

АКАДЕМИЯ НАУК СССР



**КОМАРОВСКИЕ
ЧТЕНИЯ
I**

В. Ф. КУПРЕВИЧ

**ПРОБЛЕМА ВИДА
У ГЕТЕРОТРОФНЫХ
И АВТОТРОФНЫХ
РАСТЕНИЙ**



**ИЗДАТЕЛЬСТВО
АКАДЕМИИ НАУК СССР**

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ ИМЕНИ В.Л.КОМАРОВА

2005

В. Ф. КУПРЕВИЧ



ПРОБЛЕМА ВИДА
У ГЕТЕРОТРОФНЫХ
И АВТОТРОФНЫХ
РАСТЕНИЙ

*Доложено на втором ежегодном
Комаровском чтении
10 декабря 1947 г.*



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА — ЛЕНИНГРАД

1949

Ответственный редактор
чл.-корр. АН СССР *Б. К. Шишкин*

*Комаровские чтения,
учрежденные
Президиумом Академии Наук СССР
в память
выдающегося русского ботаника
академика
Владимира Леонтьевича КОМАРОВА*

Вся природа, начиная от мельчайших частиц ее до величайших тел, начиная от песчинки и кончая солнцем, начиная от протиста и кончая человеком, находится в вечном возникновении и уничтожении, в непрерывном течении, в неустанном движении и изменении.

Ф. Энгельс. К. Маркс и Ф. Энгельс, т. XIV, стр. 484.

Не подлежит сомнению, что большое число форм, признаваемых высоко компетентными судьями за разновидности, в такой степени похожи на виды, что были признаны за таковые другими, не менее высоко компетентными судьями. Но обсуждать вопрос, следует ли их называть видами или разновидностями, пока не существует общепризнанного определения этих терминов, значило бы попусту сотрясать воздух.

Ч. Дарвин. Происхождение видов. 1939, стр. 306.

Вид подвижен, так как он единство противоположностей, наследственности и изменчивости.

В. Л. Комаров. Учение о виде у растений. 1940, стр. 6.

В известном сочинении В. Л. Комарова о виде у растений, в трудах С. И. Коржинского, А. П. Семенова-Тян-Шанского, А. А. Ячевского и в большом числе работ других авторов — русских и иностранных — проблема вида рассмотрена весьма обстоятельно и со многих точек зрения. Поэтому мой доклад не претендует на особую новизну. Он построен преимущественно на знакомом большинству присутствующих здесь фактическом материале, а развиваемые в нем теоретические положения лишь в немногих случаях выходят за границы известного и общепризнанного.

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

Этому вопросу, а также вопросу о так называемых движущих силах эволюции в различных группах растений посвящен настоящий доклад. В заключение мы делаем попытку наметить возможные пути сравнительного исследования процессов, определяющих направления и отдельные этапы эволюции растений — гетеротрофов и автотрофов.

1

Основные направления эволюции растений представлены двумя как бы противостоящими группами организмов —

автотрофами и гетеротрофами. Они, в совокупности, определяют материальный и энергетический баланс живого вещества на земле.

Группа миксотрофных растений, являясь промежуточной, имеет подчиненное значение. Впрочем, исключительно широкое распространение микоризы у автотрофных растений свидетельствует о значительной роли гетеротрофов (грибов) в корневом питании высших растений. Со времени исследований Яңчевского (1874), Каменского (1881, 1883) и Франка (1885), открывших микоризу и впервые определивших значение ее, установлены многочисленные переходы от факультативного паразитизма до облигатного симбиоза между грибом и высшим растением (орхидные, некоторые вересковые и другие растения). Число видов автотрофных растений — микотрофов, пользующихся мицелием для извлечения из почвы воды и питательных веществ, в том числе органических соединений, — составляет, согласно существующим данным, около 2000. Дальнейшие исследования, несомненно, значительно увеличат это число.

Следует вспомнить также о способности автотрофов при подходящих условиях переходить на гетеротрофный способ питания. В частности, корни высших растений ведут себя как настоящие сапрофиты.

В опытах ряда исследователей корни сосны и других растений успешно культивировались в эрленмейеровских колбах на стерильной питательной среде, содержащей в качестве источника углерода глюкозу или сахарозу (с прибавлением ничтожного количества тиамина и биотина). Многие низшие фотосинтетички, как синезеленые водоросли, в частности *Nostoc*, а также некоторые другие водоросли, накапливают хлорофилл и успешно развиваются в темноте. Артари, Бейеринк, Данжар и другие исследователи (Dangeard, 1921) годами выращивали зеленые водоросли в темноте, на подходящих субстратах. Многочисленные факты (см. Селибер, 1944) указывают на способность многих автотрофных растений в подходящих условиях переходить частично или полностью на гетеротрофный способ питания. С другой стороны, известно, что некоторые гетеротрофные организмы способны усваивать углекислый газ. Это впервые показано исследованиями А. Ф. Лебедева (1921) и затем подтверждено Вудом и Веркманом (1936).

Естественно поэтому, что и эволюция авто- и гетеротрофов имеет в некоторых отношениях сходные или общие черты. Эволюция гетеротрофов осуществляется по пути при-

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

Этап эволюции, соответствующий виду у гетеротрофов, представляющих различные классы или биологические группы, не всегда равноценен. Так, комплекс признаков, характеризующий вид у многих бактерий, вполне исчерпывается функциональными свойствами. Незначительное изменение функциональной активности одноклеточных, не отражаясь сколько-нибудь заметно на их трудно различимых деталях строения, сообщает новые свойства и возможности несущей эти изменения клетке. Очевидно, в данном случае определенный отрезок филогенеза, равнозначный возникновению нового вида, представляется не столь длительным и сложным, как это можно допустить для высших грибов. Неравноценность вида как этапа эволюции особенно ярко проявляется в многочисленной группе гетеротрофов — паразитов.

В качестве иллюстрации к сказанному привожу выдержку из сочинения, содержащего характеристику видов (Бердже, 1936, стр. 490, 500—501):

«Ключ к определению видов рода *Bacillus*

1. Аэробы, факультативные. Мезофилы. Подвижны.
 - А. Центральнорасположенные споры.
 1. Палочки, утолщающиеся при спорообразовании.
 - а. Пигмента не образуют.
 - б. Не образуют длинных цепочек.
 - с. Желатина разжижается.
 - д. Нитраты редуцируются.
 - е. Лакмус — молоко: пощелочение, пептонизация. Очень распространенные микроорганизмы.

1. *Bacillus subtilis*

- е. Лакмус — молоко: кислотообразование, свертывание; образуется газ.

2. *Bacillus aerisporus*

dd. Нитраты не редуцируются.

3. *Bacillus platychoma*

cc. Желатина не разжижается.

d. Молоко не свертывается.

e. Нитраты редуцируются.

4. *Bacillus closteroides*

.....

3. *Bacillus Platychoma* Gray и Thornton . . . Палочки: 1.0—1.5 × 3.0—7.0 микронов. Подвижны. Перитрихи. Центрально-расположенные споры, большего диаметра, чем палочки. Грам-положительны. Колонии на желатине: роста нет. Желатина уколом: разжижение, от мешковидного до кратерообразного. Колонии на агаре: круглые, беловатые, выпуклые, зернистые. Косой агар: нитевидный, беловатый, плоский, гладкий, блестящий налет. Бульон: помутнение . . . Нитраты не редуцируются. Крахмал гидролизуется. Кислота на глюкозе. Фенол разлагается. Аэроб, факультативный. Оптимум температуры 20—25° С. Местонахождение: почва.

4. *Bacillus Closteroides* Gray и Thornton . . . Палочки: 1.0 × 2.0—5.0 микронов. Подвижны. Перитрихи. Центрально-расположенные споры. Клетка заметно утолщена. Грам-положительны. Колонии на желатине: роста нет. Желатина уколом: рост полностью отсутствует или очень слабый. Колонии на агаре: от амёбовидных до древовидных, беловатые, гладкие, зернистые, цельные. Косой агар: нитевидный, беловатый, плоский, гладкий, расплывающийся налет. Бульон: помутнение . . . Нитраты редуцируются в нитриты. Крахмал гидролизуется. Кислота: на глюкозе, иногда также на лактозе, мальтозе и сахарозе. Фенол разлагается. Аэроб, факультативный. Оптимум температуры 30—35° С. Местонахождение: навоз и почва».

Ключ построен на признаках преимущественно функциональных. Принимается во внимание морфология клетки или колонии, но решающее значение имеют функциональные признаки. Они же составляют основное содержание диагноза вида. В приведенном выше пространном описании *Bacillus platychoma* и *B. closteroides* различие между ними можно обнаружить лишь в характере культуры на желатине и отношении к нитратам — один вид нитраты редуцирует в нитриты, другой — не редуцирует. Многочисленные другие признаки, как морфология клетки, ряд биохимических особенностей, местонахождение, для разделения этих видов значения не имеют.

Функциональные признаки имеют в некоторых случаях большое значение также в характеристике родов и триб, что можно видеть на приводимой ниже выдержке (Бердже, стр. 409—410):

«Ключ к определению родов трибы *Bacteriiae*
(сем. *Bacteriaceae*)

A. Ферментируется глюкоза с образованием кислоты или кислоты и газа.

1. Образуется кислота или кислота и газ на лактозе.
 - a. Ацетил-метил-карбинол не образуется.
 - b. Желатина не разжижается.

Род XVIII. *Escherichia*

- aa. Ацетил-метил-карбинол образуется.
- b. Желатина разжижается или не разжижается.

Род XIX. *Aerobacter*

2. На лактозе ни кислоты, ни газа не образуется.
 - a. Некоторые виды образуют кислоту и газ на сахарозе.
 - b. Желатина разжижается.

Род XX. *Proteus*

- aa. На сахарозе ни кислоты, ни газа не образуется.
- b. Желатина не разжижается.

Род XXI. *Salmonella*».

В характеристике вида гетеротрофов, ведущих паразитный образ жизни, большое значение имеют местонахождение, или хозяин, и специфические признаки патологических явлений, вызываемых инфекцией. Сохраняется значение ряда функциональных признаков паразита в стандартных условиях культуры, если, конечно, паразит не является облигатным. Примером видовой характеристики бактерий этой группы могут быть виды рода *Streptococcus* (Бердже, стр. 85, 87, 88):

«Ключ к определению видов рода
Streptococcus

1. Паразитируют на или внутри животного организма.

A. Гемолитическая группа. Бета-тип.

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

1. *Streptococcus pyogenes*

- dd. Обнаруживаются при специфическом заболевании у человека.
- e. Скарлатина.

2. *Streptococcus scarlatinae*

ее. Пуэрперальный сепсис.

3. *Streptococcus puerperalis*

еее. Рожа.

4. *Streptococcus erysipelatis*

ееее. Эпидемическое заболевание глотки.

5. *Streptococcus epidemicus*

ddd. Обнаруживается при заболевании кроликов

6. *Streptococcus cuniculi*

.....

1. *Streptococcus pyogenes* Rosenbach. Сферические клетки 0.6—1.0 микрон в диаметре, в крови и гное, очень варьируют в чистой культуре. Грам-положительны. Располагаются цепочками. Желатина уколом: мелкие мутные колонии по ходу укола. Разжижения нет. На кровяном агаре типичный гемолиз. Колонии, как глубокие, так и поверхностные, окружены зоной гемолиза, до 2—3 мм в поперечнике. Бульон легкий хлопьевидный осадок. Лакмус—молоко: заметное кислотообразование; свертывания нет. Картофель: видимого роста нет. Кислота на средах, содержащих декстрозу, лактозу, сахарозу и салицин. Не ферментируются инулин, глицерин, маннит и дульцит. Аэроб, факультативный. Патогенен.

Местонахождение: обычная находка при острых патологических состояниях у человека, как: раны, воспаления клетчатки, заболевания среднего уха, заболевания синусов и мастоидиты, инфекции серозных полостей мозга, головного и спинного, костей, суставов, при метритах и общей септицемии.

