

ДС
191

УЧЕННЫЕ ЗАПИСКИ

Т. XVI

16

ВЫПУСК I
БИОЛОГИЧЕСКИЙ

ф. 15. 37098.

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
1. Бесполосеменные растения	доц. С. С. Хохлов 3
2. Растительность Саратовского Заволжья в связи с почвами и их культурным состоянием	проф. Н. И. Усов 75
3. Торфяники и озерные отложения Юго-Востока	доц. А. А. Чигурьева 102
4. Витамин „С“ в некоторых видах Сара- товской флоры	проф. А. Д. Фурсаев и доц. М. П. Перекальская 117
5. О растительности долины реки Урала	проф. А. Д. Фурсаев и асс. Н. Я. Хвалина 123
6. Корневое влагалище злаков, как диаг- ностический признак	доц. С. С. Хохлов 146
7. Об экспоненциальном и параболиче- ском росте	проф. А. В. Морозов 148
8. О линейном росте рыб и методах его изучения	проф. А. В. Морозов 154
9. О цифровых показателях линейного роста рыб	проф. А. В. Морозов 159
10. О структуре чешуи у костистых рыб	проф. А. В. Морозов 164
11. О генезисе инстинкта стадности у саранчевых	проф. Л. З. Захаров 168
12. Основные закономерности развития Нижне-Волжских очагов азиатской саранчи	проф. Л. З. Захаров 174
13. Сезонные миграции азиатской саран- чи и их причины	проф. Л. З. Захаров 179
14. Систематические и зоогеографиче- ские заметки о млекопитающих Юго- Восточной части Сальских степей	асс. Н. И. Ларина и ст. лаб. В. Л. Голикова 183
15. Памяти профессора Янишевского	проф. А. Д. Фурсаев 189

БЕСПОЛОСЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ

Исторические предпосылки и эволюционные перспективы

Доцент С. С. ХОХЛОВ

„...случаи партеногенезиса, теперь вполне достоверные, доказывают, что различие между половым и бесполом размножением далеко не так велико, как раньше полагали...“

„...мы не видим существенного различия между половым и бесполом воспроизведением;... бесполое размножение, способность к восстановлению роста и развитие представляют собой части одного и того же великого закона“.

Ч. ДАРВИН. Изменение животных и растений в домашнем состоянии.

„Семя, как совершенный орган зародышевой жизни, как возможность развивать и сохранять зародыши от разрушительных климатических влияний, дало растениям возможность проникнуть вглубь обширных материковых пространств, оторваться от морских побережий и, используя кратковременные влажные периоды, в связи с временами года, развить обширные заросли“.

В. Л. КОМАРОВ. Происхождение растений.

I

Определение бесполосеменного размножения и постановка проблемы

Уже около ста лет назад у некоторых растений было замечено развитие семян без предварительного оплодотворения (*Coelobogune ilicifolia*,—Braun, 1857)¹⁾ и, как оказалось, например, у *Antennaria alpina* мужские части цветка—тычинки вообще недоразвиваются; в природе почти все особи этого вида имеют только однополые—женские цветки, (Kerner 1876, 1902). Последующими исследованиями открыто много новых видов покрытосеменных, образующих семена без полового процесса. Такой способ размножения, в отличие от нормального полового (амфимиксиса) стали обозна-

¹⁾ Шкорбатов (1912) указывает, что еще до Камерариуса (т. е. до экспериментального обоснования наличия пола у растений!) существовало мнение о партеногенетическом развитии *Mercurialis annua*.

чать термином апомиксис (Winkler, 1908), понимая под ним с некоторыми ограничениями вообще все формы бесполого размножения. Позже термин апомиксис начали применять более узко (как и мы в настоящей работе), прилагая его только к тем формам бесполого размножения, которые возникли на базе имевшегося ранее полового процесса (партеногенез, апогамия, апоспория, адвентивная эмбриония и т. п.). В русской литературе нет особого термина для обозначения апомиксиса у покрытосеменных, и нам кажется целесообразным употреблять в таких случаях термин бесполосеменное размножение. Этим устанавливается необходимое в ряде случаев отличие апомиксиса у покрытосеменных от вегетативного размножения и от апомиксиса у несеманных растений.

Бесполосеменное размножение в настоящее время обнаружено у большого числа видов покрытосеменных. По нашим, далеко неполным, подсчетам бесполосеменные формы растений (не считая тех многочисленных случаев полиэмбрионии, где не доказано, хотя и не исключено, апомиктическое развитие зародышей, и не принимая во внимание явление генеративного партеногенеза) встречаются не менее, чем в пятидесяти семействах и более, чем в сотне родов. Число же видов, размножающихся бесполосеменным путем, известное в настоящее время, очень велико. Например, только в одном, наиболее хорошо изученном в этом отношении, роде одуванчиков (*Taraxacum*) из пятидесяти исследованных видов у сорока двух обнаружено наследственное бесполосеменное размножение при полной утрате способности к половому размножению (Поддубная-Арнольди и Дианова, 1937). В ботанической литературе ежегодно описываются все новые и новые случаи бесполосеменного размножения и, возможно, что в природе немало таких видов, у которых сейчас хотя и признается нормальное половое размножение, но на самом деле имеется апомиксис, маскируемый сложной морфологической структурой цветка, а в случаях индуцированных форм апомиксиса еще и процессом опыления. Это предположение не лишено основания, если учесть крайне малую изученность покрытосеменных в цитозембриологическом отношении; вряд ли число видов, охваченных такими исследованиями, превышает сейчас 1500—2000, т. е. есть, около 1% от общего числа видов покрытосеменных (к 1930 году число видов, охваченных цитозембриологическими исследованиями, достигало 1230 (Поддубная-Арнольди, 1930).

Оказавшийся для ряда видов обычным (а часто и единственным) способом размножения, апомиксис все более и

более привлекает к себе внимание исследователей. Научная разработка проблемы апомиксиса уже вызвала к жизни обширную литературу, что видно по сводным и обзорным работам Винклера (Winkler, 1908, 1920, 1933), Шнарфа (Schnarf, 1929), Розенберга (Rosenberg, 1930), Шарпа (Sharp, 1934), Поддубной-Арнольди (1940) и др.

В разработке проблемы апомиксиса вообще и бесполо-семенного размножения в частности следует различать два тесно соприкасающихся, но имеющих свои **особые задачи и методы**, круга вопросов. В первый круг вопросов входит установление цитоэмбриологической картины и форм апомиксиса, выяснение и исследование непосредственных причин, вызывающих его, и, в конечном счете, решение задачи экспериментального получения апомиктически размножающихся форм растений. Большой теоретический и практический интерес этих вопросов сосредоточил внимание большинства исследователей апомиксиса именно на этом первом круге вопросов. Установлены различные типы или формы апомиксиса (подробнее об этом см. ниже); о причинах утраты растениями полового процесса и перехода их на апомиксис предложено немало гипотез. В качестве причин апомиксиса различными авторами выставляются гибридизация, врожденная склонность, некрогормоны, обусловленность особыми генами, физиологические изменения зародышевой плазмы и тому подобное. И хотя ни одна из предложенных гипотез не может быть развита в научную теорию без прямого противоречия с фактами, вполне вероятно, что во многих из них содержится доля истины. Факты заставляют признать, что непосредственные причины апомиксиса могут быть весьма разнообразны, как и причины изменчивости вообще.

Имеются обнадеживающие попытки вызывать апомиксис у покрытосеменных искусственно, хотя полученные результаты и далеки еще от поставленных целей,—пока что ни в одном случае не удалось получить наследственно апомиктических растений от форм с нормальным половым процессом.

При решении очерченного круга вопросов по справедливости основная роль отводится **экспериментальному методу**, но успех этой работы, по нашему мнению, определяется, в конечном счете, другим кругом вопросов, для решения которого эксперимента недостаточно. Методологически правильная постановка экспериментов, гарантирующая успех работы, невозможна без ясного представления о роли и месте апомиксиса и апомиктических форм растений в истории растительного мира. И ни одна гипотеза о

причинах апомиксиса до тех пор не станет научной теорией, пока апомиксис рассматривается в отрыве от конкретной исторической обстановки, как случайное явление, возникшее вне связи с общим направлением эволюции растений. Поэтому выяснение исторических предпосылок и условий, создающих необходимость перехода растений на апомиксис, выяснение возможностей этого перехода и эволюционного значения бесполосеменного размножения является такой теоретической проблемой, от решения которой зависит успех и практической работы. При решении этой проблемы, составляющей второй круг вопросов, проблемы, выходящей за пределы компетенции эксперимента, основным методом может быть только анализ и обобщение экспериментов и в особенности наблюдений над жизнью апомиктических форм растений в природе. В этом отношении проблема апомиксиса весьма мало разработана, в результате чего прочно укрепилась априорная и догматическая точка зрения, согласно которой апомиксис у всех растений и во всех случаях рассматривается как случайное отклонение от нормального полового размножения, являющееся как бы своеобразным этапом на пути перехода к вегетативному размножению. В соответствии с последним и все разнообразные формы апомиксиса в существующих классификациях располагают таким образом, чтобы наметилась последовательность перехода от полового размножения к вегетативному. Квалифицируя апомиксис как случайное явление, некоторые авторы, естественно, утверждают, что „к систематике и филогении явления эти не имеют никакого отношения“ (Поддубная-Арнольди, 1930). Иногда бесполосеменную форму размножения сближают с размножением путем самоопыления, считая, что апомиксис есть крайняя форма самоопыления (Комаров, 1940, 1944). На основании такого сближения все вредные последствия самоопыления признаются характерными и для апомиксиса. Поэтому возможность прогрессивной эволюции при апомиксисе многими авторитетами отрицается (Шмальгаузен, 1939, Комаров, 1940, 1944), а апомиктические формы растений признаются тупиками эволюционного процесса, явлением, врывающимся диссонансом в гармонический строй природы. Некоторые авторы (Синская, 1942) рассматривают апомиксис как „боковой путь эволюции“, ведущий к телеморфозу (см. Шмальгаузен, 1939), т. е. к специализации и утере пластичности. Но эти взгляды, согласно которым „апомиксис представляет спорадическую аномалию без эволюционных перспектив“ (Козо-Полянский в письме к автору 23/XII-44) не основаны на критическом анализе и

сопоставлении фактов и имеют опору только в учении Вейсмана об амфимиксии, которое догматически утверждает обязательное смешение двух зародышевых плазм как источник жизни, как незабываемый закон биологии. Уже при современной, далеко недостаточной, изученности эмбриогенеза у покрытосеменных и при случайном характере наблюдений над жизнью апомиктических форм в природе и при искусственном возделывании эти взгляды и учения не могут быть приняты безоговорочно (Winkler, 1920; Поддубная-Арнольди, 1940). Критический пересмотр и сопоставление общеизвестных фактов приводят к иным взглядам на явление апомиксиса у покрытосеменных, что влечет иную трактовку вопроса о роли и месте бесполосеменных форм в эволюции растений и позволяет по-новому подойти к решению ряда общих проблем эволюционного учения. Краткое изложение некоторых соображений по этим вопросам является предметом настоящей работы.¹⁾

Пользуюсь здесь случаем выразить глубокое чувство благодарности моему дорогому учителю, доктору биологических наук, проф. А. Д. Фурсаеву за постоянное внимание к моей работе и члену-корреспонденту Академии Наук СССР, проф. Б. М. Козо-Полянскому за присланные им критические замечания и ободряющие советы, способствовавшие выполнению задуманной мною работы.

II

Биологический прогресс бесполосеменных растений

Подходя объективно к разрешению вопроса, что представляют собою бесполосеменные формы покрытосеменных: регрессивное или прогрессивное явление, — следует отказаться от предвзятого взгляда на половое размножение (амфимиксию) как на необходимое условие прогрессивного развития. Для решения поставленного вопроса нужно обратиться к единственно безошибочному критерию — к фактическому материалу о жизни апомиктических форм в природе.

Дарвин в „Происхождении видов“ отмечал, что для суждения о том, является ли тот или иной вид вымирающим или процветающим, нужно знать его распространение в

¹⁾ Данная статья представляет собой одну расширенную и углубленную главу моей кандидатской диссертации — „О некоторых вопросах видообразования и эволюции растений в связи с процессом их расселения“, защита которой состоялась 1 июля 1944 г. в Саратовском Университете.

природе и руководствоваться правилом: редкость вида предшествует его вымиранию. В новейшее время эти дарвиновские идеи были развиты в учении акад. А. Н. Северцова (1939) о биологическом прогрессе. Биологический прогресс или успешное выживание какой-либо группы организмов в свете этого учения характеризуются тремя признаками: 1. Увеличением числа особей, составляющих эту группу организмов. 2. Расширением занимаемой ею географической площади (расселением) и 3. Распадением данной группы на большее или меньшее число подчиненных систематических групп. Пользуясь учением Северцова, как руководящим критерием, попытаемся подойти к решению интересующего нас вопроса о бесполосеменных формах растений.

Исследованием географического распространения, численности и характера поведения апомиктичных форм покровосеменных в природе до настоящего времени никто специально не занимался. Однако, уже отрывочные сведения по этому вопросу, разбросанные в литературе, позволяют сделать весьма интересные выводы. Анализ географических ареалов родов, содержащих бесполосеменные формы (например, *Poa*, *Calamagrostis*, *Nardus*, *Ranunculus*, *Rhynch*, *Adenophora*, *Chondrilla*, *Hieracium*, *Taraxacum* и др.), показал, что эти роды и относящиеся к ним апомиктичные виды не только широко расселились по всей земле, но что и самый процесс их расселения совершался быстро, а в ряде случаев также быстро совершается в наше время.

На быстрое расселение апомиктичных видов в недавнем прошлом указывает сопоставление ареалов этих видов с геологической историей занятых ими сейчас территорий. Современные ареалы апомиктичных видов *Antennaria* располагаются циркумполярно в высоких широтах северного полушария. Естественно, что ареалы этих видов недавнего происхождения и могли сформироваться только после того, как занятые ими сейчас географические области стали свободными от ледяного покрова последнего оледенения. Увязывая время этих явлений с абсолютным летоисчислением по методу Де Геера, мы должны признать, что формирование ареалов *Antennaria* произошло не более как 5—8 тысяч лет назад. Ареалы ряда других апомиктичных видов, например, *Hieracium*, *Taraxacum* также должны были сформироваться в самое недавнее время, поскольку они у многих видов этих родов занимают территории, недавно освободившиеся от ледникового покрова.

Географический ареал рода *Chondrilla* располагается преимущественно во внеледниковой области, но и в этом

случае расселение апомиктических видов этого рода происходило еще недавно и относительно быстро. Ареалы апомиктических видов *Chondrilla*, занимая обширные пространства в зоне пустынь и полупустынь, включают в себя и территорию севернее Каспия—между Волгой и Уралом. Данные геологии ясно указывают, что заселение этой территории могло совершаться только в послеледниковую эпоху, когда произошло сокращение Хвалынского бассейна и освобождение части морского дна из-под воды.

Расселение апомиктических видов успешно продолжается и сейчас. Так, например, американское растение энотера (*Oenothera biennis*), у которого установлено бесполое размножение, в XVII веке было занесено в Зап. Европу и за два столетия распространилось по всей Европе. Одуванчик обыкновенный (*Taraxacum vulgare*), имеющий основной исходный ареал в западной части Евразийского материка, размножается исключительно путем апомиксиса. В последнее время зарегистрировано значительное расширение ареала этого вида; будучи занесен в Америку и Австралию, он стал там обычным растением; недавно этот вид обнаружен и на Дальнем Востоке, где ранее его не было.

Среди апомиктических видов встречаются, однако, и такие, ареалы которых ограничены относительно небольшими территориями; например, *Artemisia nitida*. Но число таких видов невелико и реликтовый характер их ареала не доказан. Наоборот, относительно той же *Artemisia nitida* имеются беспристрастные указания на молодость этого вида и его происхождение датируется ледниковым периодом или немного более ранним временем. Таким образом, ограниченность ареала этого вида не является следствием вымирания и сокращения ранее более обширного ареала, но объясняется относительно кратким временем существования самого вида, в силу чего он не успел еще достаточно широко расселиться. В связи с этим интересно отметить, что до настоящего времени, насколько нам известно, бесполое размножение не обнаружено у реликтовых видов, процесс вымирания которых сопровождается сужением ареала. Убедительность последнего довода становится очевидной, если учесть, что многие реликтовые вымирающие виды часто являются объектом пристального изучения, и их способность к бесполому размножению, если бы они ею обладали, вряд ли осталась бы незамеченной.

Широкое географическое распространение и продолжающееся расселение апомиктических видов в современ-

ную эпоху, несомненно, указывают на **высокую, все увеличивающуюся численность** особей этих видов. Ясно, что такие апомиктичные виды, как *Ranunculus auricomus*, *Potentilla argentea*, многие *Taraxacum*, многие *Alchemilla*, *Fragaria* и др., являющиеся тривиальными на всем обширном ареале своего распространения, должны быть представлены в природе колоссальным числом особей. О численности особей у апомиктичных форм из группы *Hieracium pilosella* Невский (1937) говорит, что в Верхнем Поволжье они многочисленнее, чем формы, сохраняющие половое размножение, и представлены там „грандиозным количеством особей“ по сравнению с последними.

Большая численность особей у апомиктичных видов не может быть объяснена только их высокой плодовитостью, которая отмечается у них многими авторами. Но все же высокая плодовитость должна быть оценена, как один из признаков, обеспечивающих апомиктичным формам сохранение стабильной и большой численности. Способность апомиктичных видов к сохранению стабильной численности может быть проиллюстрирована на примере некоторых сорных растений, размножающихся бесполосеменным путем. Апомиктичные виды *Nardus stricta*, *Rumex acetosa*, *R. acetosella*, *Taraxacum vulgare* почти на всем ареале их распространения являются назойливыми сорняками, требующими постоянной борьбы с ними. Из числа этих видов особо выделяется *Taraxacum vulgare*. Являясь одним из самых распространенных видов среди покрытосеменных, одуванчик засоряет не только полевые земли, но является злостным сорняком садов и газонов (например, в Ленинграде, — „Районы распространения сорных растений“, 1935). При большой численности одуванчика в природе и при его высокой плодовитости бороться с ним, как с сорным растением, чрезвычайно трудно. По свидетельству Корсмо (1933), „для борьбы с ним едва ли можно указать на радикальные и всюду применимые средства“.

В тесной связи с широким распространением и с большой численностью особей бесполосеменных форм растений находится и третий критерий биологического прогресса — **рагчлененность на большое число подчиненных систематических групп**. Наиболее характерным в этом отношении является род ястребинок (*Hieracium*), в котором апомиксис имеет чрезвычайно широкое распространение. Этот род является самым крупным среди всех покрытосеменных и может в этом отношении соперничать со многими семействами, достигая, по Смоллу, 6000 видов. И хотя Цан (Zahn, 1921-1223) приводит описания только 756 видов,

однако, многие из них подразделяются им, в свою очередь, на большое число подвидов и разновидностей. Так, для *Hieracium leptophyton* указывается 30 подвидов, для *H. auriculoides*—53, для *H. levigatum*—210, для *H. pilosella*—624. Эти цифры свидетельствуют об интенсивном процессе формообразования в роде ястребинок, что никак не может явиться признаком вымирания и говорит только о биологическом прогрессе этого рода. Другие апомиктические роды и виды также обычно полиморфны, это уже давно замечено и неоднократно обсуждалось в литературе. Апомиктические виды не только сами полиморфны, но и вообще принадлежат к родам и семействам с большим числом видов. Так, семейство сложноцветных, в котором насчитывают 20—25 тысяч видов, имеет в своем составе ряд больших полиморфных родов, где установлен апомиксис: *Hieracium*, *Taraxacum*, *Chondrilla*, *Antennaria*, *Erigeron*, *Artemisia* и др. То же и в ряде других семейств, например, у розоцветных, насчитывающих более 2000 видов (*Rosa*, *Fragaria*, *Rubus*, *Potentilla*, *Alchemilla* и др.) или у орхидных, имеющих 17—20 тысяч видов (*Zygopetalum*, *Spiranthes*, *Nigritella* и др.). Чрезвычайный полиморфизм апомиктических видов и принадлежность их к богатым по числу видов родам и семействам, несомненно, является признаком биологического прогресса.

Таким образом, все три признака биологического прогресса по Северцову, обнаруживаются у апомиктических форм покрытосеменных. Как было показано, бесполосеменные формы не только обладают большой численностью, но и проявляют тенденцию к ее повышению; не только занимают обширные ареалы, но и проявляют тенденцию к их расширению, не только принадлежат к крупным семействам и родам, но и сами являются чрезвычайно полиморфными.

Выводы о биологическом прогрессе бесполосеменных форм, полученные при рассмотрении их положения в природе, подтверждаются наблюдениями над жизнью апомиктических форм в культуре. Поддубная-Арнольди (1940), обобщая ряд экспериментальных работ, пишет, что наблюдения над многими поколениями апомиктически размножающихся организмов „указывают на нормальную жизнеспособность этих организмов и на отсутствие у них склонности к дегенерации“. В некоторых случаях апомиктические формы проявляют несомненное превосходство над формами с половым размножением. Например, Сукачев (1940), подытоживая свои двадцатилетние наблюдения и эксперименты над некоторыми видами *Adenophora*, отмечает, что

A. utriculata, размножающаяся апомиктично, обильно плодоносит и „в условиях Ленинграда гораздо более жизнеспособна, чем другие виды аденофор, самостоятельно распространяясь самосевом в опытном саду“.

Общие выводы, к которым приводит краткий обзор фактического материала, следующие: поддерживаемая большинством авторитетов и господствующая в биологии точка зрения, что апомиктичные формы покрытосеменных являются тупиками эволюционного процесса и обречены на скорое вымирание, не находит подтверждения в фактах. Все факты согласованно свидетельствуют, что бесполосеменные формы имеют определенно выраженные признаки биологического прогресса и стоят на пути процветания.

III

Геологический возраст бесполосеменных растений

Признание бесполосеменных форм процветающей группой растений может встретить возражение, основанное на том, что все-таки преобладающая часть видов покрытосеменных размножается половым путем, а не путем апомиксиса. Но это возражение несерьезно и невольно наводит на мысль о геологической молодости бесполосеменных форм. И действительно, многие факты говорят в пользу такого положения. В литературе уже давно отмечен и пока еще не объяснен факт широкого распространения апомиксиса „в более молодых и прогрессивных семействах“. „Особенно много случаев апомиксиса обнаружено в семействе Compositae—одном из самых молодых и высокоразвитых семейств по представлениям многих ботаников“ (Поддубная-Арнольди, 1940). Апомиксис констатирован и у многих орхидных, которые также являются филогенетически молодыми. Случаи апомиксиса известны, однако, и у представителей таких семейств, древность которых несомненна, например, у Ranunculaceae, Polygonaceae, Salicaceae, Euphorbiaceae и др. Но те роды данных семейств, где обнаружен апомиксис, являются молодыми и прогрессивными (*Ranunculus*, *Rumex*, *Salix*, *Euphorbia* и др.) Та же приуроченность апомиксиса к молодым родам проявляется и у сложноцветных; бесполосеменное размножение, как правило, встречается часто у форм, завершающих эволюционные ряды.

Hieracium, *Taraxacum*, *Chondrilla* не только стоят в вершине системы сложноцветных, будучи конечными в трибе

Cichorieae, но в то же время являются классическими по обилию апомиктических форм.

Молодость апомиктических форм покрытосеменных доказывается и тем, что они относятся почти исключительно к травянистым растениям, которые признаются филогенетически более молодыми, чем древесные. Среди бесполосеменных количество родов древесных составляет незначительный процент (*Alnus*, *Salix*, *Ficus* и некоторые другие).

Вопрос о возрасте апомиктических форм чрезвычайно важно решить более конкретно, установив, хотя бы ориентировочно, геологическое время, которым следует датировать их возникновение. Это облегчит выяснение конкретной исторической обстановки, в которой возникли эти формы, что даст возможность пролить свет на темные до сего времени причины, вызвавшие их к жизни.

Но решение вопроса о возрасте современных апомиктических форм покрытосеменных не может быть полным, если не поставить другой более общий вопрос—о времени, когда у растений впервые возникло бесполосеменное размножение.

Вначале обратимся к фактам, которые могут выяснить время происхождения современных бесполосеменных форм. В предыдущем разделе, разбирая географическое распространение и возможности расселения апомиктических форм, мы указывали, что их ареалы часто занимают территории, недавно еще бывшие под ледником или дном моря. Возможность заселения этих территорий, а следовательно, и формирование на них ареалов бесполосеменных видов не могло произойти ранее послеледниковой эпохи. Вероятно, что и происхождение видов, имеющих такие ареалы (*Antennaria*, *Hieracium*), мы не можем относить к более раннему времени, чем ледниковая эпоха. По Кузнецову (1914), род *Rumex*, имеющий апомиктические виды (*R. acetosa* и *R. acetosella*), определенно послеледникового происхождения. Такое же мнение о времени происхождения апомиктических форм у *Hieracium* высказывает Невский (1937), считающий, что их возникновение нельзя приурочить „к периоду времени, более раннему, чем начало постгляциала“. Относительно таких родов, как *Taraxacum* и *Ranunculus*, в литературе существует мнение, что они развились и дифференцировались уже в послеледниковую эпоху. В роде *Ranunculus* апомиксис обнаружен у сборного вида *R. auricomus* и обширный ареал этого вида, занимающий умеренную зону Евразии от Охотского моря до Атлантики, убедительнее всего доказывает послеледниковое происхождение этого вида. Прогрессивный и полиморфный род *Artemisia*,

несомненно, тоже молодого возраста, что делает вероятным имеющееся в литературе указание на четвертичное происхождение апомиктического вида *A. nitida*.

Положительные данные, свидетельствующие о начале развития современных бесполосеменных форм не позже четвертичного периода, могут быть подкреплены также данными отрицательного порядка, а именно: отсутствием в современной флоре третичных реликтов, размножающихся бесполосеменным путем и имеющих дизъюнкции в ареалах.

Как уже было указано, апомиксис встречается преимущественно у травянистых форм. Недавно сделана попытка установить время развития травянистых двудольных, увязав его с геологической историей земли. Сопоставляя палеоботанические и ботанико-географические данные, Ярмоленко (1941) высказывается за „позднеплиоценово-четвертичное“ происхождение травянистых двудольных. Становясь на точку зрения Ярмоленко, также нельзя происхождение апомиксиса у травянистых двудольных датировать более ранним временем, чем „позднеплиоценово-четвертичное“.

Возникло ли бесполосеменное размножение одновременно с современными апомиктическими формами покрытосеменных или оно более древнего происхождения и могло быть у видов вымерших? Несомненно, что бесполосеменное размножение — вторичное явление и не могло возникнуть ранее семенного размножения половым путем, о чем свидетельствует наличие нефункционирующего цветка у современных апомиктических форм. На вторичный характер бесполосеменного размножения указывают и другие факты: отсутствие бесполосеменного размножения у голосеменных и у древнейших представителей покрытосеменных, а также незначительное число апомиктично размножающихся форм у современных древесных растений. Предположение, что бесполосеменное размножение имелось у вымерших форм и даже, возможно, явилось основной причиной их вымирания, может быть высказано, но оно лишено фактического основания. Но даже и в этом случае, если бы это положение получило фактическое обоснование, оно доказало бы только то, что бесполосеменное размножение в то отдаленное время не поддерживалось естественным отбором. Более осторожно можно сказать, что если бесполосеменное размножение и имело место в дочетвертичный период, то при той исторической обстановке оно не было прогрессивной формой размножения, иначе наблюдалось бы в составе современной флоры большое количество древних форм, размножающихся бесполосеменным путем.

Основываясь на изложенном, нужно признать, что бесполосеменная форма размножения возникла не ранее „позднеплиоценово-четвертичного“ времени или, во всяком случае, только с этого времени стала поддерживаться естественным отбором и получила стимул для своего развития, что и обусловило биологический прогресс современных бесполосеменных форм покрытосеменных.

IV

Процесс редукции гаметофита и его отношение к апомиксису

Геологическая молодость современных бесполосеменных форм, выступивших на арену жизненной борьбы как прогрессивная группа организмов в конце третичного и начале четвертичного периода, лишает права рассматривать их как случайное явление в истории растительного мира и поновому ставит вопрос о причинах апомиксиса. Действительно, если оставаться на точке зрения любой из тех гипотез о причинах апомиксиса, какие имеются сейчас в науке, то факт появления бесполосеменных форм в определенное геологическое время остается загадочным. Все эти гипотезы отыскивают непосредственные причины нарушения нормального полового процесса, ведущие к апомиксису, но не отвечают на другой более важный вопрос: почему все эти ненормальности имеют тенденцию превращаться в норму и уже стали нормой для многих растений? Ясно, что гибридизация, как причина апомиксиса, могла быть и не быть, точно также и гены или гормоны, вызывающие, по мнению ряда ученых, апомиксис, могли быть и не быть; но, если естественный отбор, как совокупное действие исторически слагающихся условий, не стал бы поддерживать новую форму размножения, то она не получила бы развития. Коренной порок всех гипотез о причинах апомиксиса—отсутствие исторического подхода к решению поставленной проблемы.

Закономерный характер перехода растений на бесполосеменную форму размножения, ставший возможным и необходимым лишь в определенное время и на определенном этапе истории растений, заставляет для выяснения причин апомиксиса обратиться к анализу тех исторических условий, в которых возникла и стала развиваться эта форма размножения, а также к установлению связей бесполосеменного размножения с другими особенностями эволюции растений. Решение этих вопросов не только приблизит

нас к пониманию причин апомиксиса, но и позволит точнее определить место бесполосеменных форм в эволюции,— то-есть, выяснить, что они собой представляют: тупик ли или боковую, но прогрессивную, ветвь эволюционного процесса или, может быть, генеральную линию в развитии мира растений?

Обратимся вначале к анализу морфофизиологических особенностей апомиксиса и попытаемся наметить связи этого явления с другими особенностями эволюции высших растений.

С физиологической точки зрения апомиксис может рассматриваться, и на самом деле есть ни что иное, как явление полной дегенерации полового процесса. В таком случае ясно, что его нельзя понять и правильно оценить изолированно от эволюции самого носителя полового процесса—гаметофита. Как известно, основной особенностью эволюции гаметофита у высших растений является исторически совершавшийся процесс его постепенной редукции. Непосредственными наблюдениями нельзя проследить или хотя бы восстановить во всех деталях историческую последовательность и причины, обусловившие редукцию гаметофита. Однако, в реальности этого длительного и загадочного процесса, начало которого относится к отдаленным и почти недоступным для изучения временам, нет оснований сомневаться. Более того, мы получаем удовлетворительное представление как об общих тенденциях этого процесса, так и об основных его этапах, сравнивая характерные особенности онтогенетического развития, строения и взаимоотношений гаметофита и спорофита у представителей различных типов и классов современного мира растений. Такое сопоставление показывает, что при переходе от равноспоровых папоротниковых к вышестоящим в филогенетическом отношении типам и классам растений прослеживается постепенная утрата гаметофитом жизненных функций. Параллельно этому идет все большее его морфологическое упрощение и сокращение гаплоидной фазы в цикле развития вообще. У покрытосеменных гаметофит выполняет лишь одну основную функцию—осуществление полового процесса и крайне редуцирован во всех других отношениях. Он неспособен к самостоятельной жизни, неспособен к фотосинтезу, существование его кратковременно; морфологически он чрезвычайно упрощен.

Мужской гаметофит у покрытосеменных сведен всего до двух-трех клеток (пыльцевая трубка), женский же (зародышевый мешок) представляет собой своеобразное образование, имеющее в типе 8-ядерное строение, но так же, как

и мужской гаметофит, проявляет тенденцию к дальнейшей редукции. Тенденция к редукции мужского и женского гаметофита у покрытосеменных заключается „в возможно большем их упрощении, в возможно более быстром их развитии, но эволюция в развитии и строении гаметофитов не всегда идет параллельно с эволюцией во внешнем морфологическом строении. Нередко в более примитивных по внешним признакам семействах имеется более прогрессивный, т. е. более упрощенный тип гаметофитов, и, наоборот, в более высокоорганизованных семействах — более примитивный, следовательно, менее упрощенный тип гаметофитов“. „Однако, мы должны отметить, что тенденция к редукции женского гаметофита все же чаще встречается либо у таких высоко организованных семейств, как *Orchidaceae* или *Compositae*, либо у таких специализировавшихся, как *Balanophoraceae*, *Euphorbiaceae*, *Podostemaceae*, *Renaeeae*, *Opograceae*, *Hallorhagraceae*“ (Поддубная - Арнольди, 1930).

Наличие у представителей покрытосеменных тенденции ко все большей редукции гаметофита убедительно показывает, что исторический процесс редукции гаметофита у высших растений, проходящий красной нитью через всю их длительную эволюцию, не остановился на покрытосеменных, а продолжает развиваться дальше. Какие же возможности развития этого процесса могут быть у покрытосеменных, которые и так уже имеют крайне редуцированный гаметофит? Основываясь на ведущих тенденциях эволюции гаметофита, следует признавать, что окончательной реализацией этих тенденций должна быть полная дегенерация гаметофита и его выпадение из цикла развития. В этом освещении отклонение от типичного полового размножения, апомиксис, есть закономерное проявление конечных этапов исторического процесса редукции гаметофита. И только с этой точки зрения делается понятным и объяснимым кажущийся странным факт широкого распространения апомиксиса в молодых и прогрессивных семействах, в частности, у сложноцветных и орхидных. Именно в этих филогенетически молодых семействах следовало ожидать завершения исторического процесса редукции гаметофита. Фактически это и подтверждается тем, что в этих семействах более резко проявляется и тенденция к редукции гаметофита и связанная с этим более частая встречаемость апомиксиса. ¹⁾

¹ Заслуживает быть отмеченным также факт большей встречаемости апомиксисных форм в семействах, характеризующихся семенами без эндосперма (*Compositae*, *Rosaceae*, *Orchidaceae*).

Открытие апомиксиса в некоторых древних семействах, которые отнюдь не могут быть поставлены в вершине филемы, как будто говорит против высказанного предположения. Но это возражение легко устраняется, если вспомнить фактически солидно обоснованный закон гетерохронии признаков (Козо-Полянский, 1940), по которому один и тот же органический тип может иметь одновременно и древние и более новые признаки. Поэтому нет ничего удивительного, что такой новый и прогрессивный признак, как окончательная дегенерация гаметофита, может быть налицо и в таких семействах, которые в отношении других признаков являются древними и примитивными (*Ranunculaceae*) или представляют собой результат упрощения и специализации (*Euphorbiaceae*, *Balanophoraceae*).

V.

Формы апомиксиса—этапы завершения исторического процесса редукции гаметофита

Взгляд на апомиксис покрытосеменных как на завершение исторического процесса редукции гаметофита получает подтверждение и с другой стороны. Анализ основных форм апомиксиса, установленных цитоэмбриологическими исследованиями у покрытосеменных, и сопоставление их с ведущими тенденциями в эволюции гаметофита высших растений не оставляют сомнения о морфофизиологической неразрывности процесса редукции гаметофита и явлений апомиксиса.

Согласно современным представлениям, у покрытосеменных различают следующие формы апомиксиса (по Schnarf'у, 1929, и Поддубной-Арнольди, 1940).

А. Партеногенез — образование зародыша из неоплодотворенной яйцеклетки с нередуцированным числом хромозом в случаях нередуцированного партеногенеза и с редуцированным в случае редуцированного:

а) нередуцированный партеногенез, связанный с псевдогамией, т. е. зависящий от воздействия пыльцевой трубки (индуцированный партеногенез); б) нередуцированный партеногенез, не связанный с псевдогамией, т. е. не зависящий от воздействия пыльцевой трубки (автономный или неиндуцированный партеногенез); в) редуцированный женский партеногенез или гиногенез, связанный с псевдогамией — партеногенетическое образование зародыша, сходного с материнским растением, после опыления своей или чужой пылью; г) редуцированный мужской партеногенез или андрогенез, связанный с псевдогамией — партено-

генетическое образование зародыша, сходного с отцовским растением, после опыления своей или чужой пылью.

В. Апогамия — возникновение зародыша не из яйцеклетки, а из других клеток гаметофита с нередуцированным числом хромосом в случаях нередуцированной апогамии и с редуцированным — в случаях редуцированной апогамии:

а) нередуцированная апогамия — образование зародыша не из яйцеклетки, а из других клеток гаметофита, например, из клеток синергид и антипод, с нередуцированным числом хромосом; б) редуцированная апогамия — образование зародыша из клеток синергид и антипод с редуцированным числом хромосом.

С. Апоспория — развитие гаметофита не из споры, а из гаплоидной или диплоидной клетки спорофита. У покрытосеменных растений до сих пор наблюдалась лишь апоспория, связанная с диплоидным числом хромосом, вследствие отсутствия редукционного деления при образовании апоспорического зародышевого мешка. Некоторые исследователи различают у покрытосеменных два типа апоспории:

а) эвапоспория — развитие зародышевого мешка из настоящих соматических клеток, из клеток нуцеллюса и покровов семязпочки;

б) псевдоапоспория — развитие зародышевого мешка из соматических клеток семязпочки, не родственных археспориальным клеткам.

Д. Адвентивная эмбриония — образование зародышей вне зародышевого мешка из чисто вегетативных клеток, из клеток нуцеллюса и покровов семязпочки. Различают два типа:

а) индуцированная адвентивная эмбриония, т. е. связанная с оплодотворением яйцеклетки или, по крайней мере, с опылением;

б) автономная, неиндуцированная адвентивная эмбриония, т. е. не связанная ни с оплодотворением, ни с опылением.

Оставляя в стороне вопросы классификации и оценки эволюционного значения всех известных форм апомиксиса, остановимся только на тех из них, которые, по всей видимости, являются прямым продолжением и закономерным завершением исторического процесса редукции гаметофита.

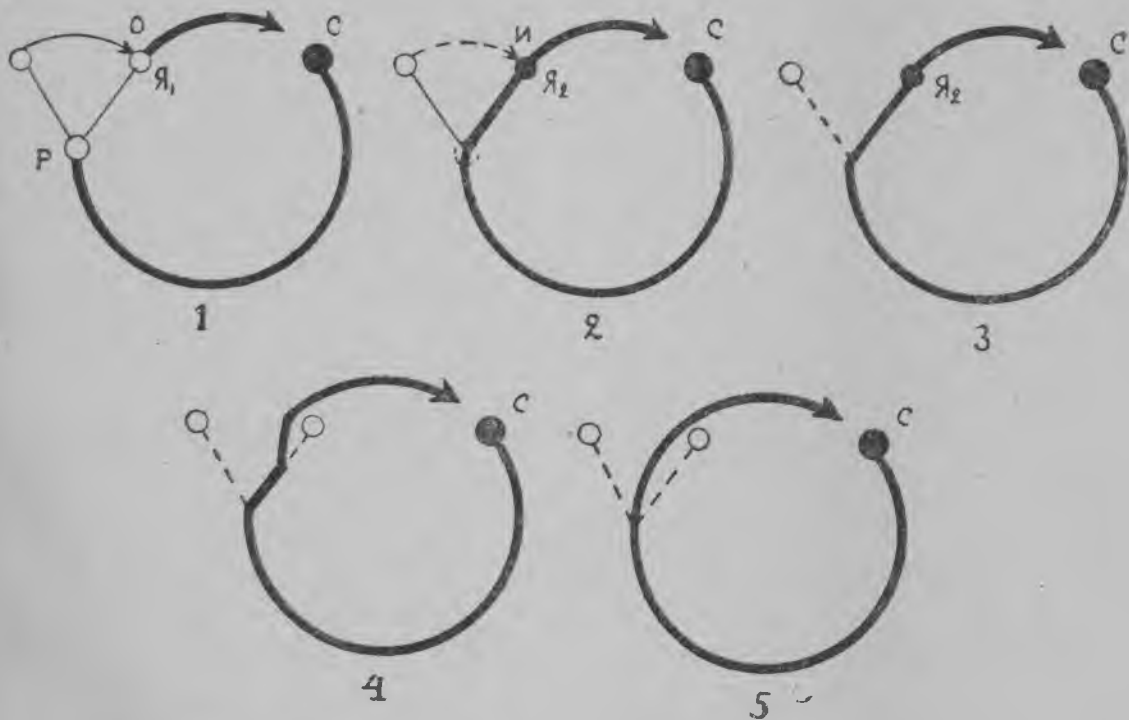
Из всех форм апомиксиса наиболее близкой к типичной картине полового процесса приближается индуцированная партеногенез. С морфологической точки зрения развитие мужского и женского гаметофита при этой форме апомиксиса в общих чертах происходит так же, как при нормальном половом процессе: образуются зародышевый ме-

шок, содержащий яйцеклетку, и пыльца, осуществляется процесс опыления, часто происходит прорастание пыльцевой трубки на рыльце пестика и даже иногда проникновение генеративных ядер в зародышевой мешок. Но в отличие от нормального полового процесса редукционного деления при развитии зародышевого мешка и последующего оплодотворения яйцеклетки при индуцированном партеногенезе не происходит. Остающаяся все время диплоидной яйцеклетка развивается в зародыш без оплодотворения лишь под влиянием раздражения, производимого опылением. При этой простейшей, но в то же время и сложнейшей форме апомиксиса — индуцированном партеногенезе — гаплоидная фаза выпадает из цикла развития, а место гаплоидного поколения занимают гаметофитоподобные образования — диплоидный зародышевый мешок и пыльца, сохраняющая еще рудиментарную функцию опыления как стимул для начала развития диплоидной яйцеклетки.

Следующим (после индуцированного партеногенеза) этапом дегенерации гаметофита и его функции — полового процесса является автономный партеногенез, при котором так же, как при индуцированном партеногенезе, происходит образование диплоидного зародышевого мешка и яйцеклетки, но развитие последней в зародыш происходит без стимулирующего действия опыления. Пыльца при автономном партеногенезе или вообще не образуется, что часто сопровождается даже редукцией пыльников и иногда полностью андроцея или, если пыльца и образуется, то она оказывается в большинстве нежизнеспособной и вскоре дегенерирует.

В еще большей степени дегенерация гаметофита происходит при нередуцированной апогамии, когда зародыш развивается не как обычно из яйцеклетки, — а из других клеток диплоидного гаметофита (зародышевого мешка): из синергид или антипод. При этом часто и яйцеклетка может дать начало партеногенетически развивающемуся зародышу, в результате чего в семени может быть два зародыша (полиэмбриония).

Наибольшее отклонение от типичного полового процесса наблюдается в случаях автономной адвентивной эмбрионии, когда зародыш спорофита развивается из вегетативных клеток нуцеллюса или покровов семяпочки, иная таким образом не только яйцеклетку, но и зародышевый мешок. При этой форме апомиксиса так же, как и при апогамии, наблюдается полиэмбриония, т. е. многозародышевость, потому что адвентивные зародыши возникают обычно в большом числе, хотя в процессе эмбрионального развития большая часть из них дегенерирует.



Цикл развития: 1. Типичный у покрытосеменных. 2. При индуцированном партеногенезе (развитие зародыша из нередуцированной яйцеклетки без оплодотворения, но под воздействием пыльцевой трубки). 3. При неиндуцированном партеногенезе (то же, что и 2, но без воздействия пыльцевой трубки). 4. При апогамии (развитие зародыша не из яйцеклетки, а из других клеток зародышевого мешка). 5. При адвентивной эмбрионии (развитие зародыша из клеток нуцеллуса и покровов семечки, минуя зародышевый мешок).

Толстая линия—спорофит, тонкая линия—гаметофит, пунктир—рудименты: P — редукционное деление; O — оплодотворение; И — индукция; Я₁ — гаплоидная и Я₂ — диплоидная яйцеклетка; С — семя.

Располагая перечисленные формы апомиксиса в ряд: индуцированный партеногенез, неиндуцированный или автономный партеногенез, нередуцированная апогамия, автономная адвентивная эмбриония, и изображая схематически цикл развития при этих формах апомиксиса (рис.), видим, что различные формы апомиксиса суть в то же время и различные этапы дегенерации гаметофита. При этом характерно, что мужской гаметофит (как это отмечается вообще для процесса редукции гаметофита) дегенерирует быстрее и раньше выпадает из цикла развития, чем женский гаметофит. При индуцированном партеногенезе мужской гаметофит непосредственно не участвует в воспроизведении зародыша спорофита, хотя еще и несет рудиментарную функцию опыления. При всех других формах апомиксиса, не связанных с псевдогамией, мужской гаметофит не играет никакой роли в эмбриогенезе и часто дегенерирует на ранних стадиях развития или вообще не образуется. В противоположность этому женский гаметофит (как и следовало ожидать, судя по его отставанию в степени редукции от мужского гаметофита) дольше сохраняет свое значение в процессе эмбриогенеза. Как морфологическое образование, он остается своеобразным звеном эмбриогенеза при всех формах апомиксиса, так или иначе участвуя в воспроизведении зародыша спорофита при партеногенезе и апогамии, и только при адвентивной эмбрионии женский гаметофит окончательно выпадает из цикла развития, хотя еще и появляется как рудиментарное морфологическое образование. О чередовании поколений в последнем случае говорить уже нельзя (Ernst, 1918), гаметофит и подобные ему морфологические образования остаются в стороне от основной линии развития. Спорофит воспроизводится непосредственно спорофитом.

Перечисленными формами апомиксиса не исчерпывается все их разнообразие, природа богаче, чем отражающая ее схема, и пути окончательной дегенерации гаметофита, конечно, разнообразнее, чем они изображены. Вероятно, что сохранение диплоидности яйцеклетки и зародышевого мешка, развивающегося из клеток археспория, может достигаться не только выпадением редукционного деления, а также и путем апоспории, т. е. образованием диплоидного зародышевого мешка из вегетативных клеток семязпочки. Несомненно также, что первыми этапами окончательной дегенерации гаметофита не всегда будет индуцированный партеногенез. На это указывают случаи адвентивной эмбрионии, связанной с псевдогамией, т. е. та форма апомиксиса, при которой адвентивные зародыши в тканях нуцеллуса

и покровов семязпочки начинают свое апомиктичное развитие лишь под влиянием опыления или оплодотворения яйцеклетки в нормальном гаплоидном зародышевом мешке. Выяснение всех вероятных и возможных путей завершения исторического процесса редукции гаметофита является одной из интереснейших задач эмбриологии покрытосеменных. Не менее интересна, но, пожалуй, и более трудная задача выяснить, почему завершение редукции гаметофита у покрытосеменных приводит к такому роковому концу, когда вместе с гаметофитом утрачивается и важнейшая биологическая функция—половой процесс? Эта особенность эволюции гаметофита у покрытосеменных тем более удивительна, что возможен и другой конец редукции гаметофита, когда половой процесс при выпадении гаметофита из цикла развития может осуществляться самим спорофитом. Подобное завершение процесса редукции гаметофита фактически наблюдается у ряда водорослей, как, например, у *Fucus*. Однако это еще не дает права утверждать, что и у высших растений редукция гаметофита должна вести к сексуализации спорофита. При обсуждении этого вопроса не следует забывать, что эволюция гаметофита у *Fucus*, закончившаяся сексуализацией спорофита, происходила в другое время, в других условиях среды и на другой биоморфологической основе, чем у высших растений. У последних это произошло в более позднее время, уже в наземных условиях существования и при иной фитоценотической обстановке, а также на более высокой биоморфологической основе—на базе семенного размножения. Эти особенности, вероятно, и должны служить ключом к объяснению того факта, что с окончательной дегенерацией гаметофита у покрытосеменных ими утрачивается и половой процесс.

VI

Характер причин метагенеза и апомиксиса

Сравнительно-морфологический анализ апомиксиса покрытосеменных показывает, что происходящая при нем дегенерация гаметофита есть заключительное звено исторического процесса редукции полового поколения у высших растений. Однако это положение должно быть еще подтверждено с казуальной стороны, именно: необходимо показать, что апомиксис и редукция гаметофита обусловлены причинами одного и того же порядка. Сложность поставленной проблемы значительно увеличивается, если учесть, что редукция гаметофита есть только одна и при том негативная сторона эволюции высших растений, дру-

гой же позитивной стороной их эволюции является все более мощное развитие спорофита. Последнее также находит в полной мере свое выражение при апомиксисе—в онтогенетическом цикле развития бесполосеменных форм остается только спорофит. Тесная связь и сопряженность эволюции гаметофита и спорофита заставляют признать, что вопрос о причинах апомиксиса, как закономерном звене эволюции одного из поколений, не является самостоятельным, а только частью более общей проблемы о причинах метагенеза и ведущих факторах эволюции этого явления. При такой постановке вопроса—возникновение метагенеза в какое-то время и его утрата при апомиксисе в современности—являются началом и концом единого процесса эволюции антигенетического чередования поколений.

До сего времени не было попыток решить проблему чередования поколений в целом, решение же частных вопросов, к ней относящихся, не было успешным, т. к. начало процесса не связывалось с его концом. Ранее указывалось на неудовлетворительность гипотез, привлекаемых для объяснения причин апомиксиса. То же самое следует сказать и о гипотезах, ставящих целью обосновать причинную необходимость метагенеза и историческое развитие спорофита. Например, наиболее хорошо в свое время фактически обоснованная и разделяемая сейчас широкими кругами ботаников теория Боуэра (Bower, 1908) о происхождении спорофита все больше приходит в противоречие с фактами и все больше теряет своих сторонников. Основываясь на исследованиях Прингсгейма и Челяковского, показавших возможность исторического развития спорофита из зиготы водорослей, не имевших чередования поколений, Боуэр стал трактовать спорофит, как новообразование, вклинившееся между двумя поколениями гаметофита. Эта часть гипотезы Боуэра о морфобиологической сущности и филогенезе спорофита из зиготы, хотя и не преодолевает всех трудностей решения этого вопроса, все же остается, по нашему мнению, на сегодня более близкой к истине, чем гипотезы, предложенные другими авторами. Иное, однако, следует сказать относительно второй части гипотезы Боуэра, имено: о причинах, вызвавших развитие спорофита. Такими причинами, по Боуэру, явилось изменение условий жизни, происшедшее при трансмиграции растений из водной среды в наземную. Другие авторы (Козо-Полянский, 1922), даже отрицая реальность метагенеза и давая иную, чем Челяковский и Боуэр, морфологическую трактовку этого явления, также признавали трансмиграцию растений на сушу в качестве причины, вызвав-

шей раздельное существование гамето-и трофосомы. В свете современных данных трансмиграция растений на сушу не могла быть причиной метагенеза, т. к. оказалось, что чередование поколений и развитие одного из них за счет редукции другого характерно не только для наземных, но и для многих первично-водных растений. К тому же древнейшие из открытых палеоботаникой и, несомненно, примитивные наземные растения—псилофиты—уже обладали мощно развитым спорофитом (Мейер, 1937). Под давлением этих фактов ряд авторов, разделявших ранее идею о трансмиграции растений на сушу, как причине метагенеза, отказались от нее, признав, что эта идея „скудная и, повидимому, неверная“ (Козо-Полянский, 1927, 1937). С учетом новых фактов получила распространение иная гипотеза (Zimmermann, 1930), признававшая метагенез у сухопутных растений наследством от водорослевого предка, изначала имевшего чередование независимых и морфобиологически равноценных поколений, которые в процессе дивергенции обособились и разделились на гамето и спорофит. Но и эта гипотеза, отодвигая возникновение метагенеза на более древнее время и давая новую морфологическую трактовку спорофита и гаметофита, не делает, однако, яснее вопрос о причинах появления и определенной направленности эволюции чередующихся поколений.

Приблизиться к удовлетворительному решению проблемы о причинах возникновения метагенеза и его последующей утраты при апомиксисе возможно, по нашему мнению, только при широкой постановке вопроса, когда возникновение метагенеза и своеобразие дальнейшей эволюции каждого из поколений, ведущей к утрате метагенеза, будут рассматриваться как различные стороны и различные этапы одного и того же процесса. И в таком случае, если это единый, неразрывный процесс, необходимость всех указанных явлений должна, несомненно, обуславливаться одним и тем же фактором.

Какими же характерными чертами должен обладать такой фактор?

1. Метагенез, несомненно, есть явление вторичного порядка, возникшее на каком-то этапе эволюции растений; поэтому следует думать, что до **определенного времени фактор, вызвавший метагенез, не существовал или не оказывал существенного воздействия на растения.**

2. Начав оказывать свое воздействие на растения и вызвав явление метагенеза, этот же фактор стал обуславливать развитие одного и редукцию другого поколения, поэтому вероятнее считать, что **интенсивность его воз-**

действия на растения не оставалась постоянной, а со временем все более усиливалась.

