своего питания органические вещества лесной почвы. Однако в действительности отношения между грибом и орхидеей сложнее.

Оказывается, что гриб живет внутри орхидей и почти не дает нитей наружу, так что сам он непосредственно почти ничего извлекать из почвенного перегноя не может. Остается предположить, что орхидея держит у себя гриб, выражаясь образно, на положении «повара». Орхидея сама поставляет ему из почвы нужные для питания сырье органические вещества, а гриб их перерабатывает в более ценную органическую пищу. После этого орхидея получает возможность использовать эту готовую пищу для себя, но только своеобразным способом, частично переваривая также и своего «повара».

Характерно это частичное переваривание. Растению важно сохранить у себя гриб для длительного использования. И в среднем из трех пораженных слоев гриб пышно разрастается, не подвергаясь пищеварению. Перед нами пример особого полного утонченного и длительного паразитизма, где орхидея выступает в качестве паразита на грибе.

Как уже было отмечено, сначала грибы нападают на корни высших растений в качестве паразитов. Потом высшие растения развивают в себе способность подчинить грибы своим потребностям, используя их для улучшения своего питания из почвы, в особенности за счет соединений азота. Получается неполный паразитизм высшего растения на грибе, причем высшее растение сохраняет свою зеленую окраску и способность самостоятельно добывать себе углерод для питания за счет углекислого газа из воздуха. Но замечательно, что ряд таких неполных паразитов — еще зеленых растений — уже не может существовать и даже прорастать вне сожительства с грибами.

Отсюда в процессе эволюции отдельные высшие зеленые растения из разных семейств, под давлением соответствующих природных условий, переходили целиком на питание за счет гриба. При этом листья теряли свое значение как органы ассимиляции и подвергались недоразвитию, сохраняясь лишь в виде небольших чешуй, не имеющих зеленой окраски.

Очень широко распространено явление микориз в семействе орхидных (*Orchidaceae*). В этом семействе можно наблюдать различные ступени в эволюции паразитизма высших цветковых растений на грибе — от неполного паразитизма до полного включительно.

Семейство орхидных богато зелеными растениями с внутренней микоризой. И в этом же семействе есть растения разных родов и видов, которые потеряли зеленую окраску и целиком питаются за счет гриба. Например, в лесах Московской области из таких орхидей встречаются упоминавшиеся ранее орхидея-гнездовка (*Neottia nidus avis* Rich.), затем надбородник безлистный (*Epipogon aphyllus* Sw.), ладьян коралловый (*Corallophragma trifida* Chat.).

Распространены внутренние микоризы у зеленых растений в семействе грушанковых (*Pিrolaceae*). И к этому же семейству принадлежит подъельник (*Monotropa hypopithys* L.). Он также не имеет зеленой окраски.

Листья у него развиты плохо, в виде буроватых чешуек. Растения, принадлежащие к роду *Monotropa* благодаря своему особому способу питания за счет грибов получили такое своеобразие, что их даже выделяют иногда в особое семейство (*Monotropaceae*). В лесах Московской области с перегнойной лесной почвой встречаются два близких между собой вида подъельника.

Что же касается природных условий, которые способствовали эволюции растений в указанном направлении, то они ясны из сказанного ранее. Хороший пример таких условий в нашей природе в современную эпоху дают северные еловые леса на почвах-подзолах. А. Я. Гордягин обращает внимание на то, что в этих лесах условия существования особенно благоприятствуют произрастанию микоризных растений.<sup>38</sup>

Почвы в этих лесах сравнительно холодные, кислые, с очень плохим проветриванием, сильно промытые и потому тощие, бедные минеральными питательными веществами для растений. Некоторые из этих свойств почвы поддерживаются и усугубляются присутствием на ней сплошного мохового покрова, под которым находится слой грубого, плохо разложившегося перегноя. В почвенных микробиологических процессах преобладающее значение имеют грибы. И высшие растения в своих микоризах широко пользуются здесь грибами для улучшения питания, получаемого из почвы.

А. Я. Гордягин перечисляет семенные и папоротникообразные растения, наиболее характерные для еловых лесов, и отмечает у этих растений различные ступени приспособления к сожительству с грибами на эволюционном пути. Здесь есть зеленые растения, для которых сожительство с грибами не обязательно, но может им быть полезно в борьбе за существование. Далее, здесь имеются такие зеленые растения, которые самостоятельно усваивают углерод за счет углекислого газа из воздуха, но уже не могут существовать без сожительства с грибами. По Гордягину, это явление обнаружено преимущественно для половины растений его списка, не считая орхидеи-гнездовки и подъельника. Два последних растения представляют, как мы знаем, крайнее звено в рассматриваемом ряду. Они в своем питании целиком паразитируют на грибах и тоже участвуют как характерные элементы в растительности еловых лесов Татарской республики.

Условия, благоприятные для развития микориз, есть также в тропических дождевых лесах.

Янсе исследовал различные растения Явы на присутствие у них микориз с грибными нитями внутри корней. Был подвергнут исследованию очень разнообразный набор растений: печеночные мхи, папоротникообразные, голо- и покрытосеменные, травы, древесные породы, лианы, эпифиты. Всего было исследовано 75 видов растений из 56 семейств, и у 69 видов были обнаружены микоризы.<sup>39</sup>

К выводу Янсе о широком распространении микориз у растений Явы присоединяется Бюсген.<sup>40</sup>

Эндотрофные микоризы найдены у ценнейших древесных пород, которые культивируются на Яве, как деревья — кофейное (*Coffea arabica* и *liberica*), кола (*Cola acuminata*), хинное (*Cinchona Ledgeriana* и *succirubrae*)

<sup>38</sup> А. Я. Гордягин. Растительность Татарской республики. Географическое описание Татарской республики. Ч. 1, Природа края. Казань, 1922, стр. 163 и сл.

<sup>39</sup> I. M. Janse. Les endophytes radicaux de quelques plantes javanaises. Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg, v. XIV. Leiden, 1897, p. 53.

<sup>40</sup> M. Büsgen. Studien über die Wurzelsysteme einiger dicotyler Holzpflanzen. Flora, Bd. LXLV. 1905, S. 58.

шоколадное (*Theobroma cacao*). Но микоризы у них факультативные (необязательные).

Исследования Бюргефа над орхидеями на Яве и на Люсоне намечают более конкретно пути эколого-физиологической переработки, которая приводит к образованию орхидей, потерявших зеленую окраску и питающихся целиком за счет грибов в микоризах.<sup>41</sup>

Вот, например, сопоставление двух видов орхидей из одного рода *Cystorchis*.

Один из этих видов имеет развитые зеленые ассимилирующие листья и является полупаразитом. У другого зеленой окраски нет, листья сведены до небольших чешуек, и он целиком питается за счет гриба.

### *Cystorchis*

#### *variegata*

полупаразит

Корневище

неразветвленное, только с почками возобновления

Корни

есть

Грибные нити присутствуют

в корнях

Листья

зеленые с 5 жилками и устьицами на нижней стороне

Устьица

на побеге отсутствуют

Грибные нити

в корнях распространены поверхностью и правильно, но нет хорошо дифференцированных переваривающих их клеток самой орхидеи

#### *aphylla*

полный паразит

разветвленное

отсутствуют, вместо них сочники с волосками

в корневищах

чешуйчатые с 1—5 жилками и устьицами на нижней стороне

на корневище есть

в корневище дают высоко-дифференциированную картину, типичную для внутренней микоризы, и сильно излучаются в почву

Из этого сопоставления видно, как с полной потерей способности к самостоятельному питанию у орхидей произошли характерные изменения: корни исчезли, листья свелись к незначительным чешуйкам, зеленая окраска у надземных органов растения была потеряна, и они имеют красновато-бурый цвет, хотя отдельные зеленые хлорофилловые зерна в них еще сохранились. На корневище появляются устьица, которые служат, повидимому, органами выделения.

Орхидей из рода *Myrmecischis* (*Myrm. glabra* Bl. и *Myrm. gracilis* Bl.) в молодости продолжительное время живут в виде корневища, питаясь целиком за счет грибов, потом дают надземные цветочные побеги с зелеными листьями и переходят почти на самостоятельное питание. Когда побеги завянут, то орхидея опять переходит на питание за счет гриба.

Явление микориз имеет очень большую древность в эволюционной истории растительного мира. Повидимому, грибокорни появились у наземных высших растений раньше, чем у них обособились самые корни как самостоятельные органы. Раньше я отмечал присутствие грибных нитей в утолщениях подземных органов у растения *Hornea* из девонской

<sup>41</sup> H. Bürgeff. Saprophytismus und Symbiose. Studien an tropischen Orchideen. 1932.

эпохи. Это растение относится к псилофитам, которые известны как древнейшая группа высших наземных растений.

Внутренние микоризы имеются у современных псилофитовых, которые тесно родственны с вымершими псилофитами.

Есть указания на присутствие микориз в каменноугольном периоде у кордайтов. Это вымершие древесные породы из голосеменных. Микоризы широко распространены у высших растений (папоротникообразных и семенных). И, как уже упомянуто, на очень различных ветвях эволюции, в разнородных систематических группах возникают растения, которые целиком питаются за счет грибов.

Так например, есть мелкий папоротник из ужковниковых — *Ophioglossum simplex*, у которого его бесполое спороносное поколение питается таким способом.

И сейчас существуют условия, которые способствуют развитию и распространению микоризных растений.

Как уже было упомянуто, А. Я. Гордягин в своем описании растительности Татарской республики дает глубокий и яркий анализ соответствующих условий, которые в очень сильной степени выражены в наших северных еловых лесах со сплошным мощным моховым покровом на почве из родов *Hypnum*, *Hylocomium*, *Dicranum*.<sup>42</sup>

Из предыдущего видно, что явление микориз имело и имеет очень существенное значение в эволюции высших наземных растений, можно сказать, с самого начала их образования.

Бернар писал: «Совместная жизнь животных и высших растений с низшими растениями (*Nostocaceae*, бактериями и грибами) обнаруживается все сильнее и сильнее, как явление большой общности».<sup>43</sup>

По Бернару, явления так называемого симбиоза имеют большое эволюционное значение.<sup>44</sup> Но этот вопрос во всей его широте требует специального рассмотрения.

А здесь отмечу только, что Бернар самое образование клубней у высших растений рассматривает, как результат заражения этих растений грибами. Бернар подтверждает это на примере орхидей, чистяка (*Ficaria ranunculoides*) и картофеля.<sup>45</sup>

Таким образом образование клубней у картофеля, столь хорошо знакомое нам из сельскохозяйственной практики, возможно, имеет эволюционную связь с таким геологически древним явлением, как образование клубневидных утолщений или первых зачатков клубней у псилофита *Hornea* из девонской эпохи, о котором упоминалось ранее.

**Семенное возобновление дуба.** Уже из предыдущего видно, что вхождение дуба в этом лесу приходится вести трудную борьбу за существование, в которой множество растений погибает. Под пологом старого леса молодым дубкам нехватает света. Кроме того, в почве они часто должны выдерживать сильную конкуренцию из-за влаги и, вероятно, также из-за некоторых элементов минеральной пищи, в частности азота. Однако молодые дубы долго не сдаются в борьбе за существование, которая представляет собой длительный процесс и растягивается нередко на несколько десятилетий. Надземный побег дуба из семени в тенистом старом дубовом лесу обыкновенно через 2—3 года отмирает, но у его основания закладывается почка, из которой

<sup>42</sup> А. Я. Гордягин. Растительность Татарской республики... Казань, 1922.

<sup>43</sup> N. Bernard. Etudes sur la tubérisation. Rev. gén. Bot., t. XIV, Paris, 1902, p. 5.