2. *Streptococcus scarlatinae* Klein. Культурально-морфологические свойства подобны *Streptococcus pyogenes*. Желатина уколом: мелкие, мутные, белые колонии; разжижения нет. Лакмус — молоко: кислота; обычно не свертывается. Кислотообразование на: декстрозе, галактозе, мальтозе, лактозе, сахарозе и салицине. Отсутствие кислотообразования на инулине и манните.

Местонахождение: обычно выделяются из зева больных скарлатиной».

Характеристика видов рода *Streptococcus* как в приведенном выше ключе, так и в диагнозах *S. pyogenes* и *S. scarlatinae* содержит преимущественно культуральные и биохимические признаки. Однако определение вида этих паразитов на основании присущих им самим функциональных и тем более морфологических признаков едва ли возможно. Необходимо знать хозяина, орган, из которого выделен микроб, и, наконец, иметь точное описание ответной реакции хозяина. Иногда также серологические данные и биохимическую

структуру антигенов. Практически критерием вида здесь, как и во многих других случаях, является хозяин и его патологические изменения, а не признаки паразита. Даже для паразитов, принадлежащих к сравнительно высоко организованным группам гетеротрофов, нередко питающее растение (хозяин) и реакция его на инфекцию представляются весьма существенными диагностическими признаками. Это можно видеть на характеристике вида рода *Melampsora* (ржавчинные грибы), паразитирующих на представителях сем. *Salicaceae*: (Купревич. Флора ржавчинных грибов СССР, вып. 1, 1947):

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

1. Оболочка у вершины сильно утолщена, до 6—10 μ .

а. На *Salix berberifolia* Pall.

Melampsora Berberifolii Kupr.

б. На других видах *Salix*.

M. Larici-Capraearum Kleb.

2. Оболочка у вершины слабо утолщена, до 1.5—2 μ .

а. Уредоспоры шаровидные или широко эллипсоидальные.

* Уредо- и телейтокучки на нижней стороне листьев; на секции *Capreae*.

M. Eponymi-Capraearum Kleb.

** Уредо- и телейтокучки на обеих сторонах листьев; на секции *Herbaceae* — *Arcticae*.

M. Arctica Rostr.

б. Уредоспоры эллипсоидальные, реже продолговатые или шаровидные.

* На *Salix reticulata*

M. Reticulatae Blytt.

** На *Salix Yezoensis*.

M. Yezoensis Miyabe.

Этап эволюции — вид — у многих бактерий и грибов, большинства паразитных и ряда сапрофитных, как *Saccharomyces* (Кудрявцев, 1946), несмотря на значительную дистанцию между этими группами низших растений, очень близок как по содержанию, так и по способу его осуществления. Здесь

и там он исчерпывается незначительными изменениями функционального характера. Есть, однако, серьезное различие. Состоит оно в том, что вид у бактерий в основном характеризуется культуральными признаками — морфологическими, биохимическими и прочими, т. е. признаками колонии, а не особи. У ряда высших гетеротрофов вид представлен особью — практически только спороносцем, — хотя в некоторых группах вид все же не содержит ясно выраженной особи. В самом деле, нелегко выделить особь в обычном понимании, например у головневых или несовершенных грибов, допускающих 1) самостоятельное существование любой части вегетативного тела и 2) произвольное толкование основного признака особи — ее пространственного выражения. Далее. Все ли признаки колонии-вида присущи составляющим его особям? Безусловно, нет. Окраска, форма, строение и некоторые другие культуральные признаки не свойственны отдельным микробам. С другой стороны, признаки особи могут не проявляться в колонии. Вид у многих примитивных гетеротрофов представлен колонией и, следовательно, она, а не особь, должна рассматриваться как определенный этап эволюции. Между тем эволюция осуществляется здесь, как и всюду, путем изменения особи, т. е. дискретного живого вещества, способного к передаче потомству определенных свойств. Противоречивость конкретного содержания вида, когда особь подменяется колонией и, обратно, колония — особью, не препятствует все же вполне надежной идентификации вида у низших гетеротрофов. Они обычно представлены колониями и только в таком виде способны вызвать явления, определяющие их место в природе и в системе низших — от вида до семейства. Совпадение не случайное. Эволюция особи здесь в значительной мере направляется факторами, созданными или, по крайней мере, переработанными колонией. В частности, воздействие на субстрат, производимое культурой, едва ли возможно силами отдельного микроба. Овладение субстратом и вообще пространством осуществляется у бактерий преимущественно колонией а не особью, и, следовательно, идентификация особи возможна путем анализа колонии, несущей наиболее важные признаки вида.

Примером более высокого этапа или, точнее, уровня, на котором протекает становление вида, могут быть некоторые группы грибов, преимущественно сапрофитных. Привожу выдержку из обзора видов рода *Rhizopus* (*Mucorales*; по Нагасава, из Наумова, 1935, стр. 77):

А. Психрофильная группа.

Нет роста при 37°, способность к осахариванию и брожению не выражена. Крупные виды с крупными спорангиями (100—300 μ) и спорами (7—15 μ) *Rhizopus nigricans* Ehrenb.

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

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

§ Бесплодный воздушный мицелий выражен хорошо.

* Сбраживает рафинозу, патогенный *Rh. Trubinii* Hz.

* Не сбраживает рафинозу *Rh. Usamii* Hz.

§ Бесплодный воздушный мицелий отсутствует или представлен слабо.

* Высота колоний 2—6 см, спорангиеносцы рыхло расположенные *Rh. nodosus* Hamysl

* Высота колоний ниже 1—2 см, слой спорангиеносцев плотный

≠ Колонии черные, споры более или менее однородные

. *Rh. tritici* Saito

≠ Колонии бурые, споры разнообразной величины

. *Rh. kazane. sis* Hz

Здесь ведущее место занимает морфология. Однако функциональные признаки в характеристике видов имеют существенное значение. Различие в способности сапрофитов использовать как источник углерода то или иное органическое вещество, принимаемое в качестве критерия вида, может оказаться весьма легковесным, а этап эволюции, представляющий такой чисто «функциональный вид», — эфемерным.

В самом деле, по Тамия (Tamiya, 1934), гриб *Aspergillus oryzae* может использовать в качестве источника углерода 150 различных органических соединений. Для переработки и усвоения каждого из этих соединений гриб должен располагать соответствующим механизмом или одним универсально действующим аппаратом. Мало вероятно, чтобы этот аппарат не изменялся в своих деталях, — скажем, в наборе или активности ферментов в течение онтогенеза, или оставался тождественным у всех особей вида. Здесь, быть может, как нигде в другой области, требуется высокая тщательность исследования.

Сапрофитные и многие паразитные грибы, а также слизевики различаются преимущественно или исключительно по морфологическим признакам.

Для определения обычно требуется микроскопическое исследование.

Привожу пример (Николаева, 1938, стр. 390—391):

Ключ для определения видов
рода *Trametes*, *Polyporaceae*

- 17 (16) Растут только на хвойных породах 18
— Растут на лиственных 20
18 (17) Поры мелкие, шляпки 4—5 × 1 мм толщ. 11

Trametes squalens Karst.

- Поры крупные, шляпки 0.5—2 × 1 мм 19
19 (18) Шляпки до 0.3—0.5 см толщ.: гифы без инкрустации; споры
7—9 × 2.5—3.5 м 9

T. subsinuosa Bres.

- Шляпки более толстые, 0.5—1 см; гифы обычно инкрустированы;
споры 9—12 × 4—5 м 19*

T. heteromorpha (Fr.) Lloyd.

- 20 (17) На *Alnus viridis* и *Syringa amurensis*; гифы до 3.5 м толщ. . . 16

T. nigrescens Bres.

- На различных лиственных породах; гифы до 5—6 м толщ. . . . 21
21 (20) Шляпки мелкие, до 3 см длиной, поверхность белая или слегка
желтоватая 24

T. sepium Berk.

- Шляпки крупные, 3—11 см длиной, поверхность иной окраски . . 22
22 (21) Поверхность гладкая, ровная, почти блестящая 21

T. Ljubarskyi Pil.

Этот ключ построен на морфологических признаках. Принимается во внимание также субстрат, но он в описании паразитных видов *Polyporaceae* обычно не имеет решающего значения. Что касается географического распространения, то этот признак здесь, как и в некоторых других группах низших растений, дает мало или ничего не дает.

В итоге, различия между этапами эволюции — видами — в различных группах гетеротрофов могут быть представлены в следующем виде.

1. Вид у наиболее примитивных гетеротрофных растений, преимущественно одноклеточных (бактерии, особенно в медицинской микробиологии; отчасти актиномицеты, дрожжи), характеризуется отношением колонии к субстрату или способом воздействия на него. Функциональные признаки колонии (физиологические, биохимические, иммунобиологические) определяют место и значение этих организмов в при-

роде. Этап эволюции, соответствующий виду, исчерпывается приобретением и относительной стабилизацией — в процессе естественного отбора — определенных функциональных свойств. Морфологические признаки выступают в характеристиках таксономических единиц более высокого ранга, начиная с рода. Впрочем, характеристики многих родов сем. *Bacteriaceae* основаны на функциональных признаках (Бердже, 1936; Buchanan, 1916—1918).

2. Вид у более высоко организованных гетеротрофов — сапрофитных и полупаразитных грибов (мукооровые, многие несовершенные) — обычно характеризуется морфологическими признаками. Однако не трудно обнаружить, что и здесь наиболее существенные признаки — признаки функциональные.

3. Вид у сравнительно высоко организованных гетеротрофов — сапрофитов и паразитов (грибы — низшие и высшие, слизевики) — обычно характеризуется только морфологическими признаками, чаще всего органов, связанных с размножением. Связь с определенным субстратом обычно входит в характеристику вида, но имеет подчиненное значение.

Многочисленные виды этой наиболее обширной группы далеко не равноценны. Неравноценность видов объясняется наличием многих в значительной мере автономных направлений или потоков эволюции. Из них наиболее значительны:

а. Прогрессивная специализация, т. е. сужение круга субстратов, на которых способен развиваться сапрофит или паразит (например ряд представителей *Polyporaceae*, *Agaricaceae* и др.).

б. Прогрессивная «универсализация» аппарата воздействия на среду вплоть до способности развиваться на очень многих субстратах растительного и животного происхождения (виды *Penicillium*, *Aspergillus* и другие преимущественно сапрофитные грибы).

в. Переход на паразитный образ жизни — все настоящие паразиты. В этом эволюционном потоке нередко морфология организма-паразита как бы отступает на задний план, предоставляя в диагнозе вида решающее значение характеристике питающего растения (включая ответную реакцию последнего). Существует большое количество так называемых биологических видов, морфологически тождественных, но различающихся приуроченностью к разным питающим растениям (виды *Puccinia* на *Carex*; *Melampsora* на *Salicaceae* и др.).

Возникновение и эволюция паразитизма осуществлялись преимущественно на основе изменчивости ферментного аппарата, причем по мере прогрессивного развития парази-

тизма в определенном направлении экстрацеллюлярный ферментный аппарат обеднялся. Наиболее совершенные (облигатные) паразиты, располагающие сильно сокращенным экстрацеллюлярным ферментным аппаратом, не производят сколько-нибудь разрушительного действия на протопласт хозяина, что позволяет прижизненное более или менее длительное сосуществование обоих компонентов (т. е. паразита и хозяина). Обеднение ферментного аппарата с переходом от примитивных к более совершенным паразитам, экспериментально установленное нами (Купревич, 1940; 1941) и подтвержденное другими авторами, несомненно является наиболее существенным, как бы определяющим фактором эволюции паразитизма. Это значит, что каждый этап прогрессивной эволюции паразитизма в определенном направлении сопровождается снижением активности или сокращением набора ферментов паразита. Нетрудно предугадать, что, следуя этим путем, прогрессивное развитие паразитизма может в конечном счете привести паразита к полной потере экстрацеллюлярного ферментного аппарата и упрощению особи вплоть до сведения ее к агрегату немногих нуклеопротеиновых молекул, способных к саморепродукции и размножению. Может быть представителями конечного этапа подобной эволюции являются вирусы, как это утверждает Барнет (1946). В последнее время накопилось много фактов, проливающих свет также и на механизм эволюции в указанном направлении. Так, описаны новые возникшие в разных условиях штаммы (мутанты) гриба *Neurospora*, отличающиеся от нормального штамма тем, что одни утратили способность синтезировать витамин В₆, другие — тиазол, третьи не могли синтезировать пара-аминобензойную кислоту, и т. д. Каждый из штаммов или мутантов успешно рос лишь при наличии соответствующего вещества в питательной среде. В отсутствие этих веществ рост прекращался. Однако если бы подобное изменение произошло в потомстве паразитной формы, оно несколько не затруднило бы рост и развитие, ибо недостающее вещество предоставляется паразиту живыми тканями хозяина. Напротив, сокращение ферментного аппарата, ведущее к экономии вещества и энергии, способствовало бы более успешному отпращиванию других биологических функций и дальнейшему прогрессу паразита. И действительно, мы являемся свидетелями чрезвычайно широкого распространения и большой численности именно облигатных паразитов, стоящих (может быть вместе с вирусами) у вершины прогрессивной эволюции паразитизма.

