

TARTU RIIKLIKU ÜLIKOOLI TOIMETISED
УЧЕННЫЕ ЗАПИСКИ
ТАРТУСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

ALUSTATUD 1893. a.

VIHİK

211

ВЫПУСК

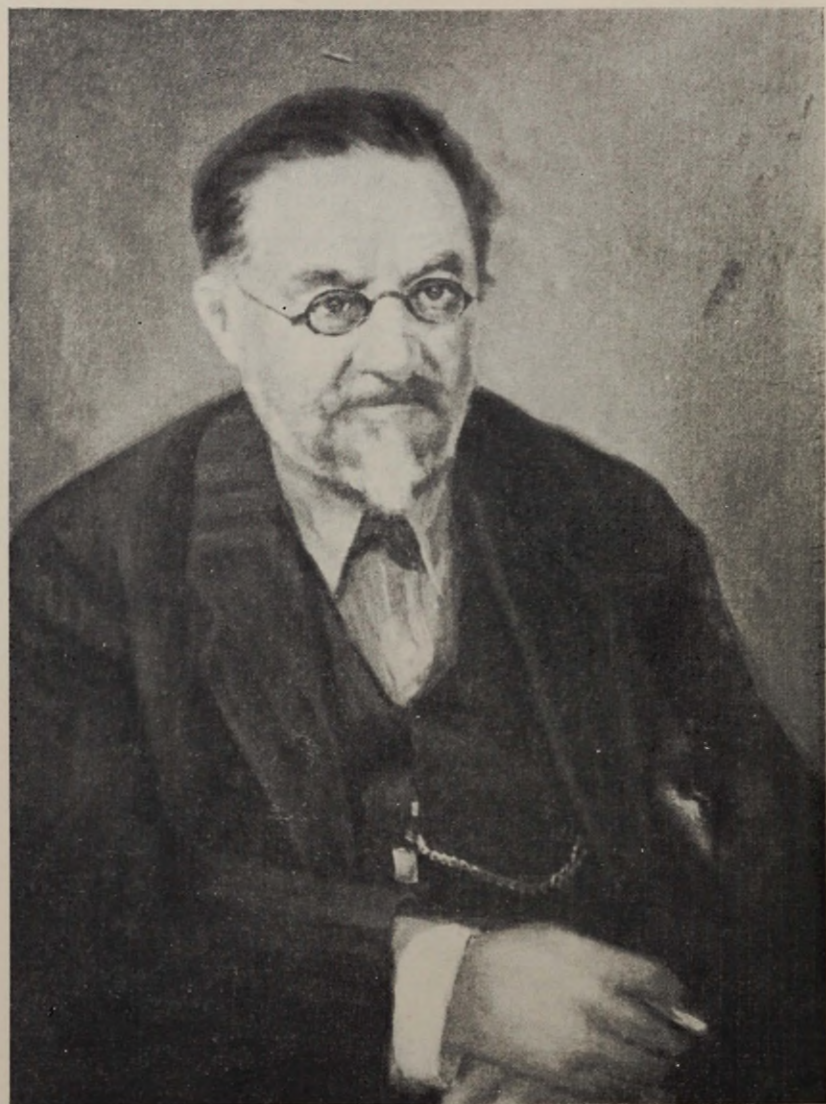
ОСНОВАНЫ в 1898 г.

БОТАНИКА-АЛАСЕД ТÕÕД
ТРУДЫ ПО БОТАНИКЕ

8.



ТАРТУ 1968



TARTU RIIKLIKÜ ÜLIKOOLI TOIMETISED
УЧЕННЫЕ ЗАПИСКИ
ТАРТУСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА
TRANSACTIONS OF THE TARTU STATE UNIVERSITY

ALUSTATUD 1893. a.

VIHİK 211 ВЫПУСК

ОСНОВАНЫ В 1893 г.

БОТААНИКА-АЛАСЕД ТÖÖД
ТРУДЫ ПО БОТАНИКЕ
PAPERS ON BOTANY
8.

Сборник посвящен памяти
проф. Н. И. Кузнецова

ТАРТУ 1968

Редколлегия: Х. Трасс (ответственный редактор), Ю. Павел, В. Мазинг.