<sup>44</sup> N. Bernard. L'évolution dans la symbiose. Les orchidées et leur champignons commensaux. Annales des sciences naturelles. 9-me sér. Botanique, t. IX, Paris, 1909.

<sup>45</sup> N. Bernard. Etudes sur la tubérisation. Rev. gén. Bot., t. XIV, Paris, 1902.

вырастаетновый побег. И этот процесс повторяется неоднократно. В результате получаются карликовые экземпляры дуба, которым Корнаковский дал выразительное название торчки. Они таким образом борются за свое существование более или менее долго, нередко, как было упомянуто, в течение нескольких десятков лет. И если за это время условия измениются для такого дубка к лучшему, то он вытягивается в дерево.

В наших нагорных степных дубравах обстановка для естественного возобновления дуба менее благоприятна, чем в пойменных. В пойме рек почвы под дубравами имеют лучшее увлажнение и более плодородны. По исследованиям Г. Ф. Железнова,<sup>46</sup> в пойменных дубравах лесостепи молодые дубки дают меньший процент торчков и лучше держатся в борьбе за существование со старым лесом, но сильнее страдают от грибных заболеваний.

Вопрос о семенном возобновлении дуба имеет большое лесохозяйственное значение при необходимости обеспечить наилучшее восстановление дубового леса после его вырубки. И замечательная цепкость дуба в борьбе за существование используется при практическом решении этого вопроса.

Вместе с тем, этой цепкостью несомненно обнаруживает свое влияние эволюционная история дубовых лесов и самого дуба, совместное преобразующее и отбирающее действие среды, в которой происходило его семенное возобновление под лесным пологом.

Для дуба в молодом возрасте вообще характерен медленный рост. Так, по Гартигу, дуб в первый год своей жизни при обычных условиях достигает высоты всего 7.8—10.4 см, при благоприятных — 15.7—20.9 и даже 36.6—41.6 см.<sup>47</sup> При этом главный корень дуба может к концу первого года проникнуть глубже 50 см, в то время как его стволик достиг всего около 25 см высоты.<sup>48</sup>

Стоит привести для сравнения, что в 1918 г. овес на мощном черноземе около Воронежа ко времени уборки достиг своими корнями 130—140 см глубины и дал обильную надземную массу. При этом от посева протекло 85 дней, а от появления всходов — 70 дней.<sup>49</sup>

Хотя приведенное сравнение с однополетним культурным растением в условиях обработки почвы и более интенсивного ухода за ней очень условно, все же оно дает некоторое понятие о медленности роста дуба в молодом его возрасте.

И одна из интереснейших задач биологии — преодолеть эту историческую инерцию медленного роста у дуба и других наших древесных пород.

**Дубовые орехотворки.** Орехотворки из группы мелких ос (*Cynipidae*) приоткрывают частицу того животного мира, который связан с дубом и дубовым лесом в общем биоценозе. Вместе с тем, это пример из своеобразной интересной области отношения между растениями и насекомыми.

Многим знакомы так называемые чернильные орешки, которые в виде шараобразных телец диаметром в 1—3 см встречаются на нижней стороне листьев дуба и прикреплены к листовым жилкам.

<sup>46</sup> Г. Ф. Железнов. Естественное возобновление дуба и система рубок в дубово-вязовых пойменных лесах в зависимости от экологических отношений. Сб. «Растение и среда». Изд. АН СССР, 1940.

<sup>47</sup> М. Вүзген. Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Lief. 12. 1911, S. 78.

<sup>48</sup> Op. cit., Lief. 18, 1913, S. 108.

<sup>49</sup> Б. А. Келлер. Ботаника. 2-е изд. М.—Л., 1935, стр. 115.

Эти орешки образуются благодаря дубовой орехотворке (*Diplolepis quercus folii* L.) и относятся к галлам растений. Так называются всякие активные разрастания тканей и выросты, которые возникают как реакция от раздражений со стороны поселяющихся в теле растения других, чуждых ему организмов (грибов, насекомых и т. д.).<sup>50</sup>

Орехотворка имеет два поколения, которые оба в своем личиночном развитии связаны с дубом.<sup>51</sup>

Поздней осенью из чернильных орешков выходят только женские особи ос, которые откладывают свои яички без оплодотворения в спящие почки у основания стволиков дуба. Осы откладывают свои яички сквозь чешуйки почек прямо на их точку роста. Весной из точки роста и прилегающих частей развивается ткань, которая обрастает яичко. В результате образуется галл в виде округло-продолговатого тельца длиной в 4—5 мм и толщиной в 2 мм. В центре его находится полость с личинкой осы. К этой полости прилегают клетки с крупными ядрами, с протоплазмой, которая богата белком и жиром. Это питательный слой, за счет которого живет личинка. Все пространство между питательным слоем и кожицеей занято клетками, которые содержат крахмал. В описываемое тельце проникает снизу проводящий пучок и здесь разветвляется.

Из такого галла в начале июня выходят осы, на этот раз в виде мужских и женских особей. Происходит оплодотворение, после которого самки снова начинают откладывать яички, теперь уже на листья дуба, с их нижней стороны. При этом самка своим яйцеводом делает укол глубоко в более крупную жилку и туда откладывает яичко. В жилке из ситовидной части проводящего пучка начинается разрастание ткани. Оно скоро появляется на поверхности листа и здесь образует шарик-орешек, который остается соединенным при помощи ножки с внутренней частью жилки. В центре шарика находится полость с личинкой. А вокруг полости можно различить следующие склерупообразно охватывающие ее слои.

Непосредственно к полости прилегает питательный слой, за ним — механическая обкладка и, наконец, мощная кора, пронизанная проводящими пучками. Клетки коры наполняются запасными питательными веществами, и таким образом кора превращается во вторичную питательную ткань, которая также используется личинкой осы.

В этом явлении поражает то, что растение создает условия для хорошего питания личинок осы и для механической и химической защиты их от нападения и неблагоприятных условий.

Известен даже (у одного южноамериканского растения) случай, когда на том тельце, внутри которого развивается личинка насекомого, образуется крылечка, открывающая отверстие, через которое личинка выползает наружу для своего окукливания.

Пример с галлами у дуба — это лишь один из множества примеров подобных отношений между растением и насекомым. В таких случаях мы имеем одностороннее использование растений насекомыми. В процессе эволюции выработались приспособления, при помощи которых насекомые, говоря грубо, как бы «надувают» растения, заставляя их образовывать

<sup>50</sup> H. Ross. Die Pflanzengallen (Cecidien) Mittel- und Nordeuropas, ihre Errege und Biologie und Bestimmungstabellen. 2-te Aufl. 1927, S. 1.

<sup>51</sup> Дальнейшее описание, основанное на исследованиях Бейеринка, я привожу по сочинению: W. Венеске и L. Jost. Pflanzenphysiologie. Bd. II. 1923. S. 80 folg.

ткани с ценностными питательными веществами, чтобы кормить своего паразита.

Бывают и другие случаи, как в соцветиях у инжира, когда насекомые не только сами получают от растений пользу, но и, со своей стороны, полезны растениям.

Наконец, насекомоядные растения представляют большое богатство приспособлений для привлечения и ловли насекомых, которые являются при этом только страдательным элементом.

Однако есть целая обширная область в отношениях между растениями и насекомыми, где обе стороны получают друг от друга известную пользу. Такие отношения мы имеем в явлениях опыления цветов насекомыми, распространении плодов муравьями.

**Цветение и плодоношение.** Цветение и плодоношение у семенного дуба наступает сравнительно поздно. Дуб начинает цветти, когда растет на свободе, большей частью не раньше 40 лет, а в сомкнутом древостое — обычно не раньше 80—100 лет. У порослевых экземпляров цветение наступает раньше, часто уже на 20-й год образования поросли.

Цветение и плодоношение требует от организма дерева большой затраты ценных органических веществ и энергии. В зависимости от этого обильное плодоношение у дуба наступает периодически, обыкновенно через 2—6 лет. Однако эта периодичность сильно зависит от разных условий среды. Так, в более светлых, менее сомкнутых лесах дуб может обильно плодоносить один раз в каждые 3—4 года, а в густых — при неблагоприятных условиях — только в каждые 10—12 лет.

В поймах лесостепи, где почвы лучше увлажняются и более богаты минеральными питательными веществами, годы обильного плодоношения у дуба бывают чаще. Указанные условия отзываются здесь и на свойствах самих плодов дуба — жолудей. По сообщениям Г. Ф. Железнова, в дубовых пойменных лесах Теллермановской рощи часто встречаются жолуди, которые содержат в себе не один зародыш, как это бывает обычно, а два, иногда даже три. Объясняется это следующим образом.

Известно, что завязь у дуба образует семяпочки и достигает своего полного развития только после опыления. При этом в завязи бывает три гнезда с двумя семяпочками в каждом. Но из них в результате оплодотворения развивается только одна, вследствие чего в жолуде дуба, как правило, бывает только один зародыш. Однако в пойменных лесах благодаря лучшему увлажнению время для развития завязи и процесса оплодотворения растягивается. И в завязи получают возможность подвергнуться оплодотворению и образовать зародыш нередко две, а иногда даже три семяпочки.

Теперь вспомним, что дуб — это древесный организм, который может давать обширную крону и плодоносить в течение многих лет своей жизни. Конечно, свойства семян одного и того же дерева будут отличаться в зависимости от того, в какой цепи годов и в каких частях кроны образовались эти семена, и те половые элементы, из которых они возникли. В пользу этого свидетельствуют также приведенные мною ранее факты и обобщения Губера.

**Весенняя травянистая растительность дубрав.** Раньше уже отмечалось, что травянистый покров в дубовых лесах имеет резко различный характер весной и летом. Дело в том, что листва дуба распускается сравнительно поздно, и в весенне время дубовые леса долго остаются голыми или почти голыми, причем обильно пронизываются солнечным светом. А этот свет в чистом весеннем лесном воздухе действует с особенной силой.

Фильцер приводит следующие цифры для характеристики условий освещения у почвы внутри букового леса около Тюбингена в Германии.<sup>52</sup> З мая, ко времени начала распускания листьев у бука, вниз к почве проникала одна треть солнечного света, а месяц спустя — только одна пятьдесят восьмая. Хотя эти цифры и не отличаются очень большой точностью, все же они дают представление о том, какая огромная разница в условиях освещения для травянистой растительности существует в буковом лесу весной и летом.

Не столь огромная, но все же большая разница существует и в дубравах.

Весной в них есть довольно длительный период с хорошим освещением визу, и этот период интенсивно используется особой группой травянистых растений. Так, в дубовых лесах около Воронежа весной расстилается настоящий дикий цветник, пестрееющий множеством синих, желтых, лиловых, красных и других цветов. Как будто этот яркий цветник является отражением яркого весеннего света. Эта картина создается травами, которые с весны очень быстро растут и приступают к цветению. Из таких трав особенно характерны и распространены: пролеска, или подснежник (*Scilla sibirica Andrews*), ветренница лютиковая (*Anemone ranunculoides L.*), виды хохлатки (*Corydalis solidia Sm.* и *C Marschalliana Pers.*), медуница лекарственная (*Pulmonaria officinalis L.*), сочевник весенний (*Orobis vernus L.*) и некоторые другие.

Пролеска — это то самое растение, о котором написано в стихотворении А. Майкова:

Голубенький, чистый  
Подснежник цветок!  
А подле сквозистый  
Последний снежок...  
Последние слезы  
О горе былом  
И первые грезы  
О счастьи ином...

Действительно, голубые цветы пролески часто можно видеть поблизости от последних пятен снега. Мало того, иногда листья и бутоны этого растения пробиваются прямо сквозь снег и торчат над его белой поверхностью.

Как объяснить такую удивительную способность пролески расти даже сквозь корку снега? Отчасти этому помогает следующее. Надземные органы пролески поглощают теплоту солнечного света, и снег благодаря этому вокруг них тает. Но главное — это способность надземных органов пролески сильно расти при температурах, близких к нулю, за счет энергии от процесса дыхания.