3. С возникновением метагенеза, когда стали чередоваться половое и бесполое поколение, частота осуществления полового процесса в ряду поколений уменьшилась вдвое. В дальнейшем, с развитием спорофита, функция размножения все больше становилась независимой от полового акта, а при апомиксисе завершилась окончательная эмансипация размножения от полового процесса. Вероятно, что фактор, обусловивший все эти особенности эволюции растений, оказывал и оказывает влияние на сферу размножения растений, вызывая трудности размножения половым способом.

4. Эволюция гаметофита и спорофита происходила в одном и том же направлении в филогенетически отдаленных группах растений, а современные апомиктические формы также не обнаруживают строгой локализации в пределах какой-либо одной группы растений или в пределах какой-либо одной географической области. Поэтому, вероятно, что фактор, вызывающий трудности размножения, действует относительно однообразно на все растения и во всех точках земной поверхности.

5. Эволюция гаметофита и спорофита совершалась у первично-водных и у наземных растений длительное время в одном и том же направлении и без видимой зависимости от многократных и глубоких климатических и геологических изменений на земле. Поэтому фактор, вызвавший метагенез и обусловивший дальнейшую эволюцию обоих поколений, не может иметь физическую природу.

Какой же фактор может удовлетворить всем этим требованиям и быть причиной двух прямо-противоположных явлений как возникновение метагенеза в одно время, так и его утраты в другое время? Отыскивая в природе интересующий нас фактор, следует обратиться к указанию Дарвина о том, что жизнь каждого вида в большей мере зависит от присутствия других видов, т. е. от биотических—условий жизни организмов, чем от окружающей физической среды.

VII

Плотность растительного населения и ее отношение к эволюции форм размножения

Огромное значение биотической среды в жизни организмов становится все более очевидно благодаря успехам фитоценологии и биоценологии. Но если это сейчас неоспо-

римо по отношению к развитию отдельных особей и даже видов, то еще далеко не оценено в приложении к истории мира растений в целом. До сего времени роль и значение биотической среды как фактора, определяющего темп и направление эволюции, совершенно не учитывалось при решении крупных эволюционных проблем, и все более или менее значительные этапы и события в истории растительного мира объясняются почти исключительно влиянием климатических, геологических и т. п. изменений физической среды, происходивших на земле.¹⁾ Но как было показано выше, такие важные моменты в истории растений, как возникновение и утрата метагенеза не могут быть объяснены, исходя из обычных представлений о ведущей роли физической среды в эволюции. И это заставляет причины этих явлений искать не в изменениях физической среды, а в изменениях биотических условий жизни, которые, конечно, не могли оставаться однообразными на всем протяжении длительной истории мира растений. Из числа биотических факторов основное и общее значение для всех растений на всех этапах их истории имеет, несомненно, не столько видовой состав обитающих растений, сколько плотность их населения.²⁾ Значение плотности населения для жизни растений, как организмов, неспособных к активным перемещениям и к активным формам борьбы за существование, велико в том отношении, что

1) См., например, отчет о докладе А. Н. Криштофовича на последнем пленарном заседании постоянной комиссии по истории флоры и растительности СССР (1—4 ноября 1944 г.) — „Факторы эволюции растительного мира в геологическом прошлом“. Такими факторами автор доклада считает: „орогенические и эпирогенические движения, а также охлаждение и аридизацию климата“ (Сочав, 1945).

2) С термином плотность населения может быть связано два понятия:

1) **Абсолютная плотность** населения, характеризующаяся числом особей, обитающих на единице площади.

2) **Относительная плотность** населения, характеризующаяся отношением фактического числа обитающих особей к максимально возможному на той же площади и при тех же условиях.

Абсолютная плотность населения может быть весьма различна в разных пунктах и фитоценозах, завися от внешней среды и видового состава, а относительная плотность населения, вероятно, более или менее постоянна на обширных пространствах. Несомненно, что относительная плотность населения имеет вообще большее значение в жизни растений, чем абсолютная, т. к. ею, собственно, определяется напряженность конкурентной борьбы между особями. Но при современной малой изученности законов „народонаселения“ растений пока нельзя точно определить, что в каждом случае имеет большее значение — абсолютная или относительная плотность населения. Поэтому в дальнейшем изложении я буду пользоваться для обозначения этих двух, хотя и различных, явлений одним общим термином — **плотность населения**.

той или иной плотностью населения в первую очередь определяется возможность возобновления растений, то-есть возможность реализации их способности к размножению.

Вероятно, что плотность населения растений не была неизменной в продолжение долгой истории развития мира растений, а все время находилась в динамическом состоянии. Предположение, что плотность населения растений за все время их истории оставалась на одном и том же уровне, колеблясь в определенных пределах около какой-то постоянной величины, мало вероятно. Еще менее вероятно предположение, что со временем плотность населения растений уменьшалась. Остается выдвинуть только третье, и наиболее вероятное из всех, предположение, что плотность населения растений возрастала. Конечно, никакими экспериментами или строго установленными статистическими данными это предположение доказать или опровергнуть невозможно. Поэтому значение косвенных фактов и логических заключений, которые навсегда останутся единственными доказательствами исторического возрастания плотности населения растений, в данном случае велико.

Общеизвестно, что потенциальные способности растений к размножению значительно выше возможностей их осуществления, в силу чего в природе всегда имеется избыток диаспор. И ясно, что как только откроются возможности увеличения плотности населения, эти возможности всегда будут реализовываться, и в природе, вследствие этого, будет постоянно существовать тенденция к повышению плотности населения. Дивергентный характер эволюции будет время от времени способствовать осуществлению этой тенденции тем, что число и разнообразие одновременно живущих форм, за счет приспособления их к жизни в новых условиях физической и биотической среды, будет неуклонно увеличиваться. В связи с этим интересно привести предположительные данные Нольтона (1927)¹⁾ о том, как исторически увеличивалось число видов растений, населявших землю. Этот автор дает следующие примерные суммы видов для флор различных геологических периодов:

Девон	12.000	Юра	65.000
Карбон	27.000	Мел (начало)	100.000
Пермо-Триас	43.000	Современность	215.000

Параллельно увеличению разнообразия форм растений, населявших землю, число особей растений, обитающих на какой-либо площади, неизбежно должно было возрастать

¹⁾ Цитирую по Козо-Полянскому (1940).

под влиянием давления избытка диаспор. Свидетельством тому, что нарисованная схема действительно имела место в ходе исторического развития, являются современные фитоценозы. Взаимная приспособленность растений для совместной жизни и тесная зависимость их друг от друга, обнаруживаемая в фитоценозах, несомненно, явление вторичного происхождения, возникшее в процессе дивергентной эволюции и сопровождавшееся повышением плотности населения растений. В соответствии со всем изложенным, я считаю, что историческое возрастание плотности растительного населения реально существует, как один из основных законов „народонаселения“ растений.

Если плотность населения растений оказывает влияние на возможность реализации способности растений к размножению, то, вероятно, в связи с историческим возрастанием плотности населения растений, трудности размножения также возрастали. Как следствие этого, возникла необходимость постоянного совершенствования форм размножения, приспособление их ко все более и более увеличивающейся плотности населения. Какими же путями должен был идти процесс совершенствования форм размножения для того, чтобы вероятность размножения была всегда достаточна для продолжения рода. Достижение этой цели возможно двумя путями.

1. Путем повышения коэффициента размножения, т. е. увеличением числа производимых диаспор и

2. Путем совершенствования самих диаспор, т. е. приспособлением их к более успешной конкуренции.

VIII

Количественная и качественная стороны размножения и их взаимная связь

Значение коэффициента размножения для успешного продолжения рода может быть понято из анализа механической природы процесса расселения растений. Общеизвестно, что условия, допускающие возможность существования того или иного вида неравномерно и прерывисто распределены в пространстве. Растения же в подавляющем большинстве неспособны к активному передвижению и перемещаются в пространстве только в виде диаспор пассивно, с помощью независящих от них случайных внешних агентов. Таким образом, вступая в процесс расселения, растения отдают свою судьбу в руки слепого случая или, иными

словами, подчиняются законам вероятности. Возможность попадания того или иного числа диаспор в благоприятные для развития места является функцией в первую очередь двух переменных величин: числа диаспор и числа мест в природе, благоприятных для их развития. Между этими двумя величинами существует обратная зависимость: уменьшение одной из них должно сопровождаться увеличением другой. При постоянном увеличении плотности населения растений число мест, благоприятных для развития диаспор и не занятых ранее другими растениями, будет, как правило, уменьшаться, в связи с чем минимальная численность диаспор, необходимая для продолжения рода, должна увеличиваться. Особи, производящие количество диаспор, не удовлетворяющее этому, все время возрастающему, минимуму, не смогут оставить потомство, т. к. вероятность попадания хотя бы одной диаспоры в благоприятное для развития место при относительно небольшой численности диаспор будет крайне мала. Те же особи, которые будут производить диаспор более необходимого гарантийного минимума, не только оставят потомство, но и передадут ему тенденцию к увеличению численности диаспор. Естественный отбор, следовательно, постоянно будет направлять эволюцию форм размножения в сторону увеличения количества производимых особью диаспор. Эти общие положения о необходимости высокой прогрессии размножения для успешного продолжения рода можно проиллюстрировать и развить на примере семенного возобновления в современных фитоценозах.

Как показывают непосредственные наблюдения над естественными фитоценозами, их видовой состав и строение из года в год устойчиво сохраняются и внедрение в них не только новых видов, но и новых особей происходит медленно и с большим трудом. По наблюдениям Богдановской-Гиенеф¹⁾, общее количество подроста в фитоценозах остается из года в год постоянным, несмотря на колебания метеорологических условий и на различие в размерах снабжения зачатками в разные годы. Увеличение количества зачатков не влечет возрастания количества подроста. „Тщетно поэтому было бы искать,—замечает автор,—пропорциональность между размерами семенной продукции и семенного возобновления“. Постоянству количества подроста в фитоценозах, по Богдановской-Гиенеф, содействуют два обстоятельства: богатство семенного

¹⁾ Цитирую по оригинальной и содержательной, но, к сожалению, еще неопубликованной работе, предоставленной мне автором для ознакомления.

фонда верхнего слоя почвы и прорастание семян на различной глубине в зависимости от условий увлажнения данного года. Но нельзя, вероятно, при этом упускать из виду и третье обстоятельство, именно то, что количество подроста всегда будет определяться степенью плотности населения растений в фитоценозах, т. е. степенью противодействия со стороны взрослых особей. Ясно, что как бы диаспора хорошо ни была приспособлена к конкурентной борьбе, развивающийся из нее проросток имеет крайне мало шансов на успешную конкуренцию со взрослыми растениями. Еще Дарвин установил, что „проросшие семена чаще всего погибают от того, что проросли на земле, уже густо заросшей другими растениями“ (Происхождение видов, стр. 161). Положительное значение полезных приспособлений диаспор сказывается не в борьбе со взрослыми особями, а в конкуренции с другими диаспорами— претендентами на место в фитоценозе. Ежегодное постоянство количества подроста в фитоценозах указывает, что емкость каждого фитоценоза имеет ограниченные пределы (Гиенеф-Богдановская, 1926), и внедрение в них молодых особей становится возможным только за счет естественного отмирания старых особей растений.

Естественное отмирание старых особей и освобождение ими места может произойти в любое время и в любом пункте. И для того, чтобы использовать эту почти что единственную возможность реализовать способность к размножению, растения, не обладающие активными средствами перемещения, должны создать и более или менее равномерно распределить в пространстве огромный запас семян в почве с тем, чтобы в любое время и в любом пункте, как только освободится место, вступить в конкурентную борьбу за него с диаспорами других растений. Как велико число семян, находящихся в почве, свидетельствуют данные по сорным растениям. По Корсмо (1933) в слое почвы глубиной до 25 см на 1 кв. м. было обнаружено: на слабо засоренном поле 10.332 жизнеспособных семян, относящихся к 17 видам; на сильно засоренном поле — 33.574 семян, относящихся к 18 видам.

Таким образом, наличие в почве огромного и равномерно распределенного в пространстве фонда жизнеспособных семян является необходимым предварительным условием, которое обеспечивает возможность вступления диаспор в конкурентную борьбу. Создание семенного фонда и поддержание насыщенности почвы жизнеспособными семенами может быть обеспечено только высоким коэффициентом размножения. Но это не исключает возмож-

ность колебания величины коэффициента размножения у разных видов в довольно широких пределах. Чтобы составить представление об амплитуде таких колебаний, приведу обработанные мною данные Корсмо (1933) о средней численности семенной продукции у 102 видов сорных растений. Из этих 102 видов среднюю численность семян-производимых одной особью, 15 видов имеют не более 250 шт.; 17 видов—250—500 шт.; 13 видов—500—1000 шт., 13 видов—1000—2000 шт., 17 видов—2000—4000 шт., 16 видов—4000—8000 шт., 5 видов—8000—16000 шт. и 6 видов более 16.000 шт. семян. Эти данные показывают, как велико может быть различие в коэффициентах размножения у разных видов. Однако, сопоставление коэффициентов размножения с ареалами распространения и численностью особей видов в природе не обнаруживает между ними никакой пропорциональности. Казалось бы, что величина коэффициента размножения не имеет значения для процветания вида, но это, конечно, не так. Величина коэффициента размножения может варьировать у разных видов, но она не может опуститься ниже известного и даже в минимуме довольно высокого уровня. Отклонения же от этого уровня могут быть объяснены тем, что величина коэффициента размножения коррелятивно связана с другими биологическими особенностями вида, как-то: с размером и весом семени, способом их распространения, долговечностью особей, временем вегетации до первого плодоношения, наличием, формой и интенсивностью вегетативного размножения. Особо важное значение для величины коэффициента размножения имеет, вероятно, продолжительность сохранения семенами жизнеспособности при лежании в почве, т. к. этим определяется степень насыщенности почвы семенами того или иного вида.

Величина коэффициента размножения, как количественная сторона процесса размножения, коррелируется с качественной стороной этого процесса. Поэтому абсолютная величина коэффициента размножения, взятая изолированно от биоморфологических особенностей диаспор и растения в целом, не может еще служить показателем степени совершенства той или иной формы размножения. Это убедительнее всего иллюстрирует сравнение семенного размножения с размножением спорами. Порядок величин, какими характеризуются коэффициенты размножения у споровых и семенных растений, резко различен. Если коэффициент размножения у семенных растений характеризуется сотней или тысячей штук и в редких случаях десятками и сотнями тысяч семян, то при размноже-

нии спорами, как правило, коэффициент размножения не опускается ниже нескольких миллионов спор и в большинстве случаев бывает более миллиарда. Например, Кернер (1902) приводит такие максимальные данные о численности семян, производимых одной особью покрытосеменных:

<i>Sisymbrium Sophia</i>	730.000
<i>Nicotiana tabacum</i>	360.000
<i>Erigeron canadensis</i>	120.000
<i>Capsella Bursa Pastoris</i>	64.000

Количество же спор, производимых одним индивидуумом у грибов, по данным Ридлея (Ridley, 1930¹), характеризуется такими цифрами:

<i>Psaliota (Agaricus) campestris</i>	1.800.000.000
<i>Coprinus comatus</i>	5.000.000.000
<i>Polyporus squamosus</i>	11.000.000.000
<i>Lycoperdon bovista</i>	7.000.000.000.000

Различие размножения у семенных и споровых растений с количественной стороны находится в соответствии с качественной стороной размножения у этих двух групп растений. Размножение семенами, которые имеют уже многоклеточный и дифференцированный зародыш, обеспеченный запасом питательных веществ и защитными приспособлениями для длительного сохранения жизнеспособности, позволило резко снизить коэффициент размножения у семенных растений по сравнению со споровыми растениями.

Качественное совершенствование форм размножения так же, как количественное, обусловлено плотностью населения растений. При известной плотности населения на каждое свободное и благоприятное для развития диаспор место всегда будет оказываться несколько претендентов, между которыми неизбежно будет происходить конкурентная борьба. Исход этой борьбы будет определяться способностью диаспор к быстрому развитию и их высокой общей жизнеспособностью, т. е. качеством самих диаспор. При повышении плотности населения увеличивается количество претендентов на каждое свободное место, в результате чего на основе естественного отбора будет происходить постоянное качественное совершенствование диаспор.

Таким образом, процесс эволюции форм размножения, взятый в целом, всегда будет иметь две стороны: количественную и качественную. Количественно определяется возможность вступления их в конкурентную борьбу, качеством же диаспор решается исход этой борьбы.

¹) Цитирую по Вульффу (1933).

И качественная и количественная стороны эволюции форм размножения сопряжены с одним и тем же фактором — с плотностью населения растений.

IX

Метагенез и апомиксис как этапы количественного совершенствования форм размножения

Если в связи с установленной зависимостью эволюции форм размножения растений от плотности населения взглянуть на два важнейших этапа истории растений, на возникновение метагенеза и на его утрату, то оказывается, что оба эти этапа имеют и нечто общее.

По Боуэру (Bower, 1908, 1935), с возникновением метагенеза (спорофита) связаны три биологически чрезвычайно важных момента:

1. Была достигнута **независимость** процесса размножения от полового акта;

2. Создалась возможность **богатого** производства спор, приспособленных к широкому распространению и

3. Увеличилось (благодаря диплоидности основного бионта) число возможных комбинаций и наследственных свойств, дающих материал для изменчивости.

С утратой метагенеза при апомиксисе у покрытосеменных связаны также три биологически важных момента, представляющих дальнейшее развитие тех тенденций, которые частично реализовались уже при возникновении спорофита. Для бесполосеменного размножения характерно:

1. **Полное и окончательное отделение** процесса размножения не только от полового акта, но и от полового процесса в целом;

2. Создание возможности **богатого и стабильного** производства семян;

3. Увеличение (благодаря полиплоидности бионтов) числа возможных наследственных свойств, дающих материал для изменчивости ¹⁾.

¹ Как установлено цитоэмбриологическими исследованиями (Поддубная—Арнольди, 1940), подавляющее большинство наследственно апомиктических форм покрытосеменных являются полиплоидными. Этот любопытный и пока загадочный факт приобретает глубокий смысл при сопоставлении его с явлением перехода от гаплоидности к диплоидности при возникновении метагенеза. Вероятно, в процессе эволюции растений существует общая тенденция к усложнению хромозомного аппарата, реализующаяся в последовательной перебазировке жизни с гаплоидной основы на диплоидную (при возникновении метагенеза) и затем с диплоидной на полиплоидную (при утрате метагенеза).

Оставляя пока в стороне последний пункт, рассмотрим первые два, непосредственно касающиеся размножения.

Сопоставляя характер и направление изменений в сфере размножения, происходящих при возникновении метагенеза и при последующей его утрате у бесполосеменных форм, можно утверждать, что эти явления имеют нечто общее, состоящее в том, что они являются последовательными этапами редукции и окончательной дегенерации полового процесса. Возникновение метагенеза, уменьшившее вдвое частоту осуществления полового акта, в ряду поколений было первым, а утрата метагенеза, сопровождающаяся дегенерацией полового процесса,—последним шагом на долгом пути освобождения размножения от полового процесса.

Обеспечение большей и, в конце концов, полной независимости размножения от полового процесса имеет то преимущество, что избавляет растения от риска количественного уменьшения продукции диаспор, т. к. при половом процессе количество диаспор, производимое растением, находится в зависимости не столько от мощности развития самого растения, сколько от случайных возможностей осуществления полового акта, для чего условия не всегда могут быть достаточно благоприятны. Таким образом, и возникновение метагенеза, и последующая его утрата, уменьшая роль случая в процессе размножения, должны рассматриваться как этапы совершенствования форм размножения с количественной стороны, хотя и на различной качественной основе и, следовательно, при различных уровнях коэффициентов размножения.

Как уже было установлено, эволюция форм размножения обусловлена, в первую очередь, плотностью населения растений, которая исторически все время возрастала. Поэтому тем фактором, который вызвал явление метагенеза и его последующую утрату, может быть только возраставшая плотность населения растений. Этот фактор удовлетворяет всем требованиям, которые были к нему предъявлены. Плотность растительного населения, будучи на более ранних этапах истории мира растений не столь высокой, постепенно возрастала и со временем все более и более оказывала влияние на развитие растений. Возрастая, плотность населения вела эволюцию форм размножения в одном и том же направлении миллионы лет вне прямой зависимости от изменения в окружающей физической среде. На каком-то этапе биотические условия жизни растений настолько усложнились, что создались непреодолимые трудности размножения половым путем. С этого вре-

мени половой процесс у всех растений, независимо от их принадлежности к тем или иным таксономическим объединениям, стал подвергаться редукции и дегенерации, что завершилось у бесполосеменных форм полной утратой полового процесса.

Таким образом, возрастание плотности населения растений может быть принято в качестве той исторической причины, которая вызвала к жизни апомиксис, являющийся, следовательно, приспособлением к современным сложным и трудным биотическим условиям размножения.¹⁾

Х

Пути редукции и утраты полового процесса у растений

Тезис о том, что апомиксис у покрытосеменных есть приспособление к современным сложным условиям размножения, создавшимся исторически в результате возросшей плотности населения, находится в полном соответ-

1) Общеизвестно, что вегетативные органы варьируют в большей степени у представителей одного и того же семейства, рода и даже вида и чутко отзываются на экологические условия. По сравнению с этим признаки цветка и плода оказываются более устойчивыми и консервативными, сохраняя одни и те же характерные черты в пределах обширных семейств и порядков и крайне мало зависят от экологических условий. Факт этот до сих пор остается мало выясненным и объясненным. Относя признаки вегетативных органов к приспособительным, а репродуктивных—к организационным, как это часто делают, несколько не приближаются к объяснению причин непонятого явления различной устойчивости этих групп органов, и этим только открывается дорога для виталистических спекуляций. Несомненно, что обе указанные группы органов имеют приспособительное значение, различие между ними только в том, что они сопряжены с принципиально различными факторами внешней среды. Вегетативные органы большинством своих признаков непосредственно сопряжены с окружающей растению физической и биотической средой, неоднородной и быстро меняющейся в пространстве и времени. И они не смогут успешно выполнять свои функции, т. е. не будут поддерживаться естественным отбором, если окажутся неспособными быстро и целесообразно реагировать на изменение среды. Репродуктивные же органы существенно связаны не с физической, а с биотической средой и не столько с видовым составом последней, сколько с общей плотностью населения, которая в каждую историческую эпоху относительно одинакова на большей части земной поверхности и лишь медленно возрастает во времени. Нам представляется, что вообще все так называемые организационные признаки сопряжены своим приспособительным значением с медленно изменяющимися во времени и однообразно действующими на обширных пространствах факторами внешней среды. Например, зеленый цвет хлорофилла, как показал Тимирязев, сопряжен с качественным составом солнечного спектра, который более или менее одинаков во всех точках земной поверхности и практически почти неизменен во времени.

ствии с тем фактом, что бесполосеменные формы растений появились и стали прогрессировать в относительно недавнее время. Однако, окончательно принять этот тезис можно только в том случае, если имеется возможность положительно ответить на два следующих вопроса: 1. Действительно ли трудности размножения растений половым способом в современных условиях настолько велики, что назрела необходимость освобождения функции размножения от полового процесса? 2. Действительно ли бесполосеменное размножение лучше, чем другие формы размножения, обеспечивает преодоление этих трудностей и является, следовательно, более совершенной формой размножения, как в количественном, так и в качественном отношении?

Основным показателем того, что у растений назрела необходимость освобождения функции размножения от полового процесса является наличие в филогенетически неродственных группах растений тенденции к утрате полового процесса. Эта тенденция проявляется как у низших, так и у высших растений наиболее сильно в конечных и прогрессивных ветвях тех и других.

Среди низших растений грибы могут служить лучшей иллюстрацией, свидетельствующей о развитии тенденции к утрате полового размножения. „Утрата полового процесса,— пишет Мейер (1937)—весьма часто встречается среди аскомицетов. Она наблюдается во всех почти порядках этого класса и возникает в них самостоятельно, независимо друг от друга. Это обстоятельство с одной стороны, а с другой—тот факт, что наиболее высоко стоящие в системе аскомицеты, как *Helvellineae*, совершенно лишены полового процесса, дают нам основание смотреть на случаи апогамии, как на выражение определенной тенденции в эволюции грибов. Уже в классе *Phycomycetes* они достаточно часты. Так, у многих видов *Saprolegnia* антеридии или не функционируют или совсем не образуются, ооспоры же развиваются без оплодотворения. Точно так же у некоторых видов *Misog* зиготы получают без зигогамии. У сумчатых, как мы видели, апогамия получает широкое распространение—половая функция отсутствует, половые органы постепенно редуцируются и, в конце концов, исчезают совершенно и, как след бывшего когда-то полового акта, остается лишь смена в цикле развития гаплоидного и диплоидного мицелия. Возникновение же этого последнего обязано автогамии. Это характеризует высших представителей сумчатых грибов. Полное отсутствие полового процесса составляет характерную особенность и базидиомицетов“.

У высших растений тенденция к утрате полового процесса проявляется также довольно сильно почти во всех классах и особенно в наиболее прогрессивных и богатых видами. Эта тенденция реализуется тремя путями: во-первых, переходом на вегетативное размножение, в результате чего редуцируется или полностью утрачивается половое размножение, во-вторых, переходом на самооплодотворение, при котором происходит дегенерация полового процесса, и, в третьих, заменой полового размножения возникшей на его базе бесполой формой размножения, т. е. апомиксисом. Для характеристики степени развития у архегониальных растений тенденции к утрате полового процесса воспользуемся опять сводными данными Мейера: „Печеночники обладают способностью к весьма энергичному размножению вегетативным путем“. „Лиственные мхи обладают способностью к вегетативному размножению в гораздо большей степени, нежели печеночники. У них оно доминирует над другими способами размножения настолько, что они размножаются почти исключительно вегетативным путем“.

„У многих папоротникообразных вегетативное размножение развито настолько сильно, что является главным способом размножения, в связи с этим подавляется образование спор и у некоторых видов они почти никогда не развиваются“. Кроме того, у лиственных мхов и папоротников наблюдается явление апоспории, т. е. образование гаметофита не из споры, а из каких либо вегетативных частей спорофита. У папоротников тенденция к апомиксису проявляется больше, чем у мохообразных, т. к. у них апоспория бывает обычно связана с партеногенезом и апогамией и среди папоротников имеется ряд форм размножающихся исключительно путем апомиксиса.

Интересно отметить, что апомиксис в древних и вымирающих классах и порядках папоротникообразных — у плаунов, хвощей и уховников — не обнаружен, но они способны к вегетативному размножению. Среди архегониат особняком стоят голосеменные, не проявляющие тенденции ни к вегетативному размножению, ни к апомиксису¹⁾. В естественных условиях они обычно размножаются только семенами путем ксено-или гейтоногамии. Такое своеобразие голосеменных может быть связано с тем, что эта группа растений окончательно оформилась и сложилась в то время, когда еще не существовало стимула, вызвавшего в более

¹⁾ У „голосеменных до сих пор достоверных случаев апомиксиса не обнаружено“ (Поддубная-Арнольди, 1940).

позднее время у высших растений тенденцию к утрате полового процесса. По мере усиления действия этого стимула многие представители голосеменных вымерли совершенно (*Pteridospermae*, *Benettitales* *Cordaitales*) или стали реликтовыми (*Cycadales*, *Gingkoales*, *Gnetales*). Процесс вымирания можно проследить и у представителей пока что широко распространенных по земле хвойных, например, у *Sequoia*. Конечно, процесс вымирания голосеменных нельзя объяснить только их неспособностью перестроиться и перейти от половых к бесполом формам размножения, но все же это было, вероятно, роковым для голосеменных обстоятельством, которое и сыграло видную роль в истории данного класса растений.

Наше предположение о причинах вымирания голосеменных становится еще более вероятным, если сопоставить с ними покрытосеменные растения, среди которых тенденция к утрате полового процесса реализуется более, чем в каком либо другом классе высших растений. „Способность к вегетативному размножению среди покрытосеменных,—указывает Мейер,—развита весьма сильно и выражается в разнообразной форме. Из них только однолетники и двулетники не размножаются вегетативно, многолетние же растения почти все, как деревья и кустарники, так и травы, могут тем или иным способом размножаться вегетативно“.

Антагонизм между вегетативным и половым размножением, проявляющийся у мохообразных и папоротников, также имеет место и у покрытосеменных. У многих представителей последних интенсивное вегетативное размножение часто ведет к резкому подавлению семенного размножения. Особенно заметно подавление семенного размножения у злаков, успешно размножающихся корневищами, и у видов, способных к вивипарии (*Poa*, *Polygonum*, *Saxifraga* и др.). У ряда видов, размножающихся путем вивипарии, редукция полового размножения зашла настолько далеко, что в некоторых обширных географических областях они размножаются исключительно вегетативно (например, *Poa bulbosa* на Юго-Востоке Европейской части СССР).

Тенденция к утрате полового процесса у покрытосеменных проявляется также в его дегенерации при различных формах самоопыления. Наличие у покрытосеменных цветка, первичной функцией которого было, несомненно, осуществление перекрестного опыления, заставляет все случаи автогамии рассматривать как явления вторичного порядка и связывать их происхождение с усложнением биотических условий жизни в третичном периоде. Это положение ясно

из того, что развитие такой сложной морфологической структуры, как цветок, конечно, потребовало длительного времени и наличие на всем отрезке этого времени условий, дававших большие преимущества ксеногамии. Возникнув при такой обстановке в верхнем мелу или ранее, как облигетно-ксеногамная группа растений покрытосеменные быстро завоевали господствующее положение и лишь в более позднее время, вероятно, не ранее середины третичного периода, стали эволюционировать в сторону автогамии и, чем ни ближе к современности, тем быстрее. На это указывает то, что „наибольшее количество форм раздельнополых форм падает на семейства древнего происхождения, находящиеся в порядках из нижних частей филетической схемы. В семействах более нового происхождения, из порядков, лежащих выше, наблюдается преобладание гермафродитов“ (Монюшко, 1937). Направление эволюции растений в сторону гермафродитизма, указывающее на увеличение возможностей самооплодотворения, подтверждается и тем, что у более древних жизненных форм растений — у древесных — преобладает раздельнополость, а у более молодых — у травянистых жизненных форм — гермафродитизм. Это правило распределения половых форм у древесных и травянистых растений было замечено еще Дарвином: „в Британии — писал он у значительно большего относительного числа деревьев и кустарников, по сравнению с травянистыми растениями, наблюдается, разделение полов; то же самое наблюдается, согласно Аза Грею и Гукеру, в Северной Америке и Новой Зеландии“ (Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире, 1939, стр. 284).

Третьим показателем наличия у покрытосеменных сильно выраженной тенденции к утрате полового процесса является переход их на апомиксис. Отметим здесь некоторые особенности этого явления у покрытосеменных в сравнении с его проявлением у мохообразных и папоротников. У мохообразных апомиксис, если так можно выразиться, выявляется только еще в зачаточной форме, именно: в способности к апоспорическому развитию гаметофита из вегетативных клеток спорогония. У папоротников формы апомиксиса более разнообразны и определены. Апоспория у них часто сопровождается партеногенезом или апогамией. Партеногенез у папоротников может быть и не связанным с апоспорией, в этих случаях гаметофит возникает из споры, при развитии которой, однако, выпало редукционное деление. В большинстве случаев партеногенез и апогамия, как связанные с апоспорией, так и неза-

висимые от нее, относятся к категории диплоидного апомиксиса, но имеются и такие формы папоротников, у которых апогамия происходит на гаплоидной основе. Своеобразная форма апомиксиса, не встречающаяся у других высших растений, обнаружена у папоротников в виде псевдомиксиса. При псевдомиксисе оплодотворение заменяется переползанием ядра из одной вегетативной клетки гаплоидного гаметофита в другую, в результате чего из образующейся таким образом диплоидной клетки апогамно развивается спорофит, образующий в последующем путем редукционного деления гаплоидные споры. Апомиктичное размножение у папоротников не имеет широкого распространения и встречается преимущественно в форме частичного апомиксиса, т. е. не является характерным способом размножения вида в целом, а имеет место только у некоторых рас и вариаций. Наличие у папоротников преимущественно частичного апомиксиса является несомненным показателем недавнего происхождения этого явления в данной группе растений, т. к. в противном случае, при древнем происхождении этого явления, следовало бы ожидать глубокого развития дивергенции и морфологического обособления апомиктичных форм от форм, сохранивших половое размножение. Отсутствие в большинстве случаев резких морфологических обособлений у апомиктичных рас папоротников дает право высказаться не только за недавнее происхождение у них апомиксиса, но делает вероятным, хотя может быть и парадоксальное, предположение о том, что апомиксис у папоротников более молодое явление, чем у филогенетически выше их стоящих покрытосеменных. В пользу этого предположения говорит немало фактов и главным образом то, что у покрытосеменных апомиксис распространен более широко, апомиктичные формы далеко зашли по пути дивергенции и часто морфологически хорошо обособлены, а само явление апомиксиса у покрытосеменных представлено большим разнообразием форм, чем у папоротников. У покрытосеменных встречаются все формы апомиксиса, кроме, может быть, псевдомиксиса, из тех, которые обнаружены у папоротников. И, кроме того, у покрытосеменных довольно часто адвентивная эмбриония, при которой зародыш спорофита возникает из вегетативных клеток спорофита же, минуя диплоидные гаметофитоподобные морфологические образования, что неизвестно у папоротников. Адвентивная эмбриония, являющаяся, по всей видимости, дальнейшим развитием апоспории и апогамии, показывает, что у покрытосеменных явление апомиксиса не только получило большее распространение по сравнению с папоротниками,

но и продвинулось вперед в своем развитии, поднявшись на новую ступень морфологического обособления от полового процесса.

Подводя итог анализу фактов, свидетельствующих о наличии у растений сильно выраженной тенденции к редукции и утрате полового процесса, можно сформулировать следующие основные выводы:

1. Тенденция к редукции и утрате полового процесса проявляется во всех наиболее обширных группах современного мира растений, кроме голосеменных, и реализуется более часто и в более разнообразных формах у филогенетически вышестоящих групп. Это указывает на прогрессивный характер данной тенденции в эволюции растений, так как современная статическая картина степени выраженности ее в различных систематических группах отражает динамику исторического процесса.

3. Формами проявления и реализации этой тенденции являются: а) усиленное вегетативное размножение, подавляющее половое размножение; в) псевдомиксис и автогамия, ведущие к дегенерации полового процесса; с) апомиксис, ведущий также к дегенерации и, в конце концов, к полной утрате полового процесса.

3. Реализация тенденции к редукции и утрате полового процесса в нижестоящих классах и типах высших растений осуществляется исключительно или преимущественно за счет уменьшения его роли в жизни растений в результате перехода на вегетативное размножение; в вышестоящих типах и классах эта тенденция усиливается за счет дегенерации полового процесса при переходе на самооплодотворение; в наиболее высоко-организованном типе покрытосеменных дальнейшее развитие тенденции происходит за счет апомиксиса, заменяющего половое размножение.

4. Появление у покрытосеменных растений ясно выраженной тенденции к редукции и утрате полового процесса не может быть датировано ранее, чем серединой третичного периода, и есть не случайное тератологическое отклонение, а закономерное явление, обусловленное всей предшествующей историей мира растений.

Таким образом, на поставленный ранее вопрос, назрела ли необходимость освобождения размножения от полового процесса, можно ответить утвердительно. Вероятно, что если раньше трудности полового размножения имели местный характер и успешно преодолевались с помощью вегетативного размножения, то в настоящее время эти трудности приняли всеобщий характер, приняли форму повсеместно и постоянно действующего фактора.

Особенности семенного и вегетативного размножения

Появление у покрытосеменных растений в относительно недавнее геологическое время тенденции к редукции и утрате полового процесса и дальнейшее ее развитие не может быть объяснено иначе, как законом исторического возрастания плотности населения растений. Возрастающая плотность населения требовала от всех групп растений повышения прогрессии размножения и в то же время, затрудняя осуществление полового акта, снижала эффективность полового размножения в количественном отношении. На этой почве двух противоположно направленных в своем развитии явлений прогрессивно возрастала и все более резко и чаще выявлялась недостаточность половых форм размножения для обеспечения продолжения рода.

И естественно, что под давлением этого обстоятельства, эволюция форм размножения ускоренными темпами пошла в сторону освобождения его от полового процесса. Путей эволюции обозначилось много. Получили широкое развитие как ранее существовавшие формы вегетативного размножения, так и новые формы бесполого размножения: вивипария, апокарпия, апомиксис.

Каковы эволюционные перспективы, что ожидает в будущем растения, которые встали на тот или иной путь эволюции форм размножения, каковы могут быть исторические последствия утраты полового процесса? Все эти вопросы не могут быть решены в общем виде и одинаково для всех групп растений. Несомненно, что с утратой полового процесса многие группы растений пойдут по пути регресса и постепенно исчезнут с лица земли, другие же, выработав более совершенные формы бесполого размножения, получают возможность прогрессивно развиваться и процветать. К числу последних относятся, по нашему мнению, бесполосеменные формы покрытосеменных. Прогрессивный характер этих форм, их историческая необходимость и место в процессе эволюции высших растений были установлены в предыдущих главах. Рассмотрим, какие решающие преимущества имеет бесполосеменное размножение перед другими формами размножения, что только и может объяснить прогрессивный характер бесполосеменных растений.

Всякая форма размножения должна в современных условиях обеспечивать, во-первых, высокую конкурентную способность диаспор и развивающихся из них проростков, без чего невозможна **реализация способности растений к**

размножению, и, во-вторых, высокую общую жизнеспособность потомства, без чего невозможна дальнейшая прогрессивная эволюция растений.

Конкурентная способность диаспор и развивающихся из них проростков в большой степени зависит от характера и количества питательных веществ в диаспорах, так как это оказывает существенное влияние на быстроту и мощность развития проростков. Нельзя также забывать, что диаспоры вступают в конкуренцию между собой не с момента прорастания, когда проявляется положительное значение большого запаса питательных веществ, но задолго до этого в процессе распространения, когда диаспоры соревнуются за получение самой возможности начать прорастание. Поэтому, оценивая конкурентную способность диаспор, нужно учесть, какими способами они распространяются и как они вообще приспособлены к тому, чтобы попасть в условия, благоприятные для развития.

Основываясь на этих замечаниях, все существующие формы размножения покрытосеменных по признакам конкурентной способности диаспор можно разделить на три категории:

1. Размножение семенами. Распространение семян осуществляется случайными внешними агентами (ветер, вода, животные и т. п.). При такой ненадежности средств перемещения вероятность попадания семян в благоприятные условия развития обеспечивается высокой численной продукцией их и наличием у семян приспособлений к длительному сохранению жизнеспособности при неблагоприятных условиях. В связи с необходимостью высокого коэффициента размножения запас питательных веществ в семени невелик.

2. Вегетативное размножение избирательно-нарастающими органами. Распространение зачатков происходит в результате избирательного нарастания органов вегетативного размножения, т. е. диаспоры распространяются активно самим материнским растением. Запас питательных веществ в диаспорах обычно значительно больше, чем в семенах, а часто практически неисчерпаем в тех случаях, когда диаспоры приступают к развитию, не теряя еще связи с материнским растением. Диаспоры неспособны к длительному анабиозу. В связи с высоким совершенством способа распространения диаспор и обильным обеспечением их питательными веществами коэффициент размножения при этой форме низок по сравнению с семенным размножением и часто вообще трудно поддается учету.

Семенное и вегетативно-избирательное размножения представляют два принципиально различные пути преодоления трудностей размножения. При семенном размножении эти трудности преодолеваются главным образом увеличением числа попыток их преодоления, т. е. численностью диаспор, а при вегетативно-избирательном размножении, если можно так сказать, не числом, а умением — совершенствованием способа распространения и обильным обеспечением проростков питательными веществами. Кроме этих двух в принципе различных способов повышения конкурентной способности диаспор, имеются такие формы размножения, при которых намечается тенденция к их синтезу. Это:

3. Вегетативное размножение свободно перемещающимися зачатками. Распространение диаспор, как и при семенном размножении, осуществляется случайными агентами внешней среды, но запас питательных веществ обычно больше, чем в семенах. Несовершенство способа распространения диаспор и их неприспособленность к длительному перенесению неблагоприятных воздействий обуславливает необходимость при этой форме размножения довольно высокого коэффициента размножения.

Из установленных трех категорий форм размножения вегетативно-избирательное размножение кажется наиболее совершенным по признаку конкурентной способности диаспор, но это совершенство таит и огромный недостаток. При вегетативно-избирательном размножении из-за недостаточного отдаления потомства от материнского растения, возникает обычно жестокая внутривидовая борьба, истощающая особи и ведущая к резкому снижению их конкурентной мощности. Ослабление конкурентной борьбы у потомства лучше обеспечивается при размножении свободно-перемещающимися вегетативными зачатками и в еще большей степени при размножении семенами, когда диаспоры тем или иным путем отдаляются от материнской особи и более или менее равномерно распределяются по территории.

XII

Сравнительная оценка основных форм семенного размножения с количественной стороны

При семенных формах размножения, к категории которых относится апомиксис покрытосеменных, большое значение для продолжения рода имеет величина коэффициента раз-

множения. Поэтому проведем в этом отношении сравнение трех основных форм семенного размножения: 1. Ксеногамии,—семена образуются в результате акта перекрестного оплодотворения; 2. Автогамии,—семена возникают в результате самооплодотворения и 3. Апомиксиса,— образование семян происходит без полового процесса. Рассмотрим, в какой степени реальный эффект количественной стороны размножения соответствует потенциальным возможностям растений к производству семян при каждой из этих форм размножения.

Производство семян при ксеногамии складывается из двух связанных между собой процессов. Первый из них является подготовительным к акту оплодотворения и включает в себя как образование органов, производящих половые элементы и обеспечивающих осуществление перекрестного опыления, так и акты опыления и оплодотворения. После оплодотворения начинается второй и основной процесс формирования семени и плода. Между этими процессами существует односторонняя зависимость: второй процесс не может осуществляться без первого, и трата вещества и энергии на первый процесс отражается на количественной стороне второго процесса. Затрата вещества и энергии на подготовительный процесс при ксеногамии велика, если учесть, что после акта оплодотворения многие части цветка—тычинки, рыльце, венчик—отмирают, а большая часть колоссального количества пыльцы непроизводительно погибает. Чтобы составить некоторое представление о размерах затрат, производимых растениями ради перекрестного опыления, достаточно вспомнить многочисленную группу насекомых: пчел, шмелей, бабочек, кормящихся пыльцой и нектаром растений. Пыльца же и нектар составляют лишь малую долю того, что затрачивается растением на формирование цветка и его функционирование, как органа перекрестного опыления. Трата вещества и энергии на перекрестное опыление может быть и была бы оправдана повышением жизнеспособности потомства, если бы она всегда давала должный эффект. Но, как показывают наблюдения над различными растениями перекрестноопылителями, акт перекрестного опыления часто не осуществляется, и вся сложная морфологическая структура цветка, не выполнив своей функции, отмирает. Трагизм положения, в которое попадает растение в этом случае, конечно, не столько в том, что произошла бесцельная трата вещества и энергии на создание цветка, а, главным образом, в том, что растение не может осуществить основной процесс формирования семени и плода. Зависимость процесса производства

семян при ксеногамии от случайных внешних агентов, переносящих пыльцу, делает такой способ размножения крайне ненадежным, а использование потенциальных возможностей растения к размножению низким. Сельскохозяйственной практикой уже давно установлено, что культивирование многих энтомофильных растений, особенно клевера, встречает затруднение из-за отсутствия в природе необходимого количества насекомых—опылителей. Практикой же было найдено и удачное решение этого вопроса в искусственном увеличении насекомых—опылителей путем разведения пчел. Увеличение числа насекомых—опылителей резко повышает урожай энтомофильных растений. Для иллюстрации этого положения приведу следующую таблицку:

Урожай семян клевера в кг с га в колхозах Московской области при пчелоопылении
(средние данные)

	Колхозы, не имеющие пчел	Колхозы, имеющие пасеки с количеством ульев:			
		от 1— до 20	от 21— 40	41—60	более 60
Без направленного пчелоопыления	57	88	160	168	180
При направленном пчелоопылении ¹⁾	—	207	180	195	252

(по Губину и Халифману, 1940)

Другие энтомофильные культурные растения, как гречиха и подсолнечник, также значительно повышают урожай при увеличении количества насекомых-опылителей. В ряде случаев применение пчелоопыления подсолнечника повышает „завязность“ цветов у него с 45—50% до 90—95%. В литературе имеются многочисленные указания на то, что при

¹⁾ Прием направленного пчелоопыления (дрессировка пчел) заключается в ежедневной подкормке пчел в ульях небольшими порциями сиропа, имеющего запах тех цветов, на посещение которых пчел желают направить. Этим приемом удается значительно (почти в 20 раз) увеличить вылет пчел на желаемое растение.

культуре ценнейших субтропических культур, например, чая, цитрусовых, тутового дерева, „остро ощущается недостаток опылителей и снижение урожая и его качества, как результат недоопыления“ (Губин и Халифман, 1940). Детальные наблюдения Медведевой (1937) над перекрестным опылением кендыря привели ее к заключению, что „одной из причин стерильности цветков кендыря является то, что значительная часть цветков ($\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$) остаются неопыленными, что стоит в связи с недостатком количества насекомых в период цветения“.

Недоопыленность цветков наблюдается не только у энтомофильных, но и у анемофильных растений. У типично анемофильных растений часто большой процент цветков остается неопыленным. Так, например, по данным Troll'я (1930, цитир. по Синской, 1935) процент цветков, завязавших семена при свободном цветении у трех видов *Bromus* составлял:

<i>B. arvensis</i>	— 56,36 %
<i>B. inermis</i>	— 29,58 %
<i>B. mollis</i>	— 57,63 %

По другим данным количество завязавшихся семян у *Bromus inermis* колеблется от 0 до 60%.

В настоящее время разработаны способы добавочного искусственного опыления у перекрестников (ветро- и насекомоопыляемых) и успешно применяются в сельскохозяйственной практике (Мусийко, 1940). Многочисленные опыты широкого масштаба с добавочным опылением различных культур показали, что биологически различные типы растений — однодомные, раздельнополюсные, двудомные, анемофильные и энтомофильные — одинаково благоприятно реагируют на добавочное искусственное опыление, значительно повышая урожай. И если перенос пыльцы с цветка на цветок представляет трудности в условиях культуры, когда особи одного вида размещаются бок о бок — сплошным массивом, то как должны увеличиться эти трудности в естественных условиях, когда особи отдалены друг от друга и одиночно разбросаны на обширных пространствах?

Обсуждение всех изложенных фактов неизбежно приводит к выводу, что все разнообразные способы перекрестного опыления у современных растений не обеспечивают эффективного перекрестного опыления, а в результате этого потенциальные способности растений к размножению реализуются не полностью. Энтомофилия, которая во всех

учебниках ботаники трактуется, как более совершенная форма перекрестного опыления, по своему биологическому эффекту не выше анемофилии. Эффективность энтомофилии снижается до уровня анемофилии в силу недостаточного числа насекомых опылителей. Какие же исторические причины способствовали тому, что энтомофилия в нашу эпоху не имеет преимуществ перед анемофилией, хотя вероятно, что ранее энтомофилия была более эффективна, чем анемофилия, т. к. последняя у цветковых, по современным представлениям, вторичного происхождения. В историческом аспекте развитие отношений между анемофилией и энтомофилией мне представляется в следующем виде: возникнув в меловом периоде или ранее, покрытосеменные благодаря энтомофилии получили возможность успешно конкурировать в производстве семян со своими анемофильными предками и быстро вытеснили их. Но, вероятно, уже вскоре энтомофилия стала снижать свой эффект, т. к. количество насекомых—опылителей не могло возрасти так же быстро и в той же пропорции, как количество энтомофильных растений. Не подлежит сомнению, что численность насекомых-опылителей определяется в природе не столько численностью энтомофильных растений, обеспечивающих им пищу, сколько другими факторами, и в первую очередь здесь следует указать на насекомоядных птиц и некоторых млекопитающих, которые уничтожают насекомых и ставят границы их размножению. Помимо этого, колебание численности энтомофильных растений в связи с условиями отдельных лет нарушает установившиеся соотношения с соответствующими насекомыми, которых неизбежно всегда будет оказываться меньше, чем соответствующих им растений.

С того момента, как все более обозначался разрыв между ростом численности энтомофильных растений—с одной стороны, и насекомых-опылителей—с другой, энтомофилия все более теряла свои преимущества перед анемофилией, и, в конце концов, настолько их утратила, что оба эти способа опыления стали в биологическом отношении равноценны. Дальнейший прогресс на базе энтомофилии сделался невозможным. Рост численности энтомофильных растений приостановился, а под влиянием все возрастающей общей численности растений начался обратный переход на анемофилию и часто на автогамию. Здесь, как, вероятно, и во многих других случаях, имеет огромное значение для объяснения темных и запутанных вопросов истории растений установленная нами закономерность исторического возрастания плотности населения

растений, определившая направление эволюции цветка и способов опыления. ¹⁾

Приведенные факты и их обсуждение позволяют сделать вывод, что в современных условиях ксеногамия значительно снижает реальный эффект количественной стороны размножения и не обеспечивает растениям полного использования их потенциальных возможностей в повышении коэффициента размножения. И естественно, что часть растений утратила способность к облигатной ксеногамии и пошла по пути автогамии. В современной флоре самоопыляющиеся растения довольно многочисленны, они встречаются в самых различных семействах, но в более крайней форме самоопыление наблюдается преимущественно среди травянистых малолетников.

Самоопыление, делая процесс формирования семени независимым от внешних случайностей, которые неизбежны при ксеногамии, повышает почти до предела количественный эффект размножения. „Самоопыление обеспечивает образование большого запаса семян“ (Дарвин, Действие перекрестного опыления и самоопыления, 1939, стр. 304). При крайней форме самоопыления — клейстогамии, когда цветки совершенно не раскрываются, расход веществ и энергии на процесс опыления сокращается, что находит свое выражение в резкой редукции у ряда клейстогамных видов андроеца (уменьшение размеров пыльников, снижение численности пыльцы и т. п.), редукции подвергается, хотя в меньшей степени, и гинецей (рыльце) (Гордягин, 1915). Освобождающиеся в результате этого вещества и энергия могут пойти на формирование семян.

Образование семян при бесполосеменном размножении не находится ни в какой зависимости от акта перекрестного опыления, хотя так обстоит дело только при автономных формах апомиксиса, а при индуцированном партеногенезе и индуцированной адвентивной эмбрионии опыление все еще остается необходимым актом размножения. Казалось бы, что наличие в природе индуцированных форм апомиксиса не позволяет объяснить переход от ксеногамии к апомиксису трудностями осуществления акта переноса пыльцы. Но это кажущееся противоречие устранимо, если учесть тот факт, что для начала развития зародыша при индуцированных формах апомиксиса необязательна

¹ В свете указанной закономерности лишаются своей убедительности выводы Голенкина (1927) о том, что энтомофилия не имела решающего значения в завоевании земли покрытосеменными растениями. О невысокой биологической эффективности энтомофилии во всех геологических периодах он судит по современным данным, и в этом, конечно, одно из слабых мест его гипотезы.

пыльца своего же вида. Развитие зародыша, в этих случаях, как показали наблюдения, может начаться и при опылении чужой пылью, а у некоторых видов при простом механическом раздражении рыльца или завязи¹⁾).

Следовательно, при индуцированных формах апомиксиса растения утрачивают необходимость в специфическом факторе — пыльце своего же вида. Благодаря этому вероятностность раздражения рыльца, обуславливающего в этих случаях возможность начала развития зародыша, увеличивается, т. к. для этого достаточно попадания на рыльце пыльцы другого вида. Нам кажется, что наличие индуцированных форм апомиксиса свидетельствует как раз о том, что трудности перенесения пыльцы с цветка одного вида на цветок того же вида являются первопричиной перехода растений на апомиксис. Несомненно, что утрата растениями необходимости в специфическом раздражителе для начала развития зародыша положительно отзывается на количественной стороне размножения и делает возможным повышение коэффициента размножения, в сравнении с ксеногамией. В еще большей степени это повышение делается возможным при автономных формах апомиксиса, когда вообще не требуется раздражения рыльца. Положительное значение апомиксиса для производства семян отмечалось неоднократно в литературе. Апомиксис обеспечивает ежегодно высокую и стабильную численность семян, т. к. „...неблагоприятные внешние условия (недостаток насекомых, неблагоприятная погода во время цветения и т. д.), затрудняющие опыление и оплодотворение у нормальных в половом отношении видов, не мешают партеногенетическим видам размножаться с обычной для них интенсивностью“ (Поддубная—Арнольди и Дианова, 1937, см. также Ulbrich, 1928).