Другие направления эволюции паразитизма, в частности прогрессивное развитие полифагии у факультативных паразитов, не могло повести к далеко идущему упрощению. Победа в борьбе за жизнь достигается здесь другими путями.

Ведущим фактором, как уже говорилось выше, в любом существующем или возможном потоке эволюции гетеротрофов являются изменения функциональные. На основе этих изменений осуществляется естественный отбор. Функциональные свойства определяют здесь не только успех в соревновании, но также и конкретное место каждой особи или колонии на поверхности земли или в биосфере. Адаптивные морфологические признаки в видовой дифференциации, как и в жизненных отправлениях, имеют подчиненное значение.

2

Автотрофные растения — низшие и высшие — преимущественно фотосинтетики, в противоположность гетеротрофам, менее зависимы от субстрата, вследствие способности использовать любую среду, физически доступную, обладающую некоторыми универсально распространенными свойствами. Эта особенность, а также широкие возможности прогресса в использовании окружающей среды, открыли путь автотрофам-фотосинтетикам к достижению высших ступеней совершенства организации особи в пространстве и достижению исполинских размеров, недоступных гетеротрофам. Хемосинтетики — серобактерии, нитробактерии и другие, — напротив, проявляют, наподобие гетеротрофов, значительную зависимость от субстрата. Фото- и хемосинтетики, в отличие от гетеротрофов, имеют свои особые направления эволюции. Главнейшие из них следующие:

а. Приспособление к усвоению углерода путем использования химической энергии, обычно — энергии окисления неорганических веществ (хемосинтетики).

б. Приспособление к фотосинтезу: выработка пигментного аппарата и способа размещения его в пространстве; обеспечение максимального контакта с внешней средой; прогрессивное развитие и стабилизация физиологических и биохимических процессов. Изменения в основном связаны с освоением пространства, т. е. имеют морфологический характер.

в. Выработка приспособлений, обеспечивающих транспортировку к любой точке организма веществ, необходимых для нормального функционирования протопласта.

г. Выработка приспособлений, связанных с водным режимом (преимущественно ксерофилизация).

д. Приспособления по пути совершенствования саморепродукции и размножения—от хламидоспоры до сложного цветка.

е. Эволюция по пути освобождения от власти внешней среды—приобретение организмом все большей относительной автономности.

Эти, равно как и другие существующие или возможные направления эволюции автотрофов теснейшим образом связаны с морфологическими изменениями. И если у гетеротрофов адаптации могут достигаться путем одних только функциональных изменений, без участия морфы, то у высших автотрофов-фотосинтетиков любые адаптивные изменения, даже чисто функциональные, в силу сложности строения, неизбежно завершаются приобретением новых морфологических признаков. В самом деле, приобретение сапрофитом способности к гидролизу клетчатки не нуждается в каких-нибудь морфологических изменениях, тогда как, например, повышение теневыносливости высшего растения-фотосинтетика неизбежно отразится на количестве и распределении пигмента, на строении листа и ряда других органов. Каждый этап эволюции в любом эволюционном потоке автотрофов, особенно высших, теснейшим образом связан с борьбой за освоение и преодоление пространства, включая борьбу буквально за «место под солнцем». У гетеротрофов, напротив, каждый новый этап характеризуется несколько иным отношением к субстрату.

В общем виде эти различия заключаются в том, что эволюция гетеротрофов направлена к упорядочению или векторизации преимущественно функциональной активности, тогда как у автотрофов явно преобладает тенденция к преодолению среды и пространства путем векторизации или упорядочения своего собственного пространственного выражения. Результаты этих двух направлений эволюции, как известно, глубоко различны. Автотрофы достигли высокого совершенства пространственного уюта, достояния и оформления, наблюдаемого, например, на любом представителе зонтичных или сложноцветных. Но, будучи глубоко подчиненными пространственному фактору, они не вышли из-под его господства. Эволюция гетеротрофов, напротив, осуществлялась преимущественно путем неутомимого совершенствования векториальности их функциональной активности. И на этом пути они достигли высокого

совершенства и далеко идущей независимости особи от окружающей среды.

Морфологические признаки доминируют во всех группах автотрофов, начиная с простейших водорослей *Suaenophyceae* и кончая высшими цветковыми. Различия видовых характеристик не столь значительны и пестры, как у отдельных групп гетеротрофов. Для сравнения привожу выдержку из монографии Еленкина «Синезеленые водоросли СССР» (1938, стр. 473, 479, 480):

Таблица для определения видов
рода *Stigonema*

1. Нити большей частью состоят только из одного, местами из двух рядов клеток 2
 - * Нити большей частью образованы несколькими рядами клеточек 2
 2. Нити 7—15 μ ширины *St. hormoides*
 - * Нити 15—20 μ ширины *St. ocellatum*
 3. Нити не свыше 18 μ ширины *St. minutissimum*
 - * Нити в среднем значительно больше 15 μ ширины
 4. Нити 15—36 μ ширины *St. minutum*
 - * Нити свыше 40 μ ширины 5
 5. Нити густо покрыты сосочками, образующими гормогонии *St. mamillatum*
 - * Нити без сосочков; гормогонии образуются терминально, т. е. на концах ветвей *St. infirme*
3. *Stigonema minutum* (Ag.) Hass. emend. Elenk. Нити у основания стелющиеся, потом приподнимающиеся, 15—40 μ , обычно до 28 μ шир., сильно ветвящиеся, образующие гонкие накипные (корковидные) или подушкообразные хрупкие дерновинки до 1 мм толщины коричневого или черно-коричневого цвета. Ветви частью длинные, похожие на главную нить, частью короткие, образующие гормогонии. Влагалища слоистые, желтые или желто-коричневые. Клеточки располагаются в 1—4 ряда, шаровидные или сжатые. Гетероцисты многочисленные, латеральные или интеркалярные. Гормогонии 7—15 μ шир. и 12—45 μ длины

Внутри вида автор выделяет 5 форм (повидимому модификации): *f. typicum* Elenk., *f. turfaceum* (Cooke) Elenk., *f. clavigenum* (Beck-Mannag.) Elenk., *f. minutissimum* Elenk., *f. brevihormogonicum* Elenk. Различаются они количеством боковых веточек, формой слоевища, размерами гормогоний и другими морфологическими признаками.

Видовые признаки в приведенной определительной таблице, как и в помещенных далее диагнозах, принципиально ничем не отличаются от признаков, используемых в определительных таблицах и диагнозах высших растений (ср. «Флора СССР»).

Особое место занимают примитивные фотосинтетики (окрашенные бактерии) и хемосинтетики (серные бактерии, нитрофицирующие и другие бактерии). Классификация их покоится главным образом на признаках функциональных, иногда до семейства включительно, что можно видеть на приводимом ниже примере (Бердже, стр. 63):

«Ключ к определению триб и родов семейства *Nitrobacteriaceae*

1. Микробы, окисляющие простые неорганические соединения углерода, водорода, серы и азота, или окисляющие этил-алкоголь в уксусную кислоту.

Триба I. *Nitrobacterieae*

- a. Клетки, способные развиваться за счет окисления водорода в воду.

Род I. *Hydrogenomonas*

- b. Клетки, окисляющие метан в CO_2 и воду.

Род II. *Methanomonas*

- c. Клетки, окисляющие CO в CO_2 .

Род III. *Carboxydomonas*

- d. Клетки, окисляющие аммоний в нитриты.

Род IV. *Nitrosomonas*

Род V. *Nitrosococcus*

- e. Клетки, окисляющие нитриты в нитраты.

Род VI. *Nitrobacter*

- f. Клетки, окисляющие алкоголь до уксусной кислоты.

Род VII. *Acetobacter*

- g. Клетки, окисляющие свободную серу и соединения серы.

Род VIII. *Thiobacillus*

2. Микробы, способные фиксировать свободный азот из воздуха.

Триба II. *Azotobacterieae*.

Впрочем, некоторые функциональные признаки используются также в систематике высших растений для внутри-

видовых разделений. Многие сорта культурных растений, а также ряд разновидностей дикорастущих различаются преимущественно по их биохимическим или химическим особенностям. В некоторых случаях эти последние дают первые указания морфологам на неоднородность вида. Более тщательное исследование такого вида нередко приводит к описанию новых разновидностей, причем обнаруживаются и морфологические различия. Юган, *Prangos pabularia* Lindl. (Umbelliferae), до последнего времени считался вполне однородным видом. Выяснилось недавно, что при заготовке этого растения на корм скоту в Таджикистане местное население использует только заросли, расположенные на высоте примерно 1200 м над уровнем моря и выше. Юган, растущий ниже этих высот, в долинах, не заготавливается, ибо содержит сильно ядовитые вещества. Морфологически обе разновидности систематиками ранее не различались. Население же безошибочно различает их по очень тонким особенностям окраски растений и формы листочков.

Своеобразное направление эволюции осуществляют облигатные симбионты — многочисленные орхидные, некоторые вересковые, а также лишайники. Один из компонентов симбиоза (у цветковых — цветковое растение, у лишайников — гриб) обуславливает форму симбиозного организма, другой — явно доминирует в области функциональной.

Возникновение и эволюция облигатного симбиоза осуществляется путями, аналогичными путям возникновения и эволюции паразитизма. Характеристика вида как этапа эволюции у организмов этой группы зависит от компонента доминирующего в области морфогенеза. Поэтому можно думать, что эти организмы ничего принципиально нового не дают. Тем не менее высокая стойкость и повсеместное распространение их указывает на преимущества подобного сожительства.

3

Чаще всего в качестве руководящего мотива в работах о виде обнаруживается стремление разъяснить и упорядочить понятие о низших таксономических единицах настолько, чтобы прийти к общепонятным и достаточно эффективным методам оценки объективно существующих и подлежащих классификации объектов; или преследуется цель, обычно не выдвигаемая явно, — договориться о [таком способе разграничения и описания, чтобы вид мог стать доступным

для распознавания «средним ботаником». Нельзя не согласиться с этим. Неудержимый рост числа вновь описываемых видов в различных классах растений в сочетании с прогрессивным измельчением видовых признаков грозит превратит систематику в науку, недоступную для общего обозрения и сколько-нибудь серьезного усвоения. В последнее время положение обострилось трудами ряда систематиков-монографов. Высокая техника и тщательность исследования объекта привели к вскрытию бесчисленных новых фактов — морфологических, функциональных или биологических. Многие из них закреплены в подходящих для этого таксономических категориях. Мне чуждо стремление нарушить существующее положение или, тем более, бросить тень на систематику, и не только в силу собственных и, повидимому, лояльных работ в области систематики. Я все же не нахожу достаточного основания для стабилизации существующего положения и считаю возможным анализ проблемы с несколько иных позиций.

Итак, виды неравноценны.¹ Неравноценны они даже в группах более или менее однородных и не весьма значительных в отношении ранга или объема. На это указывали Комаров (1940), Семенов-Тянь-Шанский (1910), Ячевский (1927) и многие другие авторы. Неравноценность видов — первое обобщение, к которому приходит систематик в процессе исследования более или менее крупной систематической группы.