ТРУДЫ ПО БОТАНИКЕ

VIII

На русском языке

Резюме на английском языке

Тартуский государственный университет
ЭССР, г. Тарту, ул. Юликооли, 18

Vastutav toimetaja H. Trass

Korrektorid M. Salupere, L. Aboldujeva

Ladumisele antud 7. VIII 1967. Trükkimisele antud 29. IV 1968. Kohila Paberi-
vabriku trükipaber nr. 2. $60 \times 90^{1/16}$. Trükipoognaid 13 + 0,5 (referaadid.)
Arvestuspoognaid 14,25. Trükiarv 500. Tellimise nr. 6046. MB-04262. Hans
Heidemanni nim. trükikoda, ENSV. Tartu, Ülikooli 17/19. II.

Hind 95 kop.

ВСТУПИТЕЛЬНОЕ СЛОВО

на научной конференции *, посвященной 100-летию со дня рождения профессора Н. И. Кузнецова (Тарту, 17 XII—20 XII 1964)

Ф. Д. Клемент, ректор Тартуского
государственного университета

Глубокоуважаемые товарищи.

У Тартуского (бывшего Юрьевского или Дерптского) университета славные научные традиции. В некоторых областях науки ученые Тартуского университета достигли мировой славы. Вспомним, например, такие имена, как Бэр, Струве, Пирогов и др. В области ботаники многие ученые нашего университета — Ледебур, Бунге, Виллькомм, Траутфеттер, Руссов, Кузнецов, Бухгольц, Липпмаа, Вага и др. были широко известными исследователями, учеными, которые заложили определенные направления и школы в различных отраслях ботаники.

Одним из виднейших среди ботаников России и Советского Союза является Николай Иванович Кузнецов. Нам особенно приятно отметить, что этот крупнейший исследователь растительного мира Кавказа и других областей нашей Родины, знаменитый систематик, фитогеограф и геоботаник, выдающийся общественный деятель, пламенный патриот принадлежит к ботаникам Тартуского университета. Проработав в Тарту 20 лет, он оставил своей научной, организационной и общественной работой неугасимый след в истории науки нашего университета.

Сегодня мы открываем научную конференцию, посвященную 100-летию со дня рождения Николая Ивановича Кузнецова. Несмотря на то, что Николай Иванович работал и в других крупных ботанических центрах нашей страны (Ботанический Институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Никитский ботанический сад), конференцию в ознаменование 100-летия со дня его рождения было решено провести в Тарту. Это делает нам честь, и мы благодарны за оказанное доверие. Мы надеемся, что наши

* Обзор этой конференции опубликован в статье С. А. Грибовой «Конференция в г. Тарту, посвященная 100-летию со дня рождения Н. И. Кузнецова» в «Ботаническом журнале» № 5 за 1965 г.

гости проведут в Тарту полезные и интересные дни. Мы постараемся показать им, как работают наши ботаники в советском Тартуском университете, как сохраняются и уважают в нашей стране прогрессивные научные традиции, заложенные нашими знаменитыми предшественниками.

Нам особенно приятно, что среди нас присутствуют родственники Николая Ивановича Кузнецова — Екатерина Николаевна Кузнецова, Елена Николаевна Советова-Кузнецова и Дмитрий Николаевич Кузнецов, которые любезно передали оргкомитету конференции ценные материалы, освещающие жизнь и деятельность Николая Ивановича. В работе нашей конференции принимают участие многие ведущие ботаники нашей страны. Это делает нашу конференцию более веской, и можно надеяться, что в ходе обсуждения актуальных проблем современной советской ботаники будут выявлены новые пути и возможности развития отечественной ботанической науки.

Кроме докладов, посвященных жизни, деятельности и научному наследию Николая Ивановича, на нашей конференции представлены и многие доклады по актуальным вопросам ботаники (картирование растительного покрова, филогения растительного мира, структура растительности и пр.). Позвольте пожелать всем участникам конференции хороших творческих успехов.

Объявляю научную конференцию, посвященную 100-летию со дня рождения Николая Ивановича Кузнецова, открытой.