Быстрое развитие этой весенней растительности обеспечивается тем, что у ее представителей есть заранее накопленные запасы органических питательных веществ в разнообразных подземных органах — луковицах, клубнях, утолщенных мясистых корневищах и т. п., которые служат как бы кладовыми.

Но замечательно то, что весенние побеги из этих органов начинают свой рост еще зимой, под снегом. Мало того, некоторое зимнее охлаждение является необходимым условием их нормального развития.

<sup>52</sup> P. Filzer. Pflanzengemeinschaft und Umwelt. Ergebnisse und Probleme der botanischen Standortsforschung. 1936.

Безвременно умерший талантливый молодой ботаник А. Кожевников писал об этом:<sup>53</sup> «...наши весенние растения обладают замечательной способностью развиваться под снегом зимой. Уходя под снег с покоящимися подземными органами — корневищами и клубнями, — они выходят из него уже с развивающимися стеблями, листьями и нередко даже окрашенными бутонами».

Снег в лесу еще не сошел, но под снегом в почве уже поднялся и ждет весны целый лес молодых весенних побегов, чтобы быстро развернуть свои листья и цветы.

А. В. Кожевников рассказывает о следующих своих интересных опытах с обыкновенной хохлаткой (*Corydalis solidia* Sm.):

«Если осенью накопать клубни этого растения, посадить их в плошки и поставить в оранжерею или в комнате, то они долго не развиваются, проходя стадию покоя. Развитие обычно начинается лишь в январе, причем, как правило, получаются карликовые экземпляры, в 2—3 см высоты, с коротким убогим соцветием, едва выставляющимся из прикорневого чешуйчатого листа. Интересно, что листья у таких экземпляров почти не развиваются, так что растения эти не могут ассимилировать и быстро погибают, не успев принести зрелых плодов. Однако, если с осени часть банок с клубнями хохлатки оставить под снегом где-нибудь в саду, а затем взять их среди зимы и внести в оранжерею, то из них развиваются нормальные растения, которые приносят и зрелые семена. Точно такой же результат получается при опытах с выгонкой сон-травы (*Pulsatilla patens*)».

В. Н. Любименко указывает, что клубеньки чистяка (*Ranunculus ficaria* L.) начинают прорастать осенью, но затем их развитие останавливается, и для преодоления этой остановки требуется охлаждение».

Путь к пониманию этих явлений проложила теория стадийного развития растений Т. Д. Лысенко; значение этой теории уже было мною отмечено ранее.

Здесь я хочу особенно подчеркнуть, что зимние условия нельзя рассматривать только с одной точки зрения — как растения их выносят, но необходимо также вскрывать, как растения их используют для своей нормальной жизни.

Благоприятным условием для зимнего развития рассматриваемой весенней растительности является хорошая защита ее от сильных зимних морозов. Такую защиту дает богатая лесная подстилка, которая состоит главным образом из листьев дуба и других древесных пород. А на этой подстилке находится еще и снеговой покров.

В феврале 1923 г., в период сильных морозов, в дубовом лесу около Воронежа были произведены измерения температуры почвы. Снежный покров имел в толщину 40—48 см. Термометр показал в почве:

на глубине 5 см . . . . .	0°
»      »      20 » . . . . .	0°
»      »      35 » . . . . .	0 и + 0.1 С

Конечно в этом отношении большое значение имеет, ложится ли снег уже на промерзшую или непромерзшую почву, а также другие условия. Но даже промерзшая почва под шубой снега может оттаивать от теплоты более глубоких слоев земли. Словом, перед нами сложное и очень подвижное явление, в котором и сами растения не остаются пассивными.

Так, они могут подтягивать кизу или погружать на известную глубину свои сочные запасающие органы — луковицы, клубни, корневища —

<sup>53</sup> А. В. Кожевников. Весна и осень в жизни растений. Медгиз, 1939.

и этим избегать того слоя почвы, который чаще и сильнее подвергается замерзанию.

В Западной Европе были сделаны наблюдения, показывающие, что по глубине залегания упомянутых запасающих органов можно даже судить о том, насколько промерзает почва в обычных условиях.

Для самоуглубления в почву растениям служат специальные сократимые корни и другие способы. О таких приспособлениях можно написать, да и были написаны, большие работы.

Можно написать также большие работы о приспособлениях, при помощи которых растения пробиваются из земли к свету через плотный слежавшийся покров мертвых листьев на почве. У пролески служат для этого листья, которые в молодом состоянии крепко сложены друг с другом и образуют подобие торчащего кверху копья. Последнее и прокалывает мертвый листовой покров. Внутри этого копья спрятаны пежные бутоны цветов, а на его верхушке, на кончиках листьев, есть хрящеватое заострение, прокладывающее путь.

Откуда произошли травянистые растения, из которых образовались весенние дикие цветники в наших дубравах?

Высказывалось предположение, что эти растения в ледниковую эпоху жили на равнине, поблизости от великого ледникового покрова и под его влиянием, а потом нашли себе убежище в дубовых лесах, где условия их жизни весной имеют некоторую близость к древним ледниковым.

Но, во всяком случае, у таких растений есть много приспособлений для того, чтобы обеспечить себе жизнь и использовать для этого особые условия существования в дубовых лесах.

В то же весеннее время на короткий срок появляется в дубовом лесу замечательное растение-паразит, название которого — петров крест (*Lathraea squamaria* L.). Этот паразит не имеет зеленой окраски и не нуждается в солнце для своего питания. Все нужные вещества он добывает от орешника, к корням которого присасывается. Только для цветения и для того, чтобы распространить свои семена петров крест высовывает не на долго свои цветочные побеги, но и они едва поднимаются над землей, так как семена петрова креста распространяются при помощи муравьев.

**Растительность дубрав летом.** Растительность дубрав летом сильно отличается от весенней. В это время травянистая растительность внизу, под лесным пологом, находится в условиях значительного затенения. Затенение в общем неблагоприятно для образования ярких, крупных цветов, и на месте пестрой красочности весеннего цветника летом в травянистой растительности дубравы преобладает однообразный тон зелени.

Одна из фиалок (*Viola mirabilis* L.), характерных для дубового леса, весной образует крупные бледнолиловые цветы с сильным приятным запахом, а позднее, когда наступает затенение, дает цветы мелкие, которые даже трудно заметить. Эти последние вовсе не распускаются. Их мизерный венчик остается скрытым в зеленых листочках чашечки, и весь процесс опыления и оплодотворения протекает внутри цветка, замкнуто. Такие цветы, как было уже отмечено, носят название клейстогамных (закрытобрачных).

А. В. Кожевников в упомянутой мною книге рассказывает о кривой цветении в широколиственном липовом лесу под Москвой. Цветение здесь идет как бы двумя волнами, и в соответствии с этим кривая образует две вершины. Одна из них, основная, приходится приблизительно на середину мая, когда в лесу еще много света, другая — на середину июня, уже при установленемся полном затенении. В составе первой группы 50% видов имеет желтые, розоватые или фиолетовые цветы и

только 8% — белые. Во второй группе желтых, розоватых и фиолетовых цветов совсем нет, зато процент видов с белыми цветами доходит почти до 60. У остальных видов в обоих случаях цветы бескрасочные, невзрачные, опыляемые с помощью ветра. Преобладание белых цветов во второй группе автор объясняет тем, что в полумраке установившегося лесного затенения белая окраска сильнее заметна. У некоторых растений белая окраска сочетается с сильным запахом, как, например, у ландыша.

Травянистая растительность дубравы в летнее время имеет много листьев, и эта листва самим своим расположением свидетельствует об уменьшенном освещении. К растениям, которые находятся в нижних ярусах леса, свет идет главным образом сверху, через промежутки в кронах деревьев. И вот у травянистых растений, а также у кустарника и подлеска, листья часто занимают более выгодное для получения света более или менее горизонтальное положение. Так например, сныть (*Aegopodium podagraria*) нередко своими листьями с горизонтально расположенными пластинками образует особый ярус в лесу. Всюду бросаются в глаза характерные явления так называемой листовой мозаики. Растение с успехом решает задачу возможно полнее использовать площадь, получающую сверху свет. Для этого промежутки среди крупных листьев или долей их у одного и того же растения заполняются мелкими, и вся система напоминает сложенную из кусков пластинку-мозаику. Расположена эта система более или менее горизонтально. Такое явление листовой мозаики выражено, например, у клена, неклена, липы, когда они растут в виде кустарника или подлеска.

Сами листья у теневой растительности дубового леса обладают характерными особенностями. Эти особенности выступают очень наглядно, если сравнивать два вида растений, которые близки между собой в систематическом отношении, принадлежат к одному роду и, следовательно, имеют много общего в своей предшествующей эволюционной истории и в своей организации, но вместе с тем представляют резкий контраст по своему местообитанию. Таковы, например, два вида ясменника (*Asperula*) теневой лесной (*Asp. odorata*) и степной солнечный (*Asp. glauca*). Я приведу для этих двух видов цифры по исследованиям Э. Ф. Келлер-Лейсле (табл. 27.).

Таблица 27

Число устьиц и количество жилок у степного и лесного вида *Asperula*

<i>Asperula</i>	Местообитание	Общая длина жилок (в мм) на 1 кв. см площади листа	Число устьиц на 1 кв. мм поверхности листа		
			верхняя сторона	нижняя сторона	сумма
<i>A. glauca</i> Bess.	Степи и солнечные меловые обнажения степной области	1 009	34	443	477
<i>A. odorata</i> L.	В сильной тени под пологом дубового леса . . . . .	305	0	67	67

Приведенные и другие материалы выявляют следующие характерные отличия у теневой лесной *Asp. odorata* и солнечной *Asp. glauca*:

1. У лесной — пластинка листа широкая, очень тонкая, без загнутых краев; у степной — узкая, игловидная, толстая с краями, несколько завернутыми книзу.

2. У лесной — типичная палисадная ткань отсутствует; у степной — очень хорошо выражена и образует несколько слоев в толщину.

3. Устьица у лесного ясменника встречаются только на нижней поверхности листа, и число их на единицу листовой площади гораздо меньше, чем у степного ясменника.

4. Общая длина жилок на единицу площади листа у лесного вида приблизительно в 3.3 раза короче, чем у степного.

5. Наружная стенка клеток кожицы на верхней стороне листа у лесного ясменника по сравнению со степным заметно тоньше.

Можно указать еще и другие характерные отличия, которые связаны между собой и с другими особенностями лесного и степного растительного организма в одну цельную систему. Но форму нельзя отрывать от содержания. Характерным отличием в строении соответствуют — и от них зависят — характерные отличия в ходе жизненных процессов. В частности, например, транспирация на единицу площади листа находится в известном соответствии с развитием сети жилок, проводящих воду. И следовательно, организация у лесной теневой *Asp. odorata* рассчитана на гораздо меньшую интенсивность транспирации при благоприятных условиях водоснабжения, чем у степной солнечной *Asp. glauca*.

О соотношениях между общей длиной жилок и интенсивностью транспирации у обоих сравниваемых видов ясменника дают представление следующие цифры, полученные Э. Ф. Келлер-Лейсле (табл. 28):

Таблица 28

Длина жилок и интенсивность транспирации у степного и лесного вида *Asperula*

Asperula	Сравнительная длина жилок на единицу листа	Сравнительная интенсивность транспирации в отдельных опытах					
		1	2	3	4	5	6
<i>A. glauca</i> Bess. .	100	100	100	100	100	100	100
<i>A. odorata</i> L. .	33	32	31	46	56	54	54

Прибегая к образному выражению, можно сказать, что у теневой *Asp. odorata* гораздо более медлительный темперамент. Установлено, что теневые растения по сравнению со световыми имеют более слабую способность транспирации, ассимиляции, дыхания.