¹⁾ Необходимость раздражения рыльца для начала развития семени существует также и у видов, размножающихся нормальным половым способом. Так, на основании серии опытов с опылением подсолнечника, Кирюхин (1940) пришел к заключению, что у этого вида „для успешности оплодотворения необходимо не только наличие чужой пыльцы, но и раздражение пестиков цветков во время опыления. В тех вариантах опытов, где пыльца наносилась на пестик, но раздражение последнего не производилось, 99—98% семян в корзинке оказывалось пустыми. Эти и подобные им опыты с другими растениями указывают, что процесс опыления выполняет две биологически важные функции: 1. Вызывает раздражение пестика и 2. Обеспечивает оплодотворение. Вероятно, что только для выполнения второй функции необходима пыльца с специфическими свойствами, первая же функция не требует этой специфичности. В этом двойственном значении процесса опыления при ксеногамии, когда одна из функций не требует специфичности пыльцы, сохраняется возможность индуцированных форм апомиксиса.

Таким образом, из трех основных форм семенного размножения современных растений, две — самоопыление и апомиксис — дают более высокий реальный эффект размножения в количественном отношении и обеспечивают более полное использование потенциальных возможностей растений к производству семян.

XIII

Сравнительная оценка основных форм семенного размножения с качественной стороны

Преимущества самоопыления и апомиксиса перед ксеногамией в отношении стабильной и высокой продукции семян могут объяснить переход растений на эти вторичные для покрытосеменных формы размножения. Но вероятно, что это преимущество не может служить основанием для утверждения прогрессивного характера эволюции самоопыляющихся и апомиктических растений. Утрата ксеногамии, не исключая возможности кратковременного успеха таких форм растений, может иметь в конечном счете регрессивный характер и вести к их вырождению и вымиранию. Для решения вопроса об эволюционных перспективах той или иной формы размножения необходим более подробный анализ и сопоставление характерных особенностей различных форм размножения. Впервые этот вопрос применительно к перекрестному опылению и самоопылению был поставлен Дарвином в его книге „Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире“. Со времени выхода в свет этой книги вопрос об эволюционном значении ксеногамии и автогамии непрерывно в продолжении почти 70 лет стоит в центре внимания, являясь подчас предметом горячих дискуссий. И несмотря на такое длительное и оживленное обсуждение этого вопроса, его нельзя еще считать окончательно решенным. До сего времени не имеется ясного представления, в чем состоит преимущество перекрестного оплодотворения и почему самооплодотворение должно обязательно вести к вырождению; неясно также и совершенно не доказано, почему утрата ксеногамии и вообще полового процесса делает невозможным прогрессивную эволюцию. Для того, чтобы подойти к решению всех этих вопросов и, в частности, к выяснению эволюционных перспектив бесполосеменного размножения, следует дать аналитическую оценку различных форм размножения по двум показателям: насколько та или иная форма размножения

делает возможным 1) сохранение и накопление полезных признаков в ряду поколений, 2) приобретение в процессе эволюции новых полезных признаков.

При анализе эволюционного значения основных форм размножения покрытосеменных необходимо выяснить биологическое значение полового процесса, т. к. с ним связывают обеспечение прогрессивного характера эволюции. Трактовка сущности и механизма этой особенности полового процесса дается различная. Дарвин, впервые указав на положительное значение перекрестного оплодотворения, считал, что „один акт скрещивания сам по себе не приносит никакой пользы. Благоприятное действие скрещивания зависит от того, что скрещиваемые особи слегка отличаются по своей конституции, вследствие того, что их предки подвергались в продолжение многих поколений несколько несходным условиям или вследствие того явления, которое мы по своему незнанию называем произвольной изменчивостью“ (Действие перекрестного опыления и самоопыления, 1939, стр. 29). Эта точка зрения, разделяемая многими дарвинистами, в последнее время настойчиво разрабатывается агробиологической школой акад. Лысенко и кладется в основу ряда важных практических начинаний (внутрисортовое скрещивание самоопылителей и т. д.).

Некоторые авторы положительное значение полового процесса видят в том, что при нем происходит **обновление** (омоложение) живой материи, т. к. считается, что при непрерывном делении клеток организма последние все более стареют и „дряхлеют“. Конец этому кладет половой процесс—слияние двух клеток, в результате чего потенциал жизнеспособности вновь поднимается на высокий уровень. Подобные взгляды, хотя и имеют виталистическую окраску, были в недавнее время развиты и вошли в состав оригинальной теории Кренке (1940) о циклическом старении и омоложении растений.

Иное биологическое значение придается половому процессу в учении Вейсмана (Weismann, 1902) об „амфимиксии“. Согласно этому учению, смешение двух зародышевых плазм создает возможность осуществления необыкновенного разнообразия в сочетаниях наследственной субстанции, что, в свою очередь, обуславливает обилие индивидуальных вариаций, из которых путем отбора и возникают новые виды. Сводя весь процесс эволюции к перекомбинации неизменных изначала существовавших наследственных единиц, учение Вейсмана не может обойтись без признания „амфимиксии“ обязательным условием прогрессивной эволюции.

Не охватывая всех взглядов на эволюционное значение полового процесса, следует отметить некоторые общие для всех них моменты. Во-первых, все авторы, независимо от общей эволюционной концепции, сходятся на признании за половым процессом важной биологической функции, сущность которой заключается в повышении жизнеспособности потомства и увеличении материала для естественного отбора. Во-вторых, эта функция связывается всеми авторами не с половым процессом в целом, а только с актом оплодотворения при ксеногамии.

И, в-третьих, биологическое значение второго кардинального момента полового процесса—редукционного деления—никем подробно не выясняется. Обсуждая значение полового процесса, или совершенно не касаются роли редукционного деления или видят в нем лишь необходимый подготовительный этап к акту оплодотворения, обеспечивающий сохранение стабильного числа хромосом. Например, по Мясоедову (1935) редукция—„устранение суммирования хромосом представляет собой лишь побочное и чисто автоматическое следствие оплодотворения“.

Однако, акт редукционного деления заслуживает более пристального изучения, анализ происходящих при нем явлений может пролить свет на многие, до сего времени темные стороны обсуждаемой проблемы.

Как известно, редукционное деление при созревании половых элементов сопровождается уменьшением числа хромосом и, следовательно, количества ядерного вещества в половых клетках. Образующиеся в результате этого гаплоидные гаметы оказываются обедненными и неравноценными в генетическом отношении, т. к. каждая содержит только часть наследственных свойств, которыми обладала диплоидная клетка, от которой они берут начало.

Если обратить внимание на то, что не все гаметы участвуют в последующем акте оплодотворения, а из зигот не всегда развиваются половозрелые особи, оставляющие потомство, то из этого следует, что, погибая, эти гаметы и зиготы уносят с собой в небытие и ту часть гаммы наследственных свойств, которая была ими получена при редукционном делении от родителей. И если представить такой случай, что все гаметы одной особи, несущие одну и ту же часть гаммы наследственных свойств, погибли, то вероятно, вместе с этим окончательно и бесследно для потомства исчезнут и все наследственные особенности, содержащиеся в этих гаметах. Несколько велика вероятность такого случая, не станем пока обсуждать, но его

возможность не исключена и это дает повод рассматривать редуccionное деление, как отрицательную сторону полового процесса, ведущую к растрате исторически накопленных свойств.

Таким образом, половой процесс в целом выступает как противоречивое явление, включающее два прямо противоположных момента: оплодотворение и редуccionное деление. Перекрестное оплодотворение, суммируя наследственные свойства, увеличивает приспособительные возможности потомства и расширяет базу естественного отбора; редуccionное деление, наоборот, распыляя наследственные свойства, снижает приспособительные возможности потомства и тем самым сужает базу естественного отбора. Какой из этих процессов будет преобладать: накопление или растрата—этим, вероятно, и определяются эволюционные перспективы той или иной формы осуществления полового процесса.

При ксеногамии и автогамии созревание половых элементов происходит в общих чертах одинаково и обязательно сопровождается редуccionным делением, в результате чего каждая гамета получает всегда неполную гамму наследственных свойств особи.

Следует обратить внимание на некоторые особенности образования мужских и женских половых элементов, делающие возможным растрату наследственных свойств. Характерной особенностью образования женских половых элементов является то, что из четырех гаплоидных клеток, возникающих после гетеротипического и гомотипического делений диплоидной клетки археспория, **только одна превращается** в зародышевой мешок и дает начало яйцеклетке. **Другие же гаплоидные клетки дегенерируют** и никакого участия в последующих процессах, разыгрывающихся в зародышевом мешке, не принимают. Таким образом, при образовании зародышевого мешка и яйцеклетки **всегда** происходит утрата некоторой части наследственных задатков материнской особи. При образовании мужских половых элементов подобной утраты наследственных задатков не происходит, т. к. каждая из гаплоидных клеток, получающаяся при редуccionном и следующем за ним гомотипическом делении клеток археспория, в дальнейшем дает начало жизнеспособной пыльце. Но возможность растраты наследственных задатков в этом случае не исключена и таится в том, что большая часть пыльцы погибает, а вместе с ней утрачиваются и содержащиеся в ней наследственные задатки. Конечно, то же происходит и в тех случаях, когда яйцеклетка остается неоплодотворенной.

Отрицательные стороны редукционного деления—неполная передача потомству наследственных задатков родительских особей, неизбежная дегенерация части наследственных признаков при созревании женских половых элементов, возможность утраты наследственных признаков при гибели пыльцы и яйцеклеток—все это в равной мере может происходить при ксено- и автогамии. Различие между этими двумя формами полового процесса в том, что при оплодотворении у них в различной степени устраняются вредные последствия редукционного деления.

При автогамии акт оплодотворения не компенсирует той растраты наследственных задатков, которая происходит в результате редукционного деления. В лучшем случае самооплодотворение делает возможным передачу потомству лишь того, что было у родительской особи. Но вероятность подобного случая мала, так как для этого нужно такое счастливое сочетание обстоятельств, чтобы каждая из сливающихся гамет несла в себе дополняющие друг друга части наследственной гаммы. Поэтому при самооплодотворении с каждым актом размножения происходит планомерная растрата исторически накопленных признаков. И это происходит вне зависимости от полезности самих признаков, т. е. не под влиянием естественного отбора, а лишь в силу случая. Признаки вырождения, обозначающиеся в той или иной форме и степени при длительном самооплодотворении, являются показателем обеднения наследственной основы организма, теряющего в результате этого гибкость приспособительных реакций.

При ксеногамии также не исключена вероятность отбраковки полезных признаков, возникших в онтогенезе, без оценки их естественным отбором. Но вероятность такого неблагоприятного случая, при первом редукционном делении равная 50 процентам, в последующем станет прогрессивно уменьшаться, потому что ксеногамия обеспечивает быстрое размножение каждого полезного признака. А всякий полезный признак, воплощенный в большем числе особей, не может быть отброшенным при случайном распределении наследственности по гаметам одновременно у всех особей и имеет надежную гарантию сохраниться в филогенезе.

Ксеногамия не только повышает степень вероятности сохранения полезных признаков в процессе исторического развития, но и значительно ускоряет их накопление и концентрацию за счет суммирования полезных признаков, возникших в различных филогенетических рядах. Таким образом, при ксеногамии положительное действие перекрест-

ного оплодотворения превалирует над отрицательным действием редуccionного деления.

При бесполосеменном размножении, как известно, акт оплодотворения утрачивается, в связи с чем исключается возможность суммирования в филогенезе наследственных особенностей особей различных филогенетических рядов. В этом отношении бесполосеменное размножение до некоторой степени сближается с самоопылением, что и дало, вероятно, повод некоторым авторам (Комаров, 1940, 1944) рассматривать апомиксис как крайнюю форму самоопыления. Но такая точка зрения ошибочна. Имея общее, апомиксис и самоопыление в тоже время принципиально различаются. При бесполосеменном размножении, в отличие от самоопыления, исключается не только положительное действие перекрестного оплодотворения, но и возможность проявления вредных последствий редуccionного деления, которого при нем не происходит. Поэтому бесполосеменное размножение, гарантирующее сохранение при образовании семян всех признаков, поддерживаемых естественным отбором, превосходит в этом отношении не только авто-, но и ксеногамию. Отсюда ясно, что механическое перенесение выводов об эволюционных перспективах самоопыляющихся растений на бесполосеменные формы не имеет достаточных оснований и по существу грубо ошибочно.

Сказанное относительно бесполосеменного размножения приложимо и ко всем другим формам бесполого размножения, поскольку при них отсутствует и оплодотворение и редуccionное деление. Однако, знака равенства между бесполосеменным и вегетативным размножением ставить нельзя. Различие между ними велико и состоит в различных возможностях приобретения в процессе эволюции новых признаков.

XIV

Бесполосеменное размножение как новая форма размножения

Эволюционные перспективы каждой из форм размножения зависят не только от того, как при них обеспечивается сохранение и передача полезных признаков от потомства к потомству, но и от того, какие имеются при той или иной форме размножения возможности приобретения новых признаков.

Обычно считается, что ксеногамия в сравнении со всеми другими формами размножения имеет в этом отношении большие преимущества. „Некоторые писатели полагают,

что скрещивание является главной причиной изменчивости, то-есть появления безусловно новых признаков. Некоторые дошли до того, что считают скрещивание единственной причиной; но этот вывод опровергается фактами, ... Предположение, что признаки, которых нет ни у родителей, ни у их предков, часто появляются от скрещивания, сомнительно...“ (Ч. Дарвин. Изменение животн. и растений в дом. сост., 1941, стр. 354). Для появления новых признаков, „для изменчивости нет необходимости в скрещивании“ (там же, стр. 461), потому что „почти любой перемены в условиях жизни достаточно, чтобы вызвать изменчивость“ (там же, стр. 456). Поэтому „органические существа, испытывая в нескольких поколениях какую бы то ни было перемену окружающих условий, склонны изменяться“ (там же, стр. 452)

Следовательно, ни акт перекрестного оплодотворения, ни какая-либо иная форма размножения сама по себе не вызывают появления новых признаков, первопричиной возникновения новых признаков в филогенезе является изменение условий жизни организмов. Эти изменения, влияя на наследственную основу органических существ, обогащают ее и тем расширяют амплитуду их приспособительных реакций.

Но если способ размножения сам по себе не вызывает изменчивости в смысле появления новых признаков, то все же нельзя отрицать того, что различные формы размножения оказывают то или иное косвенное влияние на процесс возникновения новых признаков. Различаясь порядком величин коэффициента размножения, строением и способом распространения диаспор, характером развития проростков из диаспор и т. п., различные формы размножения несомненно: а) в различной степени оказывают влияние на характер и частоту изменения условий жизни растений; в) различно обеспечивают отзывчивость растений на изменение условий жизни и тем самым определяют различную реакцию растений на эти изменения; с) дают различный по количеству и качеству материал для естественного отбора.

На процесс изменчивости оказывает влияние не только форма размножения, но также частота осуществления актов размножения в филогенезе, что в свою очередь, определяется продолжительностью времени от начала развития диаспоры до репродуктивной зрелости особи, т. е. в известном смысле продолжительностью онтогенеза.

Частота актов размножения в филогенезе имеет особо важное значение для эволюции растений, как организмов,

неспособных в процессе индивидуальной жизни к далеким и активным перемещениям, потому что с этим связана частота изменения условий жизни в ряду поколений.

Основываясь на этом, можно утверждать, что чем чаще повторяются акты размножения в процессе филогенеза, тем чаще изменяются условия жизни, тем выше должен быть темп приобретения новых признаков, тем больше простора для действия естественного отбора, тем большая гарантия предотвращения вредного специализирующего действия естественного отбора, которое обычно проявляется при длительном пребывании организмов в условиях однообразной среды.

Частота актов размножения в филогенезе зависит от продолжительности онтогенеза, поэтому малолетние виды и вообще виды с более коротким онтогенезом должны эволюционировать быстрее, обладать большей пластичностью и в эволюционном смысле быть более совершенными и молодыми, чем виды с продолжительным онтогенезом. В пользу этого говорят прогрессивный характер и геологическая молодость современных травянистых форм покрытосеменных, которые имеют, несомненно, более короткий онтогенез, чем древесные формы. Среди современных папоротникообразных явно вымирающие порядки и классы (плауновые, хвощевые, шилицевые, уховниковые и др.) представлены почти исключительно травянистыми формами, в то время как вымершие представители этих классов и порядков были крупными древесными формами. Не указывают ли эти факты на то, что короткий онтогенез лучше обеспечивает возможность приспособления к изменившимся условиям жизни? И если это так, то вероятно, что указанная закономерность филогенетического развития может быть сформулирована в общем виде как **закон прогрессивности короткого онтогенеза в эволюции растений**. На основе этого закона можно понять ряд других современных фактов, которые в свою очередь являются доказательством его реального существования.

Как уже указывалось, Дарвин (Действ. перекрестного опыления и самоопыления, 1939) обратил внимание на то обстоятельство, что древесные формы в подавляющем большинстве случаев раздельнополы и опыляются перекрестно. Случаев облигатной автогамии, а тем более клейстогамии, у древесных форм как будто до сего времени неизвестно. Рожевиц (1937) сообщает, что у злаков „самооплодотворение почти всегда приводит к полному или частичному бесплодию и что только у однолетних оно проходит более или менее нормально“. Приведенные факты говорят о том, что вредные последствия самооплодотворения нейтрализу-

ются при коротком онтогенезе. И это находится, несомненно, в связи с тем, что короткий онтогенез обеспечивает более быстрый темп приобретения новых признаков и следовательно, постоянного пополнения наследственной основы за счет более частого изменения условий жизни в процессе филогенеза. Аналогичные мысли были высказаны Генслоу (Henslow) еще в 1873 г. и сочувственно разделялись Дарвином. Основываясь на ряде фактов, Генслоу писал, что „...если самоопыляющиеся растения могут переселяться и таким образом получать новые свойства от новой, свежей окружающей среды, то в этом случае они могут приобрести удивительную силу и даже вытеснить туземную растительность страны, в которую они вторглись“¹⁾.

Приводя эту цитату, Дарвин заметил, что „согласно этому взгляду, мужские и женские половые элементы должны в подобных случаях дифференцироваться под воздействием новых условий; и это не кажется невероятным, судя по замечательному действию измененных условий на репродуктивную систему *Abutilon* и *Escholtzia*“ (Действие перекр. опыл. и самоопыл., стр. 301).

Таким образом, вредные последствия самоопыления, обусловленные постоянно происходящим при редуccionном делении обеднением наследственной основы, могут быть при известных условиях нейтрализованы обратным процессом ее обогащения. И так как последнее зависит от частоты изменения условий жизни, то понятно, что малолетние виды и виды, находящиеся в процессе интенсивного расселения, лучше могут противостоять вредному действию самооплодотворения. И если известная частота изменения условий жизни в филогенезе может компенсировать растрату наследственных задатков при самоопылении, то вероятно, что у бесполосеменных форм, где такая растрата не происходит, частое изменение условий жизни может оказаться решающим фактором в их жизненной борьбе, а это позволит бесполосеменным формам успешно конкурировать с ксеногамными формами. В действительности так в природе и происходит: бесполосеменное размножение наблюдается почти исключительно у травянистых форм, благодаря чему бесполосеменные формы могут достигать не меньшей степени совершенства, чем ксеногамные формы.

¹⁾ Подобные же взгляды в последнее время высказывает Лысенко (1943), считающий, что „обновление, усиление жизненности растительных форм может идти и вегетативным, неполовым путем. Оно достигается путем ассимиляции живым телом новых, необычных для него условий внешней среды“.

В этом же направлении оказывает свое действие высокий коэффициент размножения самоопыляющихся и бесполосеменных форм. При высоком коэффициенте размножения, да еще в сочетании с высокой частотой актов размножения в филогенезе, имеется больше шансов на появление полезных изменений, чем создаются более благоприятные условия для действия естественного отбора. Огромное значение высокой численности и частоты актов размножения организмов для действия отбора многократно отмечалось Дарвином.

Обсуждая условия, благоприятствующие отбору, производимому человеком, Дарвин указывает, что „В высшей степени важно также разводить много особей той породы, которую желательно улучшить: тогда будет больше шансов на появление вариаций в нужном направлении, и можно смело устранять или уничтожать те особи, которые варьируют в неблагоприятном смысле (Изм. жив. и раст. 1941, стр. 442).

Поэтому „способность размножаться в раннем возрасте и через короткие промежутки, какую мы видим у голубей, кроликов и пр., облегчает отбор: в таких случаях результаты вскоре становятся явными, и настойчивость в работе получает поощрение. Едва ли можно объяснить случайностью, что огромное большинство огородных и полевых растений, образовавших много рас, относится к растениям однолетним или двулетним, которые поэтому способны быстро размножаться и, следовательно, улучшаться“. (Там же, стр. 443, подчеркнуто мною. С. X).

Высокий коэффициент размножения, увеличивающий материал для естественного отбора, есть вообще отличительная черта семенного размножения в сравнении с различными формами вегетативного размножения. В этом, конечно, нельзя не видеть качественного преимущества семенного размножения перед вегетативным размножением. Но этим не ограничивается качественное превосходство семенного размножения. Случайный характер перемещения семян при их способности длительное время находиться в состоянии анабиоза, обеспечивает их распространение в самые разнообразные условия среды, а это обуславливает увеличение разнообразия возникающих изменений и тем самым материала для естественного отбора. Наиболее совершенным, с этой точки зрения, способом распространения семян будет являться анемохория, т. к. ветер в сравнении с другими агентами распространения — водой, животными — разносит семена в самые различные местообитания, какие могут быть в окрестности. Интерес-

но отметить здесь очень важный факт: большинство известных к настоящему времени апомиктических форм покрытосеменных, как это указывает Ulbrich (1928), относится к числу анемохоров. Анемохория, вероятно, в известной степени способствует прогрессу многих бесполосеменных форм.

В сравнении с этим придется признать, что невысокий коэффициент размножения, а также неприспособленность вегетативных зачатков к длительным и далеким перемещениям, являются отрицательными сторонами вегетативного размножения. Особенно резко отрицательное влияние этих двух особенностей вегетативного размножения на эволюцию будет сказываться при вегетативно-избирательном размножении. При этой форме размножения, как мы уже разбирали ранее, коэффициент размножения крайне мал, а диаспоры, активно распространяемые самим материнским растением, всегда помещаются в условия, заведомо благоприятные для их развития и в общем мало отличающиеся от условий жизни материнской особи. В силу последнего обстоятельства вероятность появления новых признаков становится меньше, или будут возникать и развиваться только такие признаки, которые обусловят еще большую приспособленность особи к условиям данной среды. Вегетативно-избирательное размножение, закрывая для потомства возможность выхода в условия новой среды, ведет эволюцию по пути специализации и все более снижает темп эволюции. Вероятно, этим в первую очередь следует объяснить то, что такая форма размножения более древняя, чем многие другие формы бесполого размножения, все же не дает решающего преимущества обладающим ею растениям. И если такие растения все же существуют, то они или влачат жалкое существование или имеют еще и другие формы размножения, обеспечивающие им возможность прогрессивной эволюции.

Все сказанное относительно вегетативно-избирательной формы размножения, хотя и в меньшей степени, относится также и к вегетативному размножению свободно перемещающимися зачатками.

Следует указать еще на другое важное обстоятельство, отличающее семенное размножение от вегетативного и обуславливающее различную отзывчивость растений на изменения внешней среды при этих формах размножения. При семенном размножении в развитии каждой особи может быть намечено три периода: 1. эмбрионального, 2. ювенильного и 3. репродуктивного развития.

В отличие от этого при вегетативном размножении развитие особи значительно упрощено, во всех случаях

период эмбриогенеза отсутствует, а ювенильный период или также отсутствует или неполно и неявно выражен. Вегетативное размножение в прямом и буквальном смысле представляет собой „рост за пределы индивидуальных размеров“ (Камерер, 1927), так как при нем не имеется онтогенеза в том значении этого понятия, какое обычно с ним связывается. Вегетативное размножение возрождает на многоклеточной основе простейший и, вероятно, филогенетически первичный способ размножения одноклеточных простым делением. Благодаря этому, достигается ускорение в развитии особи, но зато утрачивается онтогенез или, говоря иначе, онтогенез при вегетативном размножении становится до того бесконечно продолжительным, что совпадает с филогенезом и растворяется в нем.

С утратой онтогенеза при вегетативном размножении связаны важные последствия, которые станут ясны, если мы сравним возможности изменчивости при семенном и вегетативном размножении. Еще Дарвину было известно, что „существа, образовавшиеся половым путем, гораздо более склонны изменяться, чем существа, происшедшие бесполом путем“ (Изменение жив. и раст., стр. 523). Это различие Дарвин связывал с тем, что в первом случае организмы „в течение своего развития переходят от очень низкой стадии к своей наивысшей ступени“, а во втором „начинают свое развитие с той стадии, на которой в данный момент находится организм“ и, следовательно, „не проходят через некоторые низшие стадии развития“ (там же, стр. 523). На большую изменчивость растений, выращиваемых из семян, чем из вегетативных зачатков, обращали внимание многие авторы, в том числе Мичурин (1939). Наличие онтогенеза у растений делает их более пластичными и отзывчивыми на воздействия внешней среды. „Развитие онтогенеза есть средство, которым была достигнута эволюция новых, более высоких форм жизни“ — так характеризовал акад. Северцов (1939) роль онтогенеза в истории развития органического мира. Утрата онтогенеза при вегетативном размножении есть огромный шаг назад обуславливающий замедление темпа эволюции и снижение жизнеспособности организмов.

В связи с этой особенностью вегетативного размножения можно подойти к более точному определению его понятия.

До сего времени термин „вегетативное размножение“ не имеет точно определенного значения и его смысл передают обычно описательно и примерами. Часто все случаи бесполого размножения, т. е. собственно вегетативное

размножение и апомиксис считают вегетативным размножением. По нашему мнению, под **вегетативным размножением** следует понимать лишь те формы бесполого размножения, при которых полный онтогенез не имеет места.

При таком понимании вегетативного размножения оно противопоставляется не половому размножению, а всем тем формам размножения, при которых осуществляется онтогенез. У покрытосеменных такими формами будут семенные формы размножения. Поэтому апомиксис у покрытосеменных, при котором сохраняется семенное размножение, нельзя считать, как это делают до сих пор, вегетативным размножением или переходом к последнему.

Из нашего краткого обзора особенностей различных форм размножения, если подсчитать все плюсы и минусы, можно видеть, что бесполое размножение обладает рядом существенных преимуществ как перед половым, так и перед вегетативным размножением и занимает особое место среди всех форм размножения.

Являясь в историческом аспекте новым явлением, апомиксис у покрытосеменных есть в то же время принципиально новая форма размножения, диалектически синтезирующая в себе исторически ей предшествовавшие и антогонистичные друг другу формы размножения: вегетативное и половое. Бесполое размножение, сохраняя высшее достижение исторического развития половых форм размножения—семенное размножение, освобождает его от оков полового процесса.

XV

Бесполое размножение растений как представители нового типа высших растений

Закономерный характер утраты растениями полового процесса и совершающийся в наше геологическое время переход на новую прогрессивную форму бесполое размножения, несомненно, накладывает печать своеобразия на весь процесс эволюции покрытосеменных. Разбор особенностей эволюции, вызванных указанной причиной, представляет огромный интерес и, пожалуй, не столько для выяснения принципов эволюции самих бесполое размножения форм, сколько для понимания и решения многих важных, но до сего времени неясных и часто чрезвычайно запутанных общих проблем эволюции. Уже установление одного факта закономерной и прогрессивной смены полового размножения бесполом размножением, позволяет приблизить-

ся к выяснению исторической роли полового процесса в эволюции, позволяет развеять дымку таинственности, которой окутан этот процесс в современной биологии. В связи с этим в новом освещении встает проблема гибридизации, которая, как указывал еще Дарвин, „является одним из самых больших препятствий ко всеобщему признанию и продвижению вперед великого принципа эволюции“ (Действ. перекр. опыления и самоопыл., 1939, стр. 29). Дарвиновская оценка проблемы гибридизации сохраняет свое значение и в наше время; достаточно указать на то, в какие антиэволюционные дебри схоластики и метафизики приводит последовательное проведение принципов бетсониянско-менделистической генетики, сводящей всю эволюцию к рекомбинации генов при скрещивании и гибридизации. Если половой процесс, делающий возможным гибридизацию, не вечный атрибут жизни и не обязательное условие прогрессивной эволюции, то гибридизация уже не может привлекаться в качестве универсального фактора эволюции. Таким образом, из-под ног сторонников гибридогенных гипотез эволюции окончательно выбивается последняя точка опоры: виталистическое учение об амфимиксии, как единственном условии прогрессивной эволюции.

Установление факта прогрессивного характера утраты полового процесса в высших звеньях эволюционной цепи растительного мира позволяет расширить представление о дивергенции между растениями и животными, как о процессе, продолжающемся и в наше время. Если до этого времени половой процесс был хотя и узеньким, но прочным мостиком, соединявшим мир животных с миром растений, то сейчас мы являемся свидетелями, как этот мостик рушится. Высшие растения, утрачивая половой процесс, порывают еще одну существенную связь с миром животных. Явление дивергенции между двумя основными ветвями органического мира в результате этого предстает не как статическое состояние, возникшее в далеком прошлом, а как динамический современный процесс нарастания различий между растениями и животными.

В свете развиваемых мною взглядов на эволюционное значение бесполосеменных форм растений можно с новой точки зрения взглянуть на процесс возникновения типов растений.

Несомненно, что в современную геологическую эпоху возникают не только виды, но и более высокие таксономические единицы: роды, семейства, классы и типы. Не вероятным и антиисторическим было бы признание типа покрытосеменных последним этапом развития, на котором

эволюция растительного мира остановилась. Вне всякого сомнения, что вслед за типом покрытосеменных возникнет новый, более совершенный, тип высших растений. Спрашивается, можно ли сейчас представить в общих чертах тип высших растений, который придет на смену покрытосеменным? Понятно, что этот тип будущего возникнет из ныне существующих типов и будет являться историческим продолжением и реальным воплощением прогрессивных тенденций в эволюции предшествующих типов. Поэтому, зная основные ведущие тенденции прогрессивного развития в историческом прошлом и продолжая их за современность в историческое будущее, можно предвидеть общие контуры грядущего нового. Эти тенденции выражаются в том, что каждый вышестоящий тип характеризуется увеличением роли спорофита и редукцией гаметофита в цикле развития. Поскольку нет никаких оснований предполагать, что в эволюции растений произойдет коренной поворот и тенденция к усилению роли спорофита в цикле развития исчезнет, должно прийти к заключению, что тип растений будущего будет характеризоваться еще большим выявлением этой тенденции, что неизбежно приведет к окончательному выпадению гаметофита из цикла развития. Таким образом, **первой** основной характерной чертой будущего типа высших растений должно явиться **отсутствие чередования поколений**. Связанная с этим другая историческая тенденция к редукции и утрата полового процесса, выявляющаяся в различных формах во всех группах растений, также, вероятно, должна получить свое завершение. Поэтому **второй** характерной чертой будущего типа высших растений будет **отсутствие полового процесса**. Более новой тенденцией в истории растительного мира является развитие семенного размножения. Это стремление совершенствования „органа зародышевой жизни“ (Комаров, 1940) возникло у вымерших семенных папоротникообразных и проходит через эволюцию всех вышестоящих типов и классов высших растений. **Семенная форма размножения** должна явиться **третьей** характерной чертой будущего типа высших растений. У покрытосеменных выявляется переход на травянистые жизненные формы—отсюда **травянистость** должна быть **четвертой** характерной чертой будущего типа высших растений. В эволюции способов распространения семян у голо- и покрытосеменных (в пределах последних особенно) заметна тенденция к переходу на анемохорию в более высокоорганизованных группах. Наивысшего развития эта тенденция достигает у орхидных и сложноцветных, хотя форма,

в какой она реализуется в данных семействах, принципиально различная. Следует думать, что анемохория должна будет явиться пятой характерной чертой будущего типа высших растений.

Этими пятью признаками, в первую очередь, вероятно, должен характеризоваться будущий тип высших растений. Если сопоставить их с тем, что изложено в предыдущих главах о бесполосеменных формах растений, то можно прийти к выводу, что эти формы в большей или меньшей степени воплощают в себе все основные признаки будущего типа высших растений.

Имея в виду, что бесполосеменные формы эволюционно молодые и прогрессивные, следует сделать вывод, что они не боковая ветвь эволюционного прогресса, а находятся на генеральной линии развития растительного мира и являются представителями того нового высшего типа растений, который идет на смену покрытосеменным. Этот новый тип высших растений, находящийся *in statu nascendi*, я называю типом бесполосеменных растений, *Agameospermae mihi*.

В физиологическом отношении этот тип уже значительно обособился от типа покрытосеменных, но процесс морфологического обособления еще не завершен и находится лишь на первых стадиях развития. Морфологическое обособление бесполосеменных должно идти, в первую очередь, по линии редукции тех частей цветка, которые становятся излишними образованиями при бесполосеменной форме размножения, когда цветок не функционирует как орган перекрестного оплодотворения. И факты говорят, что редукция лишних частей цветка у бесполосеменных форм наблюдается довольно часто и проявляется у них в различной степени и направлении. У одних форм утрачивается яркая окраска венчика и он становится зеленым, как, например, у *Alchemilla*; то же явление наблюдается иногда и в роде *Taraxacum*¹⁾, известны случаи редукции язычковых

1) Позеленение цветов у *Taraxacum* связано, вероятно, не только с апомиксисом, но вызывается и другими, пока неизвестными, причинами. Котт (1941), обративший в последнее время внимание на это явление, склонен позеленение цветов у одуванчика объяснить вирусным заболеванием, хотя он допускает также возможность влияния неблагоприятных экологических условий. Шкорбагов (1912), работа которого, вероятно, осталась неизвестной Котту, наблюдал позеленение цветов одуванчика при культивировании на грядках. Гистологические исследования семянков позеленевших цветов показали, что зародыш в них не развивается и на его месте образуется искривленный вырост вегетативной ткани. Это дало повод Шкорбатову считать явление позеленения цветов у одуванчика признаком вырождения. Во всяком случае позеленение цветов у одуванчика, как и у других растений, заслуживает пристального изучения.

цветов в соцветии (*Erigeron annuus*), уменьшение размеров венчика и соцветия (*Hieracium*, *Taraxacum*). У многих бесполосеменных форм обычно происходит дегенерация пыльцы и часто она совершенно не развивается (так называемые „беспыльцовые“ формы). У некоторых видов отмечена редукция пыльников, а у ряда полностью тычинок (*Taraxacum*). Цветы в последнем случае делаются однополыми—женскими. У отдельных бесполосеменных видов, как *Balanophora globosa*, в некоторых частях их ареала (Ява), растения с мужскими цветами вовсе отсутствуют, а у *Antennaria alpina* долгое время были неизвестны, т. к. крайне редки в природе. Количество известных фактов, указывающих на происходящую редукцию частей цветка, ставших биологически бесполезными, несомненно, быстро станет возрастать, когда исследователи поймут их истинное значение и станут обращать на них внимание. Но и тех фактов, которые уже имеются, достаточно, чтобы прийти к заключению что цветок у бесполосеменных форм—рудиментарный орган, находящийся в процессе редукции. Интересно отметить, что у ряда бесполосеменных форм (*Taraxacum* и другие) зародыш и эндосперм начинают развиваться еще в бутонах, и к тому времени, когда цветок раскрывается, они оказываются многоклеточными образованиями. Это один из интереснейших примеров нецелесообразностей в органической природе. Можно сказать, что цветок у большинства бесполосеменных форм—это родимое пятно, указывающее на их происхождение от цветковых растений; кроме этой биологически совершенно ненужной функции, цветок в целом у бесполосеменных форм никаких других функций не выполняет.

Но не все части цветка подвергаются редукции; этот процесс менее всего затрагивает гинецей, а в семяпочках возникают даже полезные новообразования. Так, у некоторых бесполосеменных (*Spiranthes*, *Alchemilla*, *Elatostema*) микропиле полностью зарастает тканью, и благодаря этому развивающийся в ядре семяпочки зародыш, вероятно, приобретает более надежную защиту от внешних влияний. У некоторых форм зарастание микропиле сопровождается утолщением и одеревеснением стенок клеток покровов семяпочки (*Alchemilla*, *Elatostema*), а у отдельных видов (*Thismia*) происходит одеревеснение клеток, окружающих зародышевый мешок. В этих обоих случаях нельзя не видеть целесообразного приспособления к защите развивающегося зародыша.

Таким образом, процесс обособления типа бесполосеменных от покрытосеменных, т. е. нарастание различий между

ними, складывается из двух противоположных процессов. Во-первых, различия возникают за счет редукции рудиментов и, во-вторых, за счет развития ориментов (вновь зарождающихся признаков). Поэтому скорость, с какой идет обособление типа бесполосеменных, как совокупный результат двух противоположных, но единых по конечному значению процессов, довольно велика, и дивергенция между бесполо-и покритосеменными должна, вероятно, развиваться в геологических масштабах времени довольно быстро.

Так же быстро произойдет и более важное по историческим последствиям увеличение численности особей бесполосеменных форм. Разбирая признаки биологического прогресса бесполосеменных растений, выше был установлен ряд фактов, указывающих на увеличение численности и ареалов распространения этих растений в самое последнее геологическое время. Несомненно, обладая более совершенной формой размножения, бесполосеменные растения и в дальнейшем будут наиболее агрессивными формами, вытесняющими своих предшественников — покритосеменных, размножающихся половым путем. И чем дальше, тем это вытеснение старого типа новым будет происходить быстрее, т. к. с появлением в природе бесполосеменных форм напряженная фитоценотическая обстановка еще более усложнится. Естественный отбор вновь и резко повысит необходимый минимум коэффициента размножения, а в условиях усложнившейся обстановки осуществление размножения при ксеногамии станет еще более трудным. Это поведет, с одной стороны, к массовому вымиранию форм с половым способом размножения, а с другой — к быстрому возрастанию численности и широкому расселению форм растений, размножающихся бесполосеменным путем.

В действительности так в природе и происходит. Ранее было установлено, что бесполосеменные формы начали свое прогрессивное развитие и расселение с конца третичного — начала четвертичного периода. Не случайно, вероятно, что к этому же времени относят начало глубоких изменений в растительности земли. По свидетельству Вульфа (1944), „все изменения третичной растительности сводятся, главным образом, к географическим перемещениям, а с наступлением четвертичного периода — и к сильному сокращению ареалов многих видов или вымиранию последних“.

Позднеплиоценово-четвертичным временем датируют и массовое развитие травянистых двудольных (Ярмоленко, 1941). Все эти факты указывают, что с четвертичного периода началась революционная перестройка растительного мира земли. И эта революционная перестройка началась и

будет развиваться не под влиянием каких-либо геологических или климатических причин, а в силу развертывания внутренних пружин развития растительного мира, в силу коренных изменений фитоценологических условий жизни.

Картина зарождения типа бесполосеменных в сопоставлении с палеоботаническими данными о происхождении типа покрытосеменных позволяет по-новому подойти к решению дискуссионной проблемы о происхождении высших таксономических единиц. Если до сего времени в дискуссии о способах и путях возникновения типов растений единственным источником фактического материала были случайные и скудные палеоботанические находки, то теперь в эту дискуссию может быть внесен новый фактический материал — непосредственные наблюдения над типом в момент его зарождения. Этот новый фактический материал подтверждает возможность внезапного появления новых типов растений и быструю смену одних господствующих форм растений другими. Но все это невозможно без длительной эволюционной подготовки. Новый тип растений зарождается в недрах предшествующего типа и относительно длительное время сохраняет его морфологические черты, будучи в физиологическом отношении уже резко отличным от него.

XVI

Видообразование и эволюция

Тип бесполосеменных, одним из признаков которого является отсутствие полового процесса, в связи с этим приобретает еще другую интересную особенность, отмечавшуюся многими авторами у апомиктических форм, именно — наличие у большинства представителей бесполосеменных чрезвычайного полиморфизма. Выше уже указывалось, что явление полиморфизма обычно связано с бесполосеменным размножением. Вопрос о причинной связи между этими явлениями в литературе по апомиксису почему-то считается дискуссионным, хотя, мне кажется, что с дарвинистических позиций он решается весьма просто. Для решения этого вопроса следует сопоставить особенности эволюции амфимиктических и бесполосеменных форм, т. е. выяснить причины отсутствия или слабого развития полиморфизма у форм с половым процессом и, исходя из этого, решить, что приводит бесполосеменные формы на путь полиморфизма.

Причины отсутствия полиморфизма или его слабого развития у амфимиктических видов, вероятно, связаны с процессом возникновения этих видов. Когда говорят о том,

как возникают новые виды, то обычно ссылаются на принцип дивергенции, но, мне кажется, что такая трактовка процесса возникновения видов страдает односторонностью. Дивергенция объясняет, как происходит обособление одних видов от других, но для познания развития видов не менее важно знать, чем достигается относительное единообразие особей, относящихся к одному и тому же виду, т. е. в чем причина внутреннего единства видов. Дарвин, первый установивший принцип дивергенции, первый же указал и на причины относительного единообразия особей у одного вида. „Скрещивание играет важную роль в природе,—писал Дарвин—так как поддерживает единообразие и постоянство признаков в особях того же вида или той же разновидности“ (Происхождение видов, стр. 191). Следовательно, существование видов связано с двумя явлениями: с наличием процесса дивергенции и с явлением скрещивания, которое, нивелируя индивидуальные отклонения, поддерживает единообразие особей в пределах вида. Иными словами, значение скрещивания состоит в том, что оно тормозит развитие дивергенции между особями в пределах вида. Таким образом, различие между видами есть результат развития дивергенции, сходство же особей в пределах каждого вида есть результат торможения дивергенции скрещиванием.

Но если сила, поддерживающая единообразие особей внутри вида—скрещивание, исчезнет, что имеет место у бесполосеменных, как станет развиваться эволюция у таких форм? Новообразования, возникающие у отдельных особей, при отсутствии скрещивания не смогут более нивелироваться, что обусловит дивергентный характер эволюции отдельных расходящихся рядов поколений. Характер родственных отношений особей в таком случае будет иной, чем внутри аммиктического вида, каждая особь в пределах близкого круга форм будет противостоять другой особи, подобно тому, как различные виды внутри рода. Несдерживаемая более скрещиванием дивергенция между рядами поколений станет все более и более развиваться, неизбежным следствием чего явится полиморфизм. И чем дальше, тем полиморфизм будет увеличиваться. В конце концов в множестве форм потеряется единство вида и вид, как нечто целостное и единое, исчезнет, потонув и растворившись в массе подвидов, разновидностей, форм. Это и наблюдается сейчас среди Hieracium, Alchemilla и ряда других апомиктических растений. Понятие вида трудно приложимо к бесполосеменным формам растений, и современная систематика уже ощущает это. Стремясь все разно-

образии форм растений вместить в категорию вида, систематик, имеющий дело с бесполосеменными формами, впадает в такие противоречия, из которых единственным выходом может быть только отказ от самой категории вида. Симптоматично, что в ботанической литературе начинают получать права гражданства термины-„клональные“, „апогамные“ виды, чем стремятся подчеркнуть, что речь идет не об обычных видах, а о своеобразных категориях растительных организмов, которые, по свидетельству В. Л. Комарова (1940), „приходится признать особым типом видов“. В узкие рамки понятия вида удовлетворительно укладываются лишь формы растений с половым размножением, представители же нового типа высших растений, типа бесполосеменных этим понятием не охватываются.

Какие же выводы следуют из этого? Если со времени работ Дарвина всякий вид стал рассматриваться, как продукт исторического развития, то теперь, я думаю, этот исторический подход должен быть распространен на самое явление вида в целом. Виды, как особое явление природы, как реальная форма осуществления жизни, не вечная, а как и все в природе, исторически-преходящая категория, обязанная своим существованием торможению дивергенции при скрещивании. Исторический взгляд на явление вида открывает благоприятную перспективу для решения имеющей долгую историю и являющейся краеугольной в биологии проблемы вида. О виде существует обширная литература и множество различных точек зрения. Но характерно, что все авторы, высказывавшиеся по этой проблеме, несмотря на различие философских предпосылок, методов, задач и подходов к выяснению сущности понятия вида, молчаливо принимали категорию вида за внеисторическую вечную форму осуществления жизни. И в этом внеисторическом подходе к проблеме лежит причина неуспешности всех многочисленных попыток дать определение вида.

Утверждением видов исторически-преходящей категорией явлений это понятие лишается его вечной внеисторической абстрактной сущности и больше подчеркивается его конкретный и реальный характер действительности.

Виды, как формы осуществления жизни, исторически необходимые на одном этапе эволюции растений, могут исчезнуть на другом этапе, и это имеет место у современных бесполосеменных растений. Эволюция этих растений развивается в иных, **вневидовых формах осуществления жизни**. Как определить эти формы осуществления жизни, какие могут быть выделены таксономические единицы у

бесполосеменных и каковы вообще принципы их систематики—это вопросы, подлежащие изучению в дальнейшем. Сейчас же следует наметить решение более общего вопроса, имеющего принципиальное значение.

Если понятие вида неприменимо к типу бесполосеменных, то, следовательно, и законы видообразования являются недостаточными для понимания и объяснения эволюции в этом типе растений. Отсюда возникает необходимость точнее сформулировать различие между понятиями видообразования и эволюции. Обычно эти понятия строго не разграничиваются, хотя уже в обычном их употреблении можно обнаружить различие между ними. Говоря об эволюции, выражают наиболее общую идею, идею постоянного изменения и совершенствования организмов; с понятием видообразования связывают представление о той форме, в какой проходит эволюция. Видообразование и эволюция есть, таким образом, форма и содержание одного и того же процесса—процесса развития органического мира. Более точно видообразование можно определить как форму эволюции, обусловленную половым процессом. Но половой процесс, виды и видообразование, как форма эволюции, не вечные атрибуты жизни. В эволюции типа бесполосеменных эти категории явлений утрачивают свое значение. Поэтому тип бесполосеменных является не просто новым типом высших растений, но принципиально новым, так как с него начинается новая эра в истории развития мира растений, эра вневидовой формы эволюции. В связи с этим и наше представление об эволюционном процессе должно быть расширено: эволюционный процесс есть не только эволюция органических форм, но также и эволюция самих форм эволюции.

Таковы некоторые главнейшие выводы, следующие из анализа особенностей эволюции бесполосеменных форм растений. Таково эволюционное значение бесполосеменного размножения и перспективы развития мира растений. Как видим, исследование особенностей бесполосеменных форм растений позволило не только уловить неясные тени далекого прошлого мира растений, но и увидеть яркие блики занимающейся зари грядущего будущего. И эта заря возвещает приближение грандиозных событий в органическом мире в ближайшее геологическое время.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Богдановская-Гиеневф, И. Д. Семенное возобновление в луговых ценозах лесной зоны (Из лаборатории геоботаники Петергофского биологического института ЛГУ). Рукопись.
- Гиеневф-Богдановская, И. Д., 1926. К вопросу о семенном возобновлении в луговых сообществах. Дневник съезда ботаников в Москве в 1926 г.
- Вульф, Е. В. 1933. Введение в историческую географию растений, 2-е издание. ГИЗ, М. Л.
- Вульф Е. В. 1944. Историческая география растений. История флоры земного шара. Изд. АН СССР.
- Голенкин, М. И. 1927. Победители в борьбе за существование. М. Гордягин, А. Я. 1915. Агростологические заметки. Отд. оттиск. Изв. Николаевск. ун-та, т. IV, в. 3, Саратов.
- Губин А. Ф. и Халифман, И. А. 1940. О прошлой, настоящей и возможной роли насекомых в опылении растений. Яровизация, 2,(29).
- Дарвин, Ч. 1941. Изменение животных и растений в домашнем состоянии. СХГ М. Л.
- Дарвин, Ч. 1939. Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире, СХГ, М.
- Дарвин, Ч. 1937 Происхождение видов. СХГ, М. Л.
- Кернер Ф. Марилаун, 1902. Жизнь растений, I, изд. „Промышление“, СПб.
- Камерер, П. 1927. Пол, размножение и плодовитость. „Прибой“, М.
- Комаров, В. Л. Учение о виде у растений, 1940, 1-е изд., 1944, 2-е изд., М. Л., изд. АН СССР.
- Комаров, В. Л. 1943. Происхождение растений. 7-е изд. Изд. АН СССР, М. Л.
- Козо-Полянский, Б. М. 1922. Введение в филогенетическую систематику высших растений, ГИЗ, Воронеж.
- Козо-Полянский, Б. М. 1940. Законы филогенеза растений и дарвинизм. Сб. Растение и среда, ред. Б. А. Келлер, изд. АН СССР М. Л.
- Козо-Полянский, Б. М. 1927. Происхождение высших растений, 1, Вологда, М.
- Козо-Полянский, Б. М. 1937. Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. Воронеж.
- Корсмо, Э. 1933. Сорные растения современного земледелия, ГИЗ, М. Л.,
- Котт, С. А. 1941. Позеленение цветов, пролификация и фасциация у одуванчика обыкновенного (*Taraxacum officinale* Wigg) Сов. Бот., 4.
- Кренке Н. П. 1940. Теория циклического старения и омоложения растений, Сельхозгиз, М.
- Кузнецов, Н. И. 1914. Введение в систематику цветковых растений, Юрьев.
- Кирюхин, И. 1940. Влияние раздражения пестиков цветков подсолнечника при опылении. Яровизация, № 3(30).
- Лысенко, Т. Д. 1943. О наследственности и ее изменчивости. Изд. НКЗ СССР. М.
- Медведева, Г. Б. 1937. Перекрестное опыление кендыря (*Arosupitum venetum* L.), Сов. Бот. № 6.
- Мейер, К. И. 1937. Происхождение наземной растительности, III изд. Биомедгиз. М.
- Мейер, К. И. 1937. Размножение растений, Сельхозгиз, М.
- Мичурин, И. В. 1939. Материалы для выработки правил воспитания гибридных сеянцев и др. работы. Избранные труды. Воронеж.
- Монюшко, В. А. 1937. Пóловые формы цветковых растений и закономерности в их географии и происхождении. Тр. по бот. генет. и селекц. сер. 1. № 2,

- Мусийко, А. С. 1940. Добавочное искусственное опыление сельскохозяйственных культур, СХГ, М.
- Мясоедов, С. В. 1935. Явление размножения и пола в органическом мире. Изд. „Сибирская научн. мысль“, Томск.
- Невский, С. А. 1937. *Negacium pilosella* S. l., как объект для изучения клональных видов. Сов. Бот. № 2.
- Поддубная-Арнольди, В. 1930. Эмбриологический метод в систематике покрытосеменных. Известия ассоциации Н.-И. И-ов Московск. Университета, III в., 1-А.
- Поддубная-Арнольди, В. и Дианова, В. 1937. Характер размножения некоторых каучуконосн. и некаучуконосн. видов рода *Taгахасит*. Бот. журн. СССР, т. 22, 3.
- Поддубная-Арнольди, В. 1940. Современное состояние вопроса о бесполом размножении у покрытосеменных растений. Ботанич. журн. СССР, т. 25, 1.
- Рожевиц, Р. Ю. 1937. Злаки. Сельхозгиз, М. Л.
- Районы распространения важнейших сорных растений в СССР. 1935. Сельхозгиз.
- Синская, Е. Н. 1935. Селекция кормовых трав. „Теоретич. основы селекции“, т. II.
- Синская, Е. Н. 1942. Проблема вида в современной ботанической литературе. Успехи совр. биол., т. XV, в. 3.
- Сочава, В. Б. 1945. Пленарные заседания постоянной комиссии по истории флоры и растительности СССР (1—4 ноября 1944 г.), Сов. Бот., т. XIII, 1.
- Сукачев, В. Н. 1940. О полиморфизме и апомиксисе у видов рода *Adeporhora* Fisch. Бот. журн. СССР, т. XXV, 4-5.
- Северцов, А. Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. Изд. АН СССР, М. Л.
- Шкорбатов, Л. А. 1912. Партеногенетическое и апогамное развитие у цветковых растений. Тр. об-ва исп. пр. Харьковск. Ун-та, т. XV.
- Шмальгаузен, И. И. 1939. Пути и закономерности эволюционного процесса, изд. АН СССР, М. Л.
- Ярмоленко, 1941. К вопросу о разрыве между данными палеоботанической летописи и составом современной флоры. Сов. Бот. № 5-6.
- Bower, F. O. 1908. *The origin of a Land Flora*. London.
- Bower, F. O. 1935. *Primitive Land Plants also known as the Archegoniatae*, London.
- Braun, A. 1857. *Über Parthenogenesis bei Pflanzen*. Abh. Acad. Berlin phys. kl. 1856 (Цитир. по Schnarf'y, 1929).
- Ernst, A. 1918. *Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich*. Jena.
- Kerner, A. 1876. *Parthenogenesis einer angiospermen Pflanz*. Sitzb. Acad. Wiss. Wien, 71, abt. 1. (Цитир. по Schnarf'y, 1929).
- Rosenberg, O. 1930. *Apogamie und Parthenogenesis bei Pflanzen*. Handbuch der Vererbungswissenschaft, 11.
- Sharp, Z. 1934. *Introduction to Cytology*. New-York.
- Schnarf, K. 1929. *Embryologie der Angiospermen*. Handbuch der Pflanzen-anatomie, Bd. 10.
- Weisman, A. 1902. *Vorträge über Descendenztheorie*, II.
- Winkler, H. 1908. *Über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich*. Progr. rei Bot. 2.
- Winkler, H. 1920. *Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreich*. Jena.
- Winkler, H. 1933. *Fortpflanzung der Gewächse: Apomyxis*. Handwörterbuch der Naturwissenschaften.
- Zahn, H. in *Das Pflanzenreich von A. Engler*, Hefte 75, 76, 77, 79, 82. 1921—1923.
- Zimmermann, W. 1930. *Die Phylogenie der Pflanzen*, Jena.