Н. И. КУЗНЕЦОВ И ТАРТУСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ

Х. Х. Трасс

Научная жизнь в Эстонии началась довольно давно. Как известно, в 1632 г. в Тарту был создан шведский университет (*Academia Gustaviana*), который просуществовал недолго. К сожалению, мы еще мало знаем о направлениях и достижениях науки, в том числе и естественных, в этом университете. Имеются данные, что в *Academia Gustaviana* работали некоторые профессора-естествоиспытатели, воспитанники Уппсала-ского университета и сотрудники великого Линнея, но об их деятельности в области изучения местной природы известно очень мало.

В 1802 г. был вновь открыт Тартуский (Юрьевский, Дерптский) университет, теперь уже как русский. В этом университете преподавание естественных наук и соответствующие научно-исследовательские работы были поставлены уже на совсем другие основы. Во вновь созданном университете был и «естественно-исторический класс» на факультете философии с одним профессором. Это был Г. А. Герман, молодой ботаник из Германии. В 1802 г. в университет было имматрикулировано 46 студентов, из них двое хотели стать естествоиспытателями.

В новом университете началась активная работа по изучению природных богатств, в том числе и растительного покрова России. Вспомним, что в Тартуском университете работали такие знаменитые исследователи, как Ледебур (1785—1851, работал в Тарту 1811—1836), Траутфеттер (1809—1880, в Тарту — 1833—1835), Шмидт (1832—1908, в Тарту — 1856—1859), Бунге (1803—1890, в Тарту — 1836—1867), Вильлькомм (1821—1895, в Тарту — 1868—1874), Руссов (1841—1897, в Тарту — 1874—1895) и др.

Нельзя сказать, что этим ученым все удавалось легко и беспроблемно. Очень и очень часто они сталкивались с непониманием важности изучения растительных богатств, бюрократизмом, чиновничеством. В таком положении был и Эдмунд Руссов, предшественник Николая Ивановича Кузнецова. Будучи выдающимся ученым, сфагнологом и одним из открывателей яв-

ления кариокинеза, он все же мало сумел сделать для развития и расширения биологических исследований в Тарту. Он сам писал, что его главная задача — сохранить ценнейшие ботанические коллекции кафедры и сада.

В 1895 г. Руссов ушел в отставку. Его заменил Н. И. Кузнецов. Из его послужного списка (1915 г.)^{*} читаем: «Высочайшим приказом по гражданскому ведомству от 3 октября 1895 г. за № 58 назначен экстра-ординарным профессором Императорского Юрьевского университета по кафедре ботаники, считая с 15 сентября 1895 г.» С того же дня он был утвержден в чине коллежского советника.

Приехав в Тарту, Н. И. Кузнецов нашел ботаническую кафедру и ботанический сад в довольно плачевном состоянии. Коллекции содержались в ненормальных условиях, большая часть из них лежала просто в кучах, оранжереи сада не ремонтировались, ценнейшие растения гибли.

Н. И. сразу развернул бурную деятельность. В это время он был уже сложившимся ученым, полным энергии и больших планов. Он был магистром ботаники, совершившим уже несколько трудных экспедиций (на север — в Архангельскую губернию, на северный Урал и на Кавказ), автором целого ряда оригинальных исследований («Элементы Средиземноморской области в западном



Рис. 1. Н. И. Кузнецов в 1890 г.

Закавказье», 1891, «Подрод *Eugentiana* Kusnez. рода *Gentiana* Tourp. Систематическая, морфологическая и географическая обработка», 1894 и др.). Ничто не могло сдерживать его кипучей энергии. И действительно, с первых же месяцев работы в Тарту старый Ботанический сад и кафедра стали как будто обновляться. Огромная работоспособность, поток новых прогрессивных научных идей, прямота и увлекательность характера и поведения Н. И. — всё это способствовало концентрированию вокруг него молодых талантливых сил и, конечно, привлекало внимание

^{*} Хранится в архиве Никитского ботанического сада. Благодарим профессора Н. И. Рубцова за предоставление возможности ознакомиться с этими и другими документами.