Для ассимиляции характерные кривые приводит Бойсен-Иенсен.<sup>54</sup>

Из этих кривых видно, что теневое лесное растение — кислица (*Oxalis acetosella*) в своей способности к ассимиляции очень сильно уступает световому растению — горчице (*Sinapis alba*), но слабый свет используется лучше.

Конечно, такие сравнения можно производить, когда у растений открыты устьица и вообще есть условия для ассимиляции.

<sup>54</sup> P. Bojsen-Jensen. Die Stoffproduktion der Pflanzen. 1932, S. 27.

Степные растения, вроде *Asp. glauca*, летом передко испытывают на себе действие сильной жары и засухи и могут впадать в особое физиологическое состояние завядания. Однако было бы грубой ошибкой видеть характерную особенность степных растений только в их большой способности выносить завядание и забывать о том, что для них характерна также способность с большой быстротой и силой использовать короткие благоприятные условия для своей вегетации.

Подобные же отличия, как у *Asperula odorata* и *Asp. glauca*, обнаруживаются и у других экологических пар, подобранных по тому же принципу — два вида из одного рода, но с соответствующими экологическими различиями — с теневого лесного и солнечного сухого местообитания. О том, насколько закономерны эти отличия, можно судить по табл. 29 и 30.

Таблица 29

Длина жилок (в мм) на 1 кв. см плоцади листа (по П. В. Казинову)<sup>55</sup>

Степные виды	Листовая пластинка на высоте (в см):		Теневые виды	Листовая пластинка на высоте (в см):	
	0—15	15—30		0—15	15—30
<i>Campanula simplex</i> Stev. . . . .	860	1 074	<i>C. trachelium</i> L. . . . .	—	517
<i>Orobus canescens</i> L. f.	599	710	<i>O. vernus</i> L. . . . .	374	300
<i>Viola ambigua</i> W. K.	846	—	<i>V. hirta</i> L. . . . .	316	—

Таблица 30

Длина жилок (в мм) на 1 кв. см и число устьиц на 1 кв. см плоцади листа у видов фиалок — *Viola* (определения П. Савиной)<sup>56</sup>

Виды более сухих солнечных мест	Длина жилок	Число устьиц			Лесные теневые и лугово-лесные виды	Длина жилок	Число устьиц		
		верхняя сторона	нижняя сторона	сумма			верхняя сторона	нижняя сторона	сумма
<i>V. ambigua</i> W. K. . . .	801	10	88	98	<i>V. hirta</i> L. .	419	5	51	56
<i>V. arenaria</i> DC . . . .	799	25	245	270	<i>V. silvatica</i> Fr. . . . .	262	4	66	70
<i>V. pumila</i> Choix . . . .	727	8	95	103	<i>V. canina</i> L. .	288	0	72	72

Таблицы показывают, что в каждой паре вид с сухого открытого солнечного местообитания имеет общую длину жилок на единицу плоцади листа примерно в 2—2.5 раза больше, чем вид теневой лесной. И эта закономерность повторяется даже тогда, когда роды, из которых взяты соответствующие пары видов, принадлежат к различным семействам.

<sup>55</sup> П. В. Казинов. К вопросу о длине перватуры в листьях растений. Зап. Сельскохоз. ин-та в Воронеже, т. III, Москва, 1918.

<sup>56</sup> Б. А. Келлер. Общая ботаника. Воронеж, 1923, стр. 146.

При этом необходимо подчеркнуть, что длина жилок в порядке соотношения связана в общей системе с целым рядом других признаков растений. Изучению длины жилок и закономерностей ее положил начало В. Р. Заленский.<sup>57</sup> И он же установил упомянутую корреляцию. В частности, с увеличением длины жилок связаны более мелкие клетки кожицы и листовой мякоти, уменьшение межлентников, лучшее развитие палисадной ассимилирующей ткани и т. д.

Все эти факты дают понятие о путях эколого-физиологической переработки, при помощи которой происходило образование теневых лесных и солнечных степных видов в пределах одного рода.

Эти пути в разных семействах растений, на разных ветвях эволюции обнаруживают много общего и, следовательно, имеют в своей основе некоторую общую, достаточно распространенную в растительном мире способность реагировать на свет и тень; сухость и влажность и другие факторы среды. Вместе с тем, каждый конкретный путь имеет и свои характерные особенности в зависимости от предшествующей эволюционной истории той или иной систематической группы.

Мой ученик П. В. Казнов в цитированной мной ранее работе, при исследовании длины жилок в листьях, натолкнулся на следующий интересный факт, который представлен в табл. 31.

Таблица 31

Длина жилок у видов *Hypericum*

<i>Hypericum</i>	Место-обитание	Длина жилок (в мм на 1 кв. см площади листа)
<i>H. elegans</i> Steph. . .	степь	1 644
<i>H. perforatum</i> L. . .	луг	1 304
<i>H. hirsutum</i> L. . .	дубрава	824

У трех сравниваемых в табл. 31 зверобоев (*Hypericum*) повторяется та же закономерность. В частности, степной зверобой имеет приблизительно в два раза большую длину жилок, чем теневой лесной. Но общий уровень длины жилок у исследованных видов зверобоя оказался очень высоким, так что даже теневой лесной его вид в этом отношении не уступает степным видам из других родов.

Надо думать, сравниваемые в таблице виды зверобоя принесли очень высокий общий уровень длины жилок из своей предшествующей эволюционной истории.

До сих пор мы сравнивали между собой различные виды растений—теневые лесные и с солнечных сухих местообитаний. Но теперь мы снова подходим к положению, на которое я прошу обратить читателя особенное внимание, так как оно имеет большое принципиальное значение в моих рассуждениях и выводах.

<sup>57</sup> Основная работа В. Р. Заленского: Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений. Киев, 1904. Новейшую сводку дает работа Э. Ф. Келлер: Длина жилок и число устьиц на единицу площади листа как экологический признак. Сб. «Растение и среда». Изд. АН СССР, М.—Л., 1940.

Различия того же характера и порядка, как у различных видов — теневого и солнечного, можно наблюдать на одном и том же растении в его теневых и световых — солнечных — листьях, которые образуются у этого растения как результат его реакции на соответствующие условия среды.

Классическим примером в этом отношении является бук. Буковые леса принадлежат к наиболее тенистым. Листья одного и того же дерева бука с его обширной кроной могут оказаться в резко различных условиях освещения на свету (в верхней части кроны) и в глубокой тени. В результате у бука развились высокая пластичность в отношении строения листьев. Световые и теневые листья этой древесной породы на одном дереве обнаруживают сильные отличия того же характера и порядка, как у различных видов — теневых и солнечных.

Конечно, различиям в строении у световых и теневых листьев бука соответствуют также отличия в их жизненных процессах. Теневые листья слабее дышат и ассимилируют и меньше испаряют воды, чем световые.<sup>58</sup>

Отличия у световых и теневых листьев бука возникают под воздействием условий среды повторно на одном и том же растении. Отличия эти достигают большой силы и идут в том же направлении, как отличия у двух различных видов — светового и теневого.

Очень важно отметить также интересную закономерность в той реакции бука на условия среды, которая обнаруживается в его световых и теневых листьях. Оказывается, что тип строения листа — световой или теневой — определяется уже в эмбриональных (зародышевых) тканях почек в зависимости от того, в каких условиях освещения находились почки в предшествующем году.

**Отношение теневых растений к затенению.** Можно было бы думать, что растения, характерные для наиболее затененных частей леса, обладают лишь очень высокой теневыносливостью. Однако и в данном случае понятие выносливости оказывается очень бедным по содержанию и не охватывает всего богатства явлений природы. Опыты Комба и некоторых других исследователей выяснили, что известная степень затенения действует на теневые лесные растения благоприятно, необходима им для их нормального развития и роста. Ранее отмечалось также, что типично теневые растения в нижнем травянистом ярусе леса даже в условиях значительного затенения имеют положительный суточный баланс органического вещества. Ассимиляция углерода у этих растений в таких условиях идет с достаточной интенсивностью, а дыхание совершается относительно слабо.

**Распространение мхов.** По сравнению с пашами северными хвойными, сосновыми и еловыми лесами, распространение мхов в дубравах очень ограниченное. В хвойных лесах мхи нередко образуют сплошные ковры, одевающие почву. А в дубравах мхи на почве почти отсутствуют. Они не в состоянии бороться здесь с погребающим их покровом листвы, которая каждый год в большей массе ложится на почву при окончании теплого периода. Поэтому мхи в дубравах приурочиваются к таким местам, на которых не задерживаются опадающие листья. Мхами нередко обильно обрастают стволы деревьев в нижней части, где поверхность стволов сильно разрушается, затем крутые стени лесных оврагов. Мхи поселяются также высоко на ветвях деревьев. Именно для таких условий характерны некоторые виды из родов *Orthotrichum*, которые растут здесь миниатюрными дерновинками.

<sup>58</sup> О дыхании и ассимиляции у световых и теневых листьев бука см. R. Bousen-Jensen. Die Stoffproduktion der Pflanzen. 1932. S. 29.

Летом в степных дубравах эти дерновинки нередко подвергаются значительному высыханию, а зимой — сильному морозу. Более полной жизнью они живут сравнительно короткими периодами, когда их смачивают дожди или тающий снег, даже зимой при оттепелях. Очень своеобразны и характерны условия вегетации мхов на стволах деревьев рапией весной. Стволы деревьев нагреваются солнцем, отчего вокруг них образуются в снегу воронки. Мхи пропитываются талой снежевой водой и вегетируют в непосредственной близости со снегом. То же, вероятно, бывает со мхами во время сильных оттепелей зимой.

У мхов протоплазма очень вынослива к высыханию и действию морозов. Но все же эта группа растений в своих приспособлениях к сухопутной жизни, к тому, чтобы осваивать и использовать условия сухопутной среды, стоит еще на очень примитивной ступени эволюции.

Прошел дождь, намочил дерновинки мха, и они усиленно вегетируют, но долго удерживать воду при сухой погоде не могут, и потому, когда эта погода наступает, скоро замирают, впадая в состояние «спа».

Способность протоплазмы выносить высыхание и большие морозы, способность дерновинок мха сразу налету впитывать воду и очень быстро переходить из состояния «спа» к интенсивной жизнедеятельности — такие существенные особенности в приспособлениях к среде у мхов.

**Условия опыления в дубовом лесу.** Позднее распускание листьев у дуба благоприятствует еще другому важному явлению в жизни леса — ветровому опылению. Многие наши лиственные древесные породы и кустарники опыляются при помощи ветра и в связи с этим цветут одновременно с распусканьем листьев или до этого. К первой группе относятся осина, орешник, ольха, виды вяза (*Ulmus*), ко второй — береза, дуб. Лес в это время еще сравнительно легко проникаем для пыльцы, переносимой ветром, и следовательно, меньше ее пропадает по-нарасы.

Благоприятно для ветрового опыления также большое однообразие древостоя наших северных лесов, в которых обыкновенно преобладает одна древесная порода. Таковы дубравы, березняки, осинники, ольшанники или, из хвойных лесов, сосняки, ельники.

Экземпляры одной породы растут при этом рядом, и путь для пыльцы между ними короток.

Но все-таки очень много пыльцы пропадает зря, и она должна образовываться у ветроопыляемых растений в чрезвычайно больших количествах. Так, в одной сережке орешника было определено 4 миллиона пылинок.

Я не могу вдаваться здесь в подробное рассмотрение приспособлений, которые существуют у отдельных растений дубового леса для перекрестного опыления их цветов при помощи насекомых. Это отвлекло бы нас сильно в сторону. Но коротко коснусь здесь только двух примеров из указанной области.