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ САРАТОВСКОГО ЗАВОЛЖЬЯ В СВЯЗИ С ПОЧВАМИ И ИХ КУЛЬТУРНЫМ СОСТОЯНИЕМ

Профессор Н. И. УСОВ

Мы касаемся растительности, чтобы дать представление о ее роли, как почвообразователя и источника органического вещества почв. Состав растительности Заволжья изменялся неоднократно. Смена одних фитоценозов другими совершается медленно под влиянием, главным образом, изменения климата, понижения базиса эрозии и уровня грунтовых вод, развития рельефа, изменения механического состава грунтов и развития самих почв. В этом случае формируются фитоценозы, характерные для целинных участков, где растительность находится в прямой связи с почвой.

Наряду с этим, растительность может изменяться весьма быстро преимущественно под влиянием деятельности человека и животных. Признаки зонального размещения ценозов и связь их с почвенными типами, юдтипами и разностями почв здесь выражены значительно слабее, чем в первом случае, хотя такая взаимосвязь бесспорно имеется.

Заволжье стало заселяться оседлым, земледельческим населением только с XVIII века — со времени планового переселения сюда колонистов и безземельных крестьян Украины и центральных губерний России. До этого по всему Южному Заволжью господствовала преимущественно целинная степь, и ее растительность, повидимому, весьма долго служила основным источником органического вещества почв. Начиная с 60-годов прошлого века целинные степи стали постепенно распахиваться и частично превращаться в выгоны постоянного пользования, а целинная растительность стала сменяться растительностью посевов, залежей и выгонов. В настоящее время участки целинной степи являются редкостью, обычно же встречаются вто-

рично-целинные степи, залежи разных возрастов и выгоны. Растительность этих угодий и пожнивные остатки служат источником пополнения органическим веществом почв в настоящее время.

Геоботанические исследования на территории Среднего и Южного Заволжья выполнялись преимущественно при почвенных съемках, как вспомогательный прием при определении подтипов и разности почв и оконтуривании их.

Подобный метод позволяет непосредственно наблюдать связь между почвой и растительностью. Материалы этих почвенно-геоботанических исследований мы и положили в основу характеристики растительности, как источника органической части почв Заволжья.

Растительность черноземной степи в районе общего сырта

1. Растительность целинной и вторично-целинной степей

Растительный покров этих земельных угодий с однородными почвами весьма близок между собой. Часто невозможно отличить целинную степь от вторично-целинной по характеру растительности и в этом случае приходится прибегать к помощи других признаков или даже к опросу местных старожилов. Установлено, что после распашки целины растительность проходит ряд стадий развития и через 20—25 лет вновь приобретает характер целинной степи.

Повидимому, к этому времени полностью восстанавливаются те физические и другие свойства целинной почвы, которые были нарушены обработкой и которые создают водный, воздушный и питательный режим, обуславливающий развитие только определенных фитоценозов, характеризующих целинную степь.

Целинная и вторично-целинная растительность в пределах водоразделов Чагры — М. Иргиз и М. Иргиз — Б. Иргиз, с южным суглинистым и глинистым черноземом, представлена ковыльно-типчачковыми степями. В составе этого типа степи преобладают узколистный злаки, а среди последних ковыль Лессинга (*Stipa Lessingiana* Trin. et Rupr.), типчак (*Festuca sulcata* Hack.) и относительно в меньшем количестве тырса (*Stipa capillata* L.).

Луговой степи на южном черноземе нет. Формация широколистного ковыля и вообще крупнодерновинных злаков отодвинута далее на север от р. Чагры, но зато

здесь нередко уже можно встретить таких предвестников сухой степи, как ромашник (*Purethrum achilaeifolium* M. B.) прутняк (*Kochia prostrata* Schrad.) и др. Ссылаясь на исследования Д. Э. Янишевского, П. П. Бегучев (1) указывает, что на общем фоне мелкого ковылка и типчака наиболее часто встречаются следующие виды:

Agropyrum cristatum auct F.l. Ross.—Пырей гребневидный,
Artemisia maritima L.—Полынь приморская.
Bromus squarrosus L.—Костер растопыренный
Centaurea scabiosa L.—Василек шероховатый
Echinosperrnum patulum Lehm.—Липучка раскидистая
Erysimum versicolor Andr.—Желтушник белоцветный
Kochia prostrata Schrad.—Прутняк
Koeleria gracilis Pers.—Тонконог степной
Linosyris villosa D. C.—Грудница мохнатая
Opisma tinctoria M. B.—Бараний язык
Phlomis tuberosa L.—Зопник клубеносный
Plantago media L.—Подорожник средний
Poa bulbosa L.—Мятлик луковичный и др.

Указанный флористический состав злаковой ковыльно-типчаковой степи является типичным для южных черноземов на платообразных водораздельных пространствах, северных, северо-западных и западных склонах их. На южных и юго-восточных склонах состав злаковой ковыльно-типчаковой степи пополняется отдельными представителями растительности соседней южной почвенно-растительной зоны, свойственной более сухому климату с каштановыми почвами. С другой стороны, на участках с обыкновенным черноземом, который пятнами встречается здесь среди южного чернозема, и в настоящее время встречаются представители степной растительности, как бобовник—*Amygdalus nana* L., таволга—*Spiraea crenifolia* C. A. Mey, ракитник русский—*Cytisus ruthenicus* Fischer, терн—*Rupus spinosa* L. и др.

Такое двустороннее внедрение представителей растительности, с одной стороны, более северной, а с другой стороны, более южной ксерофитной указывает на то, что злаковая узколистная ковыльно-типчаковая степь водоразделов Чагра—М. Иргиз—Б. Иргиз на южных черноземах является переходной от растительных ассоциаций луговых степей к растительности сухих степей Сыртовой области с каштановыми почвами.

Средняя высота травостоя 45 см, а проективное покрытие 75—80%. Корешки злаков глубоко и густо пронизы-

вают почву, образуя прочную дернину. Они ежегодно отлагают в почве большую массу свежего органического вещества, которое равномерно распределяется среди почвенной массы.

2. Растительность степных залежей и выгонов.

В результате распашки и выбитости скотом растительный покров целинной степи резко изменяется и для восстановления его требуется продолжительный период. В настоящее время в районе распространения южного чернозема залежи разных возрастов встречаются значительно чаще, нежели целинные и вторично-целинные степи. Среди этих залежей можно выделить три последовательные стадии развития растительного покрова: бурьянистую, корневищно-злаковую и дерново-злаковую. При этом смена флористического состава залежей во времени происходит сравнительно быстро. Весь цикл развития растительности от бурьянистой стадии до дерново-злаковой проходит всего лишь в 15—20 лет. Это облегчает изучение взаимосвязи почвы и растительности в девственных степях и залежах, особенно среднего и старого возрастов. „Лишь благодаря меньшей изученности этого вопроса — пишет П. П. Бегучев — к настоящему моменту мы обладаем ограниченными точными данными, но тем не менее и благодаря им представляется уже возможным наблюдать зональное изменение видов растительности в связи с соответствующими изменениями в почвах“ (1). Характеризуя флористический состав залежей района распространения южного чернозема, тот же исследователь пишет, что первая бурьянистая стадия отличается отсутствием какого бы то ни было господствующего растения. Встречающиеся здесь виды большей частью равномерно рассеяны по площади, придавая ей пестрый колорит. Из числа этих видов следует назвать: *Salsola ruthenica* Iljin, *Artemisia absinthium* L., *Echinosiphon sedoides* Moq., *Atriplex nitens* Schkur., *Melilotus albus* Desr. et *officinalis* Desr., *Carduus uncinatus* M. B.

Иногда здесь начинает попадаться *Agropyrum repens* (L.) P. B., *Artemisia austriaca* Jacq. и иногда *Agropyrum ramosum* Richt. Для второй стадии показательным уже наличие господствующего растения, каковым, главным образом, является *Agropyrum repens* (L.) P. B. Разбросанные на фоне корневищного доминанта отмечаются и другие, как *Bromus inermis* Leyss., *Artemisia austriaca* Jacq., *Agropyrum ramosum* Richt., *Mulgedium tataricum* D. C., *Prunus nana* Benth., *Medicago falcata* L. и в очень слабой степени *Festuca sulcata* Hack., *Koeleria gracilis* Pers. В дальнейшем наблюдается выпадение элементов разнотравья, и залежь становится чисто

злаковой, в которой преобладают дерновые злаки: *Festuca sulcata* Hack., *Stipa capillata* L., *S. Lessingiana* Trin. et Rupr., *Agropyrum cristatum* auct. Fl. Ross. Кроме них, встречаются в заметно подавленном состоянии *Agropyrum repens* P. B. et ramosum Richt., *Medicago falcata* L. и *Bromus inermis* Leyss.

Средняя высота растительной массы в зависимости от возраста залежей варьирует от 40 до 50 см., а проективное покрытие почвы от 70 до 90%. Как видно, оба показателя довольно значительны. Этим, повидимому, надо объяснить весьма незначительное участие в травостое однолетников и низших растений, которые в таких условиях не могут конкурировать с высшими растениями.

Вот общий колорит, который в летний период украшает наши степи. Он в общем не отличается многообразием видов, но довольно характерен для описываемого района.

При участии описанной растительности развился южный чернозем. Водораздельные плато и пологие склоны северной и западной экспозиций заняты южным черноземом средней мощности, а узкие водоразделы второго порядка, а также склоны восточной и южной экспозиций, — южным маломощным черноземом. Мощность гумусового горизонта их колеблется соответственно от 20 до 30 см, а валовое содержание гумуса от 4 до 6%; с глубиной количество гумуса в первом случае уменьшается более резко, чем во втором. Структура горизонта А на целине и вторично-целинных участках комковато-зернистая, а на пахоте и молодых залежах пылевато-комковатая и менее водопрочная, чем на целине. Аэрация и водно-физические свойства хорошие, но по мере распыления структуры скважность изменяется в сторону нарастания капиллярных пор за счет некапиллярных, в силу чего водно-физические свойства их ухудшаются. Южные черноземы с распыленной структурой (выпаханные) при увлажнении способны образовывать на поверхности корку.

Растительность засушливой степи сыртовой области

1. Растительность целинной и вторично-целинной степей

На юг от черноземной степи в плакорных условиях представители лугово-степной растительности исчезают полностью. Здесь их можно встретить только в разного рода микропонижениях и потяжинах, которые добавочно к атмосферным осадкам питаются талой и дождевой водой

местного стока. Заметно уменьшается в травостое ковылок *Stipa Lessingiana* Trin. et Rupr., а типчак *Festuca sulcata* Hack. усиливается настолько, что начинает играть роль доминанта. Нередко в этом фитоценозе принимает участие и житняк—*Agropyrum cristatum* auct. Fl. Ross., который часто становится даже основным растением, а типчак отодвигается на второе место.

Среди разнотравия характерно присутствие представителей ксерофитных видов, как поповник—*Pyrethrum achilaeifolium* M. B. и белая полынь—*Artemisia maritima* L., а в южной части Сыртовой области, особенно на невысоких и узких водоразделах второго и третьего порядков и по склонам балок и речных долин с каштановыми и светлокаштановыми солонцеватыми почвами часто можно встретить и такого типичного представителя полупустыни, как прутняк—*Kochia prostrata* Schrad. Таким образом, основной фон во флористическом составе целины и вторично-целинной степи на темнокаштановых и каштановых почвах засушливой степи составляют: *Festuca sulcata* Hack., *Pyrethrum achilaeifolium* M. B. и *Stipa capillata* L. Эти три растения, за исключением указанных случаев, когда типчак уступает место доминанта житняку, образуют типчаково-ковыльно-ромашниковую ассоциацию. Вместе с ними, но на правах второстепенных членов, обычно участвуют следующие растения: *Eremopyrum triticeum* (Gaertn.) Nevskii.—Мортук пшеничный, *Koeleria gracilis* Pers.—Тонконог степной, *Agropyrum desertorum* Schult.—Пырей пустынный, *Ceratocephalus orthoceras* D. C.—Рогоглавник пряморогий, *Stipa capillata* L.—Ковыль-волосатик, *Carex uralensis* C. B. Clarke—Осока уральская узколистная, *Allium paniculatum* L.—Лук метельчатый, *Valeriana tuberosa* L.—Маун клубненосный, *Colpodium humile* Griseb.—Кольподиум приземистый, *Kochia prostrata* Schrad.—Прутняк, *Stipa Lessingiana* Trin. et Rupr.—Ковыль Лессинга (тырса), *Artemisia austriaca* Jacq.—Полынь австрийская, *Poa bulbosa* L.—Мятлик луковичный, *Veronica incana* L.—Вероника седая, *Dianthus polymorphus* M. B.—Гвоздика изменчивая, *Salvia nemorosa* L.—Шалфей лесной, *Astragalus subulatus* M. B.—Астрагал шиловидный

Травостой данной формации не очень богатый. Средняя высота растительной массы 30—35 см., а проективное покрытие — только 60—65%. Таким образом сероковыльная степь в отличие от ковыльно-типчаковой в своем флористическом составе содержит заметно меньше представите-

лей дерновинных злаков, травостой ее низкий и более разреженный, нежели злаковой ассоциации черноземной степи. Свободная от высших растений поверхность почвы, которая в общем составляет 35—40% всей территории, остается совершенно открытой или заселяется однолетниками, преимущественно эфемерами и низшими растениями, как, например, лишайники: *Parmelia vagans et gyssolea*, *Acarospora Schleicheri* и водоросль *Stratopostoc commune*.

На основе изложенного можно сделать вывод, что типчаково-ковыльно-ромашниковая ассоциация ежегодно способна оставлять для пополнения органической части почвы значительно меньше органической массы (корней и наземных частей), при этом разложение ее должно идти быстрее сравнительно с активной в почвообразовательном смысле растительной массой и условиями ее разложения соседней степной почвенно-растительной зоны, что, в конечном счете, приводит к меньшей гумусированности почв Сыртовой области сравнительно с почвами района Общего Сырта.

Подобную картину мы можем наблюдать также и на участках залежей и выгонов.

2. Растительность залежей и выгонов засушливой степи.

Залежи и выгоны в засушливой степи Сыртовой области более распространены, чем в степном районе. Здесь еще и теперь можно встретить перелогии самого разнообразного возраста и на всех почвенных разностях, которые нередко занимают значительные площади. Это позволяет описать растительность залежей Сыртовой области в связи с их возрастом и почвами, что трудно было сделать для степного района, где залежей вообще значительно меньше, а на обыкновенном черноземе они отсутствуют.

По возрасту и растительному покрову все залежи можно разделить на следующие 4 группы:

1. Бурьянистая залежь (молодая — от 1 до 4—5 лет).
2. Пырейная залежь (средневозрастная — от 5 до 10—12 лет).
3. Типчаково-полынкковая (старовозрастная—10—15—20 лет).
4. Злаково-разнотравная (более 20 лет).

Бурьянистая залежь

В первые один-два года после прекращения посевов пашня покрывается однолетниками и двулетниками, которые носят общее название бурьянистой растительности. Бурьянистые залежи большей частью встречаются на лучших почвах района, в данном случае — на темнокаштановой,

на которой чаще, чем на каштановой и светлокаштановой, возобновляются посевы культурных растений.

После прекращения обработки, рыхлая почва представляет весьма благоприятную среду для поселения сорной растительности, которая в первые же два-три года достигает максимального развития. На четвертом году флористический состав обычно начинает заметно изменяться от внедрения главным образом остреца и выпадения части сорной растительности. Это значит, что бурьянистая залежь переходит во вторую стадию развития — в острецово-бурьянистую, а затем в острецовую.

На залежах до 4-х лет наиболее часто встречаются следующие сорные травы:

- Artemisia scoraria* W. K. — Полынь метельчатая-краснобыльник
- Ceratocarpus aretarius* L. — Устели поле
- Amaranthus alba* L. — Амарант белый
- Setaria viridis* P. B. — Щетинник зеленый
- Convolvulus arvensis* L. — Вьюнок полевой
- Salsola ruthenica* Iljin — Курай-Солянка
- Amaranthus retroflexus* L. — Подсвекольник
- Mulgedium tataricum* D. C. — Мульгедиум татарский (осот синий)
- Salsola tamariscina* Pall. — Солянка тамарисковидная
- Achillea nobilis* L. — Тысячелистник благородный (деревей)
- Potentilla bifurca* L. — Лапчатка двувильчатая
- Avena fatua* L. — Овсяг
- Camelina sativa* Cr. — Рыжик посевной
- Berteroa incana* D. C. — Икотник серо-зеленый
- Descurainia Sophia* (L.) Webb. et Bert. — Дескураиния Софы
- Polygonum aviculare* L. — Горец птичий
- Echinopsilon sedoides* (Pall.) Moq. — Эхинопсилон очитковидный
- Euphorbia virgata* W. K. — Молочай лозный
- Melilotus albus* Desr. — Донник белый
- Melilotus officinalis* Desr. — Донник лекарственный
- Verbascum phoeniceum* L. — Коровяк фиолетовый
- Scabiosa ochroleuca* L. — Скабиоза желтая
- Linaria vulgaris* Mill. — Лянчанка обыкновенная
- Centaurea scabiosa* L. — Василек шероховатый
- Centaurea cyanus* L. — Василек синий
- Lappula patula* Aschers. — Липучка раскидистая
- Camelina microcarpa* Andrz. — Рыжик мелкоплодный
- Polygonum convolvulus* L. — Горец вьюнковый
- Dracopetalum thymiflorum* L. — Змееголовник тимьяноцветковый

Chenopodium album L.—Лебеда белая
Medicago falcata L.—Люцерна серповидная
Carduus incinatus M. B.—Чертополох крючковатый
Artemisia absinthium L.—Полюнь горькая
Agropyrum ramosum Richt.—Острец
Liposyris villosa D. C.—Грудница мохнатая
Falcaria Rivini Host.—Резак Ривина

Обилие и встречаемость отдельных растений на отдельных участках непостоянны. Это зависит от метеорологических условий года, от засоренности тем или другим сорняком поля и от предшествующей культуры. Так, например, после проса обильно размножается щетинник, после овса—овсюг, после ржи—ярутка и дескураиния, а после пшеницы встречаются почти все перечисленные сорняки.

Высота травостоя колеблется от 50 до 60 см, а проективное покрытие от 50 до 65%. При наличии в районе лучших в кормовом отношении острецовых и других злаковых залежей, растительность бурьянистой залежи обычно не используется местным населением или, в лучшем случае, в первую половину лета до сенокоса она используется как пастбище. Таким образом, вся или большая часть растительной наземной массы к концу лета высыхает и густо устилает поверхность почвы. Часть этой массы успевает разложиться на открытой поверхности, а в годы вспашки залежи вся растительная масса запахивается.

На характер формирования растительности на том или другом участке бурьянистой стадии залежи, как видно, имеют влияние много факторов, но все же ряд сорняков придерживается определенных почв, о чем можно судить по степени их встречаемости. Так, для темнокаштановых и каштановых почв глинистого и суглинистого механического состава характерны такие растения, как щетинник, амарант белый, подснекольник, вьюнки, осот синий, молочай и деревей, для светлокштановых—рыжик, грудница, устели поле и липучка, а из многолетников—прутняк и морская полынь.

Залежи средневозрастные

Острецовая залежь. В дальнейшем, примерно года через три, острец, обладающий, как известно, резко выраженной способностью вегетативного размножения, завоевывает господствующее положение в травостое. Он постепенно оттесняет или даже вовсе вытесняет бурьянистое разнотравие. Бурьянистая залежь, таким образом, вступает в корневищную стадию развития.

Смена одного фитоценоза другим протекает постепенно. Бурьянистая стадия залежи сменяется сначала острецово-бурьянистой, а последняя — острецовой. Бурьянистая стадия нередко выпадает, тогда после оставления пашни в залежь сейчас же развиваются острецово-разнотравные группировки. Условием этого, главным образом, служат: значительная засоренность оставляемых в залежь полей острецом, мелкая вспашка острецовых залежей и вспашка их во влажную погоду. В этих случаях острец обычно завоевывает господствующее положение в травостое уже в первый или во второй год после оставления пашни в залежь, образуя равномерный густой покров, в составе которого сорная бурьянистая растительность играет уже подчиненную роль. Среди нее остаются только наиболее приспособленные к новым условиям виды. В острецовую стадию залежи дифференцировка видового состава травостоя по почвенным разностям проявляется более ясно, нежели в бурьянистой залежи, что одновременно отражается на средней высоте растений и на покрытии поверхности почвы. Так, на темнокаштановых и каштановых почвах преимущественно встречаются следующие виды (в убывающем порядке):

Agropyrum ramosum Richt. — Острец
Festuca sulcata Hack. — Типчак
Falcaria Rivinis Host. — Резак Ривина
Scabiosa ochroleuca L. — Скабиоза желтая
Amaranthus retroflexus L. — Подсвекольник
Setaria viridis P. B. — Щетинник зеленый
Silene viscosa Pers. — Дрема клейкая
Artemisia scoparia W. K. — Полынь метельчатая
Artemisia austriaca Jacq. — Полынь австрийская
Carduus uncinatus M. B. — Чертополох крючковатый
Koeleria gracilis Pers. — Тонконог степной
Dracosephalum thymiflorum L. — Змееголовник тимьяноцветковый
Achillea nobilis L. — Тысячелистник благородный (деревей)
Mulgedium tataricum D. C. — Мульгедиум татарский
Artemisia absinthium L. — Полынь горькая
Androsace maxima L. — Проломник большой
Potentilla bifurca L. — Лапчатка двувильчатая
Agropyrum cristatum auct. Fl. Ross. — Пырей гребневидный (житняк степной).

Средняя высота травостоя около 40 см., а проективное покрытие колеблется от 50 до 70%. Ярусность обычно выражена слабо.

Для острецово́й залежи на светлокаштановой почве наиболее характерны следующие виды (в убывающем порядке):

- Agropyrum ramosum* Richt. — Острец
Pyrethrum achilaeifolium M. B. — Ромашник, Поповник тысячелистный
Festuca sulcata Hack. — Типчак
Carduus incinatus M. B. — Чертополох крючковатый
Androsace maxima L. — Проломник большой
Jris pumila L. — Касатик низкий
Kochia prostrata Schrad. — Прутьняк
Artemisia austriaca Jacq. — Полынь австрийская
Lappula patula Aschers. — Липучка раскидистая
Artemisia maritima L. s. 1. — Полынь приморская
Salsola tamariscina Pall. — Солянка тамарисковидная
Linosyris villosa D. C. — Грудница мохнатая
Ceratocarpus areparius L. — Устели—поле
Koeleria gracilis Pers. — Тонконог степной
Alyssum desertorum Stapf. — Бурачок степной
Barbarea vulgaris R. Br. — Сурепица обыкновенная
Agropyrum desertorum Schult. — Пырей пустынный.

Средняя высота травостоя 35 см., покрытие около 50—60%.

На светлокаштановой солонцеватой почве господствующими являются: острец, черная полынь, типчак, ромашник, бурачек и приморская полынь. В этом случае средняя высота понижается до 30 см, а покрытие—до 40—50%.

В составе растительности средневозрастных залежей на третьем и четвертом году преобладают многолетние злаки при весьма малой и непостоянной роли бобовых. К этому времени обычно сильно сокращается и количество представителей разнотравия. Не занятая растениями поверхность почвы становится доступной действию ветров, которые в сухие периоды поднимают мелкозем почвы в атмосферу, образуя черные бури.

Пырейная и пырейно-мятликовая залежь. Эти залежи в Сыртовой области встречаются исключительно в падинах, лощинах и других микропонижениях на темноцветных почвах типа черноземов. Доминантом растительной ассоциации здесь является пырей ползучий.

Agropyrum герепс (L.) P. B. Пырейная залежь, как и острецовая, является второй стадией в развитии растительного покрова после оставления пашни в залежь. Пырей развивается очень быстро и на втором или третьем году вытесняет большую часть видов бурьянистой залежи. Флористи-

ческий состав средне-возрастных этих залежей чаще состоит из следующих видов:

Agropyrum repens P. B. — Пырей ползучий
Artemisia austriaca Jacq. — Полынь австрийская, полынок
Poa pratensis L. — Мятлик луговой
Medicago sativa L. — Люцерна посевная
Scabiosa ochroleuca L. — Скабиоза желтая
Convolvulus arvensis L. — Вьюнок полевой
Potentilla argentea L. — Лапчатка серебристая
Veronica spicata L. — Вероника колосистая.

Обилие в пырейной и в острецово-полынной группировках полынка зависит от возраста залежи. Вначале он по отношению к пырею и острецу занимает подчиненную роль, а затем усиливается и к 10 годам окончательно вытесняет их. С этого времени залежь переходит в новую третью стадию развития — в полынную.

Полынная залежь

Полынная залежь является последним этапом превращения перелогов во вторично-целинную степь. Флористический состав полынной степи весьма разнообразный и изменяется с возрастом. В возрасте залежи от 10 до 15 лет полынок играет доминирующую роль.

Полынок является одним из постоянных участников травостоя всех залежей старше 3—4 лет, он иногда встречается и по более молодым залежам и даже в посевах. Но во всех этих случаях полынок является только составным подчиненным членом травостоя, в рассматриваемой же стадии залежи он занимает господствующее положение, в силу чего степь в это время принимает серый (седой) вид. Развитие полынной ассоциации залежи совершается постепенно. Острецово-полынная ассоциация сменяется сначала острецово-полынной, а затем полынно-острецово-полынной, после чего полынная степь вступает в период полной своей зрелости.

Флористический состав указанных двух переходных ассоциаций отличается друг от друга только доминантами — в одном случае острец и полынок, а в другом — полынок и острец, сопутствующее же разнотравие их почти ничем не отличается друг от друга. Далее оно почти полностью сохраняет свой видовой состав и в полынной формации. К ним относятся:

Achillea nobilis L. — Тысячелистник благородный, деревей
Artemisia scoparia W. K. — Полынь метельчатая
Polygonum aviculare L. — Горец птичий (гречишка)

Androsace maxima L. — Проломник большой
Carduus uncinatus M. B. — Чертополох крючковатый
Dracosephalum thymiflorum L. — Змееголовник тимьяноцвет-
ковый
Medicago falcata L. — Люцерна серповидная
Festuca sulcata Hack. — Овсяница желобчатая (типчак)
Stipa capillata L. — Тырса (ковыль)

По мере старения в полынной ассоциации постепенно усиливается травостой типчака, который с одного из последних мест сначала переходит на второе, а затем на первое место. Вместе с этим и полынная степь переходит сначала в полынно-типчакую, а затем — в типчакую-полынную и, наконец, в типчакую или типчакую-тырсовую вторично-целинную.

Указанная схема изменения растительности относится ко всем почвенным районам Сыртового Заволжья.

При участии этой растительности целинных степей и залежей формируются три разности каштановых почв — темнокаштановая, каштановая и светлокаштановая, которые последовательно с севера на юг сменяют друг друга. Растительный покров каждой из этих почв, как мы видели, имеет свой особый видовой состав, при этом от темнокаштановой подзоны к светлокаштановой в растительном покрове закономерно уменьшается количество дерновинных злаков, нарастает количество растений со стержневыми корнями, уменьшается высота, облиственность и степень покрытия почвы.

Все каштановые почвы имеют развитой почвенный профиль, но мощность его различная. Мощность горизонта А темнокаштановых почв — 18—25 см., каштановых — 16—20 и светлокаштановых — 13—16 см. В таком же порядке изменяется и валовое содержание гумуса в горизонте А. Наиболее гумусированными являются темнокаштановые почвы. Они содержат валового гумуса в горизонте А от 3,5 до 5%, тогда как в каштановых почвах его 2,5—3,5%, а в светлокаштановых — 2—2,5%.

Структура горизонта А у первых двух разностей комковато-пылеватая, а у светлокаштановой — пылеватая и пластинчатая. Структурные агрегаты непрочные и легко разрушаются при действии на них атмосферных осадков и обрабатывающих орудий. При высыхании увлажненная распыленная масса образует плотную корку. Эти свойства особенно резко выражены у светлокаштановой почвы глинистого, тяжелосуглинистого и суглинистого механического состава.

Водно-физические свойства группы каштановых почв значительно понижены сравнительно с южным черноземом, а среди каштановых почв они хуже у светлокаштановых. Наличие развитой капиллярной скважности влечет за собой снижение скорости поступления воды в почву и усиливает скорость поднятия ее из нижних горизонтов в верхние и испарение. В силу этого даже в годы со средним количеством атмосферных осадков в этих почвах нередко наблюдается состояние почвенной сухости. Все мероприятия, направленные на улучшение структуры и водно-физических свойств этих почв будут основными мероприятиями по улучшению жизненных условий растений.

Злаково-разнотравная степь Сыртовой области

На высоких ровных плато водоразделов рек бассейна Б. Иргиза Сыртовой области имеются массивы, занятые южным черноземом.

Растительный покров этих участков существенно отличается от соседних участков с темнокаштановой почвой. В силу особых ландшафтных условий такие массивы необходимо выделить в особый район—злаково-разнотравный с господствующими злаками *Festuca sulcata* Наск. типчак и *Poa pratensis* L.—мятлик луговой. В этот фитоценоз типчака и мятлика обычно входят следующие виды злаков и разнотравия:

Agropyrum cristatum auct. Fl. Ross.—Пырей гребневидный
Koeleria gracilis Pers.—Тонконог степной
Stipa capillata L.—Тырса
Spiraea crenifolia С. А. М.—Спирея городчатая
Amygdalus nana L.—Бобовник
Fillipendula hexapetala Gilib.—Таволга шестилепестная
Salvia stepposa Dess.-Schost.—Шалфей степной
Artemisia pontica L.—Полынь понтийская
Galium verum L.—Подмаренник настоящий
Vicia cracca L.—Мышиный горошек
Veronica spuria L.—Вероника ненастоящая
Hypericum perforatum L.—Зверобой обыкновенный
Silaus Besseri D. С.—Морковник Бессера
Odontites serotina (Lam.) Rchb.—Зубчатка поздняя.

Средняя высота травостоя 60—65 см, а проективное покрытие до 80%. Эти показатели, а также обильное участие в растительном покрове мятлика лугового, пырея гребневидного, таволги, мышиного горошка, морковника и степных кустарников резко отличает злаково-разнотравную степь на южном черноземе от одновозрастной залежи на соседних участках с темнокаштановой и каштановой почвами.

Растительность целинной и вторично-целинной степи степных микропонижений Сыртовой области

Прообразом дальнейшей эволюции только что описанной злаково-разнотравной залежи может служить ассоциация целинной и вторично-целинной степи степных микропонижений с темноцветными почвами черноземного типа. Флористический состав их достаточно характерен для степных микропонижений и состоит из следующих основных видов:

Stipa Ioannis Celak.—Ковыль перистый
Stipa capillata L.—Тырса
Poa angustifolia L.—Мятлик узколистный
Bromus riparius Rehm.—Костер береговой
Spiraea hypericifolia L.—Спирея зверобоелистная
Prunus pama Benth. et Hook.—Бобовник
Stachys recta L.—Чистец прямой
Thymus Marschallianus Willd.—Чабрец Маршалла
Salvia nemorosa L.—Шалфей лесной
Scabiosa ochroleuca L.—Скабиоза желтая
Veronica spicata L.—Вероника колосистая
Astragalus opobrychis L.—Астрагал эспарцетный
Dianthus Andrzejowskianus Kulcz.—Гвоздика Андрусевского
Spiraea crenifolia С. А. М.—Спирея городчатая
Artemisia austriaca Jacq.—Полынь австрийская, полынок
Statice latifolia Sm.—Кермек широколистный.

Травостой дает почти сплошное покрытие поверхности почвы, а средняя высота его достигает 50 см. Корневая система так сильно пронизывает почвенные частицы горизонта А, что образуется сплошной, плотный и глубокий слой дернины. Этот растительный покров ежегодно оставляет на месте огромную растительную массу в виде корней надземных частей, которая является обильным источником органической части почвы, валовый запас гумуса у них достигает в горизонте А 7%.

Растительность речных долин

По характеру почв и растительности все долины рек Саратовского Заволжья делятся на две группы—долины рек Общего Сырта, включая долину Б. Иргиза, и долины рек Сыртовой области. Первые имеют современную пойму и надпойменные луговые террасы, занятые аллювиальной и черноземно-луговой почвой с луговой растительностью, а вторые, как правило, пойм не имеют. Их русла глубоко

врезаны в ложе, в силу чего вода давно не выходит из берегов и не затопляет окружающую территорию. Эти долины остепнены и заняты типичным солонцовым почвенно-растительным комплексом. Все реки Общего Сырта впадают в Волгу. В периоды паводка поймы и надпойменные террасы обычно затопляются водой Волжского подпора и на территории пойм и надпойменных террас создается озеровидное стояние воды, что продолжается от 15 дней до месяца. За это время вода отлагает минеральные и органические илистые частицы, соединяется с грунтовой водой, а затем медленно (по мере спада уровня реки Волги) освобождает сначала надпойменные террасы, а затем собственно поймы.

В качестве примера видового состава растительности долин Общего Сырта остановимся на растительности долины Б. Иргица. Ссылаясь на работы Виленского, П. П. Бегучев указывает, что, благодаря сходным условиям затопления нижней луговой террасы долины Б. Иргица с луговой террасой Волги, близок между ними и характер растительного покрова, однако, в силу некоторых местных условий, он не тождественен.

На видовой состав растительного покрова верхней луговой террасы, где, сравнительно с волжской луговой террасой, условия поемности выражены слабо, большое влияние оказывают уже местные (общие для района) естественно-географические условия, в силу чего и видовой состав различных зон луга здесь иной. „Так на основном фоне лугов высокого уровня,—отмечает П. П. Бегучев,—образованном *Agropyrum cristatum*, *Medicago falcata*, *Bromus inermis*, *Galium verum*, *Plantago maxima* и др. вкраплены солонцеватые пятна с *Agropyrum repens*, *Silvaus Besseri*, *Serratula nitida*, *Scorzonera austriaca*, *Aster salicifolius*, *Acroptilon picris* и солонцы с такой растительностью: *Artemisia maritima*, *Atropis convoluta*, *Statice sareptana*, *Agropyrum ramosum*, *Plantago tenuiflora*“.

Для лугов среднего и низкого уровней тот же автор дает следующий список основных видов растений:

а) луга среднего уровня

Agropyrum repens P. B.—Пырей ползучий
Alopecurus pratensis L.—Лисохвост луговой
Carex praecox Schreb.—Осока ранняя
Ranunculus polyanthemus L.—Лютик многоцветковый
Tragopogon brevirostre D. C.—Козлобородник
Allium angulosum L.—Лук угластый

Asparagus officinalis L.—Спаржа лекарственная
Euphorbia virgata W. K.—Молочай лозный
Lotus corniculatus L.—Лядвенец рогатый и др.

в) луга низкого уровня

Carex gracilis Curt. et *C. melanostachya* M. B.—Осока стройная и черноколосковая
Gratiola officinalis L.—Авран лекарственный
Heleocharis eupalustris Lindb.—Ситняг болотный
Lysimachia nummularia L.—Луговой чай
Roripa brachycarpa (C. A. M.) Woron.—Жерушник короткоплодный
Ranunculus repens L.—Лютик ползучий
Agrostis alba L.—Полевица белая
Beckmannia cruciformis Host.—Бекманния обыкновенная
Vetulus umbellatus L.—Сусак зонтичный
Carex vulpina L.—Осока лисья
Juncus atratus Krock.—Ситник черный
Potentilla anserina L.—Лапка гусиная
Ranunculus flammula L.—Лютик прыщинец и др.

Луговая растительность, особенно лугов среднего и низкого уровней, как и для лугов степных западин, создает почти сплошное покрытие поверхности почвы и густой сетью своих корешков сплошь пронизывает почвенную массу горизонта А и несколько слабее гор. В. Таким образом, после вегетационного периода ежегодно в почве только в виде корешков остается исключительно большая масса нежного органического вещества, которая разлагается замедленно-аэробно-анаэробным путем, что, в конечном счете, приводит к большому накоплению гумуса в черноземно-луговых почвах описываемых долин.

Как уже указывалось, долины рек Сыртовой области покрыты солонцовым почвенно-растительным комплексом. Элементами его здесь обычно являются: а) ковыльно-типчаковая ассоциация, приуроченная к темноцветным почвам темнокаштанового типа западин и педин, б) типчаково-ромашниковая, приуроченная к темноцветным солонцеватым почвам каштанового и светлокаштанового типа блюдец, в) белополынная, на глубокостолбчатых солонцах и г) чернополынная, развивающаяся на средне-столбчатых, корково-столбчатых и корково-глыбистых солонцах. ¹⁾

¹⁾ Описание почв остепненных речных долин Заволжья см. работу автора—„Генезис почв долин бассейна реки Торгуна“. Тр. конференции по почвоведению, т. 1. Саратов. 1937 г.

Первая из них характеризуется преобладанием *Stipa capillata* L. (ковыль-волосатик) и *Festuca sulcata* Hack., а компонентами их являются следующие виды злаков и разнотравья:

Poa pratensis L. — Мятлик луговой
Koeleria gracilis Pers. — Тонконог степной
Poa bulbosa L. — Мятлик луковичный
Agropyrum desertorum Schult. — Пырей пустынный
Scabiosa ochroleuca L. — Скабиоза желтая
Galium verum L. — Подмаренник настоящий
Veronica spuria L. — Вероника ненастоящая
Amygdalus nana L. — Бобовник
Spiraea crenifolia С. А. М. — Спирея городчатая (таволга).

Травостой обычно очень густой, покрытие до 100 %. Средняя высота растений 60—75 см.

Господствующими в типчаково-ромашниковой ассоциации являются *Festuca sulcata* Hack. (типчак) и *Purethrum achilaeifolium* M. В. (ромашник), вместе с которыми присутствуют:

Artemisia maritima L. s. 1. — Морская полынь
Artemisia austriaca Jacq. — Полынь австрийская, полынок
Carex uralensis С. В. Clarke — Осока уральская узколистная.
Agropyrum ramosum Richt. — Острец и др.

Сравнительно с предыдущим, травостой здесь менее густой (до 70% покрытия) и менее высокий, дернина заметно слабее.

Доминантом белопопынной ассоциации является *Artemisia maritima* L. s. 1. — Приморская полынь. Вместе с ней присутствуют:

Kochia prostrata Schrad. — Прутняк
Linum catharticum D. С. — Грудница мохнатая
Statice sareptana Becker. — Кермек сарептский
Artemisia austriaca Jacq. — Полынь австрийская (полынок)
Purethrum achilaeifolium M. В. — Поповник тысячелистниковый (Ромашник)
Agropyrum ramosum Richt. — Острец
Alyssum desertorum Stapf. — Бурачек степной
Androsace maxima L. — Проломник большой
Echinopsilon sedoides (Pall.) Moq. — Очитковидный эхинопсилон
Agropyrum desertorum Schult. — Пырей пустынный

Травостой невысокий и разреженный, покрытие не превышает 50%. Промежутки между растениями остаются

голыми, или занимаются низшими, присутствие которых особенно заметно после дождей, когда они расправляются и приобретают зеленую окраску.

Чернопопынная ассоциация более распространена сравнительно с другими членами растительного комплекса, особенно в южной половине долин, где она занимает до 50% территории и создает общий растительный фон. Преобладающим растением в этой группировке является *Artemisia pauciflora* Web. (попынь), вместе с которой группируются:

Kochia prostrata Schrad. — Прутняк

Pyrethrum achilaeifolium M. B. — Поповник тысячелистниковый

Statice sareptana Becker. — Кермек сарептский

Carex uralensis C. B. Clarke. — Осока уральская

Agropyrum ramosum Richt. — Острец

Festuca sulcata Hack. — Овсяница желобчатая (Типчак)

Camphorosma monspeliacum L. — Камфоросма

Alyssum desertorum Stapf. — Бурачек степной

Achillea leptophylla M. B. — Тысячелистник тонколистный

Poa bulbosa L. — Мятлик луковичный

Echinopsilon sedoides (Pall.) Moq. — Очитковидный эхинопсилон

Высота травостоя 10—20 см, а покрытие — 30—40%. На открытых местах обильно развита флора низших, как *Parmelia vagans*, *Stratonostoc commune* и др.

Растительность полупустыни

Растительность полупустыни охарактеризована многократно рядом почвоведов и геоботаников. Такое описание было сделано в 1900 г. В. С. Богданом для небольшого участка Костычевской опытно-мелиоративной станции. В 1907 году Б. А. Келлер опубликовал свои исследования растительности юга Царицынского уезда, а в 1923 году он же дал сводную работу описания растительности русских степей, где растительному покрову полупустынь и пустынь автор отводит значительное место.

В 1933 году в связи с вопросом широкой ирригации Заволжья сотруниками Б. А. Келлера и под его руководством выполнено исследование растительности Каспийской низменности между Волгой и Уралом. Материалы этих исследований опубликованы отдельной монографией в 1936 году.

В 1927 году П. П. Бегучев изучал растительность территории Валуйской опытной станции, а в 1933—36 гг. между-речье Еруслан—Торгун и М. Узень—Б. Узень в почвенно-ботаническом отношении были исследованы мною.

Таким образом, имеется достаточное количество работ, которые подробно освещают характер почвенно-растительных комплексов в пределах северной части Каспийской низменности. Высотной горизонталью в 32 м. эта область резко отделяется от Сыртовой области и в виде почти плоской равнины простирается вплоть до Каспийского моря и на восток далеко за р. Урал. На всей территории преобладает целина, среди которой лишь небольшими островками встречаются пашни и залежи на темноцветных почвах падин.

Видовой состав полупустынной целинной растительности немногочислен, растения отчетливо группируются в фитоценозы, которые четко размещаются по определенным элементам микрорельефа и почвам, а потому легко поддаются описанию.

Большинство исследователей в северной части полупустынной области выделяют следующие растительные ассоциации:

1. Чернополянно-камфоросмовую,
2. Чернополянно кокпековую,
3. Чернополянную,
4. Типчаково-ромашниковую,
5. Типчаково-ковыльниковую,
6. Типчаково-ковыльно-пырейную,
7. Белополянно-острецовую ¹⁾.

Чернополянно-камфоросмовая ассоциация. Эта ассоциация размещается по склонам сусликовых холмиков, многочисленное количество которых разбросано по всей степи и которые являются обязательным компонентом солонцовых комплексов. Молодые бугорки обычно состоят из свежей насыпи материнской породы, они не покрыты растительностью и только через 2—3 года на них появляется растительность в составе следующих видов:

Artemisia pauciflora Web.—Полынь малоцветковая, черная
Camphorosma monspeliacum L.—Камфоросма
Kochia prostrata Schrad.—Прутняк
Salsola brachiata Pall.—Солянка супротивнолистная
Salsola foliosa (L.). Schrad.—Солянка многолистная

¹⁾ Описание почв, см. работу автора „Генезис и мелиорация почв Каспийской низменности“. Саратов. 1949 г.

Lepidium perfoliatum L.—Перечник пронзеннолистный (клоповник),
Salsola laricina Pall.—Солянка листовничная
Petrosimonia volvox Vge.—Петрозимония растопыренная
Achillea leptophylla M. B.—Тысячелистник тонколистный.

Эти растения селятся очень редко. Между ними остаются большие голые площадки, на которых выступают *Stratopostoc commune*, *Urceolaria* и др. сине-зеленые водоросли, которые в сухое время образуют темный, а во влажное время—зеленый налет на поверхности холмиков.

Чернополянно-кокпековая ассоциация. Группируется на корково-столбчатых и корково-глыбистых солонцах с мощностью горизонта А в 5—7 см. Часто поверхность пятен этих солонцов остается совершенно голой, в силу чего пылеватая масса горизонта А легко сдувается ветром и разносится по степи в виде черных бурь. Сине-зеленые водоросли в виде *Stratopostoc commune*, которые своими черными слоевищами часто покрывают голые пятна, не могут предохранить поверхность от выдувания. Этим, по видимому, и надо объяснить ничтожную толщину горизонта А, которая нередко ограничивается только корочкой в 1—2 см.

Растительность состоит из реденьких приземистых кустиков *Artemisia rauciflora* Web. и *Atriplex cana* С. А. М.

Кроме того, здесь встречаются:

Kochia prostrata Schrad.—Прутняк
Camphorosma monspeliacum L.—Камфоросма монпельская
Agropyrum ramosum Richt.—Острец
Anabasis salsa Benth.—Биюргун
Aster glabratus L.—Астра гладкая
Colpodium humile Griseb.—Колподиум приземистый
Poa bulbosa L. v. *vivipara* Koel.—Мятлик луковичный
и реденькие приземистые кустики *Festuca sulcata* Hack-типчак, а на корково-глыбистых солонцах, которые обычно имеют относительно повышенный горизонт засоления, нередко встречаются: *Echinopsilon sedoides* (Pall.) Moq., *Salsola brachiata* Pall., *Lepidium perfoliatum* L. и др.

Корни этих растений глубоко проникают в почву (до 80 см.), и они легче, чем другие, переносят засуху. Покрытие от 0 до 30%. Дерновинные злаки встречаются исключительно редко.

Чернополянная ассоциация. Свойственна среднестолбчатым и глубокостолбчатым солонцам, на долю которых в Северной части Каспийской низменности приходится

до 50% всей территории. Растительность этих солонцов главным образом и обуславливает общий растительный фон полупустыни. Доминантом здесь является черная полынь.

Artemisia pauciflora Web. Вместе с ней встречаются следующие виды:

Kochia prostrata Schrad.—Прутняк
Pyrethrum achilaeifolium M. B.—Ромашник
Agropyrum desertorum Schult.—Пырей пустынный
Agropyrum ramosum Richt.—Острец
Aster glabratus L.—Астра гладкая
Festuca sulcata Hack.—Типчак
Koeleria gracilis Pers.—Тонконог степной
Poa bulbosa L. v. *vivipara* Koel.—Мятлик луковичный
Echinopsilon sedoides (Pall) Moq.—Эхинопсилон очитковидный
Ceratocarpus areparius L.—Устели-поле
Lepidium perfoliatum L.—Перечник пронзеннолистный
Ceratocephalus orthoceras D. C.—Рогоглавник пряморогий
Artemisia maritima L. s. 1.—Полынь приморская

Покрытие здесь значительно выше, чем в предыдущем случае, до 40%. Открытые пятна обычно густо заселены слоевищами *Stratonostoc commune*. Дерновинные злаки в ассоциации составляют незначительный процент.

Типчаково-ромашниковая ассоциация. Приурочена к солонцам начальной стадии остепнения и к темноцветным почвам светлокаштанового типа микропонижений до 5—10 см. Она же образует верхний пояс западин и падин. Господствующими в этой ассоциации видами являются: *Festuca sulcata* Hack. (типчак) и *Pyrethrum achilaeifolium* M. B.

Из других растений наиболее часто встречаются следующие:

Kochia prostrata Schrad.—Прутняк
Poa bulbosa L. v. *vivipara* Koel.—Мятлик луковичный
Koeleria gracilis Pers.—Тонконог степной
Artemisia maritima L. s. 1.—Полынь приморская
Artemisia austriaca Jacq.—Полынь австрийская, полынок
Agropyrum desertorum Schult.—Пырей пустынный
Stipa capillata L.—Тырса
Agropyrum ramosum Richt.—Острец
Stalice sareptana Becker.—Кермек сарептский
Linosyris villosa D. C.—Грудница мохнатая
Festuca sulcata Hack.—Типчак
Achillea leptophylla M. B.—Тысячелистник тонколистный
Linosyris tatarica C. A. M.—Грудница татарская
Покрытие 65—70%; дернина слабая.

Типчаково-ковыльная ассоциация. Дальнейшее понижение микрорельефа и повышение увлажнения местным стоком в западинах и глубоких блюдцах способствует развитию темноцветных почв каштанового типа, на которых развивается типчаково-ковыльная ассоциация с доминирующими *Festuca sulcata* Hack. и *Stipa capillata* L. (тырса). Вместе с ними обычно встречаются:

Koeleria gracilis Pers.—Тонконог степной
Linosyris villosa D. C.—Грудница мохнатая
Artemisia austriaca Jacq.—Полынок
Agropyrum cristatum auct. Fl. Ross.—Пырей гребневидный
Agropyrum ramosum Richt.—Острец
Achillea nobilis L.—Тысячелистник благородный
Kochia prostrata Schrad.—Прутняк
Medicago falcata L.—Люцерна серповидная
Statice sareptana Becker.—Кермек сарептский

Средняя высота травостоя типчаково-ковыльной ассоциации—около 40 см. Она дает почти полное покрытие поверхности почвы. Корневая система растений густо пронизывает верхний горизонт почвы и образует прочную и глубокую дернину.

Типчаково-ковыльно-пырейная ассоциация глубоких палин. Все значительные палины Каспийской низменности в пределах Саратовской области в настоящее время распаханы, целинные палины встречаются редко, так как темноцветные почвы палин являются лучшими и, пожалуй, единственными в районе, которые пригодны для посева культурных растений в условиях естественного орошения. Чаще встречаются залежные палины до пятилетнего возраста и вторично-целинные палины, в травостое которых обычно доминируют уже степные злаки, кроме того, часто встречаются бобовник, спирея и даже пырей, чего не наблюдалось ранее.

Флористический состав вторично-целинных палин очень близок флористическому составу небольших, но глубоких целинных западин, который состоит из следующих видов:

Festuca sulcata Hack.—Типчак
Spiraea hypericifolia L.—Спирея зверобоелистная
Stipa capillata L.—Тырса (ковыль)
Koeleria gracilis Pers.—Тонконог степной
Artemisia austriaca Jacq.—Полынок
Artemisia pontica L.—Полынь понтийская
Agropyrum cristatum auct. Fl. Ross.—Пырей гребневидный (житняк)

Agropyrum repens P. V.—Пырей ползучий
Achillea nobilis L.—Тысячелистник благородный
Pyrethrum achilaeifolium M. V.—Ромашник
Medicago falcata L.—Люцерна серповидная
Centaurea scabiosa L.—Василек шероховатый
Poa pratensis L.—Мятлик луговой
Echinopsilon sedoides (Pall.) Moq.—Эхинопсилон очитковидный (солянка очитковидная)
Galium verum L.—Подмаренник настоящий
Carex uralensis C. V. Clarke.—Осока уральская
Amygdalus lana L.—Бобовник
Asparagus officinalis L.—Спаржа лекарственная
Statice sareptana Becker.—Кермек сарептский
Linosyris villosa D. C.—Грудница мохнатая

Растительный покров создает полное покрытие почвы, в силу чего низшие растения здесь отсутствуют или их очень мало; дернина глубокая и прочная.

Приведенный список растений характерен для наиболее глубоких частей палин, на склонах же их концентрически располагаются микрозоны, состоящие соответственно из описанных фитоценозов.

Белополынно-острецовая ассоциация весьма характерна для солонцеватых почв светлокаштанового типа, которые являются одной из стадий остепнения столбчатых солонцов. Эти почвы в северной части Каспийской низменности имеют широкое распространение и развиваются на слегка волнистых или слегка вогнутых участках, нередко занимая значительные площади. Господствующими видами этой ассоциации являются *Artemisia maritima* L (приморская полынь) и *Agropyrum ramosum* Richt. (острец), вместе с ними встречаются следующие немногочисленные виды:

Agropyrum desertorum Schult.—Пырей пустынный
Festuca sulcata Hack.—Типчак
Pyrethrum achilaeifolium M. V.—Ромашник
Artemisia pauciflora Web.—Полынь черная
Stipa sareptana Becker.—Ковыль сарептский
Kochia prostrata Schrad.—Прутьяк
Poa bulbosa L.—Мятлик луковичный
Euphorbia undulata M. V.—Молочай волнистый
 а из низших: *Parmelia vagans*—Пармелия (лишайник) и синезеленая водоросль *Scytonema ocellatum*.

Покрытие 60—70%, дернина находится в начальной стадии формирования. В составе группировки до 80% остреца, корневища которого располагаются на глубине 10—12 см., преимущественно на границе горизонтов А и В.