В оценке вида специалистом обычно проявляется склонность придавать наибольшее значение признакам, близким предмету представляемой им специальности или направления.² Существенное значение в оценке вида имеют, далее, некоторые качества исследователя, — прежде всего, насколько близок он к систематике и над систематикой каких групп растений ведет работу. В итоге — необозримое множество взглядов и, наряду с этим, некоторые принципиальные сходства, объясняющиеся общностью отвлеченных теоретиче-

¹ Легко убедиться в этом, попытавшись определить экземпляры растений, напр., из родов *Roegneria* («Флора СССР», II, стр. 599—627; обработка С. А. Невского), *Atnus* (там же, V, стр. 306—319; обработка В. Л. Комарова), *Cousinia* (С. В. Юзепчук, «Труды Таджикской базы АН СССР», VIII, 1940; напр., series *Resinosae*, стр. 552—553, и series *Umbrososae*, стр. 546), или ознакомившись с диагнозами видов *Septoria* на *Triticum* (И. А. Лобик, Болезни растений, XVII, 1928, стр. 28). Сходные примеры можно найти также в других сочинениях по систематике.

² См. симпозиум о виде: Рид и др. (Read, 1923; Harper, 1923; Shull, 1923; Stakman, 1923).

ских положений. Так, среди систематиков низших растений можно найти представителей самых разнообразных направлений, но почти все они признают необходимость исследования в целях познания и диагностики вида некоторых физиологических и биохимических свойств и практически допускают внутривидовые подразделения (Линнеон: «вид как система»). Приведу примеры. «Вид *Puccinia graminis*, — пишет Л. И. Курсанов (1945), — выявляется как сложная система многих сотен соподчиненных более мелких единиц, которые можно толковать как зачатки новых видов, возникающих из одного первоначального» (стр. 213). Н. Н. Воронихин (1946) выступает против такой трактовки вида. «Я не могу принять, — пишет он, — представление о виде как о системе, так как тем самым вид теряет свое значение основной таксономической единицы» (стр. 206). Но в другой статье (1946б) Воронихин говорит, что «вид как этап эволюции по самому существу своему должен быть поливалентным, обнимая собою множество константных мелких форм разной степени выражения физиологического и морфологического различия» (стр. 243). А в работе о *Scenedesmus quadricauda* (1946в) он различает внутри названного вида одну разновидность, три *directae* и 11 подчиненных им *variatio*. Практически очень близкие взгляды разделяет В. И. Полянский (1936), допускающий объединение ряда *microspecies* в одном более или менее сложном *macrospecies*, причем, однако, по его мнению, некоторые *microspecies*, отвечающие определенным условиям, также могут представлять вид.

Вид как исторически сложившаяся общность, включающая в себя более мелкие единицы — как бы зачатки будущих видов, принимается очень многими криптогамистами и фанерогамистами, отечественными (Коржинский, Крылов, Шишкин, Гроссгейм, Ячевский, Еленкин, Траншель, Наумов, Савич, Красильников и многие другие) и зарубежными, а также зоологами (см. Огнев, 1947; Парамонов, 1943, и др.).

Представление о виде в указанном смысле отражено и в Международных правилах ботанической номенклатуры.

Оригинальное учение о виде, допускающее лишь мелкие внутривидовые подразделения, а практически обычно не признающее таковых, развито ботаником, памяти которого посвящено это научное собрание. В противоположность только что изложенным взглядам, вид, согласно учению В. Л. Комарова, сам представляется членом исторически сложившейся общности — ряда (*series*), причем этот последний, подобно внутривидовым подразделениям других авторов,

должен отражать генетическую связь и ближайшее родство составляющих его членов — видов, обычно разделенных незначительными гиатусами. Это учение представляет новый, более высокий этап в развитии фитоэйдологии и, в частности, в исследовании и обработке низших систематических единиц. Главнейшие положения и обоснование учения изложены в трудах В. Л. Комарова (1908, 1940), С. В. Юзепчука (1939), Б. К. Шишкина (1947), а также (преимущественно практическое развитие) в работах по систематике цветковых растений («Флора СССР» и другие издания) Юзепчука, Боброва, Невского, Рожевица, Поярковой, Васильченко, Линчевского, Гончарова и многих других учеников и последователей В. Л. Комарова.

Итак, неравноценность вида в различных сочинениях по систематике представляет, во-первых, естественное следствие объективной (морфологической и проч.) неравноценности растений, принадлежащих к различным группам, и, во-вторых, неизбежный результат коренных расхождений между различными систематиками в оценке и тщательности исследования объекта классификации.

Можно указать на следующие объективные источники различий.¹

¹ Мы не касаемся здесь различий, связанных с разным пониманием гиатуса — обязательного пробела между видами. Речь может идти о содержании гиатуса (пробела) и его величине и значении. В зависимости от видовой характеристики, пробел устанавливается сопоставлением признаков функциональных (физиологических, биохимических, паразитарных) или морфологических, в том числе и узко приспособительных, если конвергентные изменения допускают это. Трудности заключаются в том, что в живой природе невозможно отыскать особей, которые были бы совершенно одинаковы. Наличие пробелов между отдельными особями, колониями или группами особей крайне затрудняет выработку общего эталона различий, соответствующего виду или другим систематическим категориям. Различия (или признаки), служащие для диагностики, неравноценны. Они могут быть связаны с народно-хозяйственным значением организма и тогда приобретают особый вес, либо они не имеют подобной связи и кажутся второстепенными. Иногда мы не видим особой необходимости в изучении мелких, едва уловимых морфологических признаков, тогда как знание биологических особенностей организма представляется насущно необходимым. Я имею в виду так называемые биологические виды паразитных грибов и бактерий (см. стр. 15). Многие виды этих низших растений весьма близки по ряду признаков, но по своей патогенности или специализации они глубоко различны и, естественно, не могут быть отнесены к одной низшей систематической категории. Здесь возможен и чаще всего проявляется субъективный подход к оценке ранга изучаемой группы организмов. При наблюдении определенных условий такой подход практически допустим и к другим растениям. Однако едва ли найдется систематик, который всерьез согласился бы признать в качестве

1. Различия, обусловленные существованием двух основных эволюционных потоков — гетеротрофов и автотрофов, а внутри последних — хемосинтетиков и фотосинтетиков.

2. Различия, связанные с существованием смешанного, миксотрофного, в частности микотрофного, питания.

3. Неравноценность вследствие существования различий в сложности строения и активности: бактерии — высшие грибы; бактерии — водоросли — сосудистые растения.

4. Неравноценность видов вследствие неодинаковой стабильности или различий в темпах эволюции.

5. Различия, вызываемые специализацией (переход на паразитный образ жизни и др.).

6. Неравноценность вследствие неодинакового возраста видов, и так далее.

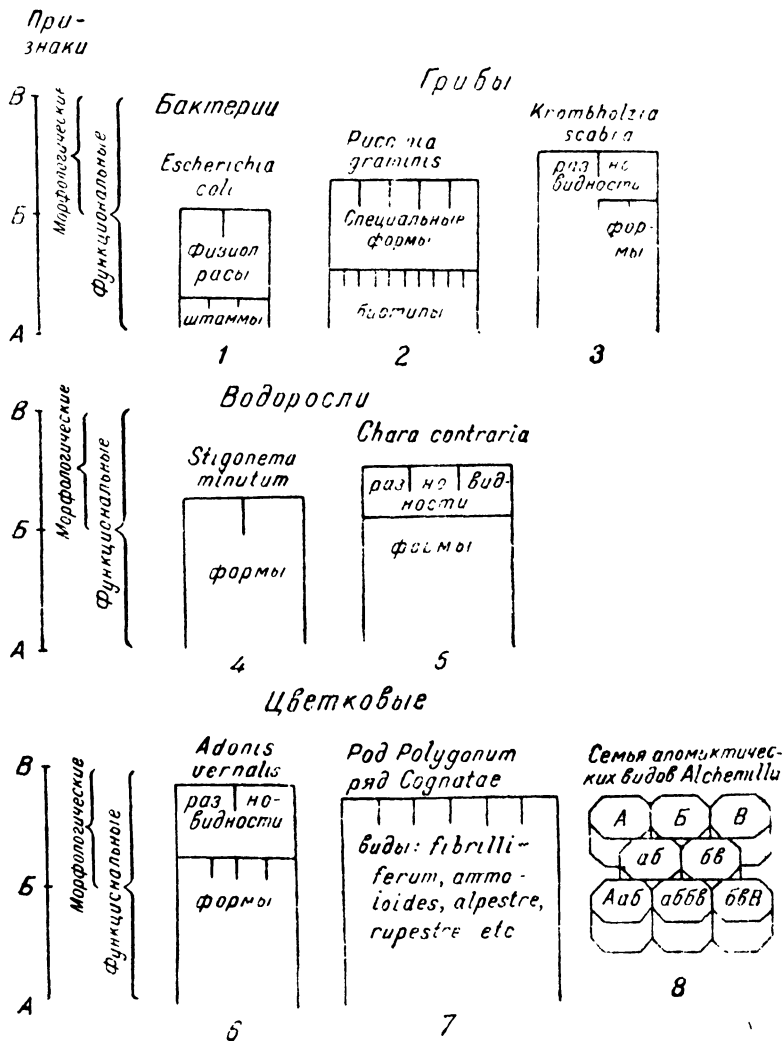
В приводимых ниже схемах я пытаюсь на немногих примерах графически представить главнейшие различия между видами в различных группах растений путем сопоставления специфических особенностей их в каждой группе. На ординате отложены основные диагностические признаки, функциональные и морфологические. В соответствии с объективными данными, на всем ее протяжении, от *A* до *B*, отложены признаки функциональные, а начиная с высоты, обозначенной буквой *B*, — признаки морфологические. Подразумевается, что более высокая точка на ординате отвечает более высокой степени совершенства или усложнения — функционального или морфологического. На абсциссе отложен объем вида (т. е. подчиненные виду таксономические единицы).

В табл. 1 на соответствующих уровнях по ординате даны условные «объективные» (левая сторона) и «субъективные» (правая сторона) классификационные единицы для основных групп растений в соответствии с примерами, приведенными в схемах.

вида описанный Мережковским (1913) лишайник *Lecanora tristis* Mer., все отличие которого от исходного вида *Lecanora crenulata* (Dicks.) Wain. состоит в том, что этот новый лишайник имеет «печальный вид» «d'une teinte triste», а также в том, что отличительные признаки его трудно описать (Савич, 1914). Виды, подобные этой «печальной леканоре», к сожалению, нередки.

Отличительные признаки смежных видов и разновидностей, указывающие на пробел между ними, должны быть реальными и безусловно доступными наблюдению при исследовании любой особи или колонии (совокупность которых составляет систематическую категорию).

В качестве примеров взяты конкретные виды, описанные в существующих работах по систематике. Привожу перечень



Схемы 1—8.

их. 1) Бактерии: *Escherichia coli* (Mig.) Cast. et Chalm.; Бердже, стр. 212—213. 2) Водоросли синезеленые: *Stigonema minutum* (Ag.) emend. Elenk. — имеет 5 форм; Еленкин, 1938.

Видовые признаки	Классификационные категории	
	Объективные	Субъективные ¹
Морфологические	— Ряд = Высшие растения.	— Высшие растения = Род, Секция, Ряд, Вид.
	— Вид = Высшие растения.	— Высшие растения: Секция, Ряд, Линнеон, Вид. <i>Agaricales</i> и им подобные, <i>Soror s.</i> , Секция, Ряд, Линнеон, Вид.
	— Вид = <i>Agaricales</i> , <i>Characeae</i> и другие эквивалентные группы.	Высшие растения = Вид, Подвид, Разновидность, Географич. раса, Экотип и т. п. Низшие растения = Род, Секция, Ряд, Линнеон, Вид.
	Разновидность = Высшие растения.	
	— Вид = <i>Uredinales</i> , <i>Cyano-phyceae</i> и другие эквивалентные формы.	— Высшие растения = Разновидность, Экотип, Раса, Форма и т. п.
	Специальная форма = <i>Uredinales</i> и другие паразитные формы.	Низшие растения = Род, Секция, Ряд, Вид, Разновидность, Форма и т. п.
	Разновидность = <i>Characeae</i> и эквивалентные формы.	
	Форма = Высшие растения	
	— Вид = Бактерии, <i>Saccharomyces</i> и эквивалентные формы.	— Высшие растения = Раса (форма, модификация и т. п.) физиологическая.
	Биотип = <i>Uredinales</i> и другие паразитные грибы.	Низшие растения = Вид, Разновидность, Физиологическая раса (форма, экотип), Биотип и т. п.
Раса (форма) физиологическая = Высшие растения.		
Раса (физиологическая) = Бактерии, <i>Saccharomyces</i> и эквивалентные формы.	— Высшие растения = эквивалента нет.	
	Низшие растения = Физиологическая раса (форма и т. п.), Биотип, Модификация и т. п.	
— Штамм = Бактерии и некоторые другие низшие.	Низшие растения = Штамм, Модификация и т. п.	