Копытень (*Asarum europaeum*) весной образует цветы, которые остаются незаметными, так как спрятаны под сухими листьями дуба на почве. Опыление цветов производится маленькими мухами. В первой — женской — стадии цветок открыт для доступа в его полость только через узкие щели между тремя загнутыми внутрь листочками околоцветника. Заползая в цветок через эти щели, мушки встречают на своем пути рыльца, и если раньше уже успели побывать в другом цветке копытня, то оставляют на рыльце принесенную на своем теле пыльцу.

Выйти из цветка для мушек бывает несколько затруднительно, пока не наступает вторая — мужская — стадия цветка. Тогда в нем созревают

тычинки. Мушки пачкаются в их пыльце. Листочки околоцветника отгибаются книзу, открывая мушкам свободный выход из цветка.

Медуница (*Pulmonaria officinalis*), подобно первоцвету (*Primula officinalis*), имеет в своих цветах приспособление для их перекрестного опыления при помощи насекомых, которое носит название гетеростилии. На этом приспособлении я здесь не останавливаюсь, потому что оно часто описывается в учебниках. Я хочу коснуться другого явления.

Венчики цветов у медуницы в молодом возрасте имеют розово-красную окраску, а позднее, перед своим опылением, делаются сине-фиолетовыми и синими. Эта смена окраски рассматривалась как приспособление для более продуктивного использования насекомых в интересах перекрестного опыления цветов. Были указания на то, что некоторые насекомые — пчелы, шмели — более охотно посещают розово-красные цветы, которые богаты медом и нуждаются в опылении.

Недавно было выдвинуто интересное объяснение такого поведения насекомых. Оказывается, что старые синие и сине-фиолетовые венчики очень слабо держатся в цветах и легко опадают. Наблюдатель картино описывает, как был озадачен шмель, уцепившийся за такой венчик и тотчас же вместе с ним свалившийся на землю. Экспериментально установлено, что шмели различают краски. И возможно, что они приучаются действительно посещать у медуницы только ее розово-красные цветы.

**Распространение плодов и семян.** У растений дубового леса распространение плодов и семян имеет характерную связь с ярусами лесной растительности.

Из древесных пород и крупных кустарников верхних ярусов леса многие пользуются для этого ветром. Плоды и семена при этом бывают снабжены парашютами в виде летучек из волосков (семена осины) или крыльев (семена березы, видов вязов, кленов, лины).

В средних ярусах леса, у кустарников, плоды часто рассчитаны на распространение птицами и представляют собой ягоды, костянки или сходные с ними в биологическом отношении образования с сочными, мясистыми частями. Сюда относятся черемуха, рябина, калина, дерен, виды крушины, бересклет, шиповник.

Наконец, внизу, под пологом дубового леса, в ярусе травянистой растительности, роль ветра для распространения плодов и семян очень ограничена, так как движение воздуха здесь сильно ослаблено и встречает на своем пути много препятствий. Птицы в этом отношении имеют известное значение в ярусе травянистой растительности. В его составе находятся ландыш, виды купены (*Polygonatum*), вороний глаз (*Paris quadrifolia*), воронец (*Actaea spicata*), плоды которых — ягоды — и рассчитаны на распространение птицами. Но в этом ярусе для распространения семян есть и другая большая сила — многочисленная и деятельная армия лесных муравьев.

Семена или, иногда, плоды или плодики у ряда лесных трав снабжены сочным придатком, который богат маслом и потому называется масляным телом. Масляное тело служит для угощения муравьев. Муравьи поедают этот придаток и из-за него охотятся за семенами и растаскивают их, а само семя бывает защищено от поедания броней из жесткой гладкой оболочки. При помощи муравьев распространяют свои семена пролеска, или подснежник, виды хохлаток, фиалок, копытень, петров крест, свои плодики — медуница. У пролески плоды завязываются на довольно высоких цветочных стеблях — стрелках, но ко времени созревания плодов стрелки становятся слабыми, ложатся на землю, куда высыпаются

семена. Растение как бы выкладывает их на поверхность земли для муравьев.

Раньше мы рассматривали отличия у теневых лесных и солнечных степенных видов из одного рода в строении их листьев. Но у этих видов есть также характерные отличия в способах опыления и распространения плодов и семян. Ульбрих сопоставляет по способу распространения плодов два вида из одного рода ветреницы (*Anemone*).<sup>59</sup> Они оба встречаются и у нас, причем *A. nemorosa* L. характерна для елового леса, а *An. silvestris* L.— для луговых степей.

*Anemone nemorosa* L.

Плодики

распространяются только муравьями; сидят на короткой толстой ножке, которая служит масляным телом

Цветоножки

ко времени плодоношения поникают; слабоодревесневые, не удлиненные

Листья

под цветком после цветения сильно увеличиваются

Созревание плодов

апреле — мае

*Anemone silvestris* L.

Плодики

распространяются ветром; без масляного тела, но с длинными шерстистыми волосками

Цветоножки

ко времени плодоношения торчат вверх; сильноодревесневые, очень удлиненные

Листья

под цветком после цветения не увеличиваются

Созревание плодов

в июле — августе . . . . .

Этот пример показывает, что, казалось бы, даже сравнительно узкое приспособление — в данном случае к распространению плодов — охватывает целую систему признаков. У ветреницы, плодики которой распространяются ветром, цветочные стебли образуют в себе больше грубых механических элементов, торчат при плодоношении вверх и жестки. А у ветреницы, плодики которой распространяются муравьями, эти стебли с плодами оказываются нежными, слабыми и поникают к земле.

Можно было бы привести еще много фитоценозов, как дубовый лес,— со столь же или еще более сложными отношениями растений между собой и с животными и у всего этого живого мирка с окружающей природной средой.

Я, можно сказать, едва приоткрыл картину этих отношений в дубовом лесу. Но, как мне кажется, уже в таком виде эта картина может служить конкретной иллюстрацией к замечательному положению Энгельса:

«Взаимодействие мертвых тел природы включает гармонию и коллизию; взаимодействие живых существ включает сознательное и бессознательное сотрудничество, а также сознательную и бессознательную борьбу».<sup>60</sup>

Такие, казалось бы, далекие друг от друга организмы, как бактерии и дуб, взаимно содействуют друг другу в своем углеродном питании. Дубовые орехотворки в своей эволюции приспособились к дубу и годич-

<sup>59</sup> E. Ulbrich. Biologie der Früchte und Samen (Karposbiologie). 1928, S. 102.

<sup>60</sup> Ф. Энгельс. Диалектика природы. 1941, стр. 251.

ному циклу его развития, так что дуб обеспечивает их собственное развитие.

Дубовые леса возникали и развивались, наступали и отступали, перерабатывались в другие леса в постоянном закономерном движении — преобразовании.

Дубовые леса проходили свою эволюционную историю как частица в общей эволюции растительности земного шара. И растительность дубового леса в своих реакциях — приспособлениях дает много нитей для выяснения того, как на основе эколого-физиологической переработки возникали системы соответствующих приспособлений у различных типов характерных лесных растений.

---

## Глава IX

### КРАТКИЙ ОБЗОР СОДЕРЖАНИЯ

В СССР во время войны, несмотря на вызванные ею большие трудности, теоретическая научная работа не останавливалась, продолжался рост многочисленной научной молодежи. Я сам часто помогал молодым советским ученым быстрее осуществить защиту своих диссертаций на степень кандидата и доктора наук. Ведь рост научных кадров поднимал качество научной работы на помощь советскому фронту и тылу. А те из научных работников, которые подлежали призыву в Красную Армию, после защиты своих диссертаций шли на фронт с еще большим подъемом. И я лично во время войны не прекращал ранее начатой мною теоретической научной работы. В 1943 г. я в основном подготовил к печати данную книгу, главное содержание которой представляю сейчас в самом кратком виде в форме тезисов.

1. Разведение растений составляет в нашей стране содержание свободного творческого труда у многих миллионов людей. Поэтому ботаника и, в частности, ботаническая теория как одна из основ растениеводства, приобрела у нас чрезвычайно широкий, можно сказать, общепародный, интерес.

В этой теории ведущей является проблема конкретных путей и способов эволюции растений, закономерностей, которые взаимно связывают у этих живых существ их индивидуальное и эволюционное развитие.

2. В своем труде я стремлюсь подойти к указанной проблеме путем философского обобщения всего своего научно-исследовательского опыта. Нам, биологам, особенно ценную помощь в таком философском обобщении оказывает богатое идеиное наследство, которое оставил Ф. Энгельс в своих сочинениях «Диалектика природы», «Анти-Дюринг» и др.

3. При разрешении вопросов эволюции растений до сих пор превалируют морфологические методы. Генетика того направления, которого придерживаются почти все заграничные ученыe и немало советских ученыx, не представляет в этом отношении исключения. Хотя она относится к наукам экспериментальным, но существование ее сводится к поискам формального, морфологического соответствия между нарушениями в хромосомах и изменениями во внешних признаках и свойствах растений.

Между тем, проблема эволюции растений есть, прежде всего, проблема эколого-физиологическая. Поэтому при разработке проблемы эволюции растений надо в гораздо большей степени, чем это было до сих пор, использовать явления и методы эколого-физиологические. Отсюда вовсе не следует отрицание значения морфологических признаков и методов. Но уже наступила пора, когда вопрос о том, как происходила эволюция

надо теснее связать с вопросом, по чём у она происходила. Ведь именно только в тесной взаимной связи оба эти вопроса — как и почему — в проблеме эволюции могут находить себе правильное разрешение.

### Особенности питания и приспособление растений к среде

4. В учебниках ботаники передко доказывается, что между растительным и животным миром нет никакого принципиального отличия. Растения и животные развились на земле из одного общего корня. Но их эволюция пошла по двум принципиально различным путям. Для растений характерны свои особенности питания, и именно они в основном определили качественно особенный путь всей эволюции растений. Эти особенности заключаются в том, что растения сами способны приготавливать для себя органическую пищу за счет углекислого газа, воды и других минеральных веществ, широко распространенных в природе.

Для этого процесса растения используют при помощи зеленого вещества — хлорофилла такой огромный, широко доступный источник энергии на земле, как солнечный свет. Растения накапливают в образуемых ими органических веществах — в скрытом состоянии — большие запасы солнечной энергии. Говоря образно, можно сказать, что зеленые растения — это те ворота, через которые энергия солнца широким потоком влиивается в мир живых существ и обеспечивает источником энергии всю совокупность жизненных явлений на нашей планете.

На этом основывается космическая роль растений, над выяснением и пропагандой которой так плодотворно работал наш выдающийся русский ученый К. А. Тимирязев. Сначала эта космическая роль возрастила только как результат стихийного процесса эволюции растений. Позднее увеличение этой роли стало делом человечества, и теперь она достигает своего высокого подъема в труде наших колхозников-стахановцев.

Колхозники-стахановцы все больше становятся инженерами солнца и зеленых растений.

5. Минеральная пища растений находится в окружающей их среде в сильно распыленном, раздробленном виде. Кроме того, растениям необходимо иметь относительно большую наружную поверхность для поглощения солнечной энергии. Эти особенности питания у растений привели их в процессе эволюции к прикрепленному образу жизни и сильному развитию наружной поверхности, через которую идут интенсивные процессы, необходимые для жизни: поглощаются из окружающей среды необходимая минеральная пища и солнечная энергия. Все это вело к тому, что у растений образовались с окружающей средой чрезвычайно тесные, интимные отношения.

Но эта среда находится в состоянии вечного движения, изменения преобразования. Сменяются дни и ночи, времена года — каждый раз на новой основе. Происходят медленные изменения климата и почв, Изменяются отношения между растениями и у растений с животными. Сами растения, даже оставаясь на месте, все время меняют и изменяют условия своего существования.