Растительность лиманов

Под лиманами мы понимаем обширные по площади, замкнутые понижения среди равнинной степи с падением в центре более 100 см. Склоны их обычно очень пологие. Сравнительно с другими элементами микрорельефа Заволжья, лиманы имеют максимальное увлажнение, особенно центральной части их, как за счет снега, толщина слоя которого здесь в 3—5 раз больше, чем на окружающей равнине, так и за счет стока весенней талой воды, поступающей в них по тем многочисленным мелким протокам, которые в виде извилистых нитей разбросаны по поверхности водосборной площади лиманов.

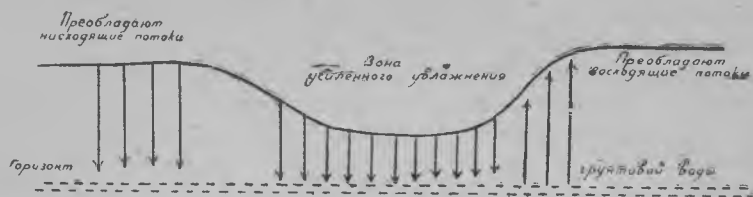
Территория лиманов, как правило, орошается неравномерно. Максимальное увлажнение имеют центральные части лиманов, где нередки случаи заболачивания. По мере движения от центра к периферии степень увлажнения уменьшается. Это обстоятельство объясняется тем, что склоны лиманов затопляются только в годы высоких вод и скорее освобождаются от воды, чем центральная часть. Различный водный режим отдельных микроэлементов рельефа лиманов обуславливает различные жизненные условия растений и почвообразования на них.

Обильное увлажнение в центре лиманов влечет усиленное выщелачивание не только солей щелочных металлов, но и щелочно-земельных, поэтому здесь формируются заболоченные или осолоделые почвы и солоды. Склоны лиманов опреснены меньше. Горизонт максимального скопления хлоридов и сульфатов щелочей варьирует у них только в пределах почвенного профиля и повышается от центра к периферии. В этом случае ясно выделяются солевые микрозоны, которые соответствуют зонам увлажнения. Нередко грунтовая вода в лиманах залегает высоко, тогда склоны засоляются хлористым и серноокислым натрием, который периодически приносится капиллярными потоками грунтовой воды. В этом случае на склонах развиваются солончаковый и солонцевый процессы и им соответствующая растительность.

Каждой почвенной микрозоне соответствует строго определенная растительная микрозона соответствующего флористического состава.

Что касается центральной зоны, то здесь чаще всего встречаются представители из семейства рогозовых и сусаковых, как *Vetomus umbellatus* L. (сусак зонтичный), *Beckmannia eruciformis* Host. (бекмания обыкновенная) и *Carex melanostachya* M. B. (осока черноколосковая), которые

вместе с пыреем образуют злаково-осоковые ценозы, типичные для лиманов частого затопления небольшими оросительными нормами, каковыми и являются лиманы присыртовой части Каспийской низменности.



В заключение отметим общее впечатление от почвенно-растительного комплекса полупустынной Каспийской низменности.

Прежде всего бросается в глаза резкое различие в количественном соотношении почвенно-растительных членов комплекса северной части от более южной, например, центральной части Каспийской низменности. При движении с юга на север заметно уменьшаются площади чернополюнно-кокпековой и чернополюнной ассоциаций; соответственно уменьшается и доля участия в почвенном комплексе корково-столбчатых и глубоко-столбчатых солонцов. Их место постепенно занимают злаковые ассоциации с темноцветными почвами, доля участия которых в комплексе нарастает с юга на север. Следовательно, северная часть Каспийской низменности, как наиболее старая (в геологическом смысле), более остепнена, чем центральная и южная. Подобное наступление степи на полупустыню можно наблюдать и на небольших площадях. Как правило, резкие переходы от одного почвенно-растительного компонента к другому не существуют, между ними всегда остается переходная зона (полоска), по состоянию которой и можно судить, кто на кого наступает. В этом отношении интересны наблюдения Г. Н. Новикова (3): „Рассматривая последовательно растительность отдельных элементов, начиная с чернополюнных солонцов,—пишет этот исследователь,—мы замечаем очень постепенный переход одних ассоциаций в другие. В общих чертах переходы здесь совершаются в таком порядке. Вначале к чернополюнной ассоциации примешивается во все более возрастающем количестве белая полынь (*Ariemisia maritima incana* Kell.), затем появляются *Festuca sulcata* Hack. и *Agro-*

pyrum desertorum Schult., причем черная полынь (*Artemisia rauciflora* Web.) становится все более редкой. Далее начинает убывать и, наконец, исчезает совершенно и белая полынь, уступая свое место степным злакам, среди которых появляются *Stipa sareptana* Becker и *Koeleria gracilis* Pers. (тонконог)“.

При этом автор считает пионером наступления злаковой степи на солонцы-острец. „Почти везде, где пятна злаково-степных ассоциаций граничат с пятнами солонцов,—пишет он,—наблюдается на этой границе кромка преобладания остреца, от которой тянутся на солонцы остречевые языки... Поселяясь на солонцах, острец способствует их разрушению и тем самым подготавливает благоприятные условия для следующей за ним злаково-степной растительности. Последняя вытесняет острец“.

Вот таким образом степь упорно наступает на полупустыню, а последняя—на пустыню. Это явление протекает, однако, весьма медленно, так как совершается в обстановке все возрастающей с севера на юг сухости климата, соленосности материнских пород и весьма слабой дренированности территории.

ЛИТЕРАТУРА

1. П. П. Бегучев—Заволжье в ботанико-географическом отношении. Нижне-Волжское Областное Научное Общество Краеведения. В. 35, часть 4, Саратов, 1928.
 2. Л. Е. Родин—Типы зональной растительности. Тр. Комиссии по ирригации, вып. 2, 1934 г.
 3. Г. Н. Новиков—Растительно-почвенные комплексы северной части Каспийской низменности—Растительность Каспийской низменности, т. 1. Издание СОПС и Ботанического института Академии Наук. 1936 г.
 4. М. Н. Аврамчик—Геоботаническая карта. Тр. Комиссии по ирригации, вып. 2, 1934 г.
 5. П. Ф. Маевский—Флора средней полосы Европейской части СССР. М.-Л. 1941.
-

ТОРФЯНИКИ И ОЗЕРНЫЕ ОТЛОЖЕНИЯ ЮГО-ВОСТОКА

Доцент А. А. ЧИГУРЯЕВА

Озеро Ильмень у г. Балашова

При исследовании торфяных болот Юго - Востока в Балашовском районе обнаружены озерные отложения типа сапропелита.

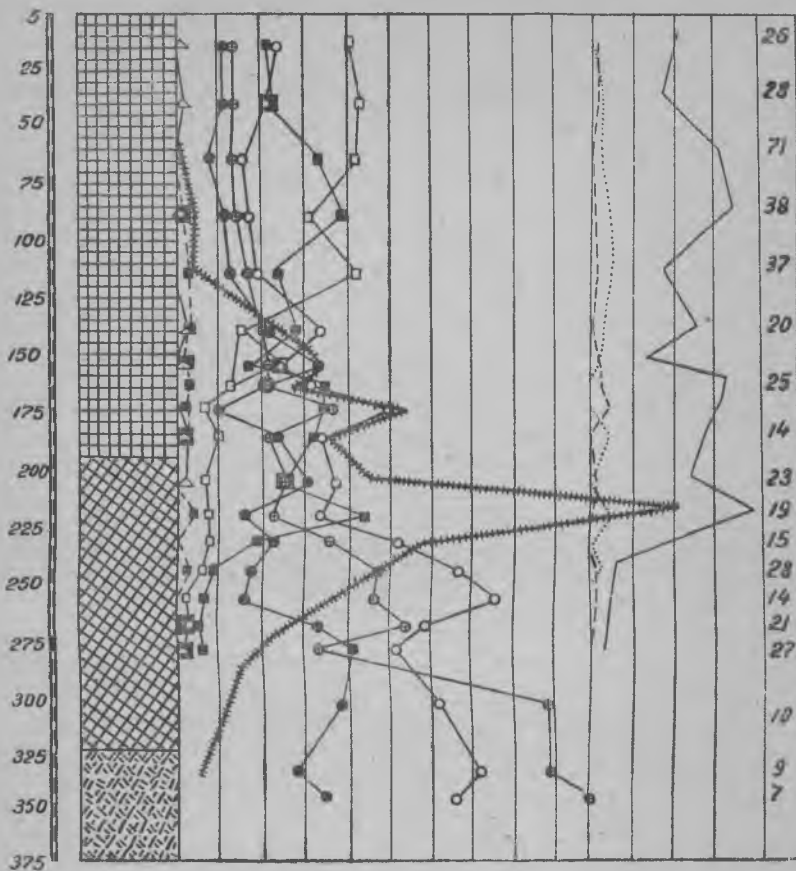
Приводим основные результаты исследования 1936—37 гг. озера Ильмень, расположенного в 7 км от г. Балашова, при с. Репное в притеррасной части поймы р. Хопра. Оно занимает около 90 га и с северо-запада образует торфяное болото размером 1000×150 метров используемое под огороды. Отложения озера мощностью до 3,5 м. находятся под слоем воды глубиной в 50—100 см. Наибольшая толща отложения расположена у северо-западного берега озера, выклиниваясь полностью к противоположному, имеющему ровное песчаное дно, что следует связать с направлением ветров (по закону Клинга).

Смена отложений представляется (по 6 разрезам) следующим образом: на песчаном дне откладывались суглинки, впоследствии обогащавшиеся известью и остатками отмиравших организмов; суглинки переходили в известковистые сапропелиты; последние сменялись глинистыми, приуроченными к более мелководной стадии водоема. С продвижением на озеро высшей растительности, с его заболачиванием и заторфовыванием, откладывался слой, богатый древесными остатками, главным образом ольхи. Дальше отлагался торф—тростниково-топяной, тростниково-лесной и осоково-лесной с преобладанием ольхи.

Приводимая пыльцевая диаграмма (рис. 1) характеризуется следующим:

1. Ель и орешник выражены незначительно.
2. Большое наличие сосны и березы с самых нижних горизонтов.
3. Много ивы особенно в нижних горизонтах; более или менее ясно выступают три ее максимума. Большой процент ивы в нижних горизонтах указывает на ее замет-

10 20 30 40 50 60 70 80 90 100 10 20 30 40



Условные знаки

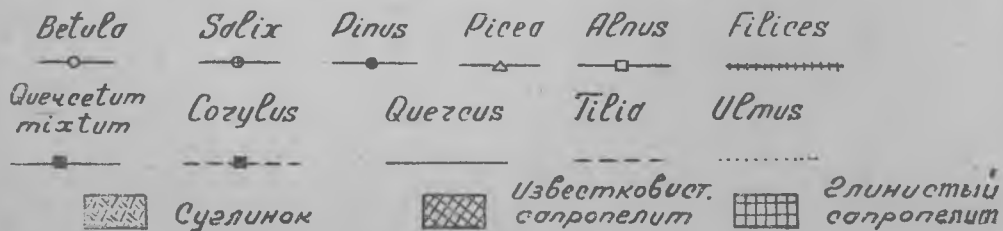


Рис. 1.

ную роль в ландшафте еще необлесенных местностей; широко распространяясь, она заселяла свободные участки, как непосредственно на болотах, так и вблизи их. Большое участие ивы в верхних горизонтах говорит о лесостепном характере данного района в прошлом или заторфовывании водоема, когда условия оказались наиболее благоприятными для расселения ивы.

4. Ольха, появляясь в небольшом количестве в нижних горизонтах, увеличивается к поверхности (до 50%), образуя 2—3 максимума. Обилие ольхи (местное явление) связано с произрастанием ее на болоте и вокруг него, что доказывается многочисленными макроскопическими остатками в торфе. Ольховые заросли сохранились и в настоящее время в небольшом удалении от озера, на торфянике же они сведены.

5. Широколиственные породы незначительны в нижних горизонтах, в верхних доходят до 40%, из них дуб—38%.

6. Споры папоротника встречены по всему разрезу, наибольший процент 170 (в других до 300%) совпадает с первым максимумом дуба и ольхи, уменьшаясь к поверхности. Обилие спор папоротника (местное явление) объясняется тем, что их образуется много, они легко распространяются и выявляются даже тогда, когда в окружающей растительности играют незначительную роль. Папоротники, обычные спутники ольховых болотистых лесов, раньше были представлены богаче, особенно в период более теплого климата; наблюдается совпадение максимума папоротника с максимумом широколиственных пород. Возможно, что уровень воды в озере колебался, в связи с чем происходили процессы заболачивания, заторфовывания, когда ольха находила благоприятные условия произрастания, а папоротники играли видную роль в сложении ольховых ассоциаций.

Слабое участие папоротника в верхних горизонтах, несмотря на обилие в них ольхи, видимо, можно объяснить культурной деятельностью человека или большой сухостью.

7. Пыльца травянистых растений нарастает к верхним горизонтам от 5 до 38%.

Ход развития отдельных пород и смена лесов в данном районе в общем сходны со сменой лесов Лопатинского района Саратовской области. Здесь тоже можно выделить ивово-сосново-березовую фазу, сменяющуюся, в связи с потеплением, фазой широколиственных лесов.

Лесостепной характер растительности Саратовского правобережья в фазе широколиственных лесов типичен и для Балашовского района.

Краткий список диатомовых приводится ниже.

Melosira ambigua (Grun.) O. Müll; *M. granulata* (Ebr.) Ralfs;
M. italica (Ebr.) Kütz.; *granulata* v. *angustissima* Müll.

Cyclotella Meneghiana Kütz.

Stephanodiscus astraea (Ebr.) Grun.; *S. astraea* v. *minutula*
(Kütz.) Grun.

Meridion circulare v. *constricta* Ralfs.

Fragilaria brevistriata Grun.; *F. brevistriata* v. *inflata*
(Pont.) Hust; *F. capucina* Desmazières; *F. construens* (Ebr.)
Grun.;

F. construens v. *binodis* (Ebr.) Grun.; *F. Harrissonii* W. Smith;
F. intermedia (Grun.); *F. pinnata* (Ebr.); *F. pinnata* v. *lancetula*
(Ebr.) Schum.;

Synedra capitata Ebr.; *S. pulchella* v. *minuta* Hust.; *S. rumpens*
Kütz.; *S. rumpens* v. *fragilarioides* Grun.; *S. ulna* (Nitzs.)
Ebr.; *S. ulna* v. *biceps* (Kütz.); *S. Vaucheriae* Kütz.

Eunotia diodon (Ebr.); *E. gracilis* (Ebr.) Rabenh.; *E. monodon*
Ebr.; *E. sibirica*; *E. valida* Hust.

Cocconeis placentula Ebr; *C. placentula* v. *euglypta* (Ebr.)
Cleve.

Gyrosigma acuminatum (Kütz.) Rabh.; *G. acuminatum* v.
gallica Grun.; *G. attenuatum* (Kütz.) Rabh.

Caloneis silicula (Ebr.) Cleve; *C. silicula* v. *truncatula* Grun.

Neidium affine v. *amphirhynchus* (Ebr.) Cleve; *N. iridis*
(Ebr.) Cleve; *N. iridis* v. *vernalis* Reichelt.

Stauroneis acuta W. Smith; *S. phoenicentron* Ebr.

Anomoeoneis sphaerophora (Kütz.) Pfitzer; *A. sphaerophora*
v. *polygramma* (Ebr.) O. Müll.

Navicula anglica Ralfs; *N. cuspidata* Kütz.; *N. cuspidata* v.
ambigua (Ebr.) Cleve; *N. dicephala* (Ebr.) W. Smith; *N. gasturum*
(Ebr.); *N. gracilis* Ebr.; *N. hungarica* Grun.; *N. hungarica*
v. *capitata* (Ebr.) Cleve; *N. lanceolata* (Ag.) Kütz.; *N. minima*
Grun; *N. minuscula* Grun.; *N. oblonga* Kütz.; *N. pupula*
Kütz.; *N. radiosa* Kütz.; *N. tridentula* Krasske.

Pinnularia appendiculata (Ag.) Cleve; *P. fasciata* Lagersted;
P. gibba Ebr.; *P. major* Kütz.; *P. major* v. *paludosa* Meistert;
P. microstauron (Ebr.) Cleve;

P. microstauron v. *Brébissonii* (Kütz.) Hust.; *P. molaris* Grun.;
P. viridis (Nitzs.) Ebr.

Amphora ovalis Kütz.; *A. ovalis* v. *libyca* (Ebr.) Cleve.

A. ovalis v. *pediculus* Kütz.; *A. veneta* Kütz.

Cymbella aequalis W. Smith; *C. affinis* Kütz.; *C. aspera* (Ebr.)
Cleve; *C. cistula* (Hempr.) Grun.; *C. cymbiformis* (Ag. Kütz.)
V. Heurek. *C. Ehrenbergii* Kütz.; *C. ventricosa* Kütz.

Gomphonema acuminatum Ebr; *G. acuminatum* v. *Brebissonii*
(Kütz.) Cleve; *G. acuminatum* v. *coronata* (Ebr.) W. Smith;

G. angustatum (Kütz.) Rabh.; *G. angustatum* v. *producta* Grun.;
G. constrictum Ebr.; *G. constrictum* v. *capitata* (Ebr.) Cleve.

Epithemia sorex Kütz.; *E. turgida* (Ebr.) Kütz.; *E. turgida*
v. *granulata* (Ebr.) Grun.; *E. zebra* (Ebr.) Kütz.; *E. zebra* v.
porcellus (Kütz.) Grun.; *E. zebra* v. *saxonica* (Kütz.) Grun.

Rhopalodia gibba (Ebr.) O. Müll.; *R. gibba* v. *ventricosa*
(Ebr.) Grun.

Hantzschia amphioxys (Ebr.) Grun.; *H. amphioxys* v. *capitata*
O. M.; *H. amphioxys* v. *vivax* (Hantzsch.) Grun.

Nitzschia amphibia Grun.; *N. frustulum* Kütz.; *N. hungarica*
Grun.

Cymatopleura solea (Brél.) W. Smith.

Surirella biseriata Brébiss.; *S. elegans* Ebr.; *S. ovata* Kütz.;
S. ovata v. *pinnata*; *S. robusta* Ebr.; *S. turgida* W. Smith.;

Campylodiscus echeneis Ebr.

Общее количество форм диатомовых, отмеченных при анализе достигает 114. Из них пресноводных 55% и пресноводно-солонowodных 45%, планктонных 4%, планктонных литорали 24%, форм обрастания 31% и донных 41%. Систематический список позволяет говорить об озере Ильмене, как о пресноводном мелком водоеме в прошлом. Слабое развитие, а иногда почти полное отсутствие представителей родов *Pinnularia* и в особенности *Eupotia* (кальциефобов) указывает на богатство водоема солями кальция, что подтверждается и присутствием в основании разрезов известковистых сапропелитов. Развитие *Pinnularia microstaion*, особенно в верхних частях залежи, говорит об обмелении водоема, его заболачивании и превращении в торфяное болото, на что указывает также присутствие древесины ольхи, тростника и остатков другой высшей флоры. Приложенная диаграмма (рис. 2), иллюстрирующая послойное изменение количества доминирующих форм диатомовых, позволяет выделить две стадии в развитии водоема. 1) Отложения известковистых сапропелитов, характерных для открытого, хорошо аэрируемого водоема, в котором создавались благоприятные условия для развития рыб, моллюсков и т. п. (остатки в отложениях позвонков рыб, раковин моллюсков). Малая встречаемость диатомовых в этих горизонтах может быть объяснена двойко—неблагоприятными условиями для развития этой группы водорослей или плохой их сохранностью.

2) Отложения глинистого сапропелита—стадия, соответствующая зарастанию и еще большему обмелению водоема, наиболее благоприятная для развития диатомовых как по разнообразию форм, так и по их количеству. В самой верхней части глинистого сапропелита замечается

обогащение тонко-зернистым карбонатом, очевидно, бактериального происхождения; это указывает на создание

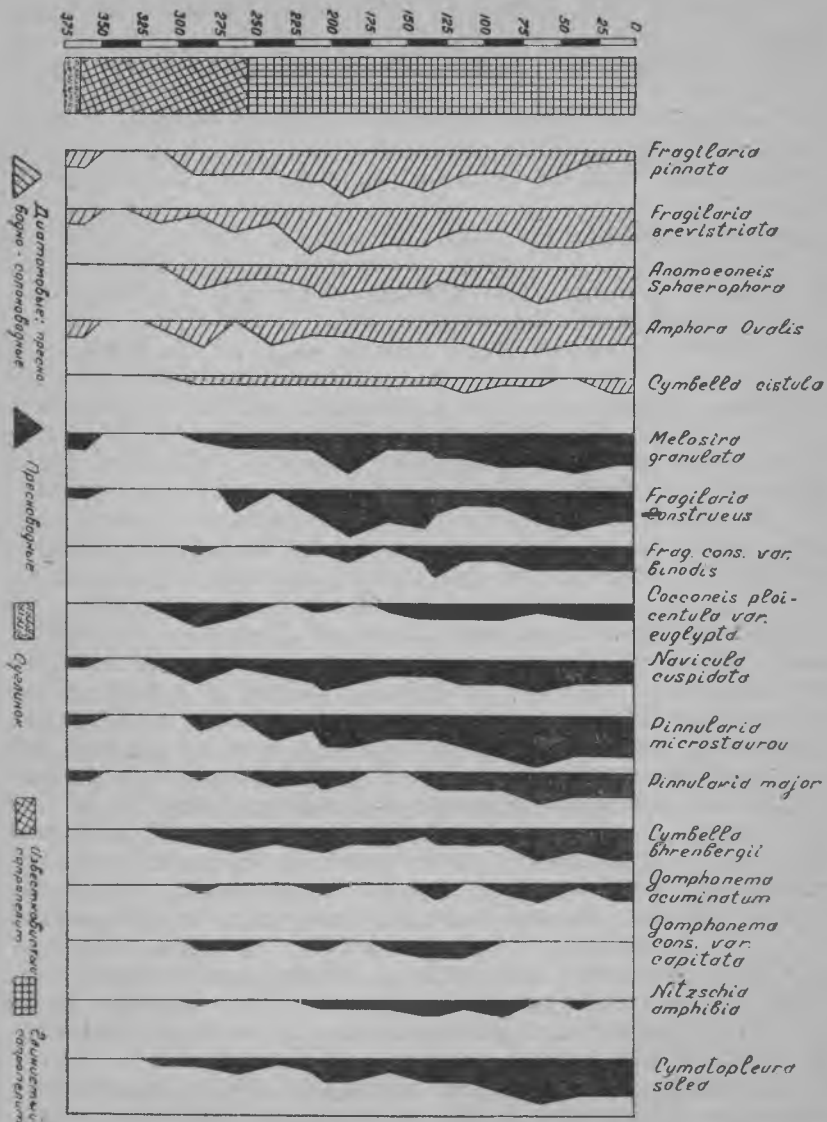


Рис. 2.

анаэробной среды, в которой протекали бактериальные процессы с отложением карбоната кальция.

Первая стадия соответствует (ивово-сосново-березовой фазе в развитии лесов,—времени первого заселения древесной растительностью после отступления ледника.

Вторая соответствующая фазе широколиственных лесов, связана с временем потепления климата, превращением озера в болото и с развитием ольховых болотистых лесов вокруг.

Бековские болота в Пензенской области

В 5 км. к западу от с. Бекова имеются торфяные болота Моховое 1 (150 га.) и Моховое 2 (74 га), разделенные одно от другого повышением в 250—300 м. ширины. Болота расположены в притеррасье поймы р. Хопра и со стороны русла отграничены песчаной грядой, вследствие чего получается замкнутая котловина, затрудняющая сток внешних вод.

В засушливые годы болота пересыхают, горизонт грунтовых вод стоит довольно низко, так, по данным ОблЗО, в сухом 1933 году—на глубине 0,8—1 м. Во влажные годы вода не высыхает и стоит все лето, достигая глубины 0,3—0,5 м. Поверхность болот почти плоская с небольшим повышением к их краям. Песчаное или глинисто-песчаное дно этих торфяников довольно ровное, с плавными скачками от краев к середине. Болота вытянуты в меридиональном направлении. Современный растительный покров нарушен и представляет ассоциации низинного типа,—осоки с ивами.

По строению залежи эти болота относятся к низинному типу, сложены в основном низинными видами торфа: осоково-топяным, тростниково-топяным, гипново-топяным, терес — торф, сфагново-топяным, сфагново-переходным и древесными. На табл. № 1 приводится один из послойных анализов торфа.

В средней части болота Мохового 1 имеется полоса 200×15 м. густого высокого тростника. Это — остаток озера, которое существовало на протяжении некоего периода торфообразования, где отложены известковистые и глинистые сапропелиты мощностью до 3 м. Приводимая пыльцевая диаграмма (рис. 3) относится к этой части болота. В ней много общего с диаграммами Ивановских и Балашовских болот, а именно: 1) абсолютное преобладание березы, 2) большой процент ивы падает на нижние горизонты и наличие трех максимумов ее, 3) сосна—в достаточном количестве, 4) небольшой процент орешника и ели, 5) ольха появляется с нижних горизонтов, дает непрерыв-

Глубина в см	Вид торфа	Степень разложен.	Кора			Травян. остатки	Eriophorum sp.	C. lasiocarpa	C. rostrata	C. stricta	Menyanthes	Phragmites	Equisetum	Drepanocladus	Meesea	Sph. subbicol.	Sph. teres	S. subsecund .	Sph. sp.	Zannichellia	Chara	
			Betula	Alnus	Salix																	
0—25	Осоково-топяной	60																				
25—50	"	50	5	+	5	15	15	40	10													
50—75	"					10	25	15	30													
75—100	"	30					35	45	15													
100—125	"	40					25	35	5													
125—150	"	35					15	25	5													
150—175	Subsecundum	25	+			5	15	25	5													
175—200	Осоково-топян.	30			5		10	40	5	5												
200—225	Осоково-топян. с teres . .	35		5			5	10														
225—250	Teres	35					10	15	5													
250—275	Осоково-топян. с teres . .	35					5	15	5													
275—300	Песок		5																			

ную кривую с тремя более или менее выраженными выступами, 6) широколиственные породы появляются с нижних горизонтов, достигают 35%, образуя три максимума, 7) споры папоротника дают кривые, выступы которых совпадают с максимумами ольхи и дуба, причем наибольший процент падает на нижний максимум дуба и ольхи.

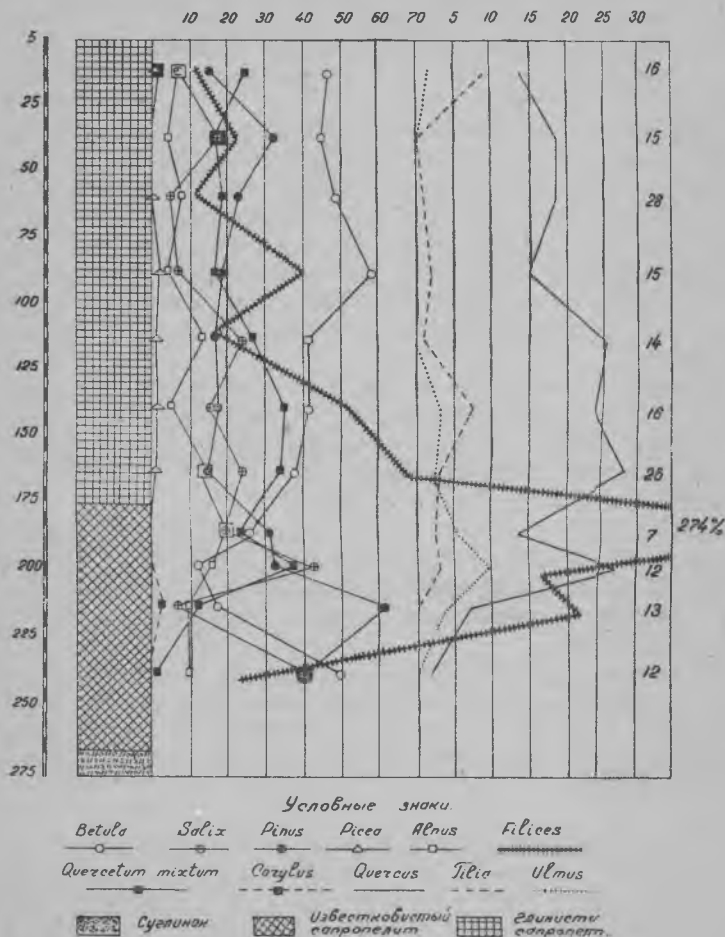


Рис. 3.

На основании остатков растений, отмеченных при анализе пыльцы, можно судить до некоторой степени о характере водоема. Присутствие высшей водной флоры, как *Potamogeton*, *Ceratophyllum*, *Scirpus*, *Menyanthes*, *Nuphar*, *Phragmites* и др. указывает на мелководность водоема.

Развитие колониальных форм *Pediastrum* почти во всех пробах свидетельствует об эвтрофном типе водоема.

Нахождение в нижних горизонтах остатков ольхи (древесины, коры, листьев), *Drepanocladus*, папоротника говорит за большое развитие вокруг данного водоема зарослей с папоротником. С поднятием уровня воды эти места заливались, и вода оставляла соответствующие отложения. Понижения уровня приводило к зарастанию и заторфовыванию водоема, — ольха, папоротник и ива имели возможность развиваться по мере зарастания водоема на его месте.

Для характеристики отложений торфа болота Моховое 1 сделано несколько пыльцевых диаграмм, которые сходны с описанной. Отметим встречаемость спор сфагнома, которые вычислялись, как и споры папоротника, сверх 100%. Наблюдается совпадение спор сфагнома с отложением торфа богатыми остатками сфагнов. Причем первый максимум (80%) на глубине 200—250 см соответствует *Sphagnum teres*, а второй (270%) на глубине 150—175 см. — *Sph. subbicolor*.

Большое количество спор сфагнома служит указанием на то, что в прошлом были более благоприятные условия для их развития. Большое количество спор сфагнома, папоротника — местное явление.

Небольшое количество травянистой пыльцы (отмечены главным образом из сем. *Chenopodiaceae* и *Caryophyllaceae*) говорит об облесенности местности, расположенной вокруг болота. Отсутствие ясно выраженной ивово-сосново-березовой фазы указывает на более молодой возраст данных отложений.

Сходство в ходе кривых древесных пород и в смене лесов в Лопатинском, Балашовском и Бековском районах говорит о сходстве палеоэкологических и палеоклиматических условий, имевших место в послеледниковое время в данных районах.

Погребенный торфяник у г. Пензы

Торфяник находится к востоку от г. Пензы в обрыве берега Долгого (приток р. Суры) и описан впервые Доктуровским В. С. (1925 г.), который дает послынную характеристику залежи, данные ботанического анализа, список диатомовых. Находки в торфе зрелого семени телореза и плодов роголистника (*Ceratophyllum tanaiticum*) говорят, по мнению Доктуровского, о более теплом климате данного района в прошлом, что способствовало распростра-

нению роголистника в более северные местообитания. Совместное нахождение роголистника и *Melospiza islandica*— водоросли северных вод, позволяют Доктуровскому высказаться за то, что здесь происходило столкновение южных форм с северными и „скорее склониться к победе северных форм (наступление тундры на лес и леса на степь) над южными“. Возраст торфяника, по его мнению, „моложе времени стоянки человека каменного века, находящегося сравнительно близко от описанного торфяника“.

В 1941 году на этом торфянике мною были взяты пробы. Следует отметить, что данный торфяник быстро размывается; это нашло отражение в том, что глубины взятых мною разрезов меньше, чем глубины, отмеченные Доктуровским. Всего описано три разреза, в работе же помещен лишь один. В настоящей работе придятся данные пылецевого анализа, отсутствующие у Доктуровского.

В строении залежи в месте взятия проб наблюдается следующая последовательность отложения: (та. 2)

Таблица 2

№№ проб	Глубина в см	Название отложений
1	1—8	Почвенный слой
2	8—15	Иловато-торфянистый слой, ниже римешан песок
3	15—22	Иловато-торфянистый слой
4	22—30	Прослойка серого песка
5	30—36	Торфянистый слой с примесью ил
6	36—45	Сходно с предыдущей, но имеет больше растительных остатков; отмечены угльки
7	45—50	Светлый песок
8	50—55	Торфянистый слой
9	55—65	Торфянисто-иловатый слой, ясно обнаруживаются древесные остатки
10	65—68	Песок
11	68—78	Иловато-торфянистый, слоистый с древесными остатками и полосками синеватого цвета (вивианит?)
12	78—88	Сходный с предыдущей, но древесных остатков больше
13	88—90	Желтый песок
14	90—97	Иловато-торфянистый слой
15	97—100	Серый песок, ниже галька
16	100—115	Илистый слой
17	115 и ниже	Серо-зеленоватый суглинок

Почти в основании торфяника имеется прослойка, состоящая целиком из шишек сосны. Таким образом здесь имеется повторение цикла следующего характера: илистый слой — иловато-торфянистый (или торфянистый) — песок. Эта цикличность, вероятно, должна быть связана с блужданием русла реки или с колебаниями уровня водоема.

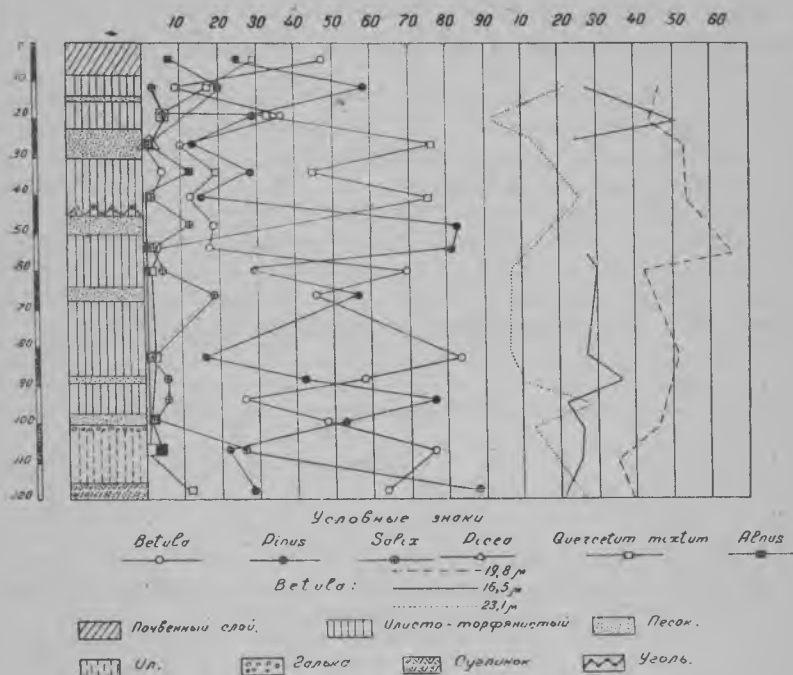


Рис. 4.

Пыльцевая диаграмма (Рис. 4) и таблица 3 позволяют выделить в развитии лесов две фазы: ивово-сосново-березовую и широколиственных пород, характерные для пыльцевых диаграмм Юго-Востока (Чигуряева, 1941). В ходе кривых отдельных пород следует отметить некоторые особенности.

I. В чередовании выступов березы и сосны, особенно в ивово-сосново-березовую фазу, наблюдается большое участие сосны, что указывает на более широкое распространение сосновых боров раньше в связи с наличием песчаных почв в данной местности. Былое распространение сосновых лесов подтверждается находками слоя шишек сосны в основании данного торфяника, а также данными работы Спрыгиной Н. И. (1923 г.): 1) наличие темно-серых

боровых почв, 2) находки углей и обугленных кусочков древесины сосны в верхних слоях почвы, 3) остатки соснового леса.

Таблица 4

Подсчет пылицы форм березы в процентах

Глубина в см	Размер пылицы в микронах						
	16,5	18,5	19,8	20,4	23,1	24,7	26,4
1—8	—	—	—	—	—	—	—
8—15	27	—	46	—	23	4	—
15—22	53	—	45	—	2	—	—
22—30	24	5	54	4	13	—	—
30—36	—	—	—	—	—	—	—
36—45	—	8	55	—	26	11	—
45—50	—	—	—	—	—	—	—
50—55	28	—	68	4	—	—	—
55—65	31	14	43	4	8	—	—
65—68	—	—	—	—	—	—	—
68—78	—	—	—	—	—	—	—
78—88	28	3	52	9	8	—	—
88—90	38	3	40	8	11	—	—
90—97	23	7	30	5	30	5	—
97—100	27	7	47	4	14	1	—
100—115	27	4	36	10	20	2	1
115—	22	2	40	4	28	2	2

II. Большое развитие ольхи (до 75%) в фазу широколиственных лесов, помимо общей связи с потеплением климата, указывает на местное явление: развитие ольхи на самом болоте и в непосредственном окружении.

III. Пыльца березы неоднородна; преобладают размеры: 16,5, 19,8, 23,1 (табл. 4). Возможно, это соответствует трем различным видам. Ход кривых этих форм березы дается в пыльцевой диаграмме справа (рис. 4).

IV. Пыльца травянистых растений (табл. 3) отмечается в небольшом количестве; в нижних горизонтах встречается пыльца водных растений типа рдестовых.

В указанной работе Доктуровского приводится пыльцевая диаграмма для Заповедного торфяника, находящегося в этом районе. Если сравнить последнюю с диаграммой Погребенного торфяника, то можно отметить некоторые различия. В Заповедном торфянике отсутствует ивово-сосново-березовая фаза и выражена только фаза широколиственных пород; причем ольха здесь принимает меньше участия, чем в Погребенном торфянике (местное явление). В Заповедном торфянике преобладает береза, в Погребен-

Абсолютное количество

Глубина в см	Д р е в е с н а я							
	Ель	Сосна	Бере- за	Ольха	Дуб	Липа	Вяз	Смеш. дуб. лес
1— 8	—	4	8	5	1	—	—	1
8—15	—	1070	143	312	297	41	—	338
15—22	—	183	216	198	3	14	3	20
22—30	2	217	171	1283	5	16	—	21
30—36	—	48	34	77	17	13	—	26
36—45	—	190	164	978	2	1	—	3
45—50	—	67	15	—	—	—	—	—
50—55	—	321	64	9	4	1	—	5
55—65	—	48	113	1	1	—	—	1
65—68	—	55	44	—	—	—	—	—
68—78	—	—	—	—	—	—	—	—
78—88	—	48	275	5	2	—	—	2
88—90	—	92	127	1	3	—	—	3
90—97	—	315	105	—	—	1	—	1
97—100	—	695	603	4	5	3	—	8
110—115	—	69	233	3	6	2	—	8
115—	—	76	172	29	—	—	—	—

Т р а в я н и с т а я										
Ореш- ник	Ива	Всего без ивы и ореш.	Лебе- дов.	Гвоз- дич.	Зон- тич- ные	Слож- но цветн.	Рде- сто- вые	Па- порот- ник	Не- опре- дел.	Всего
—	1	17	—	—	—	—	—	—	—	—
2	23	1853	2	26	2	18	8	114	55	225
—	25	617	2	6	3	6	4	12	52	83
2	8	1694	6	3	—	3	—	10	5	27
—	7	179	—	1	—	—	—	—	14	15
—	24	1356	2	6	6	3	—	2	14	33
—	10	82	—	—	—	—	—	—	—	—
—	6	399	15	—	—	—	—	1	9	25
—	6	163	—	—	—	—	—	5	15	20
—	19	99	—	—	—	—	5	—	—	5
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	4	330	—	—	—	—	—	—	5	5
—	9	223	1	—	1	—	1	5	5	13
—	17	421	1	—	—	—	—	7	4	12
—	21	1309	6	10	6	4	11	13	39	89
—	77	313	38	15	25	12	60	9	101	260
—	239	277	159	106	31	33	241	3	74	646

ном—сосна (явление местное—песчаные почвы). Заповедный торфяник Доктуровский датирует суббореальным периодом, Погребенный же считает моложе его. Не имея достаточных данных для точной датировки торфяника, можно, на основании выраженной ивово-сосново березовой фазы в Погребенном торфянике, считать его более древним, чем Заповедный торфяник, в котором эта фаза отсутствует.

Небольшое количество пыльцы травянистых растений позволяет высказаться за облесенность этой местности в период образования данного отложения. Правда, в самых нижних горизонтах пыльцы травянистых больше, чем в остальных, — по всей вероятности, в этот период облесенность была меньшей, чем в последующие, но все же говорить здесь о продвижении леса на степь, как высказывается Доктуровский, пока нет оснований.

Следует отметить, что смена древесных пород в данном районе подтверждает характерную картину для Юго-Востока, установленную нами на Ивановских торфяниках, именно: ивово-березово-сосновая фаза сменяется широколиственной, а в последней на первом месте стоят дуб и ольха.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. ДОКТУРОВСКИЙ В. С. О торфяниках Пензенской губ. (Из материалов по изучению заповедных участков). Труды к изучению заповедников, вып. III, 1925.
2. СПРЫГИНА Н. И. Стоянка первобытного человека в долине р. Суры близ г. Пензы. Труды Пензенского общества любителей естествознания, вып. V, 1923.
3. ЧИГУРЯЕВА А. А. Ивановские торфяники. Ученые Записки СГУ, серия биологическая, том XV, вып. VII, 1941.

ВИТАМИН „С“ В НЕКОТОРЫХ ВИДАХ САРАТОВСКОЙ ФЛОРЫ

Проф. А. Д. ФУРСАЕВ и доц. М. П. ПЕРЕКАЛЬСКАЯ

В 1942 году нами было предпринято изучение Саратовской флоры на содержание в ней витамина С. Растения брались с расчетом охвата обычных, встречающихся в массовом количестве, представителей леса, степи, дуга и населенных пунктов. К сожалению, намечавшийся объем работы пришлось значительно сократить и работу прекратить, не выполнив всего плана. Изучением охвачено 45 видов. Крайне недостаточные литературные сведения по характеристике содержания ватамина С, особенно в дикой флоре, позволяют считать наши материалы представляющими ценность.

Определение аскорбиновой кислоты проводилось методом Девятнина и Дорошенко (1936) с некоторыми изменениями, предложенными одним из авторов настоящей работы (Перекальская, 1941). Аскорбиновая кислота, из-за отсутствия возможности использовать сероводород, определялась лишь в восстановленной форме. Анализы произведены в лаборатории кафедры биохимии Саратовского Медицинского Института (Зав. каф. проф. Н. Н. Ивановский).

В табл. 1 (стр. 119) приводятся данные о количестве аскорбиновой кислоты по изученным нами видам на сырой вес растений.

Как видно из приведенной таблицы, полученные нами величины содержания аскорбиновой кислоты в изученной флоре в основном соответствуют имеющимся данным в литературе (Андрейчук, 1942а; 1942б; Ворошилов, 1941; Стрельченко, 1940; Букин, 1941 и др.). Наблюдаемые у некоторых видов отклонения, помимо могущих иметь значение факторов географических, климатических, стадий вегетации, условий местообитания и др., остающихся до сих пор еще крайне слабо изученными, объясняются еще в некоторых случаях и тем, что во многих видах аскорбиновая кислота находится в обратимо-окисленной форме, не учтенной нами. Крапива, напр., по Ворошилову, содержит лишь

3% в восстановленной форме от общего содержания 150—170 мг% аскорбиновой кислоты. В других случаях определение затруднялось наличием антоциана (мятлик живородящий) или слизи (липа, просвирник) в растении. Наибольшее количество аскорбиновой кислоты находится в листовой пластинке и значительно меньше в черешках и стеблях, что согласуется с указаниями в литературе.

Следует подчеркнуть весьма большое количество аскорбиновой кислоты в касатике, крушине. Их массовость в составе растительного покрова степей (касатик) и лесов (крушина) требует тщательного изучения их с токсикологической стороны, чтобы при наличии положительных показателей начать их использование для получения концентратов.

Большое количество аскорбиновой кислоты во многих видах—представителях декоративной (клен канадский, осокорь, смородина золотистая, белая акация) и сорной флоры населенных пунктов (марь, щирица, просвирник и др.) позволяет при недостатке в пище витамина С восполнить недостаток использованием объектов, находящихся под рукой с весны до глубокой осени. Проведенные нами опыты по засолке мари, щирицы, лебеды, люцерны и др. показали, что при засолке получается вполне удовлетворительный продукт, за исключением лебеды татарской, при засолке начинающей дурно пахнуть и приобретающей в раннем возрасте деревянистость стебля.

В процессе изучения пришлось столкнуться с весьма важным обстоятельством: констатирована большая потеря аскорбиновой кислоты при стоянии растения в воде. Оказалось, что стояние растения в воде в течение суток понижает наличие аскорбиновой кислоты в несколько раз (см. табл. № 2 на стр. 121).

Таблица 1

Наименование растений	Дата анализа	Количество аскорбиновой кислоты в мг%			Стадия вегетации	Примечание
		Листовые пластинки	Черешки	Стебли		
<i>Jris pumila</i> L.	2/VI	799,5	—	—	Плодоношение	
Касатик низкий						
<i>Rhamnus cathartica</i> L. . . .	22/VI	486,6	—	—	Начало плодоношения	
Крушина слабительная						
<i>Ribes aureum</i> Pursh.	20/V	192,8	—	204,3	Конец цветения	
Смородина золотистая						
<i>Populus nigra</i> L.	17/VI	189,6	—	—	Вегетация	
Осокарь						
<i>Evonymus verrucosus</i> Scop	22/VI	171,5	—	—	"	
Бересклет бородавчатый						
<i>Pastinaca graveolens</i> MB.	2/VI	155,5	—	23,3	"	
Пастернак						
<i>Acer negundo</i> L.	5/VI	150,5	45,3	—	"	В тени кроны; плоды незрелые 25,5 мг%; освещены
Клен американский						
" "	19/V	94,2	36,9	—	"	
<i>Robinia pseudacacia</i> L.	1/VII	137,4	—	—	"	
Акация белая						
<i>Chenopodium album</i> L. . . .	11/VI	121,9	—	6,5	"	
Марь белая						
<i>Amarantus retroflexus</i> L.	17/VI	98,5	—	—	"	
Щирица						
<i>Melilotus albus</i> Desr. . . .	2/VII	97,5	—	23,2	"	
Донник белый						
<i>Acer tataricum</i> L.	29/V	94,2	—	36,9	"	
Неклен.						
<i>Polygonatum officinale</i> . . .	25/V	92,5	—	29,9	"	
Купена						
<i>Amarantus lividus</i> L. . . .	20/VI	89,9	—	25,3	"	
Щирица						
<i>Medicago sativa</i> L.	28/V	86,6	—	21,2	"	
Люцерна посевная						
<i>Polygonum aviculare</i> L. . . .	11/VI	83,7	—	—	"	
Спорыш						
<i>Malva pusilla</i> With.	11/VI	77,1	—	13,1	"	
Просвирник						
<i>Atriplex tatarica</i> L.	11/VI	72,6	—	6,2	"	
Лебеда татарская						
<i>Lathyrus pratensis</i> L. . . .	25/V	70,9	—	4,6	Вегетация	
Чина луговая						

Наименование растений	Дата анализа	Количество аскорбиновой кислоты в мг%			Стадия вегетации	Примечание
		Листовые пластинки	Черешки	Стебли		
<i>Agropyrum cristatum</i> auct. Аржанец, пырей гребенчатый	5/VI	67,6	—	13,3	Колошение	
<i>Carex praecox</i> Schreb.	1/VI	65,0	—	—	Плодонош.	
<i>Festuca sulcata</i> Hack.	1/VI	49,0	—	—	Цветение	
Типчак						
<i>Agropyrum repens</i> (L.)P.B. Пырей ползучий	17/VI	47,9	—	—	"	Вместе со стеблем
<i>Coronilla varia</i> L.	18/V	47,1	—	5,1	Вегетация	
Вязель						
<i>Saragana arborescens</i> Lam Акация желтая	11/VII	46,5	14,8	—	Цветение	
<i>Quercus robur</i> L.	19/V	46,0	—	—	Вегетация	
Дуб						
<i>Eremopyrum orientale</i> (L) Явб. Пырей восточный	4/VI	43,8	—	—	Плодонош.	
<i>Trifolium pratense</i> L.	20/VI	37,7	—	12,2	Цветение	Вся надземная масса
Клевер луговой						
<i>Ulmus laevis</i> Pall.	19/V	31,6	—	—	Вегетация	
Вяз						
<i>Koeleria gracilis</i> Pers.	4/VI	30,6	—	—	Плодонош.	
Тонконог						
<i>Filipendula hexapetala</i> Gilib. Таволога	22/VI	30,4	—	—	Вегетация	
<i>Tilia platyphylla</i> Scop.	19/V	22,9	—	—	"	
Липа						
<i>Fraginus excelsior</i> L.	11/VII	17,9	8,2	—	Плодонош.	
Ясень						
<i>Poa bulbosa</i> L. var. <i>vivipara</i> Koei.	4/VI	13,3	—	—	"	Вся надземная масса
Мятлик живородящий						
<i>Bromus squarrosus</i> L.	20/VI	12,4	—	—	"	
Костер распростертый						
<i>Bromus inermis</i> Leyss.	11/VI	11,6	—	14,0	Колошение	
Костер безостый						
<i>Pionis tuberosa</i>	22/VI	10,1	—	—	Вегетация	
Зопник						
<i>Artemisia maritima</i> L.	2/VI	9,5	—	—	"	
Полынь морская						
<i>Xanthium strumarium</i> L.	17/VI	17,6	—	—	"	
Дурнишник						
<i>Urtica dioica</i> L.	28/V	7,1	—	4,3	"	
Крапива						
<i>Urtica dioica</i> L.	18/V	3,7	—	4,0	"	
Крапива						

Наименование растений	Дата анализа	Количество аскорбиновой кислоты в мг %			Стадия вегетации	Примечание
		Листовые пластинки	Черешки	Стебли		
<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh. Сочевичник весенний	18/V	6,2	—	4,0	Цветен:	
<i>Cichorium inthibus</i> L. Цикорий	19/V	6,1	5,6	—	Вегетация	
<i>Salix acutifolia</i> Wild. Шелюга	20/V	5,4	—	—	"	
<i>Taraxacum officinale</i> Wig. Одуванчик	21/V	5,8	3,7	—	Начал плодо:	
<i>Taraxacum officinale</i> Wig. Одуванчик	19/V	5,6	4,8	—	"	
<i>Stellaria holostea</i> L. Звездчатка	25/V	5,6	—	—	Плодс ношене:	

Таблица 2

Наименование растений	Содержание аскорбиновой кислоты в мг % в листьях	
	В свежем материале	После суточного стояния в воде
<i>Populus nigra</i> L. Осокорь	189,6	55,7
<i>Amarantus retroflexus</i> L. Щирца	98,5	41,7
<i>Agropyrum repens</i> (L.) P.B. Пырей ползучий	47,8	19,5
<i>Xanthium strumarium</i> L. Дурнишник	7,6	6,3

ЛИТЕРАТУРА

1. АНДРЕЙЧУК М. В. Противоцинготные витаминоносители весенней флоры Карсакапайского и Улутаурского районов. Труды Казахского Инст. эпидемиологии и микробиологии им. Каз. ЦИК. Вып. 2. 1942.
 2. АНДРЕЙЧУК М. В. Витамин С некоторых представителей дикорастущей флоры окрестностей гор. Алма-Ата. Там же. 1942.
 3. БУКИН В. Н. Витамины. Пищепромиздат. М. Л. 1941.
 4. ГРЯЗНОВ Н. И. и ГОРБУНОВА З. В. С—витамин в дикорастущих травах. Вопросы питания. 1.5.1932.
 5. ДЕВЯТНИН В. и ДОРОШЕНКО В. Химический метод определения витамина С в растит льных объектах. Вопросы питания V.5.1936.
 6. ИОСИКОВА В. Инструктивные указания к определению аскорбиновой кислоты в различных объектах (по методу Десятнина и Иосиковой). Лабораторная практика № 8 1939.
 7. СТРЕЛЬЧЕНКО А. Н. Содержание витамина С в некоторых растениях, произрастающих в окрестностях гор. Ростова. Научно-исслед. инст. питания. Ростведиздат. Ростов. 1940.
 8. ПЕРЕКАЛЬСКАЯ М. П. Синтез витамина С чайным грибом. Рукопись. ДИССЕРТАЦИЯ. 1941 г.
-

ХАРАКТЕР РАСТИТЕЛЬНОСТИ ДОЛИНЫ Р. УРАЛА ОТ УРАЛЬСКА ДО КАСПИЯ

Проф. А. Д. ФУРСАЕВ, асс. Н. Я. ХВАЛИНА

В летний сезон 1938 года нам удалось провести некоторую работу по изучению растительности долины реки Урала. Достаточно подробно с конца мая до середины июля был изучен участок, расположенный у села Балаган, километров 40 ниже г. Уральска. Помимо того, в конце июля и начале августа были совершены экскурсии в пойму у Уральска, Лбищенска, Калмыкова, Гребенщикова и в приморской части ниже Гурьева. Эти экскурсии были кратковременны и имели в виду составление общего представления о растительности разных отрезков течения Урала. Кроме авторов настоящей статьи, в работе принимали участие студенты-ботаники Саратовского Университета: Семенова Н. В., Семикина М. И. и в экскурсии вниз по Уралу—Волынкин А. А., Кениг Г. Ф., Солянов А., Хохлов С. С.