и вышестоящих органов. Н. И. добился почти двойного увеличения (с 2000 до 3800 руб.) штатной суммы для кафедры. На кафедре был основательно реконструирован т. н. ботанический кабинет (ныне аудитория кафедры систематики растений и геоботаники), были построены новые шкафы для гербария, приобретены новые приборы и инструменты для проведения учебной и исследовательской работы и т. д. Всё это быстро отразилось на результатах учебной и научной работы. Но всё же — ботаническая кафедра Тартуского университета по оборудованию и финансированию сильно отставала от большинства других ботанических учреждений России. Б. А. Келлер (1933, стр. 81) вспоминал: «Когда я приезжал в Юрьев * к Н. И. сдавать свой магистерский экзамен и свою магистерскую диссертацию, то я поражался, в какой бедной обстановке, с какими малочисленными научными силами развил Н. И. свою богатую деятельность». Тем более бросались в глаза богатые плоды работы и деятельности Н. И. в Тарту. К началу XX века Тарту стал одним из ботанических центров России.

Приехав в Тарту, Н. И. Кузнецов уже имел определенные научные интересы, связанные, в первую очередь, с планомерным изучением растительного покрова, особенно флоры Кавказа. Будучи великолепным организатором, человеком, умеющим направлять исследователей к сложным проблемам и руководить ими, Н. И. Кузнецов создал своего рода «общественный институт» изучения флоры Кавказа. Этот коллектив, в который входили Б. Б. Гриневецкий, П. И. Мищенко, Я. Я. Мушинский, Н. П. Попов, П. П. Попов, А. Ф. Фомин, Г. Г. Эттинген, Н. И. Борщов, Н. А. Буш и др., составил особое «кузнецовское» направление в русской систематике и географии растений. Важнейшая работа этого коллектива — «*Flora Caucasica Critica*» (1901—1916, 45 выпусков) — отличается тщательностью и критичностью обработки, филогенетическим и географическим рассмотрением проблем. Этот труд еще долго останется одним из основных источников для исследователей флоры Кавказа. Кроме крупных разделов в «*Flora Caucasica Critica*» Н. И. Кузнецов написал в Тарту целый ряд крупных трудов («Принципы деления Кавказа на ботанико-географические провинции», 1909; «Введение в систематику цветковых растений», 1914; «Основы ботаники», 1914 и др.) и сотни научных заметок, рефератов и пр.

Кроме того, по линии педагогической работы Н. И. Кузнецов читал в Тартуском университете несколько курсов, среди которых особое место занимает курс систематики растений, где он излагал свои взгляды по филогении растительного мира. Проф. А. Я. Вага, ученик Н. И. Кузнецова, вспоминал что они, молодые студенты, были на лекциях Н. И. Кузнецова

* Это было в 1909 г. — Х. Трасс.

как бы участниками рождения новых идей. Лекции Н. И. Кузнецова были очень живыми, насыщенными новыми идеями и фактами. Большую популярность приобрели «естественно-исторические экскурсии» под руководством Н. И. Кузнецова. Так, в 1907 г. состоялось 6 экскурсий в различные места окрестностей Тарту (на озере Пангоди и Саадъярве, в Хааслава, Вооремаги, Тяхтвере и др.). В экскурсиях участвовали многие ботаники, географы, зоологи, фармацевты, геологи. Экскурсиями руководили, кроме Н. И. Кузнецова, Г. П. Михайловский (геолог), Б. Б. Гриневецкий (ботаник), Б. В. Сукачев (зоолог) и др. Экскурсии

были, таким образом, комплексными, на них обсуждались многие проблемы геоботаники, ботанической географии и экологии растений.

Большую работу провел Н. И. Кузнецов в Ботаническом саду Тартуского университета. Он реорганизовал коллекции сада, создал некоторые новые отделы (кавказский, биологический, альпийский и др.), оформил систематический отдел на основе системы А. Энглера, добился двойного увеличения штатной суммы, предусмотренной для сада, постройки и ремонта оранжерей. Видовой состав коллекции живых растений достиг при Н. И. Кузнецове рекордного числа — 10 000 видов.



Рис. 2. Н. И. Кузнецов в 1900 г.

Н. И. Кузнецов был блестящим организатором научной и педагогической работы, выдающимся общественным деятелем. Общеизвестна его борьба за создание сплоченного коллектива русских ботаников, за концентрирование научно-исследовательских учреждений (Вага, 1959). В Тарту Н. И. Кузнецов, помимо работы в университете, был и президентом Общества естествоиспытателей (1905—1911), издавал получившие широкое признание «Труды Ботанического сада Юрьевского университета», создал первый русский обменный гербарий и т. д.