¹ Здесь содержатся некоторые термины, отражающие смысл изменчивости или ее тип, но не относящиеся к внутривидовой систематике.

стр. 479. 3) Водоросли харовые: *Chara contraria* A. Braun — имеет 2 разновидности и около 20 форм, образующих несколько рядов; Migula, стр. 423—468. По свидетельству М. М. Голлербаха, разновидности у харовых водорослей представляют наследственные внутривидовые единицы, тогда как формы — это обычно формы роста («молификации»). 4) Грибы: *Puccinia graminis* Pers. — внутри вида различают 10 специализированных форм и свыше 200 подчиненных им биотипов; Наумов, 1939, стр. 126, 174. 5) Грибы: *Krombholzia scabra* Karst. — с 3 разновидностями (тип — *K. scabra* var. *nivea* и var. *rotundifolia*); Зингер, стр. 263. 6) Цветковые растения: *Adonis vernalis* L. — имеет разновидность *genuina* Reg. с формами *typica* и *parviflora* и разновидность *wolgensis* Reg. с формами *typica* и *villosa*; Коржинский, стр. 70—74. 7) То же: род *Polygonum* L., ряд *Cognatae* Kom., виды — *P. fibrilliferum* Kom., *P. ammanioides* Jaub. et Spach, *P. myrtillifolium* Kom., *P. pamiroalaicum* Kom., *P. alpestre* C. A. M., *P. rupestre* Kar. et Kir.; Комаров, «Флора СССР», V, 1936, стр. 607—609. 8) То же: Апомиктические виды («семья») рода *Alchemilla*.

Предлагаемые схемы и таблицу с изображением некоторых общих признаков и иерархии немногих видов я не считаю наилучшими. Но может быть эта попытка вызовет другие — более совершенные построения, насущно необходимые для выработки общих принципов анализа вида в разных группах растений. Что касается принятых в схемах и таблице внутривидовых подразделений, то я придаю им, как, повидимому, и многие другие ботаники, следующее значение.

Разновидность — это совокупность особей общего происхождения, приуроченных к определенным субстратам и территории и отличающихся признаками, не входящими в амплитуду естественной изменчивости других подобных совокупностей, генетически близких (принадлежащих к тому же виду) и связанных переходами. Признаки разновидности не могут быть получены в онтогенезе любой особи того же вида путем преходящего воздействия определенными факторами. Нередко принимается в качестве вида, особенно систематиками школы В. Л. Комарова. Для многих низших растений реального значения не имеет.¹

¹ Под амплитудой естественной изменчивости я понимаю сумму легко обратимых изменений, морфологических, физиологических и прочих.

Форма—это уклоняющиеся особи, приуроченные к определенным местообитаниям (нишам) или субстрату и характеризующиеся трудно обратимыми (наследственными) признаками, входящими в амплитуду естественной изменчивости любой особи того же вида или разновидности.

Признаки формы могут быть получены в онтогенезе любой особи того же вида или разновидности путем воздействия определенными факторами.

Специализированная форма у паразитных низших—это совокупность особей общего происхождения, морфологически (и генетически) очень близких к другим подобным совокупностям того же вида и связанных с ними переходами, но отличающихся выбором хозяев. Или, внутри вида,—это ряд поколений, паразитирующих на определенной группе хозяев, более или менее родственных между собой.

Биотип—это уклонение, характеризующееся специализацией, не выходящей за пределы ам-

наблюдаемых в онтогенезе особей одного вида (разновидности) в природе или в культуре, вызванных действием обычных факторов естественной среды при их различном притоке или напряжении. Способность различных признаков к передаче из поколения в поколение неодинакова. Одни из них наследуются при любых естественных условиях, другие—только при определенных, третьи проявляют зависимость от степени притока какого-нибудь фактора и т. д. Степень устойчивости или обратимости их совершенно различна. Поэтому не всегда возможно удовлетвориться обычной антагонистической формой характеристики признака: наследуется—не наследуется. Вместо этого в некоторых случаях даются следующие характеристики наследственной стойкости признаков: 1) легко обратимые, нестойкие признаки—характеризуются большой пластичностью и в иных условиях могут быть утеряны в ближайших поколениях потомков (тепловые, световые и т. п. формы); 2) трудно обратимые, стойкие признаки—сохраняются в любых условиях, но с течением времени могут быть утеряны (напр., опушенность, толщина покровов и другие так называемые экологические признаки); 3) практически необратимые, устойчивые, или постоянные, или потомственные, по Тимирязеву, признаки—проявляются в любых условиях в течение длительного ряда поколений (форма спор и некоторых других репродуктивных органов у ряда низших и высших растений). Все это—признаки наследственные, но далеко не равноценные в отношении их стойкости. Что касается признаков ненаследственных, как механические повреждения, некоторые формы роста, многие болезни и т. п., то они обычно не требуют дополнительной характеристики.

плитуды естественной изменчивости соответствующей специальной формы или расы. Паразитируют на одном или немногих близко родственных хозяевах.

Физиологическая раса, иногда штамм, характеризуется функциональными признаками, устойчивыми или неустойчивыми, не выходящими за пределы естественной изменчивости особи или колонии.

Неравноценность видов в разных группах и эволюционных потоках затрудняет определение вида. Критерий, пригодный для высших растений, явно не подходит к низшим. Существующие определения (если исключить определения-описания, повторяющие возможные разделы диагнозов) обычно применимы к более или менее обширным группам растений (бактерии, высшие растения, паразиты). Я ограничусь немногими примерами (многочисленные определения собраны у Комарова, 1940; в статьях Парамонова, 1943, Огнева, 1947, и др.). Так, по Штуцеру (1937), «видом в бактериологии следует считать совокупность всех индивидуумов, одинаковых между собою по морфологии, биохимическим и серологическим свойствам, сохраняющих свои основные признаки в процессе изменения и передающих их потомству» (стр. 112). Наибольшее число определений, естественно, относится к высшим растениям (и животным). По Комарову, «вид есть совокупность поколений, происходящих от общего предка и под влиянием среды и борьбы за существование обособленных отбором от остального мира живых существ; вместе с тем вид есть определенный этап в процессе эволюции» (стр. 212). По Розановой (1946), «вид — это движущаяся и изменяющаяся популяция в некотором отрезке времени, имеющая общее происхождение и характеризующаяся определенными морфолого-физиологическими и экологическими признаками и географическим ареалом, отделенная от другой подобной популяции прерывистостью в серии биотипов» (стр. 182). Эти определения не подходят к низшим растениям вследствие иного содержания и объема вида у них.

Исходя из этих определений, я пытаюсь дать несколько измененное и дополнительное определение, которое содержало бы понятие об ареале, приложимое к низшим организмам-гетеротрофам и хемосинтетикам, и указывало бы на амплитуду изменчивости и зависимость проявления морфофизиологических особенностей от определенных жизненных условий.

Определение вида, включающее эти дополнения и изменения, может быть сформулировано следующим образом.

Вид есть совокупность особей ряда поколений общего происхождения, приуроченных к определенным субстратам и территории и характеризующихся обособленным морфологическим, функциональным или биологическим единством, проявляющимся в определенных жизненных условиях и относительно стабилизированным (подвижным) в границах естественной индивидуальной или групповой изменчивости.

4

Эволюция растений, как и всякое изменение или движение, осуществляется в силу реального действия материальной среды. Действующие факторы или, как их иногда называют, движущие силы эволюции имеют значение лишь в том случае, если они вызывают изменение объектов, на которые действуют.

К числу таких факторов относят внешнюю среду, понимая под этим всю совокупность действующих сил неживой и живой природы, гибридизацию и внутренние факторы. Действие этих факторов в каждой группе растений своеобразно и может иметь различные последствия.

Силы или факторы внешней и внутренней среды в их совокупности представляются столь же необходимым условием эволюции, как и обязанная им изменчивость, или ими же вызываемые к жизни — наследственность, различные формы конкуренции или соревнования и естественный отбор (Тимирязев, 1904).

1. Внешняя среда. Некоторые факторы внешней среды — как сила тяжести, температура, влага и контакт с определенными минеральными или органическими веществами (почва, субстрат) — имеют универсальное значение. Сюда же необходимо отнести лучистую энергию солнца и, вероятно, космические лучи, действие которых должно проявляться почти всюду, где возможна жизнь, и, наконец, время — обязательное условие и мера процесса вообще. Активное состояние живого вещества, где бы оно ни находилось, вполне определяется этими шестью факторами. Помимо перечисленных факторов, большое значение в отдельных группах растений имеют некоторые физические и химиче-

ские свойства среды, аэрация, наличие других живых существ. Действие каждого фактора воспринимается и перерабатывается протопластом. Ответная реакция последнего состоит в функциональных изменениях, чаще в ускорении или замедлении физиологических или биохимических процессов. Последствия воздействия зависят от природы и напряжения или притока действующего фактора, длительности действия и свойств протопласта или организма в целом. Чем сложнее воспринимающий организм, тем многостороннее и сложнее ответная реакция.

Роль внешней среды настолько значительна, что я позволю себе упомянуть некоторые, как мне кажется, более существенные факты.

В отношении ряда низших растений-гетеротрофов возможно допустить в качестве стимула функциональных изменений непосредственное действие субстрата. Карстрем (Karsröm, 1930) культивировал *Leuconostok mesenteroides* (*Beta-coccus arabinosaceus*) на средах различного состава и затем испытывал способность культуры подвергать ферментации различные сахара. Результаты исследования представлены в табл. 2. Судя по данным таблицы, энзимы, гидролизующие галактозу, арабинозу, мальтозу и лактозу, образуются только на средах, содержащих специфический для них субстрат. Независимо от наличия субстрата в среде образуются энзимы, ферментирующие глюкозу, фруктозу, маннозу, сахарозу (и мальтозу). Первую группу энзимов Карстрем называет адаптивными энзимами, вторую — конституционными. К сходным выводам пришел также Н. А. Кра-

Таблица 2

Бактерии, росшие на среде, содержащей:	Способность к ферментации сахаров					
	глюкоза, фруктоза, манноза	галак- тоза	араби- ноза	сахар- роза	маль- тоза	лак- тоза
Глюкозу—2 ⁰ / ₀	+	—	—	—	—	—
Сахарозу—2 ⁰ / ₀	+	—	—	+	—	—
Галактозу—0.8 ⁰ / ₀	+	+	—	+	—	—
Арабинозу—0.8 ⁰ / ₀	+	—	+	+	—	—
Мальтозу—2 ⁰ / ₀	+	—	—	+	+	—
Лактозу—1 ⁰ / ₀	+	+	—	+	—	+
Среда без сахара	+	—	—	+	+	—

Условные обозначения: + сахар ферментирован; — сахар не ферментирован.

сильников (1943) в исследовании над изменчивостью видов рода *Saccharomyces*. Возможно иное толкование. Кастэл (Quastel, 1937), изучавший ферментативную активность *Micrococcus lysodeicticus* в связи с влиянием субстрата, не нашел подобной зависимости и считает, что энзимы являются метаболитами, скорость образования и разрушения которых варьирует в зависимости от условий роста клетки. Повидимому, большинство исследователей все же считает возможным ставить образование энзимов в зависимость от наличия специфического субстрата (обзорные статьи: Porter, 1946; Sevag, 1946).