Несмотря на большое количество исследований, проведенных в прежние годы в интересующем нас районе, начиная со времен академиков-путешественников XVIII в., растительность долины р. Урала почти не затронута изучением. Наиболее заметные из работ следует указать. Паллас, проехавший в 1769 году от Уральска до Гурьева и обратно, приводит лишь некоторые обычные для этих мест виды в количестве около 60. Карелин (1866, 1883) приводит некоторые флористические сведения по Уралу и весьма краткую общую характеристику растительности дельты. Савич (1885), касаясь долины р. Урала, сообщает, что „по берегам Урала реденькие лески и отдельные деревья идут до Калмыкова, за которым они постепенно исчезают, остаются только кустарниковые ивы, которые ближе к устью заменяются камышом“. В последние годы опубликованы некоторые ботанические работы по долине р. Урала у Уральска (Колмаков, 1935 и другие), дельты (Пояркова и Коровник, 1931). Нам известна фрагментарно работа А. С. Барабанщикова для дельты, остающаяся до настоящего времени не опубликованной. Мы не указываем

лишь на некоторые работы главным образом лесников, попутно касающиеся растительности долины Урала. Растительность долины Урала интересующего нас течения затрагивается в общих работах по районированию растительности Уральской области (Ларин, 1924).

Перечисленными работами почти исчерпываются сведения о растительном покрове интересующего нас течения Урала. Эти сведения недостаточны для составления более или менее ясного представления о характере растительности Урала, чем и объясняется отсутствие какой-либо характеристики низовьев Урала в обзорной статье Шенникова (1938), посвященной поемной растительности.

Физико-географические условия

Охваченный изучением отрезок реки Урала протекает в меридиональном направлении около 780 кил. через глинисто-песчаные отложения Каспия. Эти отложения залегают более или менее ровно с едва заметным падением к Каспию. Террасы, идущие вдоль реки, выражены местами ясно; надпойменная терраса очень часто представлена узкой, метров в 200—300 шириной, площадкой, тянущейся вдоль поймы. Сама пойма и русло реки незначительно врезаны в равнинную площадь Прикаспийской низменности.

Отсутствие плотных отложений у ложа реки и небольшое понижение русла по сравнению с окружающими местами при наличии достаточно быстрого течения обуславливает большую извилистость русла Урала, значительно уменьшающуюся по мере приближения к устью. Различна и скорость течения Урала, оно замедляется к устью. Свидетельством понижения скорости течения реки в известной степени может быть изменение величины частиц аллювия. У Уральска по отмелям реки характерно наличие хорошо окатанного галечника, к югу исчезающего совершенно. Общее впечатление заставляет утверждать, что размеры частиц песка уменьшаются по мере продвижения к Каспию. Скорость течения реки падает по мере приближения к устью неравномерно: до Калмыкова течение значительно быстрее, чем ниже, что стоит в связи с изменением рельефа,—от Калмыкова Урал проходит по Прикаспийской низменности, имеющей отрицательные высотные показатели, тогда как у Калмыкова и особенно у Уральска еще сказывается близость отрогов Общего Сырта, местами превышающих 200 метров при общей высоте ниже г. Уральска 25—30 метров.

Изменение скорости течения реки приводит к наличию различия геоморфологии долины Урала. Выше Калмыкова последняя оказывается сильно изрезанной многочисленными

старицами, сохраняющими подчас воду в течение всего года. Рельеф поймы этого отрезка беспокойный; грядистость и волнистость резко выражены и вследствие частого изменения русла реки они не идут, как правило, параллельно существующему руслу, а располагаются к нему иногда в поперечном направлении. Ниже Калмыкова долина Урала становится более спокойной, стариц и озер соответствующего характера меньше.

Питание Урала идет в основном за счет вод, получаемых с Уральских гор. В пределах изучаемого отрезка притоков очень мало, лишь у Уральска впадает правый приток Чаган с Деркулом, несколько ниже Барбастау с левой стороны и у Лбищенска также с левой стороны—Солянка. Последние два притока дают воду лишь в весеннее время, по Солянке в многоводные годы сливается вода в Урал из озера Черкал. Оврагов, впадающих в Урал, мало, так что зимние осадки на всем изучаемом протяжении реки остаются на внедолинных площадях. Для характеристики климата приводятся на основании многолетних данных (Тихомиров, Рязанцева, 1939) для конечных пунктов—Уральск и Гурьев кривые температуры и осадков (рис. 1).

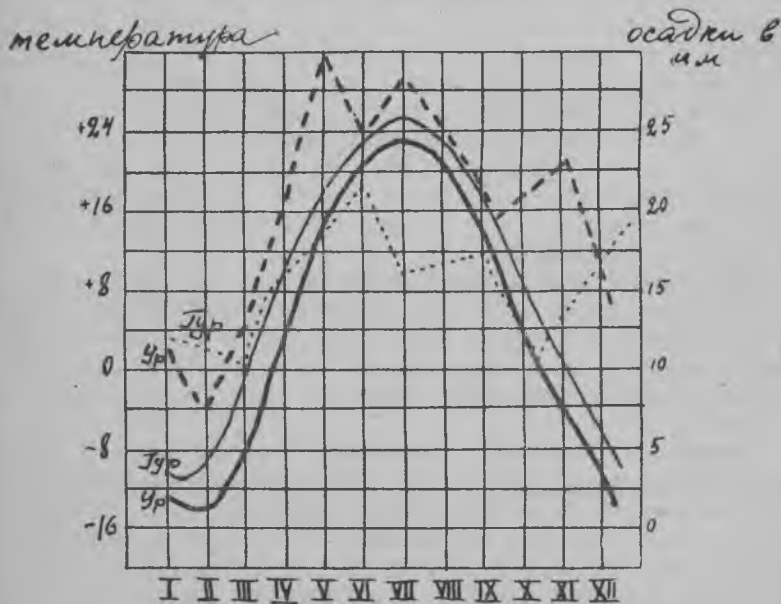


Рис. 1. Сплошная линия—температура, пунктир—осадки.

Из них следует, что температура Гурьева в течение всего года выше Уральска на 2—3 градуса, а средняя годо-

вая температура—на 3,6°. Осадков в Гурьеве за год выпадает на 60 мм меньше, чем в Уральске, месячные же нормы понижаются в летние и осенние месяцы, оказываясь в течение почти всего года меньшими для всех месяцев, кроме зимы. Иными словами, низовья Урала являются более ксерофильными, чем район Уральска.

Половодье. В связи с тем, что питание реки Урала идет за счет Уральских гор и Общего Сырта, заметной роли в ходе половодья воды водораздельных пространств изученного течения не играют. Это сказывается на характере половодья. Вскрытие реки происходит без заметного подъема воды, что весьма часто приводит к тому, что ледохода, как такового, в изученном отрезке нет, и бывают годы, когда лед, достигающий 80—90(150) см толщины, тает на месте, что имело место в Чкалове в 1930 году. В связи с этим до начала апреля подъема воды почти не чувствуется, он начинается лишь с приходом вод с Уральских гор. Максимум подъема вод совпадает с последней половиной апреля—первыми числами мая, окончательный спад—к концу июня. За последние 5—6 лет до начала наших работ наблюдалось резкое падение как подъема полых вод, так и уровня вод в меженное время. За эти годы максимум подъема вод едва превышал 4 метра вместо 8 и выше в предыдущие годы, над нулем водомерного поста для Уральска. Эти положения можно проследить на приводимых кривых (рис. 2) для Уральска на основании данных гипровода. Магнитогорская плотина едва ли могла привести к такому изменению половодья. Видимо, наибольшее значение имеют общеклиматические условия последних лет, сказавшиеся и на других реках в том же направлении.

Понижение максимума подъема вод и уровня реки в меженное время сильно повлияло на характер растительности поймы. В связи с этим следует поставить пересыхание многих озер, формирование определенных типов растительности и, видимо, массовое заселение поймы грызунами.

Почвы. Детального изучения почв во время исследования не было, лишь при характеристике ассоциаций делались прикопки. Для всего изученного течения реки Урала, кроме дельты, характерно преобладание мало сформированных и сильно опесчаненных разностей почв. Несформированные почвы местами занимают широкую полосу прирусловья. В центре поймы только в глубоких межгрядных понижениях приходилось видеть плотные илистые почвы, на повышенных местах преобладают многофазные,

с незначительными илистыми прослойками. У Уральска и ниже, почти до Лбищенска, ясных признаков сильного засоления почв не наблюдается. Начиная от Калмыкова, по повышенным местам часто встречаются солонцы, а по пониженным вдоль основания второй террасы изредка—

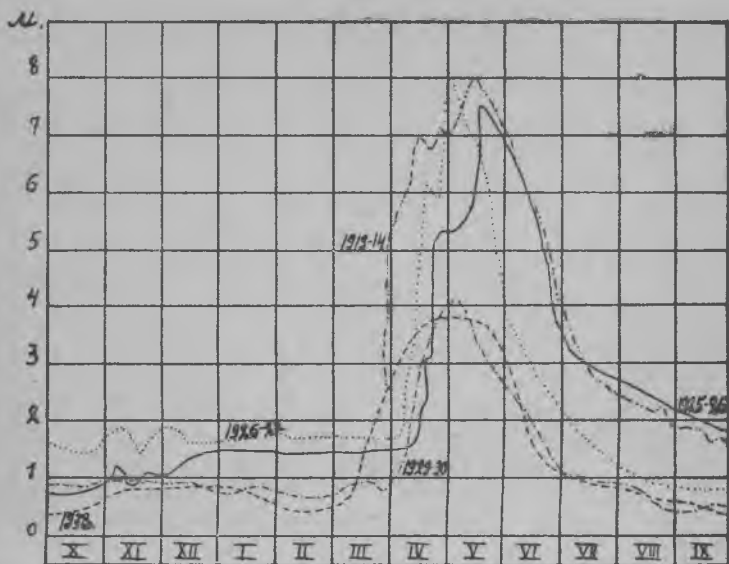


Рис. 2.

солончаки. Почвы дельты резко отличаются от вышележащих отрезков. Сама дельта слагается из отдельных островов. Прирусловая часть этих островов мало опесчана и едва возвышается над центральной сильно засоленной частью острова.

Флора

Большое протяжение Урала, изменение на этом пространстве условий местообитания в долине реки, соседство с разными типами растительности на разных отрезках течения реки приводит к формированию неоднородного состава флоры. На всем течении было констатировано 370 видов покрытосеменных растений, некоторые из них оказываются распространенными на всем пространстве, другие локализованы в определенных отрезках. В общем, верховья более богаты флорой, чем низовья. По мере продвижения с верховьев к низовьям некоторые виды сначала уменьшают свое обилие, потом совершенно исключаются

из долины. Наряду с этим идет тоже постепенное обогащение флорой иного характера, увеличивающей свое обилие к низовьям. Только сравнительно небольшой состав флоры констатируется на всем протяжении от Уральска до Каспия. К числу последних относятся некоторые водные и околоводные виды и основная флора молодого аллювия прирусловий. Но и эта флора не играет одинаковой роли на всем протяжении.

К числу видов, встречающихся на всем протяжении, относятся ¹⁾—*Alisma plantago-aquatica*, *A. Loesellii*, *Agropyrum repens*, *Atropis distans*, *Atriplex litoralis*, *Agriophyllum arenarium*, *Alhagi pseudalhagi*, *Astragalus contortuplicatus*, *Bulboschoenus maritimus*, *Calamagrostis epigeios*, *Carex gracilis*, *C. praecox*, *Calystegia sepium*, *Cirsium arvense*, виды *Corispermum*, *Crypsis alopecuroides*, *Cynanchum acutum*, *Cyperus fuscus*, *Echinochloa crus galli*, *Eragrostis minor*, *E. suaveolens*, *Glycyrrhiza echinata*, *G. glabra*, *Juncus Gerardi*, *Lepidium perfoliatum*, *Lotus corniculatus*, *Lythrum virgatum*, *Mentha arvensis*, *M. austriaca*, *Potentilla supina*, *Plantago intermedia*, *Rumex confertus*, *R. Marschallianus*, *R. stenophyllus*, *R. ucrainicus*, *Salix alba*, *S. triandra*, *Scirpus lacustris*, *Scutellaria galericulata*, *Solanum dulcamara*, *Stachys palustris*, *Statice Gmelini*, *Tournefortia sibirica*, *Typha angustifolia*, *Vicia cracca* и др. При этом не указываются водные и некоторые группы сорных в пойме, как *Chenopodium*, *Amarantus* и др.

К составу обычных в верховых отрезках, уменьшающихся к низовьям и совершенно исключаящихся из долины Урала относятся: *Achillea ptarmica*, *Allium angulosum*, *Arenaria longifolia*, *Aristolohia clematidis*, *Artemisia vulgaris*, *Astragalus onobrychis*, *Dianthus polymorphus*, *Filipendula hexapetala*, *F. ulmaria*, *Gentiana pneumonanthe*, *Lathyrus pratensis*, *Lonicera tatarica*, *Phlomis tuberosa*, *Petasites spurius*, *Pedicularis laeta*, *Plantago maxima*, *Populus alba*, *P. nigra*, *Prunus spinosa*, *Ranunculus repens*, *Rhamnus cathartica*, *Rosa cinnamomea*, *Salix purpurea*, *Sanguisorba officinalis*, *Sedum maximum*, *S. purpureum*, *Sium lancifolium*, *Sophora alopecuroides*, *Spiraea crenata*, *Stellaria graminea*, *Symphytum officinale*, *Trifolium pratense*, *T. repens*, *Ulmus laevis*, *Veronica longifolia* и др.

К числу видов, отсутствующих в верховьях и постепенно увеличивающих обилие в пойме, следует причислить *Glycyrrhiza aspera*, *Heliotropium suaveolens*, *Malcolmia intermedia*, *Suaeda altissima*, *Tamarix*.

Значительное отличие представляет флора дельты—для нее характерны *Elymus aralensis*, *Halocnemum strobilaceum*,

¹⁾ Видовой состав приводится в основном по П. Ф. Маевскому—. «Флора средней полосы Европейской части СССР», 7 изд. 1940.

Kalidium foliatum, виды *Petrosimonia*, *Suaeda*, *Ranunculus lingua*, *Typha Laxmanni* и другие.

Некоторые виды встречаются в среднем течении и нигде больше не найдены, как *Carex hordeistychos*, *Clematis orientalis* и другие.

Приведенные списки констатированной флоры отмечают неоднородность флоры на изученном отрезке р. Урала.

Следует отметить, что за последние годы состав флоры долины реки Урала, видимо, подвергся значительному изменению. В качестве примера можно указать на исчезновение в водоемах реки Урала *Typha patans*, известного нам по прежним сборам саратовских ботаников у Гребенщикова и некоторым гербарным материалам не саратовских учреждений для дельты. Наши поиски этого вида не увенчались успехом. Для дельты Карелин (1886) указывал на наличие нескольких экземпляров граба (*Carpinus*). Видимо, за последние годы произошло обогащение эфемерами. В 1929 году нами был констатирован, не найденный после, в большом количестве *Carex hordeistychos*. По устному сообщению проф. Д. Е. Янишевского, посетившего дельту в 1927 году, чрезвычайно большое распространение имел *Vulboschoenus maritimus*, констатированный нами в весьма скромном обилии.

Растительность

Растительность реки Урала представляет неоднородную картину на разных отрезках. Изученную нами часть реки Урала по характеру растительности можно разделить на несколько участков: 1) верхний, 2) нижний, 3) дельта и 4) приморский.

Каждый из указанных участков характеризуется свойственными ему условиями местообитания, определенным набором флоры и ассоциаций. Некоторые ассоциации можно проследить во всех четырех участках, но, как правило, роль их в сложении растительного покрова значительно изменяется от одного к другому. К числу ассоциаций, нивелирующих участки, относятся в первую очередь ассоциации нижних звеньев экологического ряда и ассоциации прирусловья. И те, и другие оказываются молодыми, представляющими начальные этапы сукцессионных рядов, формирующихся в крайних условиях местообитания. Более древние, сформировавшиеся в условиях местообитания достаточно стабилизированных, отличаются более резко. На их формирование влияет поемность, свойственная рассматриваемому отрезку реки в условиях определенного

климата. Верхние звенья экологических рядов центральной поймы также значительно разнятся в разных участках. Они почти уходят от воздействия половодья и несут на себе черты растительности, свойственной данной ботанико-географической зоне внедолинных местообитаний в большей части, чем располагающиеся ниже по рельефу.

При характеристике ассоциаций закладывались 100 м площадки, составлялся список видов с отметкой обилия по Друде. Наибольшее количество описаний произведено в первом участке и здесь же для главнейших луговых ассоциаций произведен учет урожайности. Другие участки захвачены в послепокосное время, вследствие чего оценка урожайности не произведена; кратковременное же пребывание в каждой из них ограничило и количество описаний.

Леса

Асс. *Ulmus laevis*. Наиболее характерной лесной ассоциацией верхнего участка являются леса с участием вяза. Видимо, они были прежде достаточно широко распространенными. В настоящее время они образуют чаще всего небольшие куртинки.

Такие участки леса располагаются по наиболее высоким местам с почвой достаточно уплотненной. Они представляют заключительную стадию сукцессионных рядов, вследствие чего довольно часто можно встретить переходную ассоциацию к осокоревым или ветловым лесам, на месте которых они формируются. Воздействие со стороны человека сказывается на этой ассоциации весьма сильно. Уничтожение вяза приводит к формированию на этих местах кустарниковых ассоциаций с доминантами из крушины, терна и жимолости.

Чаще всего эти леса достаточно разрежены и образуют значительные поляны. В таких случаях травянистый покров становится более густым и в его составе начинают преобладать более ксерофитные виды, тогда как при более сомкнутом древесном покрове более значительную роль играют мезофитные. Вяз обычно порослевого происхождения, достигает 30—40-летнего возраста, низкоросл. Под его пологом ярус кустарников из *Rhamnus cathartica*, *Rosa cinnamomea*, *Lonicera tatarica*, *Prunus spinosa*, *Spiraea crenata*. В состав травянистого яруса входят обычные представители уральских лугов, типичной лесной травянистой флоры нет, если не считать видов, склонных к поселению в таких местах, как *Aristolochia clematitis*, *Glechoma hederacea*. Состав этой флоры довольно разнообразен, на одну 100 м²

площадку приходится в среднем (из 7 описаний 20 видов. В качестве примера приводится описание, произведенное у г. Лбищенска 4 августа на правом берегу Урала, на повышенном месте. Изреженный покров слагается из:

<i>Ulmus laevis</i>	0,3	высот.	10—12 м	и толщ.	20—30 см.
<i>Populus alba</i>	0,1	"	12	" "	40 "
<i>Populus nigra</i>	0,2	"	12	" "	50 "
<i>Salix alba</i>	0,1	"	12	" "	15 "

Под их пологом: *Rhamnus cathartica* и *Josa cinnamomea*.

Травянистый покров: *Calamagrostis epigeios* Sp, *Aristolochia clematitis* Cop₃, *Glechoma hederacea* Cop₁, *Agropyrum repens* Sp. *Carex praesox* Cop₁, *Atriplex nitens* Sp, *Artemisia pontica* Sp. и следующие с отметкой обилия Sol—*Glycyrrhiza glabra*, *Chenopodium album*, *Eryngium planum*, *Festuca sulcata*, *Rumex confertus*, *Acroptilon picris*, *Bromus inermis*, *Euphorbia palustris*.

При уничтожении вяза кустарниковый полог часто разрастается, создавая весьма густую заросль. Изреженный травянистый покров слагается из видов такого же характера, как и в вязовом лесу. Иногда можно встретить в такой заросли отдельные экземпляры вяза или его пни.

Пример участка такой ассоциации у с. Балаган 28 июля по берегу р. Старицы.

Один экземпляр вяза в густой заросли из *Rhamnus cathartica*, *Lonicera tatarica*, *Rosa cinnamomea* и *Prunus spinosa*, под их пологом довольно густой травянистый покров из *Glycyrrhiza glabra* и *Carex praesox*, на фоне которых единично встречены следующие виды: *Artemisia Dracunculul*, *Aristolochia clematitis*, *Artemisia pontica*, *Medicago falcata*, *Cenolophium Fischeri*, *Eryngium planum*, *Calamagrostis epigeios*, *Bromus inermis*, *Galium rubioides*, *Galium verum*, *Sanguisorba officinalis*, *Rumex confertus*, *Thalictrum minus*.

Асс. *Ulmus laevis* ниже Лбищенска по Уралу спускается немного. С ней вместе из поймы исключаются и указанные кустарниковые насаждения.

Асс. *Populus alba* характерная ассоциация для прирусловья по наиболее высоким опесчаненным гривам. Больших площадей не образует, крупных экземпляров деревьев не встречено. В своем распространении, видимо, связана лишь с верхними отрезками—ниже Гребенщикова не встречена. В зависимости от возраста ассоциации и уплотнения в связи с этим почвы значительно изменяется тра-

вянистый покров. Размножение серебристого тополя корневой порослью обуславливает образование куртинок, достигающих иногда нескольких гектаров. В качестве примера молодого насаждения серебристого тополя приводится описание, произведенное у Калмыкова 6/VIII 1938 г.

Populus alba 0,7, выс. 3 м., диам. 5 см.

Agropyrum sibiricum Cop., *Bromus inermis* Sp и с оценкой обилия *Sol Glycyrrhiza glabra*, *Cynanchum acutum*, *Salsola ruthenica*, *Kochia prostrata*, *Ceratocarpus arenarius*, *Dodartia orientalis*, *Asparagus officinalis*, *Phragmites communis*.

На более уплотненных почвах чаще всего встречается следующий состав: *Carex stenophylloides* Soc, *Glycyrrhiza glabra* Sp, *Calamagrostis epigeios* Sol, *Asparagus officinalis* Sol, *Agropyrum repens* Sol, *Eryngium planum* Sol.

Более широко распространены участки леса с *Populus nigra*. Осокоревые леса являются типом растительности, довольно быстро переходящим в условиях уральской поймы. Зарождаясь на свежее-влажном аллювии вдоль русел рек, по мере отложения аллювия осокорь оказывается значительно поднятым над уровнем воды в реке. Этот подъем происходит в результате засыпания осокоря песком и прорастания им довольно мощного слоя песка. Осокоревые насаждения, оказавшиеся на повышенных гривах прирусловья, попадают в ксерофильные условия, хотя снабжение водой осокоря идет за счет нижних горизонтов, предшествующие же стадии отличаются от этой более мезофильными условиями. На гривах при достаточном уплотнении песка начинают появляться в осокоревых насаждениях элементы вязовых лесов. В перспективе в пределах распространения вязовых лесов осокоревые леса переходят в вязовые. Осокоревые насаждения понижений еще долго сохраняют прирусловую флору, как *Salix triandra*, *S. viminalis* и др. Наиболее распространенными осокоревыми ассоциациями будут две: *Populus nigra* — *Salix triandra* и *Populus nigra* — *Rhamnus cathartica*. Описания участков этих ассоциаций приводятся. Acc. *Populus nigra* — *Salix triandra* 16/VI-38 окр. с. Круглоозерного. Берег ерика. Осокорь 0,6, высотой 6—8 м, см 15 толщины, под его пологом густой ярус *Salix triandra*. Травянистый покров: *Rubus caesius* Cop¹, *Artemisia paniculata* Sp, *Cirsium arvense* Sp, *Calystegia sepium* Sp, с отметкой Sol — *Lycopus europaeus*, *Lythrum salicaria*, *Stachys palustris*, *Vicia cracca*, *Ranunculus repens*, *Veronica longifolia*, *Symphytum officinale*, *Lysimachia vulgaris*. Acc. *Populus nigra* — *Rhamnus cathartica*. Окр. с. Балаган 21/VII-38 г. на супесчаной

малозаливаемой гриве. Осокорь 0,7, 9—10 м высоты, 20 см толщ., под его пологом ярус крушины с терном и жимолостью.

Травянистый покров: *Agropyrum pectiniforme* Cop,¹ *Artemisia austriaca* Cop², прочие с отметкой: *Sol—Eryngium planum*, *Stachys Gmelini*, *Tragopogon pratense*, *Allium paniculatum*, *Artemisia pontica*, *Glycyrrhiza glabra*, *Asparagus officinalis*, *Artemisia Dracunculus*, *Plantago maxima*, *Galium verum*, *Phragmites communis*, *Medicago falcata*, *Inula britannica*, *Phlomis tuberosa*, *Euphorbia uralensis*, *Thalictrum minus*, *Rumex confertus*, *Bromus inermis*.

Ветляники

Ветла распространена на всем изученном течении реки. В верховых участках ветловые леса более или менее однородны. По своему происхождению они, как правило, связаны с отложением аллювия вдоль русел, где вначале ветла произрастает совместно с кустарниковыми ивами. В дальнейшем происходит дифференцировка древесных форм по росту: ветла перегоняет тальники, начинает их затенять и тальники отмирают. Подобного рода ветловые насаждения с наличием кустарникового яруса из тальников весьма распространены. Их существование продолжается, сравнительно, недолго, и в конце концов, по мере отложения аллювия, подъема берега ветла оказывается в достаточно ксерофитных условиях. Мезофитный травянистый покров сменяется на более ксерофитный, появляются кустарники из состава вязовых лесов, иногда и вяз. Большой степени ксерофитности местообитаний ветловые леса все-таки не достигают, при этих условиях ветла изреживается, и насаждение принимает парковый характер. В качестве примера ветловых насаждений в средних по увлажнению условиях приводится описание, произведенное у Калмыкова 7/VIII по супесчаной гриве в приустье.

Ветла 0, 8, 6—7 лет порослевого происхождения, 4 м высоты, травянистый покров достаточно густ — *Bromus inermis* Cop₂, *Agropyrum repens* Cop₁ и с обилием *Sol—Mentha austriaca*, *Galium rubioides*, *Asparagus officinalis*, *Solanum dulcamara*, *Phragmites communis*, *Glycyrrhiza glabra*, *Lysimachia vulgaris*, *Convolvulus arvensis*, *Chenopodium album*.

Асс. *Salix alba—Tamarix laxa*. Эта ассоциация распространена от Лбищенска вниз. Она весьма близко примыкает к ассоциациям с тамариксом и, как показали наблюдения, является исходной для образования их.

Начало формирования этой ассоциации констатируется на песчаных отмелях вдоль русла. После спада воды одновременно обсеменяющиеся ивняки и тамарикс распространяют свои семена в большом обилии по всей пойме. Быстрое и дружное прорастание этих семян по влажным опесчаненным отмелям реки в скором времени приводит к тому, что такие отмели оказываются покрытыми плотным ковром проростков тамарикса и ивняков, реже осоколя и однолетников, свойственных таким отмелям — *Scirpus supinus*, *Cyperus fuscus*, *Bidens tripartita*, *Gnaphalium uliginosum* и др.

Ивняки и тамарикс отличаются способностью прорасти через слой песчаного аллювия, которым они могут быть занесены. В результате нарастания аллювия через ряд лет ивняки и тамарикс оказываются значительно поднятыми над уровнем воды в реке. Такой подъем может достигнуть нескольких метров. Вначале в таких насаждениях господствует тальник. Через несколько лет ветла обгоняет в росте тальник и тамарикс, так что формируется ценоз с ясно выраженными тремя ярусами—верхний из ветлы, кустарниковый ярус из тальника и тамарикса и третий травянистый. Тальник в скором времени отмирает и в кустарниковом ярусе сохраняется почти исключительно тамарикс. Зрелое состояние такого насаждения и есть описываемая ассоциация. Она располагается в приустье по свежим отложениям. Пример. Окр. Гребенщикова 9 августа 1938 г.

Ветла семенного происхождения 0,7, до 6 м высоты; под ее пологом тамарикс и тальник до 1,5 м высоты.

Травянистый покров:

Agropyrum repens Cop₂, *Cirsium arvense* Sol, *Agrostis stolonizans* Cop₃, *Polygonum amphibium* Sol, *Artemisia paniculata* Sp, *Solanum dulcamara* Sol, *Plantago intermedia* Sol, *Bidens tripartita* Sol.

Ассоциации с тамариксом

Ниже г. Лбищенска тамарикс, видовая принадлежность которого часто оставалась точно неопределенной, становится обычным, а от с. Гребенщикова формирует несколько ассоциаций.

Основных мы насчитываем три: *Tamarix laxa*—*Agropyrum repens*, *Tamarix laxa*—*Agropyrum sibiricum* и *Tamarix laxa*—*Petrosimonia crassifolia*.

Первая из них происходит в результате высыхания или вырубki ветлы из асс. *Salix alba*—*Tamarix laxa*. Этот процесс хорошо прослеживается у с. Гребенщикова, где ассо-

циация *Tamarix laxa*—*Agropyrum repens* весьма распространена.

Асс. *Tamarix laxa*—*Agropyrum sibiricum* встречается также, как первая, в приустье, однако, происхождение ее иное. В инициальной заросли тамарикса и ивняков по отмелям реки при наличии весьма интенсивного отложения песка ветла не выделяется. За короткий срок ивняково-тамариксовая заросль оказывается высоко поднятой над уровнем реки. В этих ксерофитных условиях тамарикс, засыпанный песком на значительную глубину и возвышающийся над песком лишь верхушку куста, не понижает жизнестойкости, тогда как ивняки засыхают. В таких условиях под пологом тамарикса начинает господствовать ксерофитная псаммофитная флора и формируется ассоциация с тамариксом в верхнем ярусе и *Agropyrum sibiricum* или *Carex uralensis* в нижнем. Через большой промежуток времени, видимо, не без влияния со стороны человека, тамарикс изреживается и остается лишь в виде единичных кустов среди ассоциации.

Пример. Участок ассоц. *Tamarix laxa*—*Agropyrum sibiricum* по повышенному ровному месту в центре поймы у с. Гребенщикова 11 августа.

Тамарикс полнота 0,6—0,8, до 2 м высоты. Травянистый покров:

Agropyrum sibiricum Cop₂, *Carex uralensis* Sp, *Centaurea scabiosa* Sp, *Potentilla argentea* Sp, *Phragmites communis* Sol, *Glycyrrhiza glabra* Sol, *Artemisia Dracunculus* Sol, *Bromus inermis* Sol, *Gypsophila muralis* Sol, *Euphorbia uralensis* Sol.

Эта ассоциация распространена по нижнему участку Урала.

Асс. *Tamarix laxa*—*Petrosimonia crassifolia* встречается лишь в дельте по центральным частям островов. 21 августа у ерика Бухарный описан участок такой ассоциации, — тамарикс, полнота 0,4, метров до 2 высотой, травянистый покров:

Phragmites communis Cop₁, *Petrosimonia crassifolia* Cop₂, *Statice Gmelini* Sp, *Elymus aralensis* Sp, *Aeluropus litoralis* Cop₁, *Glycyrrhiza glabra* Sol, *Artemisia monogyna* Sol.

Тамарикс по всему Уралу интенсивно вырубается на топливо, единично произрастающие экземпляры его, видимо, являются остатком более обширных участков его насаждений.

Тальники

Слагаются преимущественно из белотала — *Salix triandra*, лишь в верхних отрезках иногда примешивается

Salix viminalis и иногда *Salix purpurea*. Формирование тальниковых насаждений начинается на песчаных или супесчаных отмелях активного приустья из семян, отложенных по спаду воды. Первое время густая щетка молодых ивняков, в состав которых входят, кроме тальников, ветла, осока, располагается на весьма низком уровне, в дальнейшем наступает дифференцировка насаждений—перерастают все остальные виды ветла или осока, что кладет начало ветловым или осокоревым насаждениям. В условиях большей опесчанности и быстрого подъема над водой из такого смешанного насаждения формируются осокорники (асс. *Populus nigra*—*Salix triandra*), при медленном подъеме и отложении илстых частиц—ветловые насаждения (*Salix alba*—*Salix triandra*). В условиях активного приустья, когда не происходит значительного подъема берега, сохраняется доминирование белотала. Такое насаждение через значительный промежуток времени окажется заметно поднятым над уровнем воды в реке, более или менее изреженным. В таких случаях под пологом белотала формируется в основном злаковый травянистый ярус со значительной примесью разнотравья мезофильного характера (асс. *Salix triandra*—*Agropyrum repens*).

В качестве примера такой ассоциации приводится описание, произведенное в окр. с. Круглоозерного 25/VI-38 г. по повышенному песчаному берегу ерика Красный Яр.

Белотал—хорошо развитые кусты, полнота 0,6—0,7, редкие экземпляры осокора.

Травянистый покров: *Agropyrum repens* Cop₂, *Artemisia paniculata* Sp, *Convolvulus arvensis* Sp, *Rubia tatarica* Sp, *Polygonum amphibium* Sp, *Rubus caesius* Sp, *Lycopus europaeus* Sp, *Euphorbia uralensis* Sol, *Rumex thyrsioflorus* Sol, *Vicia cracca* Sol, *Solanum dulcamara* Sol, *Thalictrum minus* Sol, *Tournefortia sibirica* Sol, *Sophora alopecuroides* Sol, *Xanthium strumarium* Sol.

В центральной пойме по берегу озер и тихо текущих ериков встречается иного характера ассоциация с белоталом—*Salix triandra*—*Carex gracilis*. В условиях медленного подъема берега, занятого ивняком, отложения илстого аллювия из почти стоячей воды создают предпосылки развития в травянистом покрове крупных осок, главным образом *Carex gracilis*.

Из состава верхнего яруса в таких случаях исключается ветла, а тем более осокорь. В травянистом ярусе, кроме осок, присутствуют в небольшом обилии исключи-

тельно мезофильные или гидрофильные формы. В качестве примера приводится описание, произведенное у с. Круглоозерного.

Разреженные большие кусты белотала, меж ним *Carex gracilis* Soc, *Digraphis arundinacea* Cop, *Cirsium arvense* Sp и прочие виды с отметкой Sol— *Achillea ptarmica*, *Symphytum officinale*, *Iris pseudacorus*, *Vicia cracca*, *Lythrum salicaria*, *Thalictrum flavum*, *Lycopus europaeus*, *Calystegia sepium*, *Senecio paludosus*, *Galium rubioides*.

Тальниковые ассоциации не занимают больших территорий на изучаемом отрезке реки. Распространены на всем протяжении реки.

Л у г а

Своеобразные черты геоморфологии и геологических отложений, активная аллювиальная деятельность реки Урал, небольшое количество атмосферных осадков, особенно в области самых низовьев, высокая атмосферная сухость—приводят к формированию в пойме реки Урала ряда характерных черт и луговой растительности. Под лугами в данном случае разумеем не только мезофитную, но и гидрофитную и галофитную растительность.

Отличительной чертой р. Урала является отсутствие хорошо выраженных притеррасных условий, в связи с этим отсутствует или, во всяком случае, мало представлена и соответствующая растительность лугового характера. Лишь в небольшом количестве случаев приходилось констатировать небольшое повышение засоления узкой полоски у основания второй террасы в самых низовьях реки, что выделялось увеличением обилия некоторых видов, как *Statice Gmelini*.

Большая опесчанность почв поймы Урала обуславливает господство ассоциаций прируслового характера и псаммофитных вообще. Имеющее место общее иссушение поймы Урала за последние годы, что более резко выражено в низовом участке и дельте, привело к перестройке многих ассоциаций. Ясно это выражено по берегам бывших внутрипойменных водоемов низового участка, где часто констатировалось еще не закончившееся сдвижение отдельных ассоциаций в более низкие по рельефу места. В результате ксерофитизации поймы, видимо, произошли большие изменения в характере луговой растительности, учесть которые не представляется возможным из-за отсутствия материала для сравнения.

Дальше приводятся характеристики основных луговых ассоциаций изученного отрезка Урала, начиная с господствующих в верхнем участке.

Асс. *Alopecurus pratensis*—*Carex praecox*. Видимо, более распространена выше гор. Уральска; нами констатировалась лишь у гор. Уральска и пос. Балаган в небольшом количестве пунктов по гривам. 30 июля на левом берегу реки у гор. Уральска, по рельефу ниже асс. *Agropyrum rectiniforme* и выше пырейных и костровых описан участок следующего характера:

Alopecurus pratensis Cop₃,

Bromus inermis Cop₂,

Agropyrum repens Cop₁,

Carex praecox Cop₂ и следующие виды с отметкой обилия Sol—*Galium verum*, *Statice Gmelini*, *Potentilla bifurca*, *Convolvulus arvensis*, *Euphorbia uralensis*, *Polygonum patulum*, *Inula britannica*, *Cenolophium Fischeri*, *Arenaria graminifolia*.

Наличие этой ассоциации, как выклинивающейся в пределах изученного нами отрезка течения реки, отметить важно. Подобным образом ведет себя, видимо, разнотравная ассоциация с участием *Symphytum officinale*, *Veronica longifolia*, *Filipendula ulmaria*.

Ассоциация пырея ползучего—*Agropyrum repens* распространена по всему изученному отрезку Урала, однако, наибольшее значение в сложении растительности имеет в пределах верхнего участка, 2 ассоциации наиболее распространены.

Асс. *Agropyrum repens* по пониженным местам, часто по дну межгривных понижений на зернистых или супесчаных почвах. Бросается в глаза преобладание пырея ползучего. Пример. Межгривное понижение у пос. Балаган, 5 июля.

Agropyrum repens Soc, *Bromus inermis* Sp, *Vicia cracca* Sol, *Convolvulus arvensis* Sol, *Galium rubioides* Sol, *Asparagus officinalis* Sol, *Artemisia paniculata* Sol, *Cirsium arvense* Sol.

На более повышенных местах обычно эта ассоциация обогащается представителями разнотравия, формируется пырейно-разнотравная ассоциация. Она располагается большими участками. Пример. 19 июля между селами Балаган и Щаповым на пониженной выравненной площади.

Agropyrum repens Soc, *Galium rubioides* Cop₂, *Vicia cracca* Cop₂, *Rubia tatarica* Sp,

Heleocharis eupalustris Sp и следующие с отметкой Sol—*Tragopogon wolgensis*, *Symphytum officinale*, *Artemisia paniculata*, *Filipendula ulmaria*, *Artemisia pontica*, *Stachys palustris*, *Veronica longifolia*, *Hierochloë odorata*, *Potentilla reptans*, *Inula britannica*.

Асс. *Bromus inermis*—*Galium verum*—*Carex*
праесох.

Обычная по всему течению Урала, в дельте редка, приурочена к равнинам средней высоты и к вершинам невысоких грив, выше ассоциации пырея ползучего. Пример. Пос. Круглоозерный ниже Уральска. Равнина. Почва опесчаненная, заливаается в половодье редко. Травостой густой, местами посохший.

Bromus inermis Soc, *Galium verum* Cop₁, *Carex Precox* Sp, *Arenaria longifolia* Sp, *Artemisia pontica* Sp, *Agropyrum repens* Sol, *Agropyrum pectiniforme* Sol, *Cenolofium Fischeri* Sol, *Asparagus officinalis* Sol, *Euphorbia uralensis* Sol, *Inula britannica* Sol, *Acroptilon picris* Sol, *Potentilla bifurca* Sol, *Senecio Jacobea* Sol, *Thalictrum minus* Sol, *Tragopogon wolgensis* Sol, *Sanguisorba officinalis* Sol, *Statice Gmelini* Sol, *Eryngium planum* Sol, *Lythrum virgatum* Sol, *Plantago intermedia* Sol.

Весьма часто гривы с такого рода растительностью приобретают особый типичный вид из-за преобладания *Sophora alopecuroides* и *Glycyrrhiza glabra*, создающих густой сомкнутый покров. Солодка распространена более, чем первый вид, и идет по всему изученному отрезку, тогда как первый вид приурочен лишь к верхнему участку. Солодка резко выделяется при высыхании всей флоры своим свежим зеленым цветом, благодаря чему производит впечатление повсеместно распространенного растения по повышенным гривам не только в костровой, но и в ассоциациях пырея гребневидного и сибирского, располагающихся выше костровой по рельефу.

Асс. *Agropyrum pectiniforme*. Располагается по более повышенным элементам рельефа на сформированных почвах. Эти площади в полоую воду заливаются редко. Обычна в верхнем, более редка в нижнем участке, редка в дельте. Пример описания—20/VI у села Круглоозерного.

Agropyrum pectiniforme Cop₃, *Carex precox* Cop₂, *Artemisia Dracunculus* Sp.

Следующие виды встречались с обилием Sol: *Galium verum*, *Arenaria longifolia*, *Acroptilon picris*, *Glycyrrhiza glabra*, *Thalictrum minus*, *Plantago intermedia*, *Artemisia pontica*, *Euphorbia uralensis*, *Centaurea scabiosa*, *Salvia nemorosa*, *Koeleria gracilis*, *Rumex haplorhizus*, *Statice Gmelini*, *Festuca sulcata*.

Из состава ассоциаций с участием злаков также широкое распространение имеет асс. *Agropyrum sibiricum*. Наиболее заметную роль в сложении растительно-

сти эта ассоциация играет у села Гребенщикова, где опесчанность поймы весьма велика. В дельте не встречена. Приурочена к незаливаемым песчаным гривам и повышенным участкам поймы. Пример. У села Круглоозерное ниже Уральска. *Agropyrum sibiricum* Cop., *Galium verum* Sp., *Artemisia austriaca* Sp. Прочие виды с отметкой *Sol-Centaurea scabiosa*, *Salvia nemorosa*, *Festuca sulcata*, *Glycyrrhiza glabra*, *Agropyrum pectiniforme*, *Dodartia orientalis*, *Falcaria Rivini*, *Potentilla bifurca*, *Arenaria longifolia*.

Тростниковые ассоциации.

Исключительно большая роль тростниковых ассоциаций в сложении растительности долины р. Урала подчеркивалась неоднократно, начиная с Палласа. У нас такого впечатления не сложилось. Имеется много оснований утверждать об уменьшении роли тростника в сложении растительности, по крайней мере, к дельте за последние годы; главные из них — наличие по обрывам берегов на глубине 1—2 метров слоя с корневищами тростника там, где сейчас его совсем нет, и большое количество в середине островов окопанных площадок для хранения стогов тростника там, где его сейчас или нет совсем, или роль его скромна. Уменьшение значимости тростника с 1927 года констатируется нами для Лбищенска.

Из многих ассоциаций с участием тростника, как доминанта, наибольшее значение имеют следующие: а.с. *Phragmites communis* в постоянных водоемах. Эта ассоциация обычна по всему течению р. Урала, но нигде большой роли не играет, кроме взморья; тянется обычно неширокими полосками по берегу реки или озер. Состав компонентов не постоянен—водные растения или амфибии. Обычно эта ассоциация примыкает к располагающейся по берегу водоема а.с. *Phragmites communis*—*Carex gracilis*, распространенной по всему течению реки. Значение ассоциации в сложении растительного покрова также невелико, кроме дельты. Пример. Окрестн. с. Балаган, 11 июля. Низина. Высота тростника 2,5—3 м.

Phragmites communis Soc, *Lycopus europaeus* Sp, *Carex gracilis* Sp и с обилием Sol следующие виды: *Mentha austriaca*, *Cirsium incanum*, *Solanum Dulcamara*, *Lysimachia vulgaris*, *Plantago intermedia*, *Sagittaria sagittifolia*, *Alisma plantago-aquatica*, *Symphytum officinale*, *Scutellaria galericulata*, *Stachys palustris*, *Scirpus lacustris*, *Lythrum salicaria*.

Асс *Phragmites communis*—*Agropyrum repens*. Формируется по невысоким гривам, преимущест-

венно, опесчаненным. Тростник здесь низкорослый, изреженный, часто лишь вегетирует. Пример: с. Балаган, 15 июля.

Phragmites communis Cop₃, *Agropyrum repens* Cop₂, *Glycyrrhiza glabra* Cop₃, *Sophora alopecuroides* Sp, *Leonurus marrubiastrum* Sp и следующие виды с отметкой обилия Sol: *Inula britannica*, *Artemisia Dracunculus*, *Euphorbia uralensis*, *Convolvulus arvensis*, *Artemisia pontica*, *Asparagus officinalis*, *Carex melanostachya*, *Galim verum*, *Arenaria longifolia*, *Thalictrum minus*.

Своеобразный характер принимают ассоциации с тростником в дельте, по центральным пониженным частям островов, где сильно выражено засоление почв. При наличии значительного засоления тростник понижает жизнённость, становится тонким, низкорослым, часто не цветет. Галофитных тростниковых ассоциаций можно установить несколько; нами констатированы следующие: *Phragmites communis*—*Salicornia herbacea*, *Phragmites communis*—*Suaeda prostrata*, *Phragmites communis*—*Petrosimonia crassifolia*, *Phragmites communis*—*Kalidium foliatum*.

Довольно часто они укладываются в один экологический ряд.

В качестве примера последней ассоциации приводится описание, произведенное 20 августа в дельте Урала между ериками Бухарным и Зарослым.

Phragmites communis Cop₂, *Kalidium foliatum* Cop₁, *Petrosimonia monandra* Cop₁, *Artemisia monogyna* Sp, *Aeluropus litoralis* Sol, *Statice Gmelini* Sol, *Halocnemum strobilaceum* Sol, *Frankenia hirsuta* Sol.

Имеются основания предполагать, что обширные в настоящее время площади галофитных тростниковых участков ассоциаций некоторое время назад были менее засолены, а тростник был более мощно представлен. Старые описания характеризуют дельту реки Урала, как пространство, где господствуют тростники. Утверждать это для настоящего времени оснований нет: усиление галофитизации дельты привело к снижению роли тростника в создании растительного покрова дельты. Этим перечнем ассоциаций, по существу, исчерпывается растительность поймы Урала до дельты.

К ним можно лишь прибавить имеющие меньшее значение. По понижениям—*Carex gracilis*—*Digraphis arundinacea*, по замкнутым понижениям с застаивающейся водой *Carex melanostachya*+*Hierochloë odorata*. По повышенным поемным местам—асс. *Calamagrostis epigeios*. По непоемным местам констатированы, нач иная от Калмыкова к югу,

небольшие участки ассоциаций *Artemisia maritima*, *Agropyrum ramosum*, *Festuca sulcata*, *Anabasis aphylla*, *Camphorosma monspeliacum*. Весьма своеобразный характер носит растительность некоторых участков у Гребенщикова. В центре поймы на повышенных сильно опесчаненных местах формируется эфемеровая ассоциация, ко времени нашего посещения представленная засохшими экземплярами *Tauscheria lasiocarpa*, *Malcolmia*, *Arabidopsis*, *Ceratocephalus* и др.

Резко отличный набор ассоциаций свойствен дельте. Всей дельты мы посетить не могли, изучением охвачен лишь маршрут ниже Гурьева, по левую сторону р. Урала, до взморья.

Во всем этом пространстве очень резко сказывается засоленность почвы и преобладание, как следствие этого, галофитной растительности. Опресненные участки поймы имеются лишь вдоль русел ериков и рек по приустьевым повышениям. Ассоциации, встречающиеся лишь в этих местах— *Асс. Elymus aralense*. По приустьевым повышениям с плотной почвой обычно тянется неширокой полоской, метров 50. Пример. Берег ерика Бухарного, 21 августа.

Elymus aralense Soc, *Glycyrrhiza glabra* Cop₂, *Calamagrostis epigeios* Sp, и следующие виды с отметкой обилия *Sol-Asparagus officinalis*, *Suaeda prostrata*, *Statice Gmelini*, *Mulgedium tataricum*, *Asperula humifusa*, *Petrosimonia crassifolia*, *Calystegia sepium*, *Lythrum virgatum*, *Lycopus exaltatus*, *Cynanchum acutum*.

Эта асс. обычно граничит с асс. *Agropyrum repens*, располагающейся немного ниже.

Галофитные ассоциации дельты весьма разнообразны. Наиболее часто встречаются в приустьевье асс. *Aeluropus litoralis*, *Artemisia monogyna*, *Petrosimonia crassifolia*, которые проникают внутрь острова по ложинам.

По центральным частям островов, пониженным по сравнению с приустьевьем— господство кустарниковых солянок. Здесь формируется несколько ассоциаций, главным образом *Halosphenum strobilaceum*, *Kalidium foliatum*. Везде можно найти следы былого произрастания или современного жалкого прозябания тростника.

Из гидрофитных ассоциаций, кроме вышеупомянутых, следует указать на наличие в приморской полосе асс. *Tурфа Laxmanni*, типичной именно для этой части реки. Она располагается за полосами тростников и *Tурфа angustifolia* к морю, непосредственно гранича с ним, по илистым участкам, в некотором удалении от токов речной воды. Близость моря, действие нагонной морской воды обуславливает в приморской части наличие резко выраженной

солончаковости. Вследствие этого ассоциации *Typha angustifolia*, *Scirpus lacustris* и *Typha Laxmanni* имеют большое количество галофитных компонентов. Так один участок асс. *Typha Laxmanni*, описанный 23 августа, имел следующий состав:

Typha Laxmanni Soc—Cop₃, *Aster tripolium* Cop₃, *Salicornia herbacea* Sp, *Phragmites communis* Sol.

Выводы и заключение

1. Пойма реки Урал на отрезке от города Уральска до Каспия имеет неоднородный характер растительности. По этому признаку изученный отрезок реки может быть разделен на 4 участка:

а) Верхний от Уральска до Лбищенска, где участие лесов в сложении растительности велико, имеются большие участки ассоциаций *Ulmus laevis*, и кустарниковые леса с *Rhamnus cathartica*, *Rosa cinnamomea*, *Lonicera tatarica*. Луга представлены преимущественно ассоциациями пырея ползучего, костра безостого и пырея гребневидного. Хорошо представлены ассоциации водных и прибрежных местообитаний (асс. *Potamogeton perfoliatus*, *Nuphar luteum*, *Scirpus lacustris*, *Typha angustifolia*, *Carex gracilis*) по водоемам, имеющимся внутри пойм.

б) Нижний от Лбищенска до дельты. На этом участке лесов меньше, представлены ассоциациями осокоря, тополя белого, ветлы и ивняков, встречавшихся и в верхнем участке. Характерной чертой лесов этого участка является наличие ассоциаций ветлы с тамариксом и нескольких тамариковых. Преобладающими луговыми оказываются ассоциации *Agropyrum sibiricum*, *Agriophyllum arenarium*, *Calamagrostis epigeios* и др., наличие которых связано с усилением опесчанности поймы. Гидро- и гидро-мезофитные ассоциации, указанные для верхнего участка, представлены слабо из-за большого иссушения поймы и отсутствия в связи с этим внутриводоемных водоемов.

в) Дельта. На этом участке имеются лишь ивняковые и тамариковые леса, первые по приустьевым, вторые и по центральным частям островов. Лесов очень мало. Луга имеются лишь по приустьевым (тростниковые, пырейные, кияка аральского) сравнительно узким полосам, господствуют же галофитные луга по центральным частям островов (асс. *Aeluropus litoralis*, *Petrosimonia crassifolia*, *Artemisia monogyna*, *Kalidium foliaceum*, *Halocnemum strobilaceum*, *Phragmites*).

г) Приморская. Леса лишь ивняковые, преимущественно, *Salix triandra* узкой полосой вдоль русел. Господство асс.

Typha angustifolia, *Typha Laxmanni* (по самым молодым илистым отмелям моря), *Scirpus lacustris*, *Bulboschoenus maritimus*, *Phragmites communis*; все с значительной солончаковатостью.

II. В пойме наблюдается резко выраженный процесс засыхания древесных пород, гл. образом, ветлы и осокоря. В верхнем участке его почти не заметно, в нижнем же обычен. Связать его следует с ксерофитизацией поймы реки Урала, наблюдающейся в последние годы. Ксерофитизация пойм имеет место и на других реках Юго-Востока, где также констатируется посыхание лесов. Основная причина — пониженный подъем вод, свойственный последним годам.

III. Подобный факт ксерофитизации свойствен и лугам. В связи с этим стоит, видимо, наличие в нижней части эфемеровых ассоциаций, посыхание чакана узколистного в приморье. С этим следует связать уменьшение за последние годы роли *Bulboschoenus maritimus* (нюньки) и тростника в сложении растительности дельты, приморья и нижнего участка.

IV. Причина меньшей выраженности процесса ксерофитизации в верхнем участке кроется в большом количестве атмосферных осадков в большей плотности почв этого участка.