В соответствии с такой меняющейся средой и растения в своем индивидуальном развитии дают картину постоянной смены, отмирания и новообразования тканей и органов.

Отсюда вытекают два положения большой принципиальной важности.. Они приводятся далее, в 6-м и 7-м тезисах. Эти положения помогают нам понять, почему растения достигли такой большой гибкости и разнообразия в своих приспособлениях к движущейся, меняющейся среде.

6. Гегель писал:... «процесс расчленения и самосохранения растительного субъекта есть выход из себя и распадение на ряд индивидуальностей, для которых единый целый индивидуум является скорее лишь почвой, чем субъективным единством членов: часть — почка, ветвь и т. д.— является вместе с тем целым растением».

Как я уже указывал, согласно Энгельсу, понятие и н д и в и д превратилось в совершенно относительное. При этом Энгельс в качестве примера приводит к о р м у с (так в ботанике называют тело высших растений в виде побегов, расчлененных на стебли и листья).

Тимирязев отмечает, что в распространенном представлении дерево является особью, размножающейся своими семенами, на самом же деле — это сложный организм, и отдельные побеги его — особи последовательных поколений.

Относительность индивидуума получила себе яркое подтверждение и развитие в теории циклического старения растений Н. П. Кренке.

Относительность индивидуума обеспечивает растениям большую гибкость приспособления к меняющейся среде. Если перенести растения в резко новые для него условия существования, то оно часто реагирует на это отмиранием старых и образованием новых побегов — индивидуумов вторичного порядка, которые в молодом возрасте легче приспособляются к новым условиям.

Относительность индивидуума обеспечила сильное развитие и распространение вегетативного размножения даже у наиболее высоко организованных, покрытосеменных растений.

Относительность индивидуума побуждает по-новому поставить проблему биогенетического закона для растительного мира, распространить этот закон на всю смену побегов — индивидуумов подчиненного порядка в течение индивидуального развития растения. В частности, на этом пути в явлениях метаморфозы можно находить отражение истории происхождения тех или иных органов и форм, колючек у барбариса, цельных цельнокрайних пронзенных листьев у *Lepidium perfoliatum*, и великое множество других. Учение о метаморфозе входит, таким образом, более полноценно, как органическая составная часть в эволюционную теорию.

7. Второй результат крупного принципиального значения заключается в следующем. Растению определенная смена условий среды стала необходимой, чтобы совершить свой полный жизненный цикл от семени до семени.

При этом соответствующие отношения отнюдь нельзя сводить просто к подчинению среде. Растения т р е б у ю т определенных условий среды и используют эти условия для своего нормального развития и надлежащей жизнестойкости даже тогда, когда эти условия вообще для растительной жизни считаются резко неблагоприятными.

8. Вообще, предыдущие мои тезисы ставят задачу перевести на новую, высокодинамическую основу все учение о приспособлениях в растительном мире с соответствующими научными отраслями и разделами: экологии растений, эволюционной теории и др. В частности, на место старой, в значительной мере статической, экологии надо создавать новую экологию — динамическую.

В проблеме приспособлений мы не можем по установившемуся шаблону ограничивать своего внимания тем, как растения выносят различные неблагоприятные условия своей среды или как растения «защищаются» от этих условий. Необходимо выяснить, как растения исполь-зуют целые сочетания условий своего существования — и неблагоприятные, и благоприятные. В отношении таких благоприятных соче-

таний особенный интерес представляют, например, пустыни, где растениям приходится эти благоприятные сочетания использовать с особенной быстротой и интенсивностью, так как они делятся там лишь относительно короткое время.

Растения на разных стадиях своего развития предъявляют разные требования к условиям своего существования и, в зависимости от этого, сама их приспособительная система глубоко перестраивается. Всякая приспособленность у живых существ имеет временный, относительный характер, потому что и среда, и сам организм меняются. У живых существ в самой их организации и в их отношениях со средой возникают все новые противоречия и по-новому разрешаются старые.

В результате этого процесса приспособления образуются, совершенствуются и выходят из строя и даже могут превращаться в свою противоположность, делаться вредными, когда они оказываются в чересчур резком противоречии с внутренними и внешними условиями существования организма.

Энгельс видит основную движущую силу эволюции живого мира в борьбе наследственности и приспособления. Это борьба между старыми, наследственно закрепленными в организме приспособлениями и новыми, рождающимися.

Добавлю еще, что каждый приспособительный признак, свойство, явление получают свое подлинное значение только в общей приспособительной системе организма, в тесном взаимодействии с другими его признаками, свойствами, явлениями, и только в исторической эволюционной связи, в зависимости от того, откуда, из какого прошлого и куда, к какому будущему, эволюционирует данный вид или более мелкая систематическая форма растений.

Что касается самого понятия о приспособлениях, то я принимаю его по Энгельсу — как реакцию, оказывающуюся налицо всюду, где есть живая протоплазма.<sup>1</sup>

9. Особый способ питания определил направление и характер приспособлений у растений также в области их полового воспроизведения. В частности, прикрепленный образ жизни оказал свое влияние на преобладание у растений обоеполых цветов и на приспособления для распространения плодов и семян. Органы питания — листья используются вторично при построении органов полового воспроизведения — цветов. Половое воспроизведение у подавляющего большинства растений является необходимым элементом их индивидуального развития. Вместе с тем, половое воспроизведение выходит за пределы их индивидуальной жизни. Это создание нового, более жизнеспособного организма на смену стареющего, это преодоление смерти через создание новой жизни.

По Спенсеру, между вегетативным ростом и половым воспроизведением существуют отношения антагонизма. По моему мнению, здесь нет антагонизма, а есть противоречие, которое не имеет антагонистического характера.

По закону Дарвина, без полноценного полового воспроизведения при помощи скрещивания ни одно органическое существо не может сохраняться в течение бесконечного ряда поколений и вступает раньше или позже на путь вырождения и вымирания.

Противоположность между вегетативным ростом и образованием органов полового воспроизведения выражается в разных требованиях

<sup>1</sup> Ф. Энгельс. Анти-Дюринг. 1938, стр. 369.

к окружающим условиям и в глубоких переломах индивидуального развития.

У так называемых монокарпных растений за цветением и плодоношением наступает смерть индивидуума. Но и у поликарпных растений с цветением и плодоношением часто бывает связана смерть соответствующего побега — индивидуума второго и последующих порядков. С другой стороны, по наблюдениям Э. Ф. Келлер, начало образования цветов может вызывать большое усиление вегетативного роста. Да и само половое воспроизведение предполагает накопление некоторого количества органической пищи в предшествующей вегетативной жизни.

## Особенности питания растений и некоторые важные направления их эволюции

10. Подходя к проблеме эволюции растений с точки зрения особенностей их питания, нельзя не остановиться на вопросе об азоте. Без азота невозможно образование белковых веществ, а, по Энгельсу, жизнь есть способ существования белковых тел.

Проблема азота также была решена природой растений, но решение этой проблемы пошло по другому пути: вовлечение новых количеств азота в живую материю за счет неисчерпаемых его источников в виде свободного азота атмосферы до сих пор основывается на деятельности бактерий. Между тем, несомненно, что вся интересующая нас крупная комплексная биологическая проблема — использования солнечной энергии и получения органогенов (углерода и азота) — была решена в наиболее простом своем виде уже в чрезвычайно отдаленной геологической древности, в доклеточный период развития жизни на земле. Эта проблема была решена в первоначальных древних фитоценозах — синезеленых водорослей и азотусвояющих бактерий. При этом синезеленные водоросли усваивали солнечную энергию и углерод и строили углеводы, а азотусвояющие бактерии переводили свободный азот атмосферы в связанное состояние, снабжая этим связанным азотом синезеленые водоросли и получая от них углеводы.

И сейчас в качестве первых пионеров растительности на продуктах выветривания горных пород сильное развитие получают синезеленые водоросли, по всей вероятности вместе с азотусвояющими бактериями. Так было, например, на острове, где растительность была уничтожена вулканом Krakatau, или (по Молину) в Японии на вулканических отложениях, где из синезеленных водорослей образуются целые пласти площадью до 1000 кв. м и толщиной до 60 см.

В 1941 г., в связи с требованиями Великой Отечественной войны, передо мною и коллективом моих научных сотрудников всталась задача об использовании значительных запасов селитроносных земель, имеющихся в Туркмении. И тогда у меня возник вопрос о том, представляет ли круговорот азота в условиях резко пустынного климата Туркменской ССР замкнутый или почти замкнутый круг, или же здесь вовлекаются в живую материю, а потом и в образование селитроносных земель, новые значительные количества свободного азота из атмосферы. Путь к выяснению этого вопроса мне помогли найти приведенные соображения из области эволюционной теории.

Я уже давно при своих исследованиях в полупустынях и пустынях нашей страны установил чрезвычайно широкое распространение на поверхности характерных для их почв налетов, пленок и корочек синезе-

ленных водорослей. В этом явлении я вижу отголосок чрезвычайно отдаленной геологической древности, можно сказать самой зари развития растительной жизни на земле, когда вся суша в отношении растительной жизни представляла собой своего рода пустыню. И на поверхности этой пустыни в качестве первых пионеров растительности развивались налеты, пленки и корочки может быть целые напластования синезеленых водорослей в соединении с азотусвояющими бактериями.

Поэтому я решил произвести исследование, поставленное иначе, чем принятые в микробиологии чистые культуры. Я взял образцы с поверхности почв там, где в природе наблюдалось хорошее развитие синезеленых водорослей. Отсеял эти почвенные образцы от более грубых растительных остатков и насыпал их в широкие плоские глиняные чашки. Здесь эти почвенные образцы постоянно поддерживались в сыром состоянии при помощи дистиллированной воды. Чашки сверху были закрыты стеклами. На почве в чашках развился обильный налет синезеленых водорослей.

За месяц такого опыта содержание азота в почвенных образцах увеличивалось в 2—2.5 раза. При пересчете на гектар это давало прибыль связанныго азота, которая соответствовала количеству навоза от 10 до 31.5 и даже до 41 т. Но 20—30 т на гектар — это, по Д. Н. Прянишникову, немалая доза навозного удобрения.

В моих опытах процесс шел в оранжерее, в летнее время, когда в Туркмении была очень сильная жара. Поэтому переносить результаты моих опытов на природу можно только с большими ограничениями. Но процесс шел с такой интенсивностью, что возникала мысль, нельзя ли получать органический азот из свободного азота атмосферы биологическим методом, при помощи биокатализа.

Позднее, летом 1943 г., я повторил тот же опыт в условиях Москвы, при значительно более низком общем уровне температуры. Она колебалась в своих крайних пределах от 9°.5 до 33°C. Развитие пленок синезеленых водорослей на почве шло более медленно. И потому опыт мой в Москве продолжался три месяца вместо одного в Ашхабаде. Но результат оказался тот же: количество связанныго азота увеличилось в почве в два раза.

Поверхность почв в полупустынях и пустынях деятельна в отношении усвоения атмосферного азота только ограниченное время в году, когда на этой поверхности имеются соответствующие благоприятные сочетания температуры и влажности. Но зато общая площадь этих полупустынь и пустынь в СССР составляет многие миллионы гектаров. И потому общее обогащение этих почв связанным азотом должно быть значительным.

Подчеркиваю, что соответствующий процесс идет, по моему мнению, именно благодаря определенным сочетаниям — фитоценозам синезеленых водорослей и бактерий, и эти фитоценозы представляют наследие очень отдаленной геологической древности, когда вся суша в отношении растительности была еще пустыней.

Надо отметить, что в Сахаре французские исследователи обнаружили на поверхности почв и выветрелых геологических продуктов богатую флору низших растений, причем даже в крайних пустынных условиях были найдены азотусвояющие и нитрифицирующие бактерии. Но опытов с усвоением атмосферного азота Киллиан и Фехер (Ch. Killian u. D. Fehér) не ставили.