Широко известно действие лучистой энергии разного рода на наследственные свойства низших (работы Тэтам и его сотрудников; Burkholder и Giles, 1947) и высших растений (Бреславец, 1946). Большое значение, повидимому, имеют космические лучи, действие которых должно проявляться повсеместно. Как известно, космические лучи состоят из электрических частиц, большая часть которых, вероятно, обладает положительным зарядом, и двигающихся с такой скоростью, что их энергия иногда превышает $1.5 \cdot 10^{10}$ электрон-вольт (Оже, 1947, стр. 36). Насколько значительна энергия космической радиации, можно судить по тому, что самые быстрые электроны, испускаемые радиоактивными веществами, не обладают и тысячной долей активности космических лучей (Оже, стр. 36). Ежеминутно в растение, как и в наше собственное тело, проникают тысячи космических частиц, вызывая в тканях многочисленные ливни вторичных частиц, обладающих очень высокой энергией. Опыты с *Drosophila melanogaster*, в которых эта последняя подвергалась действию космических лучей разной интенсивности, в долине и на высоте 14 000 фут. над уровнем моря, показали повышение числа мутаций, параллельное повышению интенсивности лучей (Jollos, 1939). Может быть этому фактору, в совокупности с действием других видов лучистой энергии, обязан повышенный темп изменчивости и эволюции растений в горных странах, как это утверждают некоторые авторы.

Значение температуры общеизвестно благодаря работам Т. Д. Лысенко и других. Здесь, вероятно, будет уместным упомянуть также о возможной роли этого фактора в возникновении спонтанной полиплоидии и некоторых других изменений (Навашин и Шкварников, 1933; Проскоряков, 1947) и сослаться на интересные исследования А. В. Благовещенского (1945), экспериментально установившего характер изменений,

вызванных пониженной температурой, и показавшего вероятное значение их в борьбе за жизнь.

Многие авторы придают большое значение географическим факторам, связывая с ними различного рода изменчивость, именуемую географической. Географические факторы представляют физические и прочие свойства внешней среды, но отличаются от действующих сил последней тем, что под ними понимается о.пределенная «средняя» действия известных факторов в масштабе области, а не маленькой ниши, и на целую популяцию или серию их, а не на отдельные особи. Мы не знаем совершенно одинаковых по своим жизненным условиям двух географических областей, как не знаем и абсолютно одинаковых популяций в их населении. Причины различий суть: 1) не вполне совпадающее действие среды, поскольку последняя различна, 2) различия в изменчивости и 3) несовпадение отбирающих факторов, вследствие различий в жизненных условиях. Я сравнивал экземпляры *Arctium majus* из Смолевичского района (БССР) с экземплярами из окрестностей Сталинабада и не мог обнаружить каких-нибудь существенных морфологических различий. Но в Смолевичском районе *A. majus* — растение открытых сухих мест, образующее заросли по обочинам дорог, тогда как в Гиссарской долине оно растет только в глубокой тени, под пологом других растений, в условиях обильного и непрерывно действующего увлажнения. Эти растения, насколько я могу судить по имеющимся у меня данным, различаются также некоторыми физиологическими особенностями.

Мишустин (1946, 1947), изучавший географическую изменчивость *Bacillus mycoides* Flugge, пришел к выводу о существовании у этой бактерии «экотипов, закономерно сменяющих друг друга по мере продвижения с севера на юг... Свойства экотипов наследственно закреплены, почему можно говорить о существовании у почвенных бактерий географических и экологических рас» (стр. 306). Различаются они отношением к температуре, величиной внутриклеточного давления и другими признаками. Так, внутриклеточное давление у московской расы составляло около 1.8 атм., у расы из района Белой церкви (УССР) 9.0—10 атм. и из Херсона — около 14.4 атм. Мишустин пытался проследить процесс возникновения адаптивных (экологических и географических) рас у *B. mycoides* и получил поразительные результаты. Культивируя на специально подобранных субстратах московскую расу *B. mycoides*, имевшую внутрикле-

точное давление, изотоничное 0.05 мол. раствору NaCl, ему удалось вывести расу, которая давала заметное сжатие столбика бактерий при концентрации NaCl около 0.4 моля, т. е. внутриклеточное давление повысилось, примерно, с 2 атм. у исходной расы до 14 атм. у вновь полученной. Сходные результаты были получены в экспериментах по приучению московской расы к повышенной температуре. Оба эксперимента указывают, как это признает и автор, на присутствие в составе московской расы *B. mycoides* клеток, характеризующихся свойствами другой географической расы, в частности херсонской. Другими словами, амплитуда изменчивости московской расы, повидимому, включает все другие отмеченные Мишустиным расы. Возникновение новых свойств или новой расы в данном случае обязано отбору форм в рамках нормальной индивидуальной изменчивости, присущей, вероятно, любой колонии *Bacillus mycoides*. Подобная раса, как мне кажется, ничего общего с таковой (т. е. с разновидностью) у высших растений не имеет. Это — физиологическая раса в указанном выше смысле (стр. 30). Вскрытая Мишустиным амплитуда изменчивости представляет исключительную по возможностям и широте размаха исторически сложившуюся адаптацию.

К группе географических факторов обычно относят также изоляцию. Известно, что изоляция уже сама по себе, даже в пределах одной географической области, неизбежно приводит к расхождению признаков, все более прогрессирующему с течением времени. Роль изоляции не может быть сведена к особенностям влияния среды или несовпадающему действию отбора, или, наконец, к ограничению свободного скрещивания. Остается предположить, что расхождение признаков изолированных популяций обязано главным образом поразительному разнообразию ответных (на действие среды) изменений живого вещества, как бы не допускающего казалось бы неизбежных совпадений (о математически ожидаемых совпадениях не может быть и речи).

Значительное место среди действующих факторов среды занимает активность живых существ. Известны многочисленные примеры воздействия одного растения на другое летучими веществами, как в случае аллелопатии (напр., влияние *Artemisia absinthium* на растущий рядом *Foeniculum vulgare*), или путем выделения в среду специфически действующих соединений (антибиотики, фитонциды и т. п.). Действие веществ этого рода может быть источником изменчивости в определенных группах растений, равно как и существен-

ным фактором естественного отбора по некоторым признакам.

Известны многие изменения, вызываемые прививками. Этого рода биотическое воздействие впервые получило всестороннее освещение в трудах И. В. Мичурина (1936) и его учеников и последователей. Установлено, что в привитых растениях при наличии обмена некоторыми ассимилянтами наблюдается в большей или меньшей степени взаимная передача признаков или обмен ими. Такого рода изменения описаны, в частности, в исследовании Сисакяна, Глущенко и др. (1946) над изменениями в привитых помидорах. Они наблюдали морфологические изменения в подвоях в комбинациях прививок — сорт Гумберт (привой) + Золотая королева (подвой), а также — Мексиканский 353 + Гольден и некоторых других; в прививке — Плановый + Желтый грушевидный изменения наблюдались в привое. «В варианте — Гумберт + Золотая королева изменения произошли в Золотой королеве по признакам формы, камерности, размера плодов и окраски листьев» (l. c.). В плодах семенных потомств привитых растений по варианту — Мексиканский 353 (красноплодный) + Гольден (подвой; желтоплодный) авторы обнаружили свойственные подвою два показателя: активность пероксидазы и содержание аскорбиновой кислоты. «По остальным же признакам, а именно — состав сахаров, общая кислотность, количество каротиноидов и активность полифенолоксидазы — сказывается влияние привоя» (стр. 107—108); окраска плодов — желто-красная, оранжевая, красная, желтая, т. е. представлена признаками обоих компонентов. Опыты подтверждают наследование ряда признаков, приобретенных в результате прививок. Подобного рода изменения в естественных условиях не могут иметь серьезного значения вследствие приспособления, не имеющего исключений в мире живых существ и состоящего в неукоснительном осуществлении (или требовании) предварительной дезинтеграции до разумного предела любых веществ, поступающих в жизнедеятельную ткань и предназначенных для ассимиляции.

Последствия влияния внешней среды на наиболее простые гетеротрофные растения (бактерии) не выходят за границы функциональной активности: изменяются ферментативная активность и процессы роста.

У сложно построенных растений, особенно высших, последствия влияния внешних факторов представляют морфологические изменения — нарушение обычной формы, из-

менение размера отдельных органов, изменение окраски и др. Ответные изменения, функциональные и следующие за ними морфологические, различны в различных группах, иногда очень близких. В основе морфологических изменений несомненно лежат функциональные изменения, вполне сходные с таковыми у простейших организмов.

Опыт не противоречит этому выводу. Очень близкие виды ржавчинных грибов *Puccinia coronata* и *P. coronifera* различаются преимущественно тем, что первый дает эцидии на *Rhamnus frangula* и некоторых других видах того же рода за исключением *Rhamnus cathartica*, тогда как второй образует эцидии преимущественно на этом последнем. Определение ферментативной активности ростков эцидиоспор показало заметные различия у этих ржавчинников (табл. 3).

Таблица 3

Название гриба	Ката-лаза	Перокси-лаза	Окси-геназа	Ами-лаза	Уре-аза	Аспа-раги-наза
<i>Puccinia coronata</i>	+	—	—	+	+	—
<i>P. coronifera</i>	(+)	—	—	+	(+)	(+)

Условные обозначения: + фермент обнаружен; — фермент не обнаружен; (+) низкая активность фермента.

Различия наблюдались в активности каталазы и уреазы. Аспарагиназа у *P. coronifera* обнаружена, у *P. coronata* она отсутствует (Купревич, 1947). Морфологические различия, наблюдаемые у высших растений одного вида, но разных экотипов, несомненно обязаны в конечном счете функциональным изменениям. Соответствующий фактический материал содержится в любом сравнительном физиологическом или биохимическом исследовании.

Приведу пример из собственных наблюдений. Определялись содержание воды в древесине и интенсивность транспирации *Cotoneaster multiflora* Вге и *Celtis caucasica* Willd., росших в условиях крайней сухости, на богаре, и при достаточном увлажнении, вблизи ручья (Таджикистан). Определение содержания воды в древесине показало существенное различие (табл. 4), во-первых, между экземплярами *Cotoneaster*, росшими на богаре и у ручья, и, во-вторых, глубокие различия

Таблица 4

Содержание воды в древесине в мг на 1 г воздушно-сухого веса; 20 IX 1945

Объект	Количество воды в мг	
	до насыщения водой	после искусственного насыщения водой
<i>Cotoneaster multiflora</i> в богарных условиях:		
двухлетние ветви	253	336
четырёхлетние ветви	385	504
То же у ручья:		
двухлетние ветви	450	570
четырёхлетние ветви	628	746
<i>Celtis caucasica</i> на богаре:		
двухлетние ветви	285	385
четырёхлетние ветви	360	460
То же у ручья:		
двухлетние ветви:	264	372
четырёхлетние ветви	367	462

в поведении (т. е. в ответе функциональными изменениями на действие внешней среды) мезофита *Cotoneaster*, с одной стороны, и ксерофита *Celtis*, с другой.

Так, различие в содержании воды в древесине *Cotoneaster* у реки и на богаре составляло до 243 мг на 1 г воздушно-сухой древесины. У *Celtis caucasica* найденные различия не выходят за границы вероятной ошибки опыта. Существенные различия наблюдались также в интенсивности транспирации. Различия в водном режиме (*Cotoneaster*) во всех случаях сопровождалось различиями морфологического характера — в размерах и степени опушенности листьев и плотности древесины. Там, где не наблюдалось морфологических различий, как, например, у экземпляров *Celtis caucasica*, росших в разных экологических условиях, обычно обнаруживались очень незначительные функциональные изменения или они отсутствовали. Каркас (*Celtis caucasica*) в самых различных условиях морфологически совершенно одинаков, остаются также неизменными все особенности его водного режима.

Примеры функциональных и морфологических изменений, несомненно связанных с действием окружающей среды, весьма многочисленны и достаточно известны (Мичурин, 1939; Лысенко, 1946; Благовещенский, 1945; Имшенецкий, 1946; Мишустин, 1946). Несколько работ, содержащих новые мате-

риалы, опубликовано в последнее время (Красильников, 1945; Свешникова, 1947; Коварский, 1947; Буткевич, 1947, и др.).