V. По мере продвижения к морю усиливается галофитизация поймы; в дельте формируется растительность тугайного характера. Видимо, тугайность усилилась в связи с явлением ксерофитизации. Тугайный характер дельты реки Урала сближает Урал с реками Средне-Азиатских территорий. У южных рек западнее Урала имеет место лишь засоление, усиливающееся к востоку.

VI. По всему течению реки почти не выражено притеррасных условий поймы, а в связи с этим и соответствующей растительности. Это следует объяснить малым количеством атмосферных осадков.

ЛИТЕРАТУРА

1. Колмаков С. Г. 1930. Очерк растительности лугов по нижнему течению реки Деркул. Уральская с.-х. оп. станция. Уральск. Вып. 1.
2. Колмаков С. Г. 1930. Ботаническое и биометрическое обследование травостоя на лугу Уральской опытной станции. Зап. Казахстан. с.-х. оп. ст. Уральск.
3. Колмаков С. Г. 1935. Материалы к флоре Западного Казахстана. Общество изучения Казахстана. Уральск. Вып. 3.
4. Карелин Г. С. 1874. Разбор статьи Г. А. Рябинина „Естественные произведения земель Уральского казачьего войска“. Труды С.-Петербургского общества естествоиспытателей. Т. VI.
5. Карелин Г. С. 1883. Путешествие по Каспийскому морю. Записки русского Географического общества. Том X.
6. Ларин И. В. 1924. Опыт деления растительности Уральской области на районы. Материалы по хозяйственному районированию Уральской области. Изд. Уральской губ. научно-плановой комиссии.
7. Паллас П. С. 1773—1788. Путешествие по разным провинциям Российской империи.
8. Савич М. 1885. Опыт разведения леса в степи Уральского казачьего войска. Лесной журнал № 1.
9. Пояркова Т. Ф. и Коровник З. В. 1931. Почвы и растительность дельты р. Урала. Баксайский район. Баксайское опытно-мелиоративное поле. Мелиоративная экспедиция Центрального Казахстана. Вып. I. Уральск.
10. Тихомиров И. К., Рязанцева З. Н. 1939. Климат Заволжья. Материалы изысканий, исследований и проектирования ирригации Заволжья и Камышинской плотины и гидростанции на Волге. Вып. IX. Нижне-Волгострой. Сельхозгиз. Москва.
11. Шенников А. П. 1938. Луговая растительность СССР. Растительность СССР. Том. I, изд. Академии Наук СССР.

КОРНЕВОЕ ВЛАГАЛИЩЕ ЗЛАКОВ, КАК ДИАГНОСТИЧЕСКИЙ ПРИЗНАК

Доцент С. С. ХОХЛОВ

При изучении экологии прорастания у злаков наше внимание привлекли некоторые морфологические особенности прорастания зерновок. Проращивание велось в чашках Петри на фильтровальной бумаге при достаточном увлажнении при температуре 20—25°C. Исследовалось шесть видов: *Agropyrum cristatum*, *Aneurolepidium ramosum*, *Agropyrum sibiricum*, *Agropyrum elongatum*, *Agropyrum repens*, *Eremopyrum triticeum*.

Первым ясно заметным морфологическим признаком начала прорастания зерновок всех злаков считается появление корневого влагалища (*coleorhiza*). Оказалось, что у каждого из исследованных видов корневое влагалище обладает рядом своеобразных морфологических черт, по которым эти виды могут быть отличимы друг от друга. На прилагаемых рисунках представлены корневые влагалища с частью зерновок исследованных видов. Зарисовки делались под биноклем на первый день прорастания, в момент, когда корневое влагалище, прорвавшее верхнюю цветковую чешую, легко обнаруживалось невооруженным глазом. Как видно из рисунков, различие корневых влагалищ у всех шести видов значительное не только по форме самого корневого влагалища, но и по характеру их образующих клеток, а также по наличию или отсутствию на них волоскообразных клеточных выростов. Ниже кратко характеризуются корневые влагалища каждого вида в отдельности, согласно обозначениям на таблице.

а. *Agropyrum cristatum*. — Корневое влагалище заостренное, цветковую чешую разрывает сбоку зерновки и направлено параллельно продольной оси симметрии зерновки. Клетки корневого влагалища многогранные, округлые, без выростов.

в. *Aneurolepidium ramosum*. — Корневое влагалище крупное, крючкообразно изогнутое, туповатое, цвет-



a



b



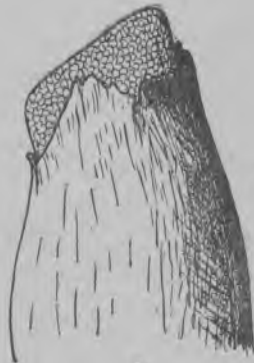
c



d



e



f

ковую чешую прорывает со спинки зерновки. Клетки корневого влагалища крупные, удлинённые, без выростов.

с. *Agropyrum sibiricum*. — Корневое влагалище шаровидное. Клетки корневого влагалища округлые, расположенные в верхней части влагалища, образуют короткие тупые выросты.

д. *Agropyrum elongatum*. — Корневое влагалище заостренное, цветковую чешую прорывает сбоку зерновки и направлено под большим углом в сторону от продольной оси симметрии зерновки. Клетки корневого влагалища мелкие, удлинённые, с тонкими волоскообразными выростами.

е. *Agropyrum геренс*. — Корневое влагалище туповатое, цветковую чешую прорывает со спинки зерновки. Клетки корневого влагалища крупные, округлые, без волоскообразных выростов.

ф. *Eremopyrum triticeum*. — Корневое влагалище тупое, срезанное, цветковую чешую прорывает со спинки зерновки. Клетки корневого влагалища мелкие, многогранные, без выростов.

Изложенное позволяет предположить, что морфология корневого влагалища в ряде случаев может служить диагностическим признаком при определении зерновок злаков. Вполне вероятно, что этот признак имеет и определенное систематическое значение.

ОБ ЭКСПОНЕНЦИАЛЬНОМ И ПАРАБОЛИЧЕСКОМ РОСТЕ

Проф. А. В. МОРОЗОВ

Академик Шмальгаузен (1935), изучая закономерности роста различных животных, пришел к выводу, что в одних случаях рост может быть очень хорошо охарактеризован экспоненциальной, в других же—параболической кривой. В связи с этим он различает экспоненциальный и параболический рост.

Характерной и отличительной особенностью экспоненциального роста является, по мнению Шмальгаузена, постоянство скорости роста. Скорость же параболического роста является величиной переменной, причем она „падает обратно пропорционально возрасту и измеряется отношением величины константы к возрасту (вычисленному от начала роста организма)“. Характерной особенностью параболического роста является также то, „что этот рост распадается на „некоторые естественные периоды“ в соответствии со „специфическими внутренними и внешними условиями“ периодов жизненного цикла, а именно: детства, юности, зрелости и старости. Эти „естественные“ периоды роста характеризуются резким изменением константы роста и резко меняющейся скоростью роста.

Отмечая целый ряд положительных сторон предлагаемого им метода анализа параболического роста, Шмальгаузен в заключение дает ему следующую оценку:

„Метод определения константы роста является не только и даже не столько методом вычисления определенной величины, позволяющей объективно охарактеризовать интенсивность роста животного в той или иной фазе его развития, сколько в особенности средством для анализа самого процесса роста. В этом особо важное значение предлагаемого метода“.

Итак, из двух категорий роста Шмальгаузен отдает явное предпочтение параболическому росту, не отрицая в то же время, что процесс роста является „в своей основе

процессом экспоненциального характера". Отдавая предпочтение параболическому росту, Шмальгаузен руководствуется следующими соображениями:

1. Формула параболического роста очень проста и „содержит только две константы ($V=mt^k$), из которых одна— m —характеризует величину растущей массы, а другая—показатель k —является важнейшей величиной, вполне характеризующей интенсивность самого процесса роста“.

2. „Формула параболического роста дает прекрасные результаты как раз там, где все экспоненциальные формулы оказались несостоятельными именно в эмбриональном периоде“.

3. „Закон параболического роста имеет общее значение для всего процесса роста у высших животных“, распадаясь на естественные периоды.

4. Под параболическую формулу „может быть подведена серьезная теоретическая база“, так как она „схватывает некоторую внутреннюю сущность самого процесса“.

Остановимся на рассмотрении этих соображений.

Начнем с первого:—„формула параболического роста очень проста“. Но ведь также проста и формула экспоненциального роста, известная у математиков под названием формулы органического роста, $V=V_0 e^{ct}$, „где C —постоянная скорость роста, t —время, протекшее от начала наблюдения, когда объем или масса имела начальные размеры V_0 , e —основание натуральных логарифмов“. Вычисления по этой формуле не представляют никаких затруднений и гораздо проще аналогичных вычислений по параболической формуле, так как здесь выпадает одна операция логарифмирования (времени, возраста).

Второе соображение о том, что „все экспоненциальные формулы оказались несостоятельными при изучении роста в эмбриональном периоде“, не соответствует действительности. Для доказательства этого положения возьмем какой-нибудь конкретный пример параболического роста из работы Шмальгаузена, например, эмбриональный рост курицы по данным Н. Murray (1925), и попробуем, не подойдет ли к этим эмпирическим данным какая-нибудь из экспоненциальных формул, которая могла бы охарактеризовать процесс роста в эмбриональном периоде.

Решить, какая формула подходит к данной кривой роста, судя только по ее внешнему виду, не всегда возможно. В частности, по внешнему виду совершенно невозможно отличить экспоненциальную кривую от параболической, и поэтому для окончательного решения этого вопроса приходится прибегать к математическому анализу эмпирических данных.

„Самый совершенный способ проверки правильности выбора функции для данной кривой заключается в представлении этой функции в виде прямой линии“ (Горячкин, 1940).

Той же самой методики, очевидно, придерживался и Шмальгаузен, решая вопрос о том, имеет ли он дело с экспоненциальным или параболическим ростом. По этому поводу он дает следующие методические указания: „Если ряд данных величин (размеров организма, его прироста или скорости роста) являются простой экспоненциальной функцией времени, то логарифмы этих величин дадут в системе координат, на абсциссе которых отмечено время (возраст), прямую линию (если $V=V_0 e^{ct}$, то $\text{Log } V = \text{Log } V_0 + ct \text{ Log } e$ —формула прямой).

Если ряд величин (длины, весов...) организма являются простой потенциальной функцией типа нашей формулы параболического роста $v = mt^k$, то выявляется прямолинейная зависимость логарифмов этих величин от логарифмов возраста; так как $v = mt^k$, то $\text{log } v = \text{log } m + k \text{log } t$ — опять формула прямой линии“.

Итак, если эмпирические данные дают прямую линию при логарифмических шкалах (по оси абсцисс откладываются $\text{log } x$, а по оси ординат — $\text{log } y$), то мы имеем параболический рост, если же прямая получается в полулогарифмических шкалах (по оси ординат $\text{log } y$, по оси абсцисс — x), то мы имеем дело с экспоненциальным ростом. Принимая этот критерий правильности выбора формулы для кривой, мы должны будем признать, что закономерные отклонения точек (соответствующих эмпирическим данным) от прямой в ту или иную сторону, а также изломы прямой, будут свидетельствовать, что предполагаемая формула не согласуется с эмпирическими данными и приходится подбирать другую, делая это до тех пор, пока все эмпирические данные не будут расположены вдоль прямой или около прямой, равномерно группируясь по ту и другую сторону.

После этих методических отступлений обратимся к рассмотрению конкретного примера об эмбриональном росте курицы (Шмальгаузен, табл. 3.) В доказательство положения, что эмбриональный рост курицы идет по параболической кривой, Шмальгаузен приводит на странице 29 рисунок 5-й. Демонстрируя на этом рисунке совпадение эмпирических данных по эмбриональному росту курицы с прямой линией, при вычерчивании графика в логарифмических шкалах, Шмальгаузен тем самым доказывает, что

процесс эмбрионального роста курицы подчиняется параболическому закону роста, испытаний же по экспоненциальной кривой не приводит. Но если мы, используя данные, приведенные в таблице 3, возьмем экспоненциальную формулу типа $v = a + v_0 l^{ct}$ и построим график в полулогарифмических шкалах, откладывая по оси абсцисс время, а по оси ординат — $\log(v - a)$, то получим прямую линию, характеризующуюся следующим уравнением: $\log(v - a) = -0,09937x - 0,39944$, которое дает вполне удовлетворительные результаты.

Правда, параболическая кривая дает более точные результаты для эмбрионального периода роста курицы, чем экспоненциальная, но из этого не следует, что все „экспоненциальные формулы оказались несостоятельными“. Что же касается постэмбрионального периода роста, то тут наилучшие результаты, как мы увидим из дальнейшего, дают экспоненциальные формулы, а не параболические. И нельзя, исходя из того, что в эмбриональный период жизни лучшие результаты дает параболическая кривая, распространять ее применение и на постэмбриональный период, для которого параболические формулы являются более несостоятельными, чем экспоненциальные.

Возьмем второй конкретный пример, ставший теперь уже классическим и вошедший во многие учебники биологии в качестве иллюстрации „закона параболического роста“, — это постэмбриональный рост белой мыши (самцов) по Штиве (Stieve, 1923), и испытаем эмпирические данные, приводимые Шмальгаузенем в табл. 7, по изложенному методу „проверки правильности выбора функции путем представления этой функции в виде прямой линии“.

Чтобы решить вопрос о приложимости к данному материалу параболической кривой, мы должны строить график в логарифмических шкалах, откладывая по оси абсцисс логарифмы возраста, а по оси ординат логарифмы веса. В результате получаем не прямую линию, а ломаную, состоящую из трех самостоятельных частей, из которых каждая имеет свой угловой коэффициент, а следовательно, и свою „константу роста“. Принимая же во внимание основное условие, что правильность выбора функции должна характеризоваться единой прямой линией, на которой должны располагаться все эмпирические точки, мы должны будем признать, что параболическая формула к данному случаю совершенно не подходит. Однако, это обстоятельство отнюдь не смущает Шмальгаузена, а наоборот, он в этих изломах видит „особо важное значение“

предлагаемого им метода, позволяющего „объективно характеризовать интенсивность роста животного в той или иной естественной фазе его развития“.

Но, к сожалению, эти изломы ни в коей мере не соответствуют „естественным фазам развития“, а являются всего лишь результатом неправильно подобранной эмпирической формулы. Если бы эти изломы прямой были действительным отображением естественных фаз развития, то они, по мнению Шмальгаузена, должны были бы выявиться „при всяких методах математического анализа“. На самом же деле этого нет, так как при правильно выбранной функции никаких изломов, свидетельствующих о естественных фазах развития, не обнаруживается, и все эмпирические точки распределяются в виде единой прямой линии.

Подбирая к данному случаю соответствующую эмпирическую формулу, мы приходим к выводу, что экспоненциальная формула типа $V = A - be^{-cx}$ дает очень хорошие результаты, и поэтому при пользовании ею мы никаких изломов прямой линии и не обнаруживаем. Что же касается параболических кривых, то ни одна из них не отражает процесса постэмбрионального роста белой мышцы (самцов) в целом, совпадая с эмпирическими данными только в определенных участках кривой роста.

Перефразируя критические замечания Шмальгаузена по поводу установленных Броди фаз роста, заменив в нем слова „экспоненциальный“ на „параболический“, „эмбриональный“ на „постэмбриональный“ и „скорость роста“ на „константу роста“, мы получаем следующую оценку метода Шмальгаузена в его же собственных выражениях: „Для того, чтобы подогнуть эмпирический материал к параболической формуле, приходится безусловно искусственно разбивать кривую постэмбрионального роста на целый ряд произвольно выбранных отрезков со своей константой роста в каждом таком отрезке“. А из этой оценки мы делаем следующий логический вывод, что установленные Шмальгаузенем, на основе „закона параболического роста“, „естественные фазы развития“—есть ничто иное, как „результат применения неправильного метода“ и „искусственного дробления единой кривой на части, которые, благодаря меньшей протяженности, легче подогнуть к определенной формуле. Примером такой искусственной разбивки является попытка Броди истолковать эмбриональный рост как чисто экспоненциальный процесс“ и попытка самого Шмальгаузена истолковать постэмбриональный рост животных как чисто параболический процесс.

Наконец, нельзя согласиться и с утверждением Шмальгаузена о том, что „наиболее распространенной формой роста высших животных является, очевидно, параболический рост“. Что же касается низших позвоночных, в частности рыб, то для них наиболее распространенной формой роста, вне всякого сомнения, является рост экспоненциальный.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. ГОРЯЧКИН В. Приближенные вычисления и графические изображения. Собр. соч. академ. Горячкина т. IV, Сельхозгиз, 1940.
2. ШМАЛЬГАУЗЕН И. И. Определение основных понятий и методика исследования роста. Сб. „Рост животных“. Биолог. Ин-т им. Тимирязева при Ученом Комитете ЦИК СССР. Москва, 1935 г.

О ЛИНЕЙНОМ РОСТЕ РЫБ И МЕТОДАХ ЕГО ИЗУЧЕНИЯ

Проф. А. В. МОРОЗОВ

Для учета роста рыб, как и всякого растущего организма, необходимо производить через определенные промежутки времени систематические измерения либо веса, либо длины тела.

Определение веса считается наиболее „точным методом учета величины тела, а следовательно, и роста животного“ (Шмальгаузен, 1935). Однако, линейные измерения, особенно для рыб, имеют некоторые преимущества перед весовыми измерениями. Дело в том, что вес рыбы может изменяться совершенно независимо от роста. Например, различная степень наполнения желудка будет резко сказываться на изменении веса и совершенно не будет влиять на изменение длины тела. При недостаточном питании рыба длительное время может в весе почти не увеличиваться, рост же в длину будет продолжаться, хотя и с меньшей интенсивностью, чем при обильном питании. С другой стороны, особенно при обильном питании, увеличение веса тела рыбы может происходить не за счет роста, а за счет отложения жира. Точно также вес рыбы может увеличиваться до 25% и более за счет созревания половых продуктов.

Принимая это во внимание, гораздо выгоднее при изучении роста рыб исходить из линейных размеров, но желательно в дополнение к линейным измерениям привлекать и весовые данные для выяснения соотношений между длиной и весом и последующих, в случае необходимости, пересчетов.

Изучение линейного роста рыб, помимо непосредственных измерений растущих организмов, дает возможность исследователю при помощи так называемого метода обратных расчислений темпа роста рыб по чешуе исполь-

зывать обширный чешуйный материал, который легко может быть собран по многим рыбам из любого водоема в любое время года.

Итак, изучение роста рыб может быть сведено к собиранию через определенные промежутки времени измерений длины тела рыбы. В результате у исследователя получается два ряда величин: длина и возраст. Обе эти величины способны принимать различные значения (величины переменные).

Исходя из этого, можно сказать, что рост рыбы (увеличение ее размеров) есть функция возраста, причем возраст или время будет независимая переменная или аргумент, а длина рыбы—зависимая переменная или функция.

Итак, чтобы получить представление о функциональной зависимости размеров рыб от времени, нужно через определенное время делать измерения растущей рыбы или же производить обратное расчисление темпа роста рыбы по чешуе. И в этом, и в другом случае каждый раз будет получаться пара чисел: размеры рыбы (y) и ее возраст (x). Если величины X и Y принять за прямоугольные координаты, то каждой паре чисел будет соответствовать определенная точка на плоскости. Расположение этих точек наглядно представляет совместные изменения переменного и его функции.

Выражая линейный рост той или иной рыбы в виде графика, мы получаем или S-образную кривую или (чаще всего) затухающую кривую. Подобная кривая роста, построенная на основе средних величин, дает представление лишь об общей закономерности роста, не отражая индивидуальных колебаний. Но, с другой стороны, эту же кривую среднего роста можно рассматривать и как графическое изображение индивидуального роста, допустив, что каждый экземпляр, относящийся к данному виду рыбы, за время своей индивидуальной жизни проходит эту кривую (всю или только часть ее) со свойственной ему скоростью. Под влиянием тех или иных причин может происходить или ускорение, или замедление прохождения определенного участка кривой, или даже полная остановка движения. Поэтому рыбы, начав свой рост одновременно, к концу вегетационного периода под влиянием различных внешних воздействий могут иметь разные размеры и распределяться по кривой роста в различных ее участках, одни ближе к ее началу, другие дальше. На следующий год они начнут свой путь по кривой роста с той точки, где остановились в предыдущем году, и эти рыбы, попадая в совершенно одинаковые условия,

будут иметь различные приросты в силу того, что они начнут свой рост с различных точек кривой. При прохождении наиболее крутой части кривой прирост будет максимальным, при прохождении же пологого отрезка он будет минимальным. Но в том и другом случае, несмотря на абсолютные различия, эти приросты для данной стадии роста мы должны рассматривать как нормальные и равнозначные.

Итак, величина прироста рыбы и самый рост рыбы находятся в зависимости от размеров рыбы или от пройденного ею по кривой роста пути. И потому для определения „нормального“ прироста мы должны уметь вычислять его величину от любой точки кривой.

В этом отношении большую пользу могут оказать эмпирические формулы. Для линейного роста рыб такой формулой, дающей очень хорошие результаты, является экспоненциальная формула типа: $y = A - be^{-cx}$, в которой y — длина рыбы, x — возраст. Оперировать с этой формулой сложнее, чем с обычной экспоненциальной формулой типа $y = be^{cx}$, так как „присутствие постоянного члена A делает невозможным определение коэффициентов при помощи логарифмирования“ (Горячкин, 1940). Но преобразуя это уравнение в виде $A - y = be^{-cx}$ и логарифмируя его, мы убеждаемся в том, что точки $[\log(A - y), x]$ будут лежать на прямой линии в силу соотношения:

$$\log(A - y) = \log b - cx \log e$$

Таким образом, если заранее будет известна величина постоянного члена A , то нахождение коэффициентов b и c будет сравнительно простым делом. Коэффициент же A обычно определяется при помощи трех произвольно выбранных точек (y_1, x_1 , y_2, x_2 и y_3, x_3) таким образом, чтобы $x_3 = (x_1 + x_2) : 2$. Установив эти точки, коэффициент A находят по формуле $A = (y_1 y_2 - y_3^2) : [(y_1 + y_2) - 2 y_3]$

Для иллюстрации вычислений необходимых констант возьмем какой-нибудь конкретный пример, например, данные Державина (1922) по линейному росту куринской севрюги, охватывающие тридцатилетний период роста. Для вычисления коэффициента A возьмем три равноотстоящих точки: $x_1 = 1$, $x_2 = 31$, $x_3 = 16$ и соответственно им — три ординаты: $y_1 = 21$, $y_2 = 187$, $y_3 = 130$ (табл. 1). Подставляя эти величины в приведенную формулу, после вычислений получаем цифровое выражение нужного нам коэффициента: $A = 249,5$.

Дальнейший ход вычислений представлен в таблице 1.

Таблица 1

Линейный рост куринской севрюги (по Державину)

Возраст (x)	Длина (см) (y)	A — y	log (A — y)	Длина теорет.
1	21,1	228,4	2,35870	22,5
2	32,1	217,4	2,33726	32,1
3	42,5	207,0	2,31597	41,3
4	51,5	198,0	2,29667	50,1
5	60,0	189,5	2,27761	58,5
и т. д.				

Располагая этими данными, строим график, откладывая по оси абсцисс возраст (x) в годах, а по оси ординат $\log (A - y)$. Если точки будут располагаться по прямой линии, то коэффициент A установлен правильно, если же они отклоняются от прямой, то коэффициент A выбран неправильно. Если величина A слишком велика, то нижние точки графика будут отклоняться от прямой линии вверх, если—мала, то вниз. Если же рост идет по экспоненциальной формуле $y = A - be^{-cx}$ и если коэффициент A определен правильно, то при нанесении на график величин x и $\log (A - y)$ всегда будем получать прямую линию. Взяв две любые точки на этой прямой, мы по формуле: $(y - y_1) : (y_2 - y_1) = (x - x_1) : (x_2 - x_1)$ легко определим коэффициенты b и c.

Для приведенного примера линейного роста севрюги в качестве исходных точек были взяты следующие: $x_1 = 4$, $x_2 = 29$, $y_1 = 2,29667$ и $y_2 = 1,81954$.

Подставляя их в формулу, приходим к уравнению:

$$y^1 = 2,37301 - 0,01909x$$

Подобное нахождение эмпирической формулы хотя просто, но далеко несовершенно, так как самый выбор направления прямой является в достаточной степени произвольным, а правильное и точное проведение прямой, с тем, чтобы эмпирические точки расположились по обе ее стороны примерно на равном расстоянии, зависит от опыта, навыка работника и от качества чертежных принадлежностей. Более точные и объективные результаты получаются, если вычисление коэффициентов производить способом наименьших квадратов. Имеется несколько приемов установления уравнения прямой по методу наименьших квадратов. Воспользуемся наиболее простым способом Маркова (см. Митропольский, 1931).

Вычисленная по этому способу формула имеет следующий вид:

$$y^1 = 2,37468 - 0,01873 x$$

$$\log(A - y) = \log b - cx \log 10.$$

Пользуясь установленным уравнением, можно вычислить теоретические размеры севрюги для любого возраста. Вычисление ведем по следующей схеме.

Схема вычисления теоретических размеров по найденной формуле:
 $\log(A - y) = 2,37468 - 0,01873 x$

x	log x	cx	log b - cx	A - y	y
1	0,00000	-0,01873	2,35595	227,0	22,5
2	0,30103	-0,03746	2,33722	217,4	32,1
3	0,47712	-0,05619	2,31849	208,2	41,3
4	0,60206	-0,07492	2,29976	199,4	50,1
5	0,69897	-0,09365	2,28108	191,0	58,5 и т. д.

Теоретические величины довольно хорошо совпадают с эмпирическими данными, улавливая закономерность роста на протяжении тридцатилетнего периода.

Используя эти данные, можно вычертить теоретическую кривую роста, которая, по сравнению с эмпирической кривой, имеет преимущество в том, что устраняет индивидуальные отклонения в размерах рыбы по каждой возрастной категории и дает представление об общей закономерности роста. Но самое ценное то, что теоретическая кривая, полученная на основе экспоненциальной формулы, дает возможность вычислять нормальный годовой прирост от любой точки кривой.

ЛИТЕРАТУРА

1. Горячкин В. Собрание сочинений, т. IV, 1940.
2. Державин А. Н. Севрюга (*Ac. stellatus*). Биологич. очерк. Изв. Бакин. Ихт. Лабор. 1922.
3. Шмальгаузен И. П. Рост животных. Сборник Биол. Инст. им. К. А. Тимирязева, 1935 г.
4. Митропольский А. К. Техника статистического исчисления. Сельхозгиз, 1931 г.

О ЦИФРОВЫХ ПОКАЗАТЕЛЯХ ЛИНЕЙНОГО РОСТА РЫБ

Проф. А. В. МОРОЗОВ

Метод подбора эмпирических формул к кривым роста дает возможность вычислять так называемые нормальные годовые приросты для рыб любого размера. Используя цифровые данные и выражая графически функциональную зависимость величины линейного прироста от исходных размеров, каждый раз получаем наклонную прямую, спускающуюся вправо и свидетельствующую о постепенном затухании роста.

Если бы рыба на протяжении всей жизни на каждый сантиметр длины тела в течение года давала бы одинаковый прирост, то можно такой равномерный рост рассматривать как один из видов равномерного движения.

На самом же деле эти цифры все время закономерно уменьшаются, следовательно, здесь—равномерно-замедленное движение.

Исходя из этих соображений, скорость роста рыбы можно определять по следующей формуле:

$V = V_0 - at$, где V_0 — начальная скорость, a — ускорение и l — длина тела рыбы.

Данная формула скорости роста рыбы от типичной формулы скорости равномерно-замедленного движения отличается тем, что в ней время (t) заменено размерами тела рыбы (l) на том основании, что при установлении зависимости роста от размеров мы придерживались строго определенного промежутка времени, равного одному году ($t_2 - t_1 = 1$).

Таким образом в качестве независимой переменной бралось не время, а длина рыбы (l) в начале года (к моменту начала роста), а в качестве зависимой переменной—прироста длины тела рыбы за год. Изменив независимую переменную, мы приурочиваем скорость роста не к определенному времени, а к определенному размеру рыбы.

В результате простая зависимость между этими величинами позволяет рассматривать изменение скорости роста рыбы как один из видов равномерно-замедленного движения. По идентичности формул параллель между изменением скорости роста рыбы и скорости равномерно-замедленного движения можно провести и дальше, вычислив еще один показатель — проходимый точкой путь (S):

$$S = V_0 l - \frac{al^2}{2}$$

Но так как второй член (al) исходной формулы $V = V_0 - al$ все время возрастает, то должен наступить момент, когда величина al будет равна начальной скорости ($al = V_0$), и тогда скорость (V) превратится в нуль, т. е. движущаяся точка остановится. Это будет, когда $l = \frac{V_0}{a}$, а пройденный путь — $S = \frac{V_0^2}{2a}$.

Итак, линейный рост рыбы может быть охарактеризован тремя основными показателями роста: скоростью (V), ускорением (a) и пройденным путем (S), а кроме того одним вспомогательным (A), вычисляемым при подборе экспоненциальной формулы к кривой роста.

Но что собственно представляют собой эти показатели?

Чтобы получить ответ на поставленный вопрос, остановимся на рассмотрении роста леща из различных участков р. Волги и одного из ее притоков (Большой Иргиз), фактические данные по росту которого представлены в следующей таблице:

Таблица 1

Рост леща (*Abramis brama*) в мм

Возраст в годах	Дельта р. Волги	Волга у Золотого	Волга у Иргиза	Б. Иргиз
1	73	73	66	60
2	162	132	116	104
3	253	192	170	157
4	295	243	223	206
5	332	282	266	243
6	360	313	301	279
7	393	339	326	284
8	405	357	349	314
9	421	375	—	—
10	431	390	—	—
11	437	—	—	—

Обработывая эти материалы, получаем следующие показатели, характеризующие особенности роста леща:

Таблица 2

Место лова	A	V_0	V_{100}	V_{200}	V_{300}	V_{400}	b	a
Дельта Волги . .	476	98,1	77,5	56,8	36,3	15,7	23337	0,21
Волга у Золо- ва того	449	85,1	66,2	47,2	28,2	9,3	19006	0,19
Волга у Иргиза .	452	80,9	63,0	45,1	27,2	9,3	18275	0,18
Река Б. Иргиз .	388	77,9	57,8	37,8	17,8	0,0	15115	0,20

Вспомогательный показатель роста (A)—это максимальные размеры рыбы. Величины этого показателя зависят от внутренних и внешних факторов. У рыб одного вида, но находившихся в период роста в различных экологических условиях, величина максимальных размеров меняется в зависимости от внешних условий. Например, лещ, выловленный в дельте Волги, но проведший свою жизнь в пределах Северного Каспия, имеет более высокий показатель ($A=476$), чем лещ, обитающий в верхних участках Волги ($A=449$ и 452) или в реке Б. Иргиз ($A=388$). Повидимому, различные условия питания и температуры наложили свой отпечаток на рост леща и на величину его максимальных размеров.

Показатель V —скорость линейного роста—величина изменчивая, по мере увеличения размеров тела закономерно уменьшается на определенную величину, именуемую ускорением (a). Наибольшее цифровое выражение скорости имеет в начале роста (начальная скорость — V_0), ниспадая к концу роста до нуля, что бывает в момент достижения рыбой ее предельных размеров. Если линейный рост рыбы есть один из видов равномерно-замедленного движения, то как таковой он не может происходить без начальной скорости.

Величина этого показателя может колебаться в значительных пределах. Уже на примере роста леща из различных районов Волги видно, что величина начальной скорости колеблется от 78 мм (р. Б. Иргиз) до 98 мм (дельта р. Волги). Совершенно очевидно, что на величину этого показателя можно влиять, изменяя внешние условия среды. Наибольший эффект получится в том случае, если теми или иными способами (разреженная посадка, искусственное подкармливание и пр.) удастся форсировать рост рыбы в начальных стадиях ее развития.

Размеры рыбы на первом году жизни определяют дальнейший рост рыбы. Чем большую скорость наберет рыба в течение первого года жизни, тем лучшие результаты будут в последующие годы.

Набранная скорость по мере роста рыбы начинает уменьшаться. Быстрота падения скорости определяется тангенсом угла, под которым линия скоростей наклонена к оси абсцисс, или иными словами ускорением (а).

Третий показатель роста—ускорение (а) для определенного вида рыб (или, во всяком случае, для локальных его рас) является величиной более или менее постоянной. В нашем примере она хотя и колеблется, но очень незначительно, все время удерживаясь на уровне около 0,20 мм. Лещи северо-германских озер, обладая различной скоростью роста, в то же время характеризуются величиной ускорения, колеблющейся в очень узких границах от 0,06 до 0,08 мм. Величина ускорения, с одной стороны, находится в зависимости от наследственных ростовых возможностей самого организма, а с другой—от экологических условий существования и, в первую очередь, от температурного режима и продолжительности вегетационного периода. Так, северные лещи имеют наиболее низкие показатели ускорения, южные—наиболее высокие.

Лещ Балтийского моря характеризуется ускорением, равным 0,02 мм, для лещей финляндских озер этот показатель колеблется от 0,03 до 0,06 мм, для водоемов центральных областей Европейской части Союза—от 0,10 до 0,17 мм и для южных водоемов (Азовское, Каспийское и Аральское моря)—от 0,21 до 0,26 мм.

Рыбы, относящиеся к одной и той же локальной расе, обитающие в одном и том же водоеме, при одинаковых экологических условиях, но обнаруживающие (в зависимости от различных условий питания) различный темп роста, имеют одинаковую величину ускорения.

И действительно, у отдельных возрастных категорий волжской сельди, идущих на нерест и характеризующихся различным темпом роста (лучшим-худшим-у старших), величина ускорения остается неизменной и равной 0,20 мм.

Таблица 3
Цифровые показатели роста волжской сельди

Возраст сельди	Линейные размеры в мм					Начальная скор.	Ускорение	Общая продуктивн.
	l ₁	l ₂	l ₃	l ₄	l ₅			
II	133	240	—	—	—	134,15	0,20	44605
III	107	202	279	—	—	117,51	0,20	33902
IV	94	177	251	302	—	107,41	0,20	28678
V	88	165	236	290	332	102,91	0,20	26190

Но зато два других показателя роста—начальная скорость и общая продуктивность роста—меняются довольно значительно, имея наибольшее цифровое выражение у двухлеток и наименьшее у пятилеток.

Остается рассмотреть еще один показатель роста — S или пройденный путь, который графически определяется площадью, ограниченной осью абсцисс, линией скорости и ординатами, проходящими через точки оси абсцисс, изображающие крайние моменты движения.

Если мы хотим определить весь „Жизненный путь“ той или иной рыбы, то он будет представлять собою не что иное, как сумму всех приростов, которую дает рыба в течение всей своей жизни,—это, если можно так выразиться, общая продуктивность роста рыбы.

Продуктивность роста рыбы—величина именная и находится в прямой связи с теми условиями существования, в которых рыба обитает. Поэтому показатель роста может служить хорошим мерилем оценки экологических условий или условий существования рыбы в том или ином водоеме.



О СТРУКТУРЕ ЧЕШУИ КОСТИСТЫХ РЫБ

Проф. А. В. МОРОЗОВ

Чешуя рыб является костным образованием, но у костистых рыб чешуйки, в силу неполного их окостенения, не теряют своей эластичности и представляют собою тонкие и гибкие пластинки, состоящие из плотной соединительной ткани, слегка пропитанной известью. Благодаря этому обстоятельству, чешуи костистых долгое время и носили неправильное название роговых чешуй.

Покрывая все тело рыбы, чешуи образуют довольно прочный защитный покров, предохраняющий тело рыбы от различных внешних воздействий и в то же время не препятствующий ее движению.

Черепицеобразно налегая друг на друга, чешуйки наклонены к поверхности тела под очень острым углом и помещаются в особых соединительно-тканых сумках: задний свободный край чешуи выступает из этой сумки наружу и покрывается с поверхности только очень тонким слоем эпидермиса. Благодаря такому изолированному расположению чешуй, помещающихся в соединительно-тканых сумках, они сохраняют свою самостоятельность и совершенно не связывают свободу движения любого участка тела рыбы.

Являясь подвижными относительно друг друга, чешуйки при сгибах тела рыбы во время плавания приходят в более тесное соприкосновение и, испытывая при этом трение, снашиваются в большей или меньшей степени. Наибольшему трению подвержены свободные наружные края чешуи, не заключенные в сумку. Но и те участки чешуи, которые находятся в сумке, также не гарантированы от снашивания. Этот процесс происходит особенно интенсивно, когда объем тела рыбы от похудания резко уменьшается. В это время чешуйный покров становится несколько свободным на похудевшем теле, чешуи приобретают большую подвижность и довольно сильно стираются по краям, особенно в наружной своей части.

В это время „чешуи выглядят так, как будто они с боков потерты и обтрепаны... Когда вслед за этим начинают отлагаться новые слои, то обтрепавшийся поясok чешуи остается всегда заметным; и если даже с того времени протекло несколько лет, то все же видно, в каком возрасте имели место периоды нереста у рыбы“ (Hutton, 1908).

Этот процесс снашивания чешуи, так резко выраженный во время нереста, конечно, протекает повседневно в течение всей жизни рыбы, но его результаты, накладывающие свой отпечаток на структуру чешуи, не так бросаются в глаза, как нерестовые метки.

По теории последовательного вертикального нарастания изопединовых слоев, эти образования благодаря жизнедеятельности склеробластов возникают сразу в виде пластинок определенного размера. Такая пластинка, обособившись от породивших ее склеробластов, в дальнейшем в своих размерах уже не увеличивается. Но под ней, по мере роста рыбы, возникает новая пластинка несколько больших размеров, чем предыдущая, которая ее подстилает и выдается за ее пределы со всех сторон в виде небольшого выступа, так называемого концентрического кольца. По своим размерам эти выступающие края пластинок или концентрические кольца могут быть то уже, то шире в зависимости от скорости роста покрытого этой пластинкой участка тела рыбы. При внимательном изучении этих выступов под микроскопом видно, что они, собственно, состоят из двух частей: бороздок и валиков. Ширина валиков обычно более или менее постоянна, ширина же бороздок изменчива и обычно в наружной части чешуи они гораздо шире, чем во внутренней. Получается впечатление, что изопединовые пластинки, расположенные правильной аккуратной стопкой с выступающими краями, в виде концентрических колец, были затем слегка сдвинуты в направлении к головному концу, причем вышележащие пластинки сдвинулись больше, нижележащие—меньше. Вследствие такого сдвига произошло нарушение концентричности, сужение бороздок в передней части чешуи и их расширение в задней. Подобный сдвиг изопединовых пластинок можно представить себе происходящим в момент их образования, благодаря постоянным изгибам тела рыбы в вертикальной плоскости во время ее движения.

Но нарушение концентричности в чешуе может происходить и по другим причинам. Дело в том, что параллельно с изменением расстояния между валиками наблюдается и изменение их количества: в задней (наружной) части чешуи их гораздо меньше, чем в передней и бо-

ковых. Объясняется это явление тем, что помимо полных кольцевых валиков в передней части чешуи имеются неполные добавочные валики, представляющие собою незамкнутые дуги. Часть из них своими концами доходит до заднего участка чешуи, часть же оканчивается раньше, охватывая не больше четверти или половины круга, и своими концами примыкает к соседним валикам, как бы набегая на них. Вся эта система добавочных валиков образует фигуру, напоминающую собою серп, опирающийся своими концами на полное замкнутое кольцо, которое обычно и принимается за начало следующей годовой зоны.

Как объяснить эти структурные особенности чешуи, исходя из теории вертикальной слоистости?

Время образования изопединовых пластинок различно. Весной с усилением роста быстро увеличивающаяся поверхность тела обуславливает собою и быстрое увеличение чешуйного покрова, следующего в своем развитии за ростом увеличивающейся поверхности. В это время подстилающие друг друга изопединовые пластинки появляются через короткие промежутки времени. Наружный, трущийся край растущей чешуи все время обновляется благодаря появлению новых и новых пластинок. Эти быстро следующие друг за другом пластинки, в силу своего кратковременного пребывания на краю чешуи, не успевают стираться. Поэтому первые появляющиеся после периода остановки роста изопединовые пластинки представлены на чешуе (при рассмотрении ее с поверхности) полными кольцами, опоясывающими предыдущую годовую зону. Но постепенно увеличение поверхности рыбы, а следовательно, и рост чешуи замедляются. Образующиеся в это время изопединовые пластинки пребывают в качестве краевых сравнительно долго и потому подвергаются более продолжительному трению. А так как это трение в наружной части чешуи больше, чем во внутренней, то изопединовая пластинка, занимающая положение краевой, в первую очередь будет стираться по наружному ее краю, остающаяся же видимой с поверхности чешуи внутренняя ее часть принимает явно выраженный серпообразный вид. Если к этому времени новая изопединовая пластинка не успела еще появиться, то процесс изнашивания чешуи продолжается далее, при этом стираются не только боковые стороны последней пластинки, но и наружный край предыдущей. Таким образом количественное соотношение бороздок и валиков нарушается в сторону уменьшения их в наружной части чешуи.

На основании всего сказанного мы приходим к выводу,

что процессы трения и снашивания чешуи являются не только основной причиной для образования на чешуе нерестовых меток, но и годовичных колец.

Совершенно очевидно, что условия трения в различных участках тела рыбы неодинаковы и чешуи в этих участках снашиваются по-разному. Поэтому на чешуях из различных участков тела разный и характер распределения годовых колец. При расчислении темпа роста по этим чешуям очень часто получаются несравнимые результаты. Некоторые авторы склонны усматривать в этом специфичность роста отдельных участков тела, совершенно забывая о том, что механические процессы могут иногда до неузнаваемости изменить структуру чешуи.

Обращая на это явление внимание ихтиологов, изучающих рост и возраст рыб, мне хотелось бы, чтобы этот вопрос был подвергнут широкой дискуссии. Все высказывания как печатные, так и рукописные прошу направлять по адресу: Саратов, Советская 29, кв. 36, Морозову А. В.

О ГЕНЕЗИСЕ ИНСТИНКТА СТАДНОСТИ САРАНЧЕВЫХ

Проф. Л. З. ЗАХАРОВ

Многие насекомые обнаруживают в своем поведении в той или иной степени инстинкт стадности. У некоторых — стрекоз, божьих коровок, нарывников — инстинкт этот проявляется спорадически и лишь в половозрелом состоянии. У других — кузнечиков и саранчевых — признаки его более постоянны и типичны.

Среди исследователей вопроса об инстинкте стадности у животных нет разногласий в толковании возникновения его: ведя групповой образ жизни, подвергаясь однородным влияниям среды и повторяя движения друг друга, они воспитывают в себе подражательность и склонность к массовым одновременным действиям. Рефлексологическая природа инстинкта стадности также несомненна.

Менее ясен вопрос об условиях среды, при которых могли возникнуть подобные акты поведения. Существуют две гипотезы, объясняющие происхождение их. Первая принадлежит Боровскому (1936). Рассматривая поведение стадных животных, в том числе насекомых, он высказывает предположение, что пребывание их в стаде, являясь полезным, закрепляется в процессе исторического развития естественным отбором. Полезность эта выражается, по его мнению, в более благоприятном развитии многих биологических процессов, например, усилении роста, сохранении животной теплоты, ускорении размножения, повышении сопротивляемости среде и среднего количественного уровня вида при переходе от одиночного к стадному образу жизни.

Если это утверждение отнести к высшим позвоночным (птицы и млекопитающие), то оно вполне приемлемо. Работы Дарвина (1896, 1898), Уоллеса (1898), Кропоткина (1907) и других показали полную вероятность происхождения инстинкта стадности в результате борьбы за существование. Но при переносе этой теории на беспозвоночных,

в частности на насекомых, встречаемся с большими трудностями. Так, саранчевые, особенно азиатская саранча, почти неразличимые при одиночном существовании среди комочков почвы и стеблей травы, в скоплениях становятся резко заметны и легко обнаруживаются своими многочисленными врагами. Если бы эти насекомые были несъедобны, тогда к ним можно было бы применить рассуждения Вейсмана (1905) о повышении резистентности особей в скоплениях, как это замечается у геликонид и данаид. Но саранчевые вполне съедобны и служат постоянным источником питания самым разнообразным животным, а иногда и людям.

Правда, Линдеман (1893) высказал предположение, что красноватые личинки азиатской саранчи, находящиеся в массе на растениях, кажутся похожими на метелки цветущего камыша (куги), но известно, что для стадий этого насекомого камыш не является необходимым растением и часто совершенно отсутствует в них. Кроме того, если допустить, что цвет и форма личинок могут еще ввести в заблуждение врагов, то их выдает специфический сильный запах, хорошо распознаваемый даже обонянием человека.

Поэтому предположение Боровского о возникновении инстинкта стадности вследствие его полезности для стадных животных, к саранчевым насекомым не применимо.

Другую гипотезу предложил Бей-Биенко (1941). Он считает, что личинки саранчевых, мигрируя в поисках свежей растительности с возвышенных частей в низины или же концентрируясь на участках с редкой растительностью, попадают в условия большей скученности, а следовательно, более тесного взаимодействия. Подобные идеи высказал Эспинас (1898), разьясняя возникновение гнездовых некоторых птиц, заселяющих так называемые „птичьи базары“ северных морей. И здесь небольшое число удобных мест для поселения, увеличивая плотность скоплений, повлекло за собой воспитание стадного образа жизни и общих проявлений поведения.

Не отрицая правдоподобия рассуждений Бей-Биенко и Эспинаса относительно некоторых групп животных, мы не можем признать их объясняющими возникновение стадности у саранчевых, особенно азиатской саранчи, у которой инстинкт стадности выражен с наибольшей четкостью и полнотой.

Дело в том, что стадные саранчевые, хотя и мигрируют из мест отрождения в более пониженные и богатые кормовыми растениями места, но далеко не всегда попадают

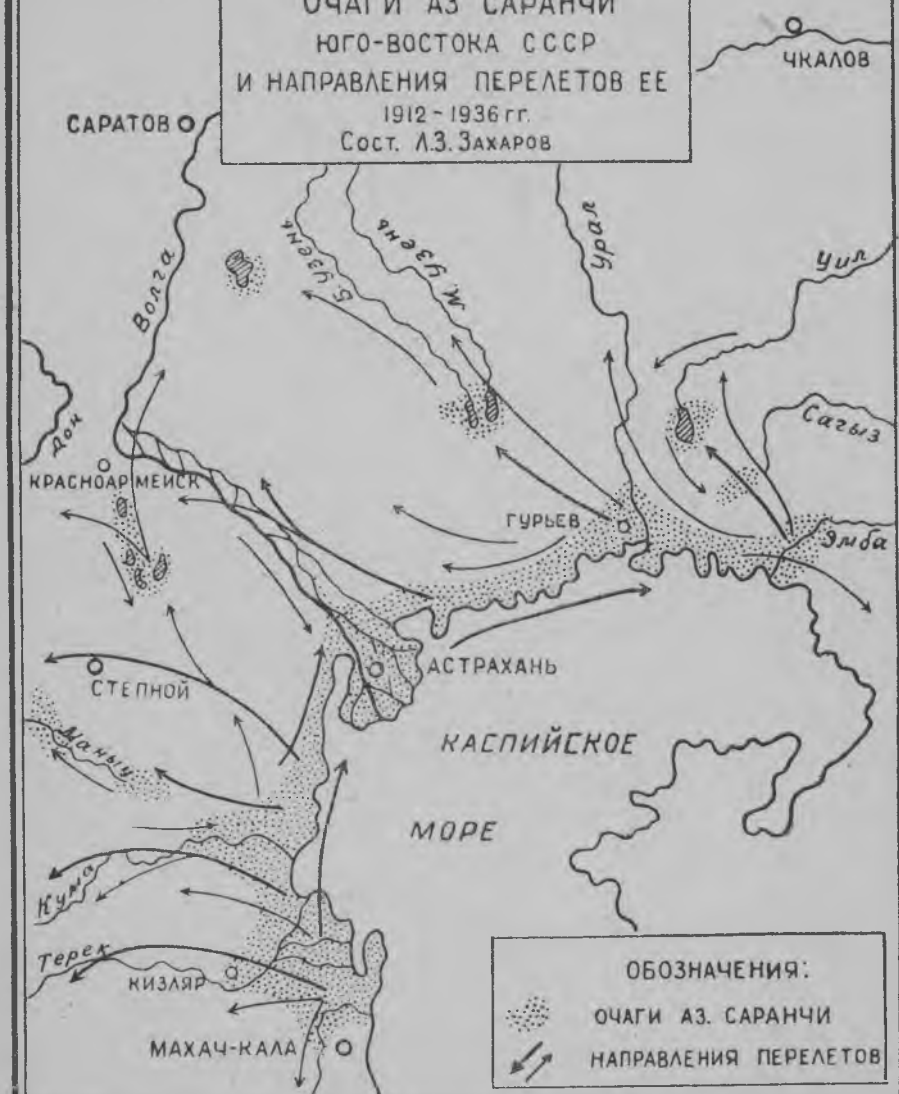
в условия ограниченных по площади, но удобных для жизни участков, вынуждающих их скучиваться. Если подобные обстоятельства не являются обычными и не ежегодно повторяются в биологии пруса (Кириченко, 1926) и мароккской кобылки (Сиязов, 1912; Свириденко, 1924), то в жизни азиатской саранчи они совершенно не имеют места. Опускаясь с островов, гряд и других возвышенных частей плавни (станции отрождения) в низины, занятые луговыми или водно-болотными ассоциациями (станции питания), азиатская саранча находит огромные площади кормовых растений, во много раз превышающие площади ее отрождения. В этих новых для нее условиях ничто не мешает кулигам (скоплениям личинок) и стаям прекратить групповое существование, разбрестись и перейти к одиночному образу жизни. И это расселение тем более вероятно, что, как показал Плотников (1931), у личинок саранчевых старших возрастов имеется явная тенденция к расплозанию и расширению занимаемых площадей.

Если это не происходит, то надо допустить, что инстинкт стадности, объединяющий саранчевых в кулиги и стаи, возник гораздо ранее нашего времени, в отдаленные геологические эпохи, и в результате иных причин, чем те, которые выдвигает Бей-Биенко.

Наша точка зрения на этот вопрос иная. Фактором воспитания стадности не может быть причина, проявляющаяся лишь спорадически и разновременно, а в пределах ареала обитания разорванно и неоднородно. Им должна быть причина более устойчивая, длительно действующая и распространяющая свое влияние на значительную площадь. Такой причиной, по нашему мнению, являются в основном экологические факторы существования саранчевых. Поясним эту мысль сравнением условий обитания азиатской саранчи, биотопом которой являются заболоченные пространства, плавни южных рек, и одиночных саранчевых, биотопом которых служат сухие степи.

Азиатская саранча, живя в плавнях, всегда окружена громадным количеством крупных и высоких растений, составляющих луговые и водно-болотные ассоциации в качестве постоянных и главных компонентов их. Пырей, мятлики, вейники, осоки, безкильница, ситники, тростник, рогозы, камыши образуют обширные, смешанные и чистые, заросли, занимающие десятки и сотни га. Все эти растения составляют обычный источник корма для азиатской саранчи. Растительная масса их огромна, вегетация продолжительна, и это обеспечивает насекомым бесперебойное питание от ранней весны до поздней осени и позволяет личинкам и

ОЧАГИ АЗ САРАНЧИ
 ЮГО-ВОСТОКА СССР
 И НАПРАВЛЕНИЯ ПЕРЕЛЕТОВ ЕЕ
 1912 - 1936 гг.
 Сост. Л.З. ЗАХАРОВ



ОБОЗНАЧЕНИЯ:
 ●●●●● ОЧАГИ АЗ. САРАНЧИ
 ⇄ НАПРАВЛЕНИЯ ПЕРЕЛЕТОВ

имаго держаться вместе, воспитывая у них стадное поведение (Захаров, 1929). В то же время растительный покров из названных растений образует большею частью изреженный травостой, со свободными площадками почвы. И если в отдельных, более влажных местах встречаются густые и плотные заросли, то сомкнутость их является кажущейся, ложной (Фурсаев, 1942). Достаточно саранче поеданием разрядить их, как обнаруживаются площадки открытой почвы. Это обстоятельство является также благоприятным для воспитания у саранчи стадности, создавая соответствующий ее физиологическим потребностям фитоклимат стадий и позволяя личинкам ощущать (видеть, обонять и, может быть, слышать) друг друга.

Условия жизни степных саранчевых не таковы. Растительный покров стадий их характеризуется сильной изреженностью, незначительной высотой и диффузным распределением кормовых растений—типчака, келерии, ковыля, мятлика живородящего, костра и других. Они рассеяны среди несъедобных и неохотно поедаемых форм, занимающих большею частью господствующее положение (полыни, кохии, тысячелистник, железняк, бобовые, крестоцветные). Растительная масса кормовых растений незначительна, а вегетация обычно кратковременна.