Что касается характеристики Н. И. как человека, то тут нам

очень трудно что-то прибавить к тому, что знают о нем те наши ботаники, которые с ним встречались или вместе работали. Но всё же, кое-что надо сказать.

Американский общественный деятель, борец за мир Юнг однажды сказал, что мы очень много говорим о творчестве ученых, но нередко забываем, что за каждым научным трудом стоит человек, и надо изучать и то, как ученый творит, как он относится к своей работе, обществу, другим ученым и т. д., т. е. — мы мало изучаем психологию и этику ученых и процесс их работы.

Мы знаем, что Н. И. принадлежал к типу ученых, которые своей первой и основной задачей считают честное служение науке. Он был либералом, его ученики вспоминают, что на лекциях он нередко отклонялся на общественные темы, критиковал бюрократизм и угодничество. Он подчеркивал, что в науке, в первую очередь, нужна правильная теория, но не оторванная от жизни, а реальная, перспективная и действительная. Как мы знаем, Н. И. был большим теоретиком, но в то же время он занимался и вопросами охраны природы, состояниями и будущего русского леса, организации науки в России и т. д. Самыми привлекательными чертами его характера являлись, несомненно, прямота, честность и смелость. Всем ботаникам известно, что журнал «Труды ботанического сада Юрьевского университета» был в свое время самым популярным в России. Его ждали, любили, и — боялись. Раздел критики и обзоров этого журнала был ареной борьбы мнений. Но крайне честной ареной. Н. И. и его ученики беспощадно критиковали слабые работы, несостоятельность материала отдельных ботаников, слабость организации научных мероприятий (например, некоторые экспедиции Переселенческого управления и их отчеты), но в то же время Н. И. никогда не закрывал страницы своего журнала на ответы. Примечательно, например, что он резко критиковал Б. А. Федченко, но в то же время последний был его сотрудником при составлении «*Flora Caucasica Critica*», а также печатал свои работы в «Трудах».

Чернышевский когда-то советовал — «почаще заглядывайте в могилы, действительно ли там лежат мертвые?» Нет, Н. И. не мертв. Он жив в своих работах, идеях. Он жив и как тип ученого, как человек. Именно сейчас нам очень полезно вспомнить о нем и о его характере. Сейчас, когда мы как будто встали на путь освобождения нашей биологии от псевдонаучных идей, когда оказывается возможным честно и без боязни высказывать свое мнение по жгучим проблемам науки, когда высочайший критерий научной жизни — свобода мнений и дискуссий, приобретает свое правильное значение. Нам есть чему поучиться у Н. И., и нам ясно, как бы он вел себя по отношению к тем деятелям, которые демагогией и запугиванием «руководили»

нашей наукой. Он никогда не отказывался от своих убеждений, если для этого не было «воздуха ученого» — фактов. Эта этическая сторона личности Н. И. нам, ученым более молодого поколения советских биологов, выросших в довольно-таки сложных условиях, особенно поучительна.

Можно спросить, каково влияние и значение деятельности и работ Н. И. на эстонскую ботанику. Мы знаем, что в те времена, когда Н. И. работал в Тарту, эстонцев в университете училось сравнительно мало. Но и из них некоторые стали



Рис. 3. Участники конференции, посвященной 100-летию со дня рождения Н. И. Кузнецова.

известными учеными. В первую очередь следует назвать Аугуста Яновича Вага, руководителя и учителя почти всех ботаников советской Эстонии послевоенного периода. Он считал себя учеником Н. И. и продолжал его научные направления — филогенетическую систематику растений. Этот интерес к филогении он сумел привить и своим ученикам. Влияние Н. И. Кузнецова можно увидеть и в фитогеографических, систематических и флористических работах К. Ю. Эйхвальда. Влияние Н. И. Кузнецова, хотя и более косвенное, проявляется и в исследованиях эстонских геоботаников, например, в их работах по картированию растительного покрова.