В заключение два слова о наследовании приобретенных признаков. Есть все основания полагать, что некоторые адекватные внешней среде изменения не выходят за пределы нормальной амплитуды легко обратимой изменчивости. В других достаточно многочисленных случаях признак представляется явно приобретенным и закрепленным в результате действия внешней среды, как, повидимому, все иммунобиологические реакции, а также различные экологические особенности растений. Как известно, представители зарубежной формальной генетики отрицают возможность наследования приобретенных признаков. По мнению некоторых авторов, этот вопрос может быть решен путем изучения механизма «плазматической наследственности» (Синская, 1942) или, как полагают другие, путем постановки длительных экспериментов над влиянием различных факторов на растение; наконец, многие исследователи считают, что этот вопрос решен в положительном смысле еще Ламарком. Что касается *pro domo sua*, то тезис об обязательном участии внешней среды в явлениях изменчивости и наследственности мы считаем не только достаточно обоснованным, но и единственно верным. Более того. Мы глубоко убеждены в том, что не существует никаких других изменений, кроме приобретенных, т. е. адекватных действию внешних условий.¹

2. Внутренние факторы. Состав их и действие до сих пор остаются неясными. Тем не менее, наличие своеобразных внутренних факторов едва ли может оспариваться. Действие этих факторов проявляется прежде всего в нестемлемом свойстве живого вещества — его лабильности, внешне выражающемся в способности к изменениям в более или менее широких границах. Во-вторых, действию тех же факторов подчинены многие явления, связанные с наследственностью (нормальный морфогенез, последовательность прохождения стадий, и проч.).

Лабильность особей в сменяющихся поколениях чрезвычайно высока и, повидимому, обязательна (Красильников, 1943; Пухальский, 1947). Впрочем, по некоторым авторам, наследственные изменения довольно редки. Так, по расчетам

¹ Исчерпывающий анализ основных проблем современной генетики и, в частности, вопроса о наследовании приобретенных признаков, дан в известном докладе акад. Т. Д. Лысенко «О положении в биологической науке» на сессии Всесоюзной Академии сельскохозяйственных наук имени В. И. Ленина, состоявшейся 31 июля — 7 августа 1948 г.

Люиса, Бернета, Лугия и Дельбрук (см. также Sevag, 1946), изучавших изменчивость некоторых биохимических свойств бактерий в чистых культурах, мутации происходят спонтанно с относительно постоянной частотой порядка $1:10^5$ до $1:10^7$, т. е. примерно у одной из 1 000 000 особей. Эти расчеты плохо отражают действительность. Многочисленные наблюдения над культурами бактерий и другими низшими растениями говорят о гораздо более высокой изменчивости, связанной с действием внешней среды (Имшенецкий, 1946, Кулревич, 1947). К постоянно действующим внутренним факторам необходимо отнести также процесс старения, роль которого в изменчивости недавно открыта М. С. Навашиным. Наконец, внутренние факторы имеют непосредственное отношение к восприятию и переработке действия внешней среды, причем, весьма вероятно, что сама подвижность живого вещества обязана действию внешних факторов, в частности, космических лучей. Короче говоря, «внутренние факторы» — это само живое вещество.

3. Г и б р и д и з а ц и я — фактор, занимающий как бы промежуточное место между двумя названными выше. Приобретает значение с появлением полового процесса, начиная с самых примитивных его форм. В группах *Bacteriales* и *Cyanophyceae* значения не имеет.

Впрочем, судя по экспериментам Ледеберга и Татума (Lugia, 1947; Лебедев, 1947), можно предпологать наличие «гибридов» в культурах *Escherichia coli*. В культуре этой бактерии, представлявшей смесь различных штаммов (мутантов) обнаружено большое разнообразие форм, возникновение которых с некоторой вероятностью может быть объяснено допущением полового процесса, т. е. слиянием отдельных клеток, включая их ядерный аппарат (см. Имшенецкий, 1945), и последующей «перекombинацией» признаков. Мы ничего не знаем о половом процессе у бактерий, но возможность его, в сильно упрощенной форме, не исключена. Может быть подобному слиянию двух особей-клеток, осуществленному в результате попытки взаимного поедания, обязано, как это полагал Данжар, возникновение полового процесса вообще. Это можно представить себе в виде случая, когда попытка использовать в качестве источника питания близко родственную особь приводила, вследствие совладающих биохимических и прочих свойств, к объединению в одно целое хищника и его жертвы. Нечто отдаленно напоминающее этот процесс мы наблюдаем у высших растений в результате прививок.

Действие гибридизации обычно принято видеть, в соответствии с учением о факториальном составе наследственности, в создании новых комбинаций благодаря слиянию в одной особи наследственных свойств двух не вполне равноценных по какому-нибудь признаку организмов. Возникший в результате объединения разных гамет новый организм обычно рассматривается в качестве простой суммы исходных. Ничего нового он якобы не содержит и, подобно лишайнику или другим организмам, состоящим из двух компонентов — участников симбиоза, серьезного значения в видообразовательном процессе не имеет (ср. Комаров, 1940).

Отрицательная оценка роли гибридизации и перекрестного оплодотворения в видообразовании основывается преимущественно на теоретических соображениях и расчетах. Известны многочисленные факты, свидетельствующие об обратном — о появлении новых признаков в результате гибридизации (Мичурин, Сочинения, I—II; Цицин, 1937). Судя по имеющимся достоверным наблюдениям, гибридизация ведет, как это показал Мичурин, к расшатыванию наследственной твердыни особи и появлению совершенно новых признаков. И что особенно ценно — эти новые свойства в ряде случаев возможно заранее предвидеть. Изменения этого рода широко распространены, особенно среди цветковых растений, и несомненно имеют большое значение в процессах видообразования. Об этом свидетельствуют бесчисленные, никогда не прекращающиеся в природе попытки гибридизации во всех доступных сочетаниях, производимые в процессе деятельности полчищ насекомых, к тому же в союзе с действующими в том же направлении другими факторами. Какого порядка, как велика эта активность? Расчеты показывают (причем я стремился несколько преуменьшить цифры), что пчелы — члены одной пасеки, состоящей из 50 ульев, в течение вегетационного периода делают около 10 млрд посещений цветов. Это только одна пасека, представляющая бесконечно малую величину от всей массы свободно действующих в природе насекомых. Кроме того, сюда необходимо присоединить действие воздушных течений, никогда не прекращающееся.

Трудно допустить, чтобы этот исключительный по объему процесс панмиксии, к тому же действующий в течение геологических эпох, по крайней мере последних, оставался бы бесплодным.

Из краткого обзора, изложенного выше, следует, что состав и действие движущих сил эволюции в различных

группах растений не вполне одинаковы и, следовательно, содержание этапа эволюции, представляющего вид, не может быть равнозначным. Вместе с тем способ действия ряда ведущих факторов внешней среды во всех группах одинаков, выражаясь сдвигом функциональной активности протопласта в ответ на внешнее воздействие, если последнее не выходит за определенные границы. В любой группе растений эволюционный процесс осуществляется на основе одних и тех же или сходных факторов и одним и тем же путем, но в каждой группе отдельные этапы процесса представляют различные уровни и содержание перестройки организма. В этом смысле «представление о принципиальном различии видов у низших растений по сравнению с высшими едва ли оправдывается» (Курсанов, 1945, стр. 214). Этапы эволюции — виды — у *Bacteriaceae* и *Polyporaceae*, *Cyanophyceae* и *Compositae* при всем различии объема их и содержания суть вполне соизмеримые звенья различных направлений или потоков эволюции.

5

В любом исследовании в конечном итоге обнаруживается стремление познать объект изучения до степени, позволяющей произвольное управление им. В исследовании вида достижение этой цели требует больших усилий. Несмотря на работу многочисленного коллектива, мы далеки от цели. В силу слепой веры в некоторые каноны формальной генетики во многих странах прекращены работы в направлениях, по которым в свое время следовали Мичурин, Бербанк, Кражан, Бонье, Мэсси, Сальмон, Клебс. В СССР возникли и успешно развиваются новые многообещающие направления в исследовании процессов изменчивости и морфогенеза. Я имею в виду подлинно творческое, органически связанное с практикой направление исследований, созданное трудами И. В. Мичурина и Т. Д. Лысенко. Мы являемся свидетелями возобновления многообещающих сравнительно-экологических и физиологических исследований вида ботаниками, преимущественно учениками и последователями В. Н. Сукачева, исследований, по своим целям и методологии — уже в истоках их — вполне созвучных учению И. В. Мичурина.

Выдвигаемые мной, в качестве первоначальной наметки, возможные направления в исследовании видообразовательного процесса ограничены сравнительно узким кругом

вопросов и подчинены целям первоначальных этапов познания процесса. Сколько-нибудь подробное изложение и обоснование программы исследований в этом докладе едва ли возможны. Это — особая тема, разработка которой требует коллективных усилий.

Ближайшие цели исследования — всестороннее познание естественного процесса видообразования в различных группах растений.

Объекты исследования — представители различных групп гетеротрофных и автотрофных растений. Для сравнительных исследований целесообразно привлекать преимущественно культивируемые растения (в производственных или специальных условиях) на разных фазах онтогенеза; они должны также представлять ряды близких видов общего происхождения, но разной степени родства. Могут быть названы как исходные следующие направления исследований.

1. Изучение объема и характера признаков или свойств, составляющих содержание этапа эволюции — вида. У гетеротрофов — изучение функциональной активности в связи с морфологией; у автотрофов-фотосинтетиков — анализ морфологических признаков в связи с функциональной активностью. Существующие описания видов обычно подчинены чисто систематическим целям. Они обычно не содержат данных об основных морфологических и функциональных особенностях, определяющих положение вида и хлоро- или гиалосфере. Даже самое подробное описание строения цветка, формы прилистников или пряжек на мицелии какого-нибудь гриба дает очень мало для понимания вида как этапа эволюции.

2. Определение состава действующих факторов и выяснение эффективности действия их в зависимости от наиряжения или притока. Установление амплитуды функциональной и морфологической изменчивости или объема нормальной реакции вида. Помимо лабораторных исследований, необходимы длительные наблюдения в природе, предпочтительно в горных условиях.

3. Изучение направления и характера изменчивости, возникающей в результате гибридизации и взаимодействия между компонентами прививок. Наследственные свойства и поведение гибридов изучены достаточно хорошо. Тем не менее, роль гибридизации в естественных условиях выяснена далеко не достаточно, о чем свидетельствуют резкие расхождения в оценке этого фактора. Что же касается прививок, то наши знания о взаимодействии между компо-

нентами их обязаны очень немногим исследователям и не могут идти ни в какое сравнение со знанием свойств и структуры гибридов. Между тем, метод прививок открывает новый высокоперспективный путь к управлению некоторыми признаками. Исследования потребуют применения методов основных ботанических наук, включая биохимию и генетику.

4. Определение главного направления (или направлений) эволюции в различных группах и его связи с действием определенных факторов. Можно указать на несколько существующих гипотез о направлениях эволюции в отдельных группах растений или, чаще, о некоторых тенденциях в историческом развитии отдельных органов. Так, можно говорить об эволюции размещения цветков на растении в сторону все более тесного сближения их. Известны, далее, общие рассуждения о процессах ксерофилизации, об эволюции в сторону «раздревеснения» и проч. Более точные сведения о направлениях эволюции в отдельных группах растений, несмотря на большое число объемистых монографий по систематике, несоразмерно малы.

5. Изучение условий и путей возникновения, наследственной передачи и закрепления в потомстве изменений, так или иначе приобретенных, входящих в амплитуду обычной изменчивости, или не свойственных ей. Я считаю этот вопрос недостаточно изученным экспериментально, особенно в отношении низших растений.