Нельзя сомневаться, что и в пустынях Сахары усвоение такого же характера, через фитоценозы низших растений, в общем немалое.

В Москве летом 1943 г. я произвел еще следующий опыт. В стеклянном вегетационном сосуде был приготовлен раствор питательных солей, которые содержали в себе все необходимые минеральные элементы для питания растения, кроме азота. В раствор были брошены сухие пленки синезеленых водорослей, взятые с поверхности почвы в цветочных горшках, где культивировались высшие растения при обильном поливе. Сосуд с раствором был после этого поставлен на свету на балконе и сверху закрыт стеклом. В растворе получилось значительное развитие синезеленых водорослей. Примерно через три месяца оказалось, что содержание органического азота в сосуде увеличилось в 3 раза по сравнению с тем, которое было внесено вместе с этими водорослями при начале опыта.

Нет сомнения, что в водных бассейнах может происходить значительное усвоение свободного азота из атмосферы при посредстве фитоценоза синезеленых водорослей и азотусвояющих бактерий. И этот процесс накопления органического азота за счет атмосферного можно очень усиливать, вводя в водный бассейн некоторые минеральные удобрения, например фосфорные. На плантациях риса, которые длительно затапливаются водой, вероятно, может происходить значительное обогащение почвы азотом посредством упомянутых фитоценозов — синезеленых водорослей и азотусвояющих бактерий. Помогая усиленному развитию таких фитоценозов в озерах, можно, вероятно, увеличивать их рыбную продукцию. И в учении об удобрениях, может быть, придется развить главу об удобрении озер.

11. Исходя из особенностей питания и обусловленных ими особенностей эволюции, я считаю возможным различать три главных царства природы.

Эти три царства: животные, растения, доклеточные существа (синезеленые водоросли, бактерии, вирусы и др.).

В царстве растений и животных эволюция в общем пошла по пути усложнения и усовершенствования их организации, а бактерии эволюционировали в сторону огромного разнообразия явлений биокатализа, причем их организация осталась относительно простой.

Бактерии эволюционировали в основном как промежуточные посредники в обмене веществ между растениями и животными и, частично, как их паразиты.

12. Рассматривая процесс эволюции растительного мира с наиболее широкой общей точки зрения, мы приходим к следующему выводу.

Эта эволюция шла по пути все более полного и совершенного освоения растениями минеральных ресурсов своей среды.

Большие трудности в освоении сухопутной среды привели и к более сложной и высокой организации растений. Это разбирается на примере покрытосеменных растений.

13. Дарвин писал, что взаимные отношения между организмами являются самыми важными из всех отношений. И эволюция растений происходила, как правило, в фитоценозах или, еще шире, в биоценозах. В соответствии с этим я рассматриваю взаимоотношения растений в двух крупных фитоценозах: тропические дождевые леса-гилеи и наши степные дубравы.

В отношении фитоценозов я ввожу понятия об их биологической проницаемости и насыщенности.

Тропические дождевые леса отличаются наибольшей биологической проницаемостью и, вместе с тем, насыщенностью. Дарвин указывал, что наибольшая сумма жизни осуществляется при наибольшем разнообразии строения.

Это замечание особенно ярко оправдывается в тропических лесах. В частности, например, здесь богатого развития достигают такие оригинальные типы растений, как лианы и эпифиты.

На этих типах ясно обнаруживается также, что к понятию прогресса в эволюции растений надо подходить диалектически.

Кроме того, надо иметь в виду следующее. В отношении всего фитоценоза тропических дождевых лесов образование в нем лиан и эпифитов было прогрессом, так как благодаря им этот фитоценоз более полно использует материальные ресурсы своей среды, но сами лианы и эпифиты пошли по пути одностороннего развития и потому носят на себе явные признаки регресса, по Энгельсу.

14. Эволюция растений в значительной степени происходила по пути обогащения и усложнения, большей дифференцировки и специализации немногих более простых приспособительных реакций, которые возникли уже у первоначальных живых существ в глубокой геологической древности. В качестве примера таких реакций можно привести движение и рост к свету или от света.

Эволюция растений прошла огромный путь усложнения и усовершенствования их организации от доклеточных существ к одноклеточным и, потом, многоклеточным и специализации тканей и органов на каждом из этих этапов. И в основе всего этого пути лежит соответствующее преобразование: усложнение, усовершенствование и специализация упомянутых немногих древних более простых приспособительных реакций. В этих древних реакциях надо искать объяснения таких закономерностей крупного порядка, как, например, повторение морфологических форм на всех ступенях развития, на что указывал Энгельс, и параллельная изменчивость в различных рядах эволюции, что отметил Дарвин.

#### **Индивидуальное развитие — основной источник наследственных изменений, на которых строится эволюция**

15. В индивидуальном развитии растений находит свое отражение их прошлая эволюционная история. Но нас сейчас интересует, как из индивидуального развития растений вытекает их дальнейшая эволюция. Другими словами — не прошлое, а будущее эволюции.

Я признаю, что эволюция в основном строится на тех изменениях, которые возникают в индивидуальном развитии растений как закономерные реакции приспособления к изменившимся условиям среды и внутренним соотношениям.

16. Условия среды оказывают на растения одновременно и отбирающее, и преобразующее действие, вызывая у них те или иные приспособительные реакции. Следовательно, естественный отбор никак нельзя отрывать от изменчивости у растений. При этом мы вовсе не признаем, подобно Ламарку, изначального стремления живой природы к прогрессу. Мы утверждаем только, что одновременное отбирающее и преобразующее действие условий существования сопровождало всю эволюцию растений в природе от колыбели этой эволюции до высших ее ступеней.

И это вполне согласуется с глубоким замечанием Дарвина: «В одном только смысле жизненные условия, можно сказать, не только вызывают изменчивость, прямо или косвенно, но и включают естественный отбор; это в том именно смысле, что эти условия определяют, выживет ли та или другая разновидность».

17. Очень существенным в своих построениях я считаю следующее положение, которое было мною высказано еще в 1923 г.

Сначала под влиянием изменившейся среды растение отвечает на это реакциями приспособлений, которые представляют собой изменения ненаследственные, но затем, при достаточном напряжении действующих внешних факторов в том же направлении, эти ненаследственные изменения раньше или позднее скачком переходят в наследственные.

Наследственная природа живых существ представляет собой целостную систему. И этот переход совершается только тогда, когда в результате перенапряжения происходит известная перестройка и преобразование всей системы. В указанных условиях и способе перехода ненаследственных изменений в наследственные, по моему мнению, отражается та борьба наследственности и приспособления, которую Энгельс считает диалектической основой эволюционного процесса.

При этом отнюдь не смазываются качественные различия между ненаследственными и наследственными изменениями в общем диалектическом процессе эволюции. А только утверждается, что между обоими этими видами изменчивости существует в организме глубокая взаимная коррелятивная связь.

В моем 17-м тезисе есть еще значительный элемент предположения. Однако в пользу его свидетельствуют большие пласти фактов и существенные теоретические соображения, которые можно свести в следующие главные группы:

1) Есть подавляющая масса фактов о том, что ненаследственные и наследственные изменения идут в одном направлении и часто по внешности неотличимы. Совершенно невероятно, чтобы между ненаследственными и наследственными изменениями в одном живом существе не было взаимной зависимости и перехода друг в друга.

2) Давно установлено множество случаев, когда, по мере перехода наблюдателя от одного местообитания к другому, один вид как бы на глазах превращается в другой, ему близкий. Такие примеры я привожу из своих личных исследований. Н. В. Цингер на растениях из рода подорожника (*Plantago*) наблюдал, что одно и то же растение в два соседние годы имело форму двух различных видов, описанных систематиками (рис. 7).

3) Еще не было, да и не может быть, такого случая, чтобы новый вид возник в природе на основе какой-либо вредной мутации. Напротив, известно немало примеров, когда под непосредственным воздействием условий существования в опытах возникали формы растений, которые, с точки зрения систематики, соответствуют отдельным видам и, действительно, в природе описывались как таковые (так было в опытах французского ученого Боннье, чешского — Кражана, американского — Клеменца; к этому же привели и наблюдения замечательного русского дарвиниста Цингера).

4) В индивидуальном развитии растений мы часто наблюдаем смену признаков и свойств, соответствующих видовым и даже родовым отличиям. Примеры: резко различные типы цветов в корзинках у сложноцветных и плодов и семян у некоторых видов лебеды (*Atriplex*), световые и тепловые листья у букса, плавающие и подводные листья у водяного лютика, питание только за счет грибов в микоризах, а также при помощи фотосинтеза у некоторых орхидей, и великое множество других.

5) Возможность унаследования так называемых приобретенных свойств я считаю доказанным прямыми опытами Т. Д. Лысенко и его сотрудников по переделке озимых растений в яровые и обратно. Эти опыты дают новую силу старым исследованиям, подтверждающим унаследование приобретенных признаков, в частности, например, исследованиям Бордажа над

превращением персика и других летнезеленых пород в вечнозеленые в условиях влажных тропиков.

18. В своем труде я попутно разбираю отдельные направления эволюции растений — направления, которые никак не укладываются в рамки формальной генетики и находят себе наилучшее объяснение как процесс эколого-физиологической переработки в свете принимаемых мною установок. Из таких направлений отмечаю здесь следующие:

1) Возникновение альпийских растений в их характерных альпийских особенностях.

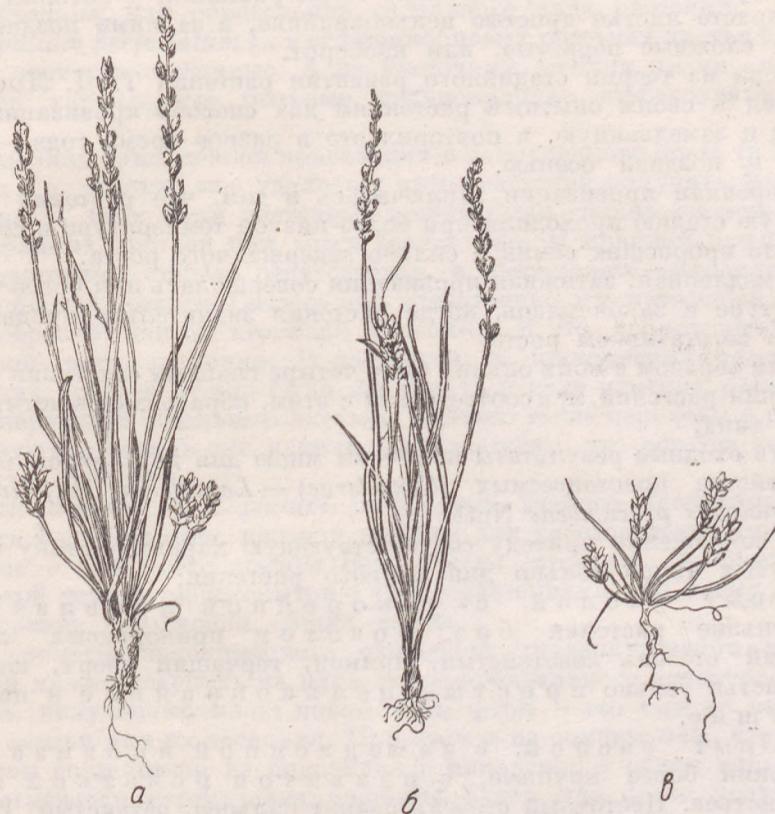


Рис. 7. *Plantago tenuiflora*. На одном растении (а) побеги двух видов: *Plantago tenuiflora* (б) и *Plantago minor* (в) (по Н. В. Цингер).

2) Вторичное приспособление к водному образу жизни у покрытосеменных растений.