Более полувека тому назад, в 1911 г. в Тарту состоялось празднование 25-летия научной деятельности проф. Н. И. Кузнецова (см. «Юбилейный сборник в честь 25-летия научной деятельности профессора Николая Ивановича Кузнецова», Юрьев, 1913). На праздновании присутствовали многие выдающиеся научные деятели России, в том числе академик И. П. Бородин, профессора Ю. М. Шокольский, И. В. Цингер, Н. А. Буш, И. В. Палибин и др. Уже тогда научная, общественная и педагогическая деятельность Н. И. Кузнецова была оценена очень высоко. Сейчас, когда с тех пор прошло много лет, мы убеждаемся, что значение Н. И. Кузнецова в нашей науке не угасло. И Тартуский государственный университет гордится тем, что самые плодотворные годы жизни и деятельности Н. И. Кузнецова были связаны с Тарту, его университетом, Обществом естествоиспытателей и другими учреждениями.

N. I. KUZNETSOV AND TARTU UNIVERSITY

H. Trass

Summary

N. I. Kuznetsov (1864—1932) was one of the most outstanding botanists who worked at the end of the outgoing century and at the beginning of the present century (1895—1915) as the Head of the Botanical Gardens of Tartu University and the Botanical Institute. He has great merits in the consolidation of the Institute and material growth of the gardens (the study of botany was reconstructed and several departments of the gardens were renewed, hothouses were repaired and built, etc.). He created scientific ties, organized large-scale plant ecological, floristic and phytogeographical researches, etc. At N. I. Kuznetsov's time Tartu University became one of the leading botanical centres in Russia. A vast collective work "Flora Caucasica Critica" (45 Vols.) was published here, also the popular botanical magazine "Acta Horti Botanici Universitatis Jurjev-jensis", exchange herbal collection, etc. N. I. Kuznetsov's traditional plant ecological and phytogeographical research trends have been developed by several Estonian scientists (Prof. A. Vaga, Prof. K. Eichwald).

At the end of 1964 a conference dedicated to N. I. Kuznetsov's death centenary was organized in Tartu. The reports of this conference are published in the present collection.

КРЫМСКИЙ ПЕРИОД ЖИЗНИ И НАУЧНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ПРОФЕССОРА Н. И. КУЗНЕЦОВА

Н. И. Рубцов

В литературе, посвященной Н. И. Кузнецову, довольно мало сведений, относящихся именно к крымскому периоду жизни и научной деятельности этого замечательного ученого. Вместе с тем, этот период жизни Н. И. Кузнецова характеризуется биографическими фактами, представляющими безусловный интерес для истории русской ботанической науки.

Как свидетельствуют данные архива Никитского ботанического сада, действительный статский советник профессор Н. И. Кузнецов был назначен директором этого сада «согласно высочайшего приказа по гражданскому ведомству от 23 июня 1915 г., за № 44». На этом посту директора он оставался до октября 1918 г., после чего перешел в Таврический университет (в городе Симферополе) Здесь до своего отъезда в 1921 г. в Петроград Н. И. Кузнецов заведывал кафедрой ботаники, был деканом физико-математического факультета и ректором этого университета. Вместе с тем, до 1921 г. он являлся официальным и постоянным консультантом Никитского ботанического сада.

Следует иметь в виду, что работа Н. И. Кузнецова в Крыму протекала в чрезвычайно трудной и сложной обстановке, создавшейся в результате мировой войны 1914—1917 гг., последовавшей за ней революции, а затем необычайно тяжелой гражданской войны и разрухи 1918—1921 гг. Вспомним, что именно в это время на территории Крыма хозяйничали войска Антанты, затем белогвардейских генералов Деникина и Врангеля. Только в самом конце (в ноябре) 1921 года Крым был полностью и окончательно освобожден Красной Армией от оккупантов.

Несмотря на исключительно трудные условия работы, Н. И. Кузнецову, как директору Никитского ботанического сада, удалось не только сохранить все оборудование, богатейший арборетум, а также другие ценные живые коллекции Сада, но и значительно расширить сферу его деятельности, организовать новые направления работы. Так, именно в этот период в

составе Никитского сада организуется Ботанический кабинет и гербарий, налаживается планомерное изучение флоры и растительности Крыма. Как известно, со времени Х. Х. Стевена — основателя и первого директора Никитского сада, опубликовавшего в 1857 г. свой «Verzeichniss», первый ценнейший справочник по всем известным в то время дикорастущим растениям Крыма, — флористические и вообще ботанико-географические работы выпали из сферы деятельности