6. Изучение материальной связи и взаимодействия между функциональной активностью и морфогенезом. Это — наиболее трудное направление исследований. Осуществимо оно методами физиологии, анатомии и систематики. Объектами первоначальных исследований могут быть морфологические изменения, наблюдаемые в онтогенезе, как, например, расчленение гервноначально простой листовой пластинки у некоторых растений, или смена одной формы хвои на другую у *Juniperus seravschanica* и другие изменения, связанные с определенными физиологическими процессами.

Исследование вида как этапа эволюции в перечисленных направлениях, за немногими исключениями, нигде не ведется. Исследование может быть осуществлено методами систематики, морфологии, физиологии и биохимии.

Л и т е р а т у р а

- Бердже Д. Определитель микробов. Киев, 1936, стр. 1—770.
- Благовещенский А. В. Биохимические факторы естественного отбора у растений. Журнал общей биологии, 6, 4, 1945, стр. 217—234.
- Бреславец Л. П. Растение и лучи Рентгена. Изд. АН СССР, М.- Л., 1946, стр. 1—194.
- Буткевич В. В. Приспособляемость растений к химическому составу среды. Селекция и семеноводство, 6, 1947, стр. 62—77.
- Воронихин Н. Н. Реферат работы: Л. И. Курсанов, Понятие о виде у низших растений. Микробиология, 14, 4, 1945, стр. 210—214. Советская ботаника, 14, 3, 1946, стр. 204—206.
- Воронихин Н. Н. О полиморфизме *Spirulina platensis* (Nordst.) Geitl. в связи с вопросом о виде у синезеленых водорослей. Советская ботаника, 14, 4, 1946, стр. 239—246.
- Воронихин Н. Н. Опыт классификации внутривидовых вариантов *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Bréb. в водоемах Валдайского и Демьянского районов Ленинградской области. Ботанический журнал СССР, 31, 5, 1946, стр. 13—23.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. 1939.
- Еленкин А. А. Синезеленые водоросли. Монография пресноводных и наземных *Cyanophyceae*, обнаруженных в пределах СССР. Специальная (систематическая) часть, вып. 1. Изд. АН СССР, 1938, стр. 1—984.
- Зингер Р. О понятии вида у высших базидиальных грибов. Советская ботаника, 5—6, 1940, стр. 262—269.
- Имшенецкий А. А. О ядерном аппарате бактерий. Микробиология, 14, 2, 1945, стр. 65—79.
- Имшенецкий А. А. Экспериментальная изменчивость микроорганизмов. Успехи современной биологии, 21, 1, 1946, стр. 45—80.
- Каменский Ф. Материалы для морфологии и биологии *Monotropa hypopitys* L. и некоторых других сапрофитов. Одесса, 1883, стр. 1—32.
- Каменский Ф. Die Vegetationsorgane der *Monotropa hypopitys* L. Vorläufige Mitteilung. Bot. Zeitung, 29, 1881, S. 458—461.
- Клейн Б. И. Понятие о виде в общей и медицинской микробиологии. Микробиология, 14, 1, 1945, стр. 35—44.
- Коварский А. Е. Изменение наследственности пшеницы Альборубрум инфлятам. Агробиология, 3, 1947, стр. 99—106.
- Комаров В. Введение к флорам Китая и Монголии. 2. Монография рода *Caragana*. Труды Ботанического сада, 29, 2, 1908.
- Комаров В. Л. Учение о виде растений. Изд. АН СССР, 1940, стр. 2—212.

- Коржинский С. Флора Востока Европейской России. I. Томск, 1892, стр. 1 - 227.
- Красильников Н. А. Об индивидуальной изменчивости у микроорганизмов. Журнал общей биологии, 4, 1, 1943, стр. 15—27.
- Красильников Н. А. Прививка новых свойств вирулентности клубеньковым и некоторым неклубеньковым бактериям. Микробиология, 14, 4, 1945, стр. 250—256.
- Кудрявцев В. И. Циклы развития, филогения и классификация дрожжей. Микробиология, 15, 4, 1946, стр. 345—356.
- Купревич В. Ф. О происхождении и эволюции паразитизма у грибов. Советская ботаника, 5—6, 1940, стр. 270—287.
- Купревич В. Ф. Физиология больного растения. Изд. АН СССР, 1947, стр. 1—299.
- Курсанов Л. И. Понятие о виде у низших растений. Микробиология, 14, 4, 1945, стр. 210—214.
- Лебедев А. Ф. Об ассимиляции углерода сапрофитами. Известия Донского университета, 1921.
- Лебедев Д. В. Гибридизация бактерий. Природа, 12, 1947, стр. 64—65.
- Лысенко Т. Д. О наследственности и ее изменчивости. 1944, стр. 1—78.
- Лысенко Т. Д. Агробиология. Сельхозгиз, 1946, стр. 1—407.
- Майр Э. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. 1947, стр. 1—504.
- Мережковский К. С. *Schedulae ad Lichenes Rossiae exsiccatos*. Ученые записки Казанского университета, 80, кн. 5, 6, 1913, стр. 1—48.
- Мичурин И. В. Итоги шестидесятилетних работ. Сельхозгиз, 1936.
- Мичурин И. В. Сочинения, тт. I—III, 1909—1940.
- Мишустин Е. Н. Географическая изменчивость почвенных бактерий. Успехи современной биологии, 22, 3, 1946, стр. 387—412.
- Мишустин Е. Н. Эколого-географическая изменчивость почвенных бактерий. Изд. АН СССР, 1947, стр. 1—326.
- Навашин М. и Шкварников П. Об ускорении мутационного процесса в покоящихся семенах под влиянием повышенной температуры. Природа, 10, 1933.
- Наумов Н. А. Определитель муконовых (*Mucorales*). Изд. АН СССР, 1935, стр. 1—137.
- Наумов Н. А. Ржавчина хлебных злаков. Сельхозгиз, 1939, стр. 1—403.
- Николаева Т. Л. К монографии некоторых родов из сем. *Polyporaceae* Европейской части Союза и Кавказа (*Trametes*, *Daedalea*, *Lenzites*). Труды Ботанического института АН СССР, сер. 2, вып. 4, 1938, стр. 377—431.
- Огнев С. И. Вид, низшие категории вида, насущные задачи систематики. Бюллетень Московского общества испытателей природы, Отд. биологии, 52, 1, 1947, стр. 1—21.
- Оже П. Что такое космические лучи. ОГИЗ, 1947, стр. 1—108.
- Парамонов С. Я. Что такое вид в биологии. Советская ботаника, 2, 1943, стр. 3—18.
- Полянский В. К вопросу о значении таксономических единиц у низших водорослей. Труды Ботанического института АН СССР, сер. 2, вып. 3, 1936, стр. 7—97.
- Проскоряков Е. И. О происхождении флористического богатства гор. Труды Узбекского Государственного университета, 3, 1947, стр. 1—13.
- Пухальский А. В. Об изменчивости морфологических признаков у сортов пшеницы. Селекция и семеноводство, 6, 1947, стр. 12—14.

- Розанова М. А. Экспериментальные основы систематики растений. Изд. АН СССР, 1946, стр. 1—255.
- Савич В. П. Известия Ботанического сада им. Петра Великого, 1—2, 1914, стр. 164.
- Свешникова И. Н. Новый метод изучения эволюции вида. Бюлл. Московского общества испытателей природы, Отд. биологии, 52, 3, 1947, стр. 75—82.
- Селибер Г. Л. Гетеротрофный способ питания автотрофных организмов. Природа, 3, 1944, стр. 45—51.
- Семенов-Тянь-Шанский А. П. Таксономические границы вида и его подразделений. Опыт точной категоризации низших систематических единиц. Записки Академии Наук, 8 сер., 25, 1, 1910, стр. 1—29.
- Синская Е. Н. Проблема вида в современной ботанической литературе. Успехи современной биологии, 15, 3, 1942, стр. 326—359.
- Сисакян Н. М., И. Е. Глущенко, Н. А. Васильева и А. М. Кобякова. Изменения биохимических признаков в семенных потомствах томатов от прививок. Биохимия, 11, 2, 1946, стр. 105—118.
- Тимирязев К. Факторы органической эволюции. Насущные задачи современного естествознания, 1904, стр. 161—217.
- Флора СССР. Изд. Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, т. 5.
- Хохлов С. С. Центры происхождения или географические фокусы видообразования. Ботанический журнал СССР, 32, 1, 1947, стр. 33—41.
- Цицин Н. В. Что дает скрещивание пшеницы с пыреем. Сельхозгиз. 1937, стр. 1—46.
- Шишкин Б. К. Учение о виде по работам В. Л. Комарова. Юбил. сборник, посвящ. 30-летию Великой Октябрьской социалистической революции. Изд. АН СССР, 1947, стр. 267—282.
- Штуцер М. И. Морфология, систематика и диссоциация бактерий, стр. 80—160 (в «Руководстве по микробиологии и эпидемиологии». Составили: Н. М. Великанов, А. И. Саватеев, М. И. Штуцер и др.; т. I, 1937).
- Юзепчук С. В. Проблема вида в свете учения Дарвина. Советская ботаника, 6—7, 1939, стр. 12—34.
- Ячевский А. А. К вопросу о видообразовании у грибов. Материалы по микологии и фитопатологии, 6, 1, 1927, стр. 1—56.
- Wignat F. Virus as organism. Evolutionary and ecological aspects of some human virus diseases. 1946.
- Buchanan R. E. Studies on the nomenclature and classification of the Bacteria. Journ. bact., 1, 1916; 2, 1917; 3, 1918.
- Burkholder P. R. and N. H. Giles. Induced biochemical mutations in *Baillus subtilis*. Amer. journ. bot., 34, 6, 1947, pp. 345—348.
- Ciferri R. The criteria for definition of species in mycology. Ann. mus., 30, 1—2, 1932, pp. 122—136.
- Dangeard A. P. Comptes rendus Ac. sci. Paris, 172, 1921, pp. 254—260.
- Harper R. H. The species concept from the point of view of a morphologist. Amer. journ. bot., 10, 5, 1923, pp. 229—233.
- Janeczowski. Poszukiwania nad wzrostem wierzchotowym korzeniu u roślin okrytoziarnowych, Abh. d. Krakauer Acad., 1874, pp. 1—20.
- Jolos V. Further tests of the rôle of cosmic radiation in the productions of mutations in *Drosophila melanogaster*. Genetics, 24, 2, 1939, pp. 113—130.

- Karström H. Über die Enzyymbildung in Bakterien und über einige physiologische Eigenschaften der untersuchten Bakterienarten. Thesis. Helsinki, 1950.
- Luria S. E. Recent advances in bacterial genetics. Bact. reviews, 2, 1, 1947.
- Migula W. (in «Rabenhorst L. Kryptogamen-Flora», Bd. 5, die Characeen, 1897, pp. 432—468).
- Porter L. R. Bacterial chemistry and physiology. 1946, pp. 1—1073.
- Quastel, 1937; цит. по Porter J. R., 1946.
- Reed G. The species concept from the point of view a physiologist and bacteriologist. Amer. journ. bot., 10, 5, 1923, pp. 234—238.
- Sevag M. G. Enzyme problems in relation to chemotherapy, «adaptation», mutation, resistance and immuniti. Advances in enzymology, 6, 1946, pp. 33—128.
- Shull G. H. The species concept from the point of view of a genetist. Amer. journ. bot., 10, 5, 1923, pp. 221—228.
- Stakman E. C. The species concept from the point of view of plant pathologist. Amer. joirn. bot., 10, 5, 1923, pp. 239—244.
- Tamiya H. Le bilan matériel et l'énergétique des synthèses biologiques. Actualités scient. et industr. 214 Exposés de biologie. 1935, pp. 1—43.
- Tatum E. L., D. Bonner and G. W. Beadle. Anthranilic acid and the biosynthesis of indole and tryptophan by *Neurospora*. Arch. biochem, 3, 3, 1944, pp. 477—478.
- Turesson G. The plant species in relation to habitat and climate. Hereditas, 6, 1925.

Печатается по постановлению
 Редакционно-издательского совета
 Академии Наук СССР

*

РИСО АН СССР № 3447. Подписано к печати 8/III 1949 г.
 Печ. л. 3. Уч.-изд. л. 3,2. М-06135. Тираж 2000. Зак. № 1379.