3) Образование характерных отличий в строении и форме листьев у степных и теневых лесных видов одного рода.

4) Возникновение лиан и эпифитов в тропических дождевых лесах.

5) Переход летнезеленых в вечнозеленые породы или обратно.

6) Питание через микоризы или грибокорни, которое в различных рядах эволюции растений приводило их к потере зеленой окраски и способности к фотосинтезу.

19. Наконец, я произвел новое экспериментальное исследование для подтверждения руководящих идей своего труда. Я выбрал для этого в индивидуальном развитии растений такое явление, которое уже давно

получило заведомо признанное эволюционное значение в научной литературе.

Именно, молодой возраст у растений имеет свои морфологические особенности по сравнению с более старым. Например, в молодом возрасте у какого-либо вида растений листья могут быть простыми цельнокрайними, а позднее они сменяются листьями сложными перистыми. А у других видов, близко родственных первому, мы находим листья, соответствующие только какому-либо одному его возрасту.

Я выбрал для своих опытов растения типа весенних эфемеров из пустынь Туркмении, и выбрал именно такие растения, у которых в молодом возрасте листья простые цельнокрайние, а за ними позднее появляются сложные перистые, или параборот.

Исходя из теории стадийного развития растений Т. Д. Лысенко, я применил к своим опытным растениям два способа яровизации: ускоренную и замедленную, и повторил это в разное время года — ранней весной и поздней осенью.

Ускоренная яровизация заключалась в том, что растения соответствующую стадию проходили при более низкой температуре в состоянии еще мало проросших семян и сильно задержанного роста.

А замедленная, затяжная яровизация совершилась при более высокой температуре и закончилась, когда растения значительно продвинулись в своем вегетативном росте.

Таким образом в моих опытах было четыре главных сочетания условий воспитания растений, и, в соответствии с этим, образовалось четыре главных их типа.

Очень сходные результаты получены мною для двух видов растений из семейства крестоцветных (*Cruciferae*) — *Leptaleum filifolium* DC. и *Hymenolobus procumbens* Nutt.

Для сокращения приведу соответствующую характеристику четырех упомянутых типов только для первого растения:

1. Опыт весной, с ускоренной яровизацией:

Маленькие растения без розеток прикорневых листьев; цветочный стебель неветвистый, прямой, торчащий вверх, короткий; несет листья только простые, цельнокрайние и цветы на верхушке.

2. Опыт весной, с замедленной яровизацией:

Растения более крупные, с развитой розеткой прикорневых листьев. Цветочный стебель развит сильнее, ветвистый. В розетках и на цветочном стебле преобладают сложные перистые листья. Цветы в своем появлении образуют несколько волн.

Первые цветы появляются как будто прямо из розетки прикорневых листьев, словно растение торопится как можно раньше начать цветение и образовать свое семенное потомство. Позднее с развитием стебля появляются цветы на его ветвях первого и последующих порядков, т. е. вторая и следующие волны цветения.

3. Опыт осенью, с ускоренной яровизацией:

С удлиненным сильно ветвистым цветочным стеблем, который несет редко расположенные сложные перистые листья. Цветы на верхушке стебля. Розетка прикорневых листьев не развита.

4. Опыт осенью, с замедленной яровизацией:

Цветочный стебель очень укороченный. Розетка прикорневых листьев развита очень сильно. Все растение несет

большое количество сложных перистых листьев.

Первый и второй тип я находил и в природе в зависимости от времени, когда взошло семя, и того, в каких условиях совершилась яровизация того или иного экземпляра растения. А у *Hymenolobus procumbens* необычайная форма с цельными цельнокрайними листьями выделена во «Флоре СССР» даже в особую разновидность — *integifolia*.

Каждый из описанных мною четырех крайних типов у *Leptaleum filifolium* и, соответственно, у *Hymenolobus procumbens* мог бы при одностороннем длительном влиянии среды в соответствующем направлении стать исходным для образования отдельного вида растений.

У *Lepidium perfoliatum* L. в его прикорневых розетках листья сложные дважды перисторассеченные. А на цветочных стеблях им на смену появляются характерные цельные цельнокрайние стеблеохватывающие листья.

В условиях замедленной яровизации и замедленного роста (в Москве, в летние месяцы) мне удалось у этого растения получить формы нового типа. У этих форм цветочные стебли были сильно укорочены, без цельнокрайних листьев или вовсе безлистные. В крайнем пределе развитый цветочный стебель отсутствовал, и цветоножки выходили прямо из прикорневой розетки. Создавалось впечатление, что цветочный стебель, говоря образно, как бы вгонялся в розетку. И это сопровождалось перестройкой всего растения. В частности, в прикорневых розетках на верхушках листьев можно было наблюдать в виде плоских расширений начало переходов к цельным листьям. Обычно такие переходы в розетках отсутствуют, а теперь они являлись показателем, что розетка готовится перейти к цветению.

Таким образом у *Lepidium perfoliatum* удалось экспериментально получить форму *exscapa*, которая типична для крестоцветных (например, на Алтае — *Chorispora exscapa* Bge, *Parrya exscapa* C. A. Mey).

Из этой группы моих опытов с тремя растениями, по моему мнению, надо сделать следующий общий вывод.

При помощи закономерного изменения индивидуального развития растений можно вступить на путь экспериментального видообразования. Конечно, полученные мною новые типы форм — это еще не виды. Это только источники для их создания. При этом я не сомневаюсь, что при настойчивом воздействии из поколения в поколение в одном направлении соответствующая перестройка растений будет еще более углубляться.

20. Исходя из приведенных ранее тезисов, я считаю необходимым произвести разграничение между способами, которыми идет стихийный творческий процесс эволюции в природе и ведется сознательное творчество человека по созданию новых, улучшенных сортов растений. И. В. Мичурин любил подчеркивать, что человек в своем творчестве не должен быть простым копиистом природы.

Я не могу вдаваться здесь в подробное изложение соответствующих различий.

В творчестве человека мы имеем замечательные методы Мичурина — гибридизацию, отдаленную по систематическому родству и географическому происхождению, и оригинальные мичуринские способы воспитания растений. В творчестве человека началом нового сорта, как правило, служит всего один экземпляр, хотя и полученный часто в своих родителях от соединения двух экземпляров в гибридизации. Но наряду с этим в творчестве человека происходит массовое окультуривание растений благодаря улучшению агротехники и удобрений. Кроме того, один

и тот же вид культурного растения разводится в очень различных природных районах и образует здесь благодаря массовому влиянию различного климата и почв и различных условий хозяйства свои местные сорта.

Но нельзя считать правильной ту точку зрения, согласно которой новый вид в природе рождается от одного-единственного экземпляра. Это, прежде всего, неприменимо к раздельнополым существам. Но и для обеополых существ такая точка зрения отстраняет все огромное значение для видеообразования полового процесса.

В дикой природе видеообразование, как правило, захватывает сразу много или даже нередко великое множество особей, которые перерабатывались под влиянием изменяющейся среды на месте или когда растения, часто целые фитоценозы, проникали в новые области.

Особи одного вида в силу своей наследственной неоднородности и более мелких отличий в условиях существования ведут себя в такой переработке неодинаково — одни отстают, другие опережают.

Половой процесс и гибридизация в широких размерах увеличивают у растительных организмов гибкость в приспособлениях и способность перестраивать свою наследственную природу под воздействием среды.

21. Воздействие среды на растение и самая жизнь растений носят резко выраженный ритмический характер. У растений ритмические явления очень многообразны и, можно сказать, проникают через всю их жизнь. Исходя из особенностей жизненного ритма и индивидуальности у растений, я считаю вероятным, что для переделки их наследственной природы особенно действительным окажется тоже повторное ритмическое наслаждение влияния среды в одном и том же направлении через известные промежутки времени.

22. Я хочу еще отметить, что мой труд представляет собой попытку осветить проблему конкретных путей и способов эволюции растений, исходя из совсем другой идеологической основы, чем это делает генетика преобладающего морфологического направления. Я не отрицаю того обилия фактов, которые накопила эта научная отрасль в отношении хромосом и их нарушений. Я не отрицаю также того соответствия, которое установила эта генетика между нарушениями в хромосомах и признаками организмов, но я не разделяю самоуверенности представителей этой научной отрасли в том, что они уже владеют истиной, раскрывающей им конкретные пути и способы, какими совершилась эволюция. Совсем наоборот.

Эта генетика до сих пор не может сказать ничего членораздельного по такому основному вопросу, как отношение между клеточным ядром и живой протоплазмой.

Э. Вильсон в своей книге «Клетка и ее роль в развитии и наследственности» (1936) пишет о том, что соответствующее понимание физиологических отношений между ядром и протоплазмой и характера связи с процессом конструктивного обмена веществ, роста и восстановления, а также развития наследственных свойств до сих пор отсутствует, и мы поражаемся ограниченности современного уровня знаний в этом отношении. Я не сомневаюсь в том, что все более цепное, накопленное генетикой этого направления, в будущем найдет свое место в теории эволюции. Но пока представители этой генетики блуждают на ложном метафизическом пути, и далеко ушли сами, и нас тянут далеко от настоящего диалектического понимания живого организма и всего движения — преобразования живой материи.

23. В заключение считаю нужным подчеркнуть, что дарвинизм мичуринской школы ведет нас от объяснения эволюции быстрее и

решительнее переходить к тому, чтобы творить эволюцию растений в интересах человека и, вместе с тем, в этом творчестве находить новый, более яркий свет для ее объяснения. В этом направлении блестящие образцы дают нам ведущие ученые мичуринской школы — сам И. В. Мичурин и Т. Д. Лысенко.

И это соответствует положению Карла Маркса: «Философы лишь различным образом объясняли мир, но дело заключается в том, чтобы изменить его».<sup>2</sup>

20 ноября 1943 г.



---

<sup>2</sup> К. М а р к с. Избранные произведения в двух томах, т. 1. 1933, стр. 367.

*Печатается по постановлению  
Редакционно-издательского совета  
Академии Наук СССР*

\*

*Редактор А. А. Шахов  
Технический редактор М. Л. Тимерлин  
Корректор Р. А. Вигдорчик  
Переплет художника М. Э. Малкина*

*РИСО АН СССР № 2436. А—04059. Издат. № 177/к  
Тип. заказ № 195. Подп. к печ. 6/V 1948 г. Формат  
бум. 70×108<sup>1/8</sup>. Печ. л. 13. Уч.-издат. 18,4.  
Тираж 4500. Цена в переплете 18 руб.*

*2-я тип. Издательства Академии Наук СССР  
Москва, Шубинский пер., д. 10*

### О П Е Ч А Т К И

<i>Стр.</i>	<i>Строка</i>	<i>Напечатано</i>	<i>Должно быть</i>
5	6 сн.	марксизка	марксизма
11	1 св.	прозревали	подозревали
11	3 св.	Сеневье	Сенебье
53	6 св.	и у растения	и у растений
83	9 сн.	(На рис. 3 а изображено	(На рис. 3 а и б изо- бражено
105	15 св.	значение Кражана	замечание Кражана
124	5—6 св.	<i>Caes-salpiniaeae,</i>	<i>Caes-alpiniaeae,</i>
128	20 св.	<i>(Allingia esculsa),</i>	<i>(Allingia excelsa),</i>
140	13 св.	, наподобие, кареля,	, наподобие кабеля
151	4 св.	Во	Вот
162	20 сн.	Швейции	Швеции
167	табл. 25	верест	берест
187	табл. 29	<i>Campanula simplex</i> Stev . . . . .	<i>Campanula simplex</i> St . . . . .
198	16 сн.	(по Молину)	(по Молишу)

Акад. Б. А. Келлер. Основы эволюции растений

B  
BIBLIOTEKA  
UNIVERSITETKA  
GDANSK

014589