Высокая естественная изреженность покрова еще более увеличивается за счет повреждений саранчевыми, что обнажает почву и вызывает летом перегревание поверхности ее. Все это не позволяет степным саранчевым держаться вместе на стадиях отрождения и вынуждает личинок уже в ранних возрастах разбредаться в поисках удовлетворяющего их по количеству и свежести корма, а также других физических условий. Поэтому инстинкт стадности не мог воспитаться у них в полной мере.

Однако в отдельные влажные годы, при более свежем и обильном состоянии растительности степей и значительном накоплении саранчевых, они проявляют признаки скулиживания, т. е. стадообразования, особенно явные у прусика и мароккской кобылки. Это обстоятельство позволяет сделать предположение, что условия существования их в прошлом были более благоприятными для развития инстинкта стадности.

Трудно установить сроки формирования инстинкта стадности у саранчевых. Ряд авторов, изучавших прошлое нашей страны, утверждает, что конец третичного и начальные эпохи четвертичного периода характеризовались несколько более теплым и влажным климатом, чем наше время (Берг, 1922, 1938, Мензбир, 1934, Медведев, 1936, и др.).

Можно допустить, что именно в эту пору широкого распространения в южной половине СССР разнотравных степей, а вместе с ними и плавней, возникло и сложилось у саранчевых стадное поведение, у одних (аз. саранчи) в большей, у других (мароккской кобылки, прусика, одиночных саранчевых) в меньшей степени. Наступление современного, более сурового, континентального климата вызвало общее обеднение и ксерофитизацию растительного покрова степей, а также сужение ареала распространения плавней, сосредоточившихся в устьях южных рек, но не изменивших, в основном, своего гидрофитного характера. Вследствие этого инстинкт стадности у азиатской саранчи сохранился в полной мере и без особенных изменений, у степных же саранчевых ослабился в разной степени.

Таким образом приходим к заключению, что не обстоятельства прямой борьбы за существование и не вынужденные миграции в низины вызвали возникновение и развитие стадности у саранчевых. Генезис и эволюцию последней мы связываем с экологическими условиями современного и, главным образом, прошлого существования саранчевых в зависимости от фитоценотического фактора, т. е. прежде всего от наличия кормовых растений, а также от плотности, высоты и фитолимата растительного покрова их стадий. В одних случаях состав и состояние растительности не благоприятствовали или даже препятствовали насекомым находиться друг около друга и вынуждали вести одиночный образ жизни, в других—позволяли им держаться и жить вместе, что воспитывало подражательность и склонность к общим массовым действиям, т. е. формировало у них инстинкт стадности.

ЛИТЕРАТУРА

1. Берг Л. С. Климат и жизнь. М, 1922.
 2. Берг Л. С. Основы климатологии. Лнгр., 1938.
 3. Боровский В. М. Психическая деятельность животных. М, 1936.
 4. Бей-Биенко Г. Я. Гл. II из Сельскохоз. энтомогии (ред. Щеголева). М, 1941.
 5. Вейсман А. Лекции по эволюционной теории, М, 1905.
 6. Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. Пер. Тимирязева, СПб, 1896.
 7. Дарвин Ч. Происхождение человека и половой отбор. Пер. Сеченова, СПб, 1896.
 8. Дарвин Ч. Инстинкт. Изд. Поповой. 1898.
 9. Захаров Л. З. Перелетная саранча и плавни, Природа, 6, 1929.
 10. Кропоткин П. Взаимная помощь, как факт эволюции СПб, 1907.
 11. Кириченко А. Н. Материалы по экологии и биологии пруса в степной полосе Украины. Одесса. 1926.
 12. Линдеман К. Э. Саранча в Донской области. , 1883, отд. оттиск.
 13. Медведев С. И. Некоторые соображения о последних изменениях климата черном.-азовской засушливой злаковой степ. Вопр. экологии и биоценологии. Лнгр, 1936.
 14. Мензбир М. А. Очерк истории фауны европ. асти СССР. М, 1934.
 15. Плотников В. И. Рост кулиги мароккской кылки и темп борьбы с ней. САИЗР, Ташк. 1931.
 16. Свириденко П. А. Биолог. наблюдения над маркской кобылкой. Лнгр, 1924.
 17. Сиязов М. Борьба с саранчевыми насекомыми Туркестанском крае. Ташк. 1912.
 18. Уоллэс А. Дарвинизм. М, 1898.
 19. Фурсаев А. Д. К познанию флоры и растительности долины Нижней Волги. Саратов, 1942, рукопись.
 20. Эспинас А. Социальная жизнь животных. Сп., 1898.
-

ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗВИТИЯ НИЖНЕ-ВОЛЖСКИХ ОЧАГОВ АЗИАТСКОЙ САРАНЧИ

Проф. Л. З. ЗАХАРОВ

Изучение топографии и природы ниже-волжских очагов (стаций) азиатской саранчи, расположенных по Волго—Ахтубе и в дельте реки Волги, а также истории размножения ее с 1850 по 1940 годы привело нас к установлению следующих закономерностей эволюции их.

1. За последние сто лет очаги азиатской саранчи постепенно смещаются по Волго-Ахтубинской долине в дельту, а в ней — от вершины в сторону приморья. В годы с 1851 по 1885 очаги преимущественно располагались в северной части Волго-Ахтубы (б. Царевский и Черноярский уезды); с 1885 по 1910 гг. основные очаги сосредоточивались в пределах вершины дельты (б. Астраханский уезд); с 1910 по 1930 гг. они занимали среднюю зону ее (Икрянинский, Камызякский, Володарский и Красноярский районы); в последние годы очаги сдвигаются в южную часть дельты, в зону низменных островов.

Причинами этого смещения являются: естественное „постарение“ поймы и дельты, выразившееся в отмирании вторичных русел, поднятии островов и сукцессии растительности от водно-болотных к луговым и лугово-степным фитоценозам, а также мелиоративное и сельскохозяйственное воздействие на пойму. Все это, изменяя в худшую сторону состояние местообитаний, постепенно отесняло их в среднюю и окраинную зоны дельты, где сохранились еще массивы кормовых растений саранчи—пырея, вейника, осоки, тростника, рогоза и др. и прочие факторы, обеспечивающие ее существование.

2. По мере высыхания поймы очаги постепенно опускаются из мест более высоких и сухих в места более пониженные и влажные. Если в прежние годы они занимали, в большинстве случаев, склоны долины, гривы (возвышен-

ные части) островов, береговые бровки русел, склоны Бэровских бугров, то теперь они размещаются по низменным окраинам и серединам островов, днищам высоких озер и ериков (протоков) и их пологим берегам. Это обстоятельство тоже объясняется изменением гидрологического фактора, повлекшим за собой ухудшение фитоценологических и фитоклиматических условий в высоко расположенных станциях саранчи.

3. Очаги азиатской саранчи, имеющиеся в северной и северо-западной части прикаспийской низменности — на р. Волге, побережья Каспия, Сарпинских и Состинских озерах, а также в устьевых разливах рек: Большого и Малого Узеней, Уила и Сагиза, взаимно связаны в своем существовании и поддерживают друг друга. Эта взаимная связанность достигается прежде всего территориальным соприкосновением наиболее мощных из них — западно-казахстанских (гурьевских), волжских, приморских (астраханских и дагестанских), кумского и терского очагов, что позволяет саранче беспрепятственно переползать и перелетать из очага в очаг. Связь же этих очагов с внутренними, материковыми, осуществляется перелетами стай, чему способствуют господствующие летом восточные и юго-восточные ветры.

Среди всех этих очагов очаги Волго-Ахтубы и дельты Волги имеют значение соединительного звена между предволжскими и заволжскими местообитаниями. Очаги же приморские береговые — казахстанские, астраханские и дагестанские — играют роль промежуточных, соединяющих более крупные и стойкие местообитания, расположенные в устьях рек, впадающих в Каспий (Сулака, Терека, Кумы, Волги, Урала и Эмбы) (см. рис.).

4. В периоды с малым стоком, коротким половодьем и низким уровнем воды в Волге запас саранчи в нижневолжских очагах быстро нарастает. В такие периоды залежи кубышек (станции яйцекладки) приобретают максимальные размеры, занимая десятки тысяч га. Наоборот, в годы с увеличенным стоком, сильными и продолжительными половодьями количество саранчи резко снижается.

Особенно значительные подъемы размножения констатированы в 1880—86, 1890—94, 1911—12, 1920—23, 1927—28 и 1935—38 годах. Этим периодам предшествовали и сопутствовали малые осадки в бассейне р. Волги, пониженные стоки и среднегодовые уровни. Так, в 1890 году осадки составляли 430 мм, сток — 154 мм и уровень — 212 см над нулем Сталинградского водомерного поста; в предыдущем 1889 году осадки дали 407 мм, сток — 171 мм и уровень —

294 см. В 1921 году: осадки — 409 мм, сток — 115 мм, уровень — 152 см; в предыдущем, 1920, году: осадки — 395 мм, сток — 168 мм, уровень — 212 см.

В годы же 1887, 1895, 1914, 1924 и 1926 кривая размножения резко падает. Годы эти характеризуются повышенными размерами осадков, стока и уровня. Так в 1887 году осадки составляли 560 мм, сток — 256 мм и уровень 292 см; в 1914 г. осадки дали 622 мм, сток — 228 мм, уровень — 277 см; в 1926 г. осадки — 602 мм, сток — 270 мм и уровень — 418 см (Справочник, 1934; Зайков, 1940; Материалы, 1940).

Отсюда можно заключить, что наступление климатических засух и сопутствующие им изменения в водном режиме Волги благоприятствуют размножению и накоплению саранчи, что связано с расширением площади обитания ее в эти годы, более быстрым развитием эмбрионов и личинок, увеличением половой продукции и высокой сохранностью яиц. В годы же влажные половодье затапливает залежи кубышек (яиц), заносит их илом и способствует загниванию, т. е. массовой гибели их. Метеорологические условия подобных периодов неблагоприятны также для развития личинок и имаго.

5. Промежуточные очаги, расположенные на побережье Каспия между основными устьевыми очагами на реках от Сулака до Эмбы, постепенно отмирают, а саранча из них мигрирует в устьевые, более прочные, очаги. Отмирание зависит от регрессии береговой линии северной части Каспия, что может быть вызвано эпейрогеническими движениями дна моря (Гумбольдт, 1897; Жуков, 1935), климатическими факторами (Шокальский, 1913; Вознесенский, 1936; Книпович, 1921; Зайков, 1940) или теми и другими причинами вместе (Никольский, 1934). С 1746 по 1925 гг. уровень Каспия снизился на 4,4 м и, в частности, с 1917 г. — на 74 см. (Вознесенский, 1936); ожидать подъема уровня в ближайшие годы, повидимому, нет оснований (Зайков, 1940).

Понижение уровня, а вместе с тем отступление береговой линии, вызывает постепенное усыхание тростниково-травяных ассоциаций в береговой зоне. Не получая достаточного количества пресной воды и подвергаясь усиливающемуся влиянию высыхания и засоления, они суживаются в площади и в отдельных местах совершенно отмирают. Вследствие этого емкость очагов уменьшается и саранча уходит из них в устья упомянутых рек, в том числе Волги. Процесс этот развивается медленно, тем не менее он вполне явственен, особенно на севере побережья Каспия.

6. В последние 10—15 лет волжские очаги резко сократились от воздействия на них мелиоративных, агротехни-

ческих и истребительных мероприятий. Если в прежние годы (примерно, до 1920 г.) размножение саранчи регулировалось и в отдельные годы резко срывалось, главным образом, половодьем, то в последующие годы на первое место выдвигается борьба активными методами с самой саранчей и хозяйственное воздействие на места обитания ее.

Мелиоративные мероприятия, преимущественно обвалование, привели к осушению многие участки Волго-Ахтубинской поймы, верхней и средней зон дельты. В настоящее время они возделаны под зерновые, технические и огородные культуры или обращены в выпасы и сенокосы, что значительно сузило ареал обитания саранчи и вытеснило станции ее в дельту на земли заболоченные и еще неосвоенные. В этих местах успешно ведется борьба противосаранчевыми экспедициями и отрядами, организуемыми земельными органами. Эти последние мероприятия в системе мер борьбы с саранчей заняли в настоящее время ведущее значение благодаря технической и экономической эффективности их. Так, нарастание саранчи в 1927—28 гг. и 1936—38 гг. приостановлено прямой борьбой, несмотря на явные признаки возникновения благоприятных для размножения засушливых условий.

Установленные нами закономерности развития нижне-волжских очагов могут быть положены в основу прогноза массового размножения азиатской саранчи и построения системы мероприятий по ликвидации очагов ее.

В ближайшие годы, если не произойдет резких изменений в водном режиме Волги и Каспия, следует ожидать оживления деятельности устьевых речных и приморских береговых очагов за счет перехода в них саранчи из промежуточных очагов и нарастания численности вследствие усиления размножения. В низовьях Волги они будут концентрироваться преимущественно в средней и южной зонах дельты и прилегающих к ней с востока и запада районах Гурьевской и Астраханской областей. Залежи кубышек сосредоточатся в понижениях этих местностей, среди луговотростниковых ассоциаций. Они должны подвергнуться систематическому обследованию в целях обнаружения топографического размещения и выявления запаса саранчи.

ЛИТЕРАТУРА

1. Вознесенский А. В. О новейших данных по изменению уровня Каспийского моря. Изв. Центр. гидромет. бюро, VI, Лгр. 1936.
 2. Гумбольдт А. Ф. Путешествие по Сибири и Каспийскому морю в 1829 г. СПб, 1837 (цит. по Танфильеву Г. И., Каспийское, Черное и др. моря. М., 1931).
 3. Жуков М. М. К стратиграфии каспийских осадков Н. Поволжья. Тр. комиссии по изуч. четв. периода, 2, IV, 1935.
 4. Зайков Б. Д. Многолетние колебания стока р. Волги и уровня Каспийского моря. М., 1940.
 5. Книпович Н. М. Труды Каспийской экспедиции 1914—1915 годов, Лгр, 1921.
 6. Материалы (таблицы и график) по годовым уровням р. Волги на водпосту у г. Сталинграда с 1931 по 1940 гг. Саратов, 1940. Рукопись.
 7. Никольский В. Д. Проблема регулирования Волги и ее питания. Проблема Волго—Каспия, 1, Лгр, 1934.
 8. Справочник по водным ресурсам СССР, V, Н. Поволжье, ред. Симонова, Лгр, 1934.
 9. Шокальский Ю. М. О недавнем значительном колебании уровня Каспийского моря. Сб. в честь 70-летия Д. Н. Анучина. М, 1913.
-

СЕЗОННЫЕ МИГРАЦИИ АЗИАТСКОЙ САРАНЧИ И ИХ ПРИЧИНЫ

Проф. Л. Э. ЗАХАРОВ

Миграции личинок и имаго азиатской саранчи стадной фазы *Locusta migratoria* ph. *migratoria* L. представляют явления много раз описанные, но не объясненные до конца. До сего времени остаются неясными причины, вызывающие их, и условия, определяющие направление и формы, в которых они проявляются. Наблюдая миграции в биотопах саранчи, а ими являются плавни южных рек: Кубани, Терека, Волги, Аму-Дарьи и других, исследователи отказываются видеть в них закономерный характер.

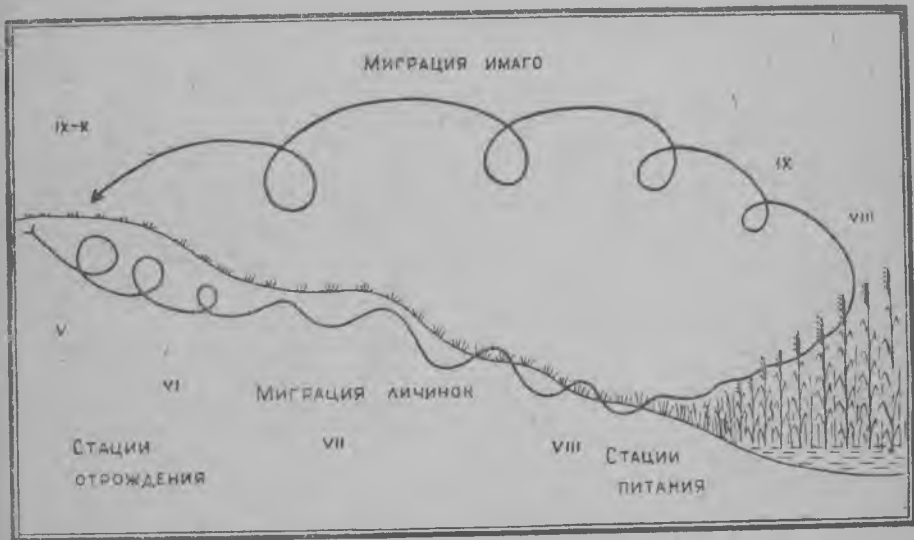
Так, Кеппен (1870) утверждает, что „саранча идет куда глаза глядят“. Знаменский (1926), Филипьев (1926), Уваров (1927) указывают, что в передвижениях кулиг (скоплений) личинок и стай имаго нет ничего систематического, правильного, они движутся вразброд, и направление миграций зависит от случайных причин. Высказывания о факторах, вызывающих миграции, еще более разноречивы. Одни находят их в поисках пищи (Линдеман, 1886, Сиязов, 1913); другие—в проявлении геотропизма (La Vaume, 1918); третьи видят в миграциях приспособление для защиты линяющих особей (Никольский, 1926); четвертые объясняют их физиологическим состоянием насекомых в период созревания гонад (Поспелов, 1926; Уваров, 1927), наконец, пятые считают их проявлениями инстинкта странствования, сложившегося филогенетически (Кулагин, 1927; Поспелов, 1935).

Мы подошли к пониманию сезонных миграций через изучение типовых признаков стадий саранчи, расположения стадий внутри плавней и фенологических изменений, испытываемых ими на протяжении года. Нами установлено (Захаров, 1943), что азиатская саранча стадной фазы имеет стадии двоякого рода (констации): в одних местообитаниях самки откладывают яички и здесь же весной следующего года появляются личинки, в других—они выкармливаются, окрыляются и вызревают в половом отношении. По топо-

графическим, почвенным, фитоценотическим признакам и поведению саранчи они четко отличаются друг от друга:

Стации яйцекладки и отрождения	Стации питания и окрыления
1. Топография: положительные элементы рельефа плавней—гряды, косы, бровки рек и ериков.	Отрицательные элементы рельефа—низины, западины, котловины.
2. Почвы: песчаные, песчано-ракушечные, супесчаные, суглинистые, сухие.	Супесчаные, суглинистые, иловатые, мокрые или затопленные водой.
3. Фитоценозы: степи, остепненные луга, суходольные луга, приплавневые выгоны с изреженным, невысоким травостоем, оставляющим площадки открытой почвы. Среди растений много кормовых для саранчи: типчак, житняк, пырей, мятлики, костры, лисохвост и другие.	Поемные луга, водноболотные ассоциации из ситников, осок, камышей, рогозов, тростников и др. высоких растений, образующих густой травостой, часто не имеющий площадок открытой почвы. Преобладают растения, поедаемые саранчей.
4. Поведение: осенью (IX-X)—спаривание и откладка яиц, весной (V)—отрождение личинок и собиравание их в кулиги. Миграции в станции питания.	Летом (VI-VIII)—энергичное питание личинок старших возрастов, окрыление и продолжение питания имаго. Миграции в станции отрождения.

Кулиги, возникшие в станциях яйцекладки, первое время находят в них благоприятные условия жизни: питание за счет злаков, освещенные и согретые солнцем площадки, затишье от ветра среди растений, полную возможность проявлений инстинкта стадности. В июне положение меняется: освещение становится слишком ярким, почвы перегреваются, влажность воздуха падает, кормовые растения засыхают. Эти условия побуждают кулиг покидать станции отрождения и искать среды, которая обеспечивала бы физиологические потребности личинок. В поисках ее



Сезонные миграции азиатской саранчи из станций отрождения в станции питания и обратно. Римские цифры обозначают месяцы.

они опускаются в низины и находят в них более свежую, продолжающую вегетировать растительность, высокую влажность воздуха, смягченное освещение, оптимальную температуру и изобилие кормовых растений. Здесь, в стадиях питания, личинки окрыляются, но имаго продолжают оставаться в них. С приближением осени условия стадий питания ухудшаются: становится холоднее, повышается влажность, выпадают обильные росы, долго держатся туманы, растения грубеют и частью отмирают. В саранче зреют половые продукты. Все это побуждает стаи мигрировать из поймы на более высокие и сухие берега ее, а также на гривы островов, гряд и кос. На открытых площадках их, в затишье среди растений, саранча греется, кормится всходами и побегам озимых, спаривается и откладывает яички. При первых заморозках (X-XI)—погибает.

Таким образом выясняется, что при нормальном развитии погоды и поемности плавней на протяжении вегетационного периода кулиги и стаи азиатской саранчи в поисках оптимальных условий вполне последовательно меняют места обитания, передвигаясь летом в стадии питания, а осенью возвращаясь из них в стадии яйцекладки.

Причинами этих регулярных перемещений являются фенологические изменения природы стадий и физиологические превращения в организме саранчи. Так как эти экзогенные и эндогенные факторы развиваются параллельно и коррелятивно, то и миграции приобретают закономерный и ясно выраженный сезонный характер.

На основе личных наблюдений и показаний различных авторов (La Vaute, 1918; Сиязова, 1913; Свириденко, 1924; Севастьянова, 1915; Довнар-Запольского и Романовой, 1925, 1930; Бей-Биенко, 1941; Казанского, 1930), установленную нами закономерность миграций можно распространить также и на других саранчевых: прусика, мароккскую кобылку, сибирскую кобылку и другие виды. Особенно отчетливо она проявляется в периоды массового размножения их.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бей-Биенко Г. Я. Саранчевые, гл. V Сельскохозяйств. энтомологии под ред. Щеголева. М., 1941.
2. Довнар-Запольский Д. и Романова В. Наблюдения над биологией прусика. Бюлл. Рост.-Нахич. с-х. опыт. станции, 166, Ростов-Д., 1925.
3. Захаров Л. З. Биологические и экологические основы ликвидации Кубано-Приазовского гнездилища аз. саранчи. Рукопись. Саратов—Ленинград, 1943.
4. Zolotarevsky V. N. Le criquet migrateur (*Locusta migratoria* capito Sauss.) à Madagascar. Ann. des Epiphyties, XV, Paris, 1930.
5. Знаменский А. В. Насекомые, вредящие полеводству. Ч. I. Вредители зерновых злаков. Полтава, 1926.
6. Казанский К. А. Советская экспедиция по защите растений в Монголии. Верхнеудинск, 1930.
7. Кеппен Ф. О саранче и др. вредных прямокрылых из с. Acridioidea, преимущ. по отношению к России. Тр. Р. Энт. Общ., V, 1870.
8. Кулагин Н. М. Вредные насекомые и меры борьбы с ними. М, 1927.
9. La Baume. Biologie der marokkanischen Wanderheuschrecke (*Stauronotus maroccanus* Thunb.). Die Heuschreckenplage u. ihre Bekämpfung, v. H. Bücher. Berlin, 1918.
10. Линдемман К. Э. Саранча и способы ее истребления. Саранча в Кубанской области и организация борьбы с нею. Сельск. хозяйство Спб., 1886.
11. Никольский В. В. Азиатская саранча. М., 1925.
12. Пospelов В. П. Физиологическая теория перелета саранчи. Защита растений, II, 7, Лгр, 1926.
13. Пospelов В. П. Действие биологич. факторов на насекомых. Энтомология, ред. Пospelова. М, Лгр. 1935.
14. Свириденко П. А. Биологич. наблюдения над мароккской кобылкой. Изд. Сев. Обл. стазра, Лгр, 1924.
15. Сязов М. К биологии мароккской кобылки. Ташкент, 1913.
16. Севастьянов И. К вопросу о мерах истребления мароккской кобылки в Туркестане (Сообщение II и III). Изд. Упр. Зем. и землеустр. Ташкент, 1915.
17. Уваров Б. П. Саранча и кобылки. Промиздат, М. 1927.
18. Филиппьев Н. И. Саранчевые. Тр. по прикл. энтомологии, XIII, 2, Лгр. 1926.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ И ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ЗАМЕТКИ О МЛЕКОПИТАЮЩИХ ЮГО- ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ САЛЬСКИХ СТЕПЕЙ.

Н. И. ЛАРИНА и В. Л. ГОЛИКОВА

Настоящая статья представляет извлечение из отчета экспедиции Государственного Института Микробиологии и Эпидемиологии Юго-Востока СССР летом 1939 г. в окрестностях рабочего поселка Башанта, в 60 км. к Ю.-В. от г. Сальска, Ростовской области. Экспедицией руководил Б. К. Фенюк.

За период работы было добыто 574 зверька. Наши наблюдения позволяют расширить и уточнить список млекопитающих Западного улуса, приведенный в 1928 г. Е. И. Орловым. Уточнение видовой и подвидовой принадлежности некоторых млекопитающих проведено в зоол. музее Московского Гос. Университета при консультации проф. В. Г. Гептнера, которому мы пользуемся случаем выразить свою признательность.

Видовой состав млекопитающих

Район наших работ расположен на стыке двух ландшафтных областей—Астраханской полупустынной и Северо-Кавказской, что определяет собой смешанный характер фауны млекопитающих. Здесь встречаются:¹⁾

отр. *Insectivora*.

1. Еж южный—*Eripaceus roumanicus* Barret.-Hamilton.
2. Еж ушастый—*Hemiechinus auritus* Gmel.
3. Белозубка персидская—*Crocidura leucodon persica* Thomas.
4. Крот кавказский—*Talpa caucasica* Ogn.

отр. *Carnivora*.

5. Волк—*Canis lupus* L.
6. Лиса—*Vulpes vulpes* L.

¹⁾ Изучение видового состава Chiroptera не производилось.

7. Хорь перевязка—*Vormela peregusna* Güld.
8. Хорь степной—*Putorius evermanni* Lesson.
9. Ласка—*Mustela nivalis* L.
отр. *Rodentia*
10. Суслик малый—*Citellus pygmaeus* Pall.
11. Мышевка южная—*Sicista subtilis* Pall.
12. Большой земляной заяц—*Allactaga jaculus* Pall.
13. Мышь курганчиковая—*Mus musculus hortulanus* Nordm.
14. Мышь лесная—*Apodemus sylvaticus* L.
15. Крыса пасюк—*Rattus norvegicus* Berkenhout.
16. Слепушка обыкновенная—*Ellobius talpinus* Pall.
17. Полевка обыкновенная—*Microtus arvalis rossiae-meridionalis* Ogn.
18. Полевка общественная—*Microtus socialis* Pall.
19. Пеструшка степная—*Lagurus lagurus* Pall.
20. Крыса водяная—*Arvicola amphibius* L.
21. Хомячек серый—*Cricetulus migratorius* Pall.
22. Хомяк черноватый—*Mesocricetus nigriculus* Nehr.
23. Хомяк обыкновенный—*Cricetus cricetus* L.
24. Слепыш обыкновенный—*Spalax microphthalmus* Güld.
25. Заяц русак—*Lepus europaeus* L.

Заметки об отдельных видах

Белозубка персидская — землеройка. Для Юго-Востока Сальских степей и прилежащих к нему районов Сев. Кавказа этот вид землеройки указывается впервые. Орлов (1928) приводит для окрестностей Башанты только малую белозубку *Crocidura suaveolens* Pall.

Нами добыто 11 землероек, 4 из них были молодые и определение их недостоверно; 1 экземпляр по внешним признакам приближался к малой белозубке, но из-за отсутствия черепа не мог быть точно определен; остальные 6 экземпляров были типичными персидскими белозубками. С мая по июль землеройки добывались крайне редко на залежах и около посевов. В августе землеройки в заметном количестве обнаружены в скирдах люцерны и копнах проса. Соотношение полов в наших сборах было почти равным (5 самцов и 6 самок). Вес взрослых зверьков колебался от 8 до 20 гр. Период размножения персидской белозубки сильно растянут. Молодые зверьки добывались нами уже в начале мая, и затем в течение июля и августа почти все самки были одновременно кормящими и беременными. Количество эмбрионов колебалось от 2-х до 7-ми.

Крот кавказский. Добыто нами в непосредственных окрестностях Башанты 2 экземпляра. Отличия *T. cau-*

casica от *T. europaee brauneri* настолько невелики и образуют столько переходов между собой, что может быть было бы правильнее сохранить для кавказского крота старое название *Talpa europaee caucasica* Sat. и не выделять его в особый вид.

Нахождение крота кавказского в указанной части Сальских степей позволяет наметить новую, наиболее северную точку его ареала.

Мышевка южная. Для описываемой местности указывается впервые, хотя нахождение здесь мышевки южной позволяет поставить лишь новую точку внутри ее ареала. В смежной правобережной Волжской части Астраханской области она не обнаружена. Южная мышевка добывалась нами почти исключительно в посевах, главным образом люцерны. Беременные и кормящие самки встречались с мая по август.

Слепыш обыкновенный. Все слепыши, добытые в Башанте нами и ранее Орловым (1928), принадлежат к этому виду. Орлов, кроме того, обнаружил этот вид на Ергенях (в окр. нынешнего гор. Степного). На остальной территории Астраханской области слепыш не обнаружен. Указание Виноградова (1933) на встречаемость на юге Правобережья Астраханской области *Spalax giganteus* сомнительно.

Мышь лесная. Несмотря на то, что Свириденко (1936, 8) описал для нашей местности (юго-западная часть Астраханской области и Сальские степи) подвид *Sylvimus fulvipectus planicola* и что часть добытых нами лесных мышей обладала всеми признаками *S. fulvipectus*, мы считаем более целесообразным оставить за лесными мышами Сальских степей старое название *Apodemus sylvaticus*, так как в настоящее время систематика кавказских и предкавказских лесных мышей очень запутана и выделение новых видов и подвидов часто базируется на слишком непостоянных признаках.

В наших сборах лесных мышей, несомненно относящихся к одному виду и к одной популяции, наряду с экземплярами, имеющими признаки *S. fulvipectus*, попадались зверьки с признаками *S. sylvaticus ciscaucasicus*.

В окрестностях Башанты лесные мыши встречались не только в лесных насаждениях, но и на залежах и посевах. В условиях открытых биотопов лесная мышь выбирала закрытые элементы их—как скирды, копенки, случайные кучки соломы и т. д.

Хомяк черноватый. Этот вид хомяка распространен здесь довольно широко. Мы добывали его на зале-

жах, обочинах дорог, посевах (причем, как и многие другие виды, он предпочитает посеvy люцерны) и даже в лесных насаждениях.

Несмотря на то, что еще в 1928 г. Орлов указывал, что нахождение хомяка черноватого в данной части Сальских степей позволяет расширить границы его распространения, Виноградов (1933, 2) пишет, что он распространен на равнинах, „к северу от Главного Кавказского хребта к северу до р. Кумы, к востоку от с. Хасав-Юрт, к западу до долины р. Малки“. Данные Орлова и наши позволяют значительно отодвинуть западную границу распространения хомяка черноватого и тем самым расширить его ареал в северо-западном направлении, при этом высокое обилие его здесь позволяет предположить, что Башанта не является крайним пределом его распространения на сев-запад.

Хомяк черноватый весьма плодовит. Из добытых нами шести взрослых самок одна имела 17 хорошо развитых эмбрионов (6 мая 1939), две по 16 отсосанных сосков и по 17 последов в матке (июнь 1939 г.), три имели 14, 11 и 10 отсосанных сосков. Кормящие самки попадались до конца июня. Расселение молодняка началось уже в первых числах этого месяца. Уже в это время из „мышинных“ нор стали добываться одиночные молодые хомяки черноватые весом 36—37 гр. Рост молодняка в это время интенсивен, т. к. в начале июля уже встречались хомячки весом 65—75 гр.

Пеструшка степная. Для южных и восточных районов Сальских степей указывается впервые. Следует отметить, что границы ее ареала в правобережных степях Астраханской области выяснены очень слабо. Свириденко (1928, 2) считает *L. lagurus* широко распространенной в Северо-Кавказских и Довских степях, включая и Астраханские степи.

По нашим данным, степная пеструшка населяет только юго-западный угол Астраханских степей и их север (бывш. Мало-Дербетовский улус), т. к. Орловым и Фенюком (1927) и при стационарном обследовании Приморского и Черноземельского районов Астраханской области (Казанцева и др. 1940) не было обнаружено ни самих зверьков, ни каких-либо следов, указывающих на пребывание пеструшки степной в этих местах в недавнем прошлом. То же самое неоднократно наблюдал Фенюк во время поездок по центральной части Астраханской области.

Полевка обыкновенная широко распространена в обследованном районе и относится к подвиду *M. arvalis rossiae meridionalis*, довольно хорошо отличаясь от *M. a. macroscapius*, описанной из Кабарды и Хасав-Юрта.

Полевка общественная. Как и предшествующий вид, широко распространена в Сальских степях. Она заселяла преимущественно посеvy, залежи и даже лесные насаждения. Обычно *M. socialis* описывается как типичный обитатель глинистых ксерофитных степей, причем некоторые авторы (Беме, 1921) считают невозможным нахождение полевки общественной в каких-либо других биотопах при отсутствии массовых размножений. В нашем случае, в год низкой численности, наименьшее количество общественных полевok было встречено на выгонах и наибольшее — на посевах люцерны.

В приморском районе Астраханской области в 1936 г. полевка общественная была обнаружена нами только на заливных пырейных лугах, здесь же находили ее Орлов и Фенюк. Минин (1935, 4) указывает, что в Средней Азии *M. socialis* встречается в зонах пустыни, горной полупустыни, высокогорной степи и лугостепи. В пустыне она живет в речных долинах, выбирая луго-болотные участки. Экологическое распространение полевки общественной, таким образом, служит хорошим примером того, что в разных частях своего ареала вид может выбирать разные экологические участки.

ЛИТЕРАТУРА

1. Беме Л. Б. Некоторые наблюдения над распространением и образом жизни *Chilotus socialis parvus* Sat. и *Microtus arvalis* Pall. на Сев. Вост. Предкавказье. Уч. записки Сев. Кавк. Ин-та Краеведения, т. 1. Владикавказ 1921 г.
 2. Виноградов Б. С. Грызуны. Определитель по фауне СССР. Ленинград. Изд-во А. Н. СССР. Ленинград, 1933 г.
 3. Казанцева Ю. М., Ларина Н. И. и Семенов Н. М. Стационарное распространение грызунов Приморского и Черноземельского районов. Вест. Микроб., Эпидем. и Паразит., т. XIX, вып. 1, 1940 г.
 4. Минин Н. В. Эколого-географический очерк грызунов Ср. Азии. Изд. Л. Г. У. Ленинград, 1935 г.
 5. Орлов Е. И. Материалы к познанию фауны наземных позвоночных. Матер. к позн. фауны Н. Поволжья, в. 2, Саратов, 1928 г.
 6. Орлов Е. И. и Фенюк Б. К. Материалы к познанию фауны наземн. позвоночных приморской полосы. Там же, т. 1, 1927 г.
 7. Свириденко П. А. Лесные мыши Сев. Кавказа и Предкавказья. Бюлл. Н. И. И. З. № 3, 1936 г.
 8. Свириденко П. А. Степная пеструшка (*Lagurus lagurus* Pall) на Сев. Кавказе и ее систематическое положение. Изв. Сев.-Кавк. Стазра, № 4, 1928 г.
-

ПАМЯТИ ПРОФЕССОРА Д. Э. ЯНИШЕВСКОГО

Проф. А. Д. ФУРСАЕВ

21 декабря 1944 г. в Ленинграде от рака пищевода в возрасте около 70 лет умер доктор биологических наук профессор Дмитрий Эрастович Янишевский, один из основателей ботанической кафедры Саратовского Университета, проработавший в нем свыше 20 лет.

Сын заслуженного профессора Казанского Университета, Д. Э. Янишевский родился 18 февраля 1875 года в Казани. После окончания Казанской третьей гимназии в 1894 году и естественного отделения физико-математического факультета Казанского Университета в 1898 году с дипломом первой степени, он начал работать в качестве хранителя ботанического кабинета с выполнением ассистентских поручений в том же Университете. Ботанические курсы Д. Э. Янишевский проходил у профессоров Н. В. Сорокина, В. А. Роттерта и А. Я. Гордягина. В 1902 году, сдав магистерские экзамены, после прочтения двух пробных лекций на темы: „Микориза“ и „Двойное оплодотворение“, получил право читать приват-доцентские курсы. Оставаясь хранителем ботанического кабинета до 1909 г., Д. Э. Янишевский с 1903 по 1907 г. читал курс морфологии семенных растений для студентов III курса, с 1906 г. ему был поручен практический курс по систематике семенных растений для студентов-натуралистов 3 курса и общей ботанике для студентов-медиков и слушателей фармацевтических курсов. В 1909 году вместе с проф. А. Я. Гордягиным Д. Э. Янишевский перевелся в качестве приват-доцента во вновь открывшийся тогда Саратовский Университет и принял самое деятельное участие в организации кафедры ботаники и проведении ботанического практикума на единственном тогда в Университете медицинском факультете. С переводом проф. А. Я. Гордягина в Казанский Университет в 1914 году Д. Э. Янишевский короткое время заведывал кафедрой ботаники, которую после, в период эвакуации в Саратов Киевского Университета во время империалистической войны до

1917 года, возглавлял проф. А. М. Левшин. Фактически и во время заведывания кафедрой проф. Левшиным основная работа по кафедре лежала на Д. Э. Янишевском. С основания в составе Саратовского Университета физико-математического факультета он с мая 1918 г.—экстраординарный профессор по кафедре ботаники этого факультета, а с начала 1919—20 уч. года отказался совсем от чтения курса по медицинскому факультету. Впоследствии при образовании в составе Университета педагогического факультета до времени отчисления его из состава работников Саратовского Университета 1 сентября 1931 года Д. Э. Янишевский в основном состоял на этом факультете, совмещая работу на Высших с.-х. курсах, и агрономическом факультете СГУ, впоследствии ставшим Сельскохозяйственным Институтом, где также возглавлял кафедру ботаники. На Высших с.-х. курсах Д. Э. Янишевский начал работать вместе с проф. Гордягиным с времени их организации в 1913 году. По отъезде Гордягина в Казань вся работа как по теоретической, так и практической части курса ботаники легла на Янишевского. При реорганизации с.-х. курсов в институт Янишевский избирается профессором, работая там до отъезда из Саратова. С 1917 по 1924 год Янишевский обеспечивал курс ботаники и в Ветеринарном Институте. Короткое время в 1922 году Д. Э. Янишевский был деканом физико-математического факультета. Уже во время его работы на физико-математическом факультете в составе кафедры ботаники, в дальнейшем морфологии и систематики растений, оформилась лаборатория физиологии растений, ставшая впоследствии самостоятельной кафедрой.

Помимо этого, Д. Э. Янишевский преподавал ботанические курсы на высших медицинских женских курсах (1916—1917 гг.). Несколько лет он состоял действительным членом Института Краеведения имени Горького (1924—1931 г.).

С 1932 года Д. Э. Янишевский до дня смерти работал старшим научным сотрудником отдела экспериментальной ботаники в Ботаническом Институте Академии Наук в Ленинграде, сохраняя самые живые связи с Саратовским Университетом и Юго-Востоком.

Свою научную деятельность Дмитрий Эрастович начал со студенческих лет. При кафедре ботаники Казанского Университета выделилась группа молодых людей, с увлечением занимавшихся ботаникой. Многие из них в дальнейшем заняли ведущую роль в развитии ботанических знаний нашей Родины, как акад. Б. А. Келлер, профессоры

В. И. Талиев, И. И. Спрыгин, В. Р. Заленский и др. Эта группа молодых ботаников возглавлялась приват-доцентом А. Я. Гордягиным, признательность к которому они все сохранили до последних своих дней. Совместно со своим учителем Д. Э. Янишевский совершил ряд экскурсий по Казанскому Поволжью и на Жигулевские горы.



Ботаническую исследовательскую работу Д. Э. Янишевский начал с флористического изучения некоторых районов Юго-Востока, в чем значительное содействие оказывало ему Казанское Общество Естествоиспытателей, в трудах которого и была опубликована первая его работа в 1898 году по флоре Бузулукского уезда, которую он изучал с 1896 года. В дальнейшем Д. Э. Янишевский рас-

ширил область исследования, охватив территории бывш. Самарской губернии, Уральской и Тургайской областей. Большая работа была проведена им в 1904 году вдоль строившейся тогда Оренбург—Ташкентской железной дороги с заездами по Мугоджарам на север до истоков Оби и на юг до горы Джамантау. Эту экскурсию он совершил совместно со своим братом-геологом, тогда профессором Томского Политехнического Института М. Э. Янишевским. Во время этих экскурсий Дмитрий Эрастович особенное внимание уделял изучению флоры меловых обнажений, глубоко интересовавшей русских ботаников того времени. О природе этой флоры в то время велась оживленная полемика между сторонниками точки зрения Д. И. Литвинова, рассматривавшего ее как реликтовую, и В. И. Талиева, доказывавшего синантропность ее происхождения. Громадный материал по неизученным областям распространения меловой флоры, собранный Д. Э. Янишевским и обработанный, оказался, к сожалению, не опубликованным, если не считать сведений, приведенных в известной монографии меловой флоры В. И. Талиева, которому Дмитрий Эрастович их передал, и опубликованного Янишевским описания нового для науки вида меловой флоры *Jurinea Kirghisorum* с краткой характеристикой растительного покрова мелов, в составе которого этот вид произрастает.

Эти экскурсии конца 19 и начала 20 веков, включая обследования некоторых районов Заволжья в 1914, 1915 годах по заданию Самарского Губернского Земства, дали Д. Э. Янишевскому богатейший запас флористических и экологических документов и наблюдений, которые он использовал в течение всей своей последующей исследовательской деятельности, пополняя их ежегодными экскурсиями в пределах Юго-Востока.

Д. Э. Янишевский и в дальнейшем не понижал интереса к флористике. В ряде статей он дает обзор географии и условий произрастания серии редких или интересных представителей флоры Юго-Востока. Будучи тонким знатком и наблюдателем, как в поле, так и в лабораторной обстановке, Д. Э. Янишевский дал весьма ценные критические замечания по многим видам, главным образом, флоры Юго-Востока.

Однако, основным направлением исследовательской работы Дмитрия Эрастовича за последние 35 лет его научной деятельности было то, что К. А. Тимирязев в 1890 году назвал экспериментальной морфологией.

Первая его работа этого направления была посвящена

изучению обычных для нашей флоры весенних эфемеров *Poa bulbosa* L. и *Colpodium humile* Griseb., у которых им были исследованы явление вивипарии и стойкость в засушливых пустынных условиях, свойственных их местобитанию. Эта работа стала классической и цитируется весьма часто в отечественной и зарубежной литературе.

Проблеме приспособленности флоры к засушливым условиям Юго-Востока посвящены и другие его работы, касающиеся *Heleocharis asicularis* R. Br., видов *Rapunculus*, *Tulipa*, *Carex* и др. Им изучается экология и других представителей флоры, — видов рода *Polygonum*, у которых автором констатируется и выясняется значимость гетерокарпии и мирмекохории, *Allium* и др. Весьма подробно исследуются виды, описываемые Д. Э. Янишевским как новые для науки — *Cannabis ruderalis* и *Silene baschkirogum*. У первого из них детально изучается цветок, плоды, их распространение. Во всех этих работах в дополнение к изучению вида в природных условиях, растение культивируется и всесторонне исследуется в лабораторной обстановке.

Изучение морфологических и анатомических черт растения позволяет Дмитрию Эрастовичу очень просто и одновременно глубоко понять не только природу того или иного образования, но и проникнуть в биологическую значимость его для растения. В области экспериментальной экологической морфологии покойный был великолепным мастером, и в этом отношении на его работах следует учиться особенно молодым ботаникам. Умелый художник, Дмитрий Эрастович почти все свои печатные работы сопровождал собственными рисунками, представляющими малую часть тех зарисовок, которыми он обычно сопровождал изучение растения. Рисунками же он весьма часто сопровождал и определение трудных или интересных форм. Эти рисунки производились или прямо на этикетках, или клались вместе с этикеткой в гербарий.

Некоторые работы покойного имели прямое производственное значение. Таковы его работы, посвященные „эльтонской редьке“ *Megacarpaea*, описанной им коноплю, вскоре внесенной в состав карантинных сорняков и др.

Отработанность языка, чувство любви, вкладываемое автором в изучение объекта, делают опубликованные Д. Э. Янишевским статьи не только легко, но и с увлечением читаемыми. Важно отметить, что объектом изучения у него оказывались самые тривиальные, хорошо известные растения; у них то он и находил те черты, которые другие исследователи просматривали. Помимо тонкой наблюдательности, здесь требовалось и большое терпение.

Автору этих строк пришлось быть свидетелем и участником многочасовых наблюдений Дмитрия Эрастовича в поле над распространением насекомыми плодов конопли и гречишки и другими сторонами жизни этих растений. Тщательность ведения записей в дневнике, необходимость многократной повторности наблюдений для формулирования того или иного вывода—характерные черты покойного, которые он настойчиво прививал своим ученикам.

Большой знаток флоры Юго-Востока, Дмитрий Эрастович был не только живым справочником для соприкасавшихся с ним лиц, но эти сведения он сообщал составителям флор. Богатейшие гербарные сборы свои и лиц, работавших с ним, Д. Э. Янишевский, после ухода из Университета, перевез в Ботанический Институт Академии Наук СССР.

Д. Э. Янишевский был великолепным педагогом. Он умел самые, казалось бы, скучные вещи преподнести в такой форме, которая делала предмет интересным, увлекательным и умел заражать слушателей энтузиазмом. Студенты охотно принимали участие в организуемых им практиках по изучению отдельных растений при курсе „геоботаники“, как он тогда назывался. Свои лекции Дмитрий Эрастович богато иллюстрировал многими собственноручно приготовленными таблицами, рисунками, монтированными растениями.

Некоторые из его учеников в настоящее время возглавляют кафедры, — кроме автора этих строк, проф. Л. Н. Калашников (Куйбышевский Сельскохозяйственный Институт), доц. М. В. Алесковский (Саратовский Сельскохозяйственный Институт), доц. В. Н. Чернов (Сыктывкарский Педагогический Институт, Коми АССР), проф. П. П. Бегучев (Саратовский Зоовет. Институт), Е. В. Беляков (Лениногорский Ботанический Сад, Казахстан).

Д. Э. Янишевский в Саратове вел и большую общественную работу, главным образом, в качестве члена правления Общества Естествоиспытателей, редактора ряда научных изданий, организатора и председателя Общества Ботаников Ю. В. Края, основанного в 1917 году, вел работу с учителями и т. п.

Светлая память о крупном оригинальном ученом, великолепном педагоге и обаятельной личности в частной и общественной жизни, Дмитрии Эрастовиче Янишевском сохранится не только у его учеников, но и у всех, хотя бы немного его знавших. В ботанической жизни Саратовского университета и всего Юго-Востока покойный оставил неизгладимый след.

Список главнейших опубликованных работ
Д. Э. Янишевского

1898. Материалы для флоры Бузулукского уезда, Самарской губернии. Труды Общества Естествоиспытателей при Казанском Университете т. XXXII, в. 2.
1901. По поводу статьи Талиева В. И. о флоре Самарской губ. Труды Ботанического сада Юрьевского Университета. т. II.
1903. Цветковые растения, собранные Г. В. Штанге во время поездки в Тургайскую область. Приложение к протоколам заседания Общества Естествоиспытателей при Казанском Университете № 218.
1905. *Jurinea Kirghisorum* sp. nov. Труды Общества Естествоиспытателей при Казанском Университете т. XI в. 1.
1910. О проростках *Rheum leucorhizum* Pall. и *Rheum undulatum* L. Труды Общества Естествоиспытателей при Казанском Университете т. XLII, в. 4.
1911. Морфологические особенности проростков двух форм *Rheum tataricum* L. Известия Саратовского Университета т. II, в. 2.
1912. К биологии *Poa bulbosa* L. и *Colpodium humile* Griseb. Известия Саратовского Университета т. III, в. 3.
1913. Форма *Heleocharis acicularis* R. Br. в ксерофитных условиях. Известия Саратовского Университета т. IV, в. 2.
1916. *Rheum turkestanicum* Sp. nov. Schede ad Herbarium Florae Rossicae Museo Botanico Academiae Scientiarum. Petropolit. editum Fasc. VIII.
1917. Заметки о некоторых видах *Ranunculus* юго-восточной России (*R. pedatus* W. K., *R. oxyspermus* M. B. и *R. polyrhizus* Stepl.). Известия Саратовского Университета т. VIII, в. 1—2.
1918. К флоре Саратовского уезда. Журнал Русского Ботанического Общества т. II, № 3.
1918. К флоре Саратовского уезда. Сельскохозяйственный вестник Юго-Востока № 3—5.
1921. К характеристике представителей рода *Megasarphaea* D. C. Известия агрономического факультета Саратовского Университета т. I.
1921. Несколько данных о редких растениях водной флоры Юго-Восточного края Европейской России. Работы Волжской Биологической Станции т. IV, в. 2.

1924. Форма конопли на сорных местах в Юго-Восточной России. Ученые записки Государственного Саратовского Университета т. II, в. 3.
1925. Энтомохория у *Cannabis ruderalis* Janisch. Известия Саратовского Общества Естествоиспытателей т. I, в. 2—3.
1926. Заметки по флоре окрестностей озера Эльтона. Известия Краеведческого Института изучения Южно-Волжской области т. I.
1927. К вопросу о возможности культуры клубненосного солончакового растения *Megacarpaea laciniata* D. C. Природа и Сельское хозяйство засушливых областей СССР № 1—2 (совместно с В. В. Фофоновым).
1927. *Polygonum salsugineum* M. V. (Эколого-морфологический очерк). Известия Краеведческого Института т. II.
1927. К характеристике *Polygonum salsugineum* M. V. и гетерокарпия у р. *Polygonum* секции *Avicularia* Meisp. Известия Саратовского Общества Естествоиспытателей т. II, в. 1.
1927. К итогам краеведческой работы по ботанике в Южно-Волжской области (Реферат доклада и тезисы в заседании Саратовской областной музейной конференции 1926 г.). Изд. Саратовского областного Государственного Музея.
1929. Новый вид смолевки во флоре Юго-Востока Европейской части Союза ССР. Известия Саратовского Общества Естествоиспытателей т. III, в. 1.
1929. *Allium sabulosum* Stev. Дополнение к описанию вида и очерк из его жизни. Известия Нижне-Волжского Института Краеведения им. Горького т. III.
1929. Явления гетерокарпии у *Polygonum ratulum* M. V. там же.
1931. *Vallisneria spiralis* L. в пределах Нижне-Волжского края и Западного Казахстана. Известия Нижне-Волжского Института Краеведения т. IV.
1931. К организации ботанического сада Саратовского Государственного Университета. Известия Нижне-Волжского Института Краеведения т. IV.
1934. Из жизни тюльпанов на Нижней Волге. Советская ботаника № 3.
1934. Растительность. Справочник по водным ресурсам СССР, т. V. Нижнее Поволжье—Гидрометслужба СССР.
1937. Морфологические особенности проростков пробкового дуба. Ботанический журнал СССР т. XXII, № 5.
1937. К характеристике осок засушливых областей Союза ССР. Советская ботаника № 4.

1938. *Vallisneria spiralis* L. на западной окраине Каспийской низменности. Природа № 2.
1939. Вегетативная жизнь *Cardamine tenuifolia* (Ldb.) Turc. Советская ботаника № 8.
1939. Новое в морфологии листа подземного побега у многолетнего двудольного растения. Советская ботаника № 4. (Совместно с Тихомировым).
1941. Экстрафлориальные нектарники у ивы. Труды ботанического Института Академии Наук СССР. Серия IV. Экспериментальная ботаника № 5
1941. *Tetradiclis tenella* (Ehrenb.), как пример эфемера на солончаках пустынного Средиземья. Экспериментальная ботаника вып. 5.
1941. Увеличение продолжительности жизни быстро теряющих всхожесть семян. Советская ботаника № 3. (Совместно с И. В. Первухиной).
1944. К экспериментальной морфологии сосны. Природа № 1.
-

Отв. ред.—проректор по научной работе СГУ проф. *В. С. Елпатьевский*

Редактор выпуска—проф. *А. Д. Фурсаев*.

НГ21652. Подписано к печати 25/IV 1946 г. Издательство СГУ.
Объем 12,4 печ. л. Тираж 1310 экз.

Саратов. Типография № 1 Полиграфиздата.

Заказ 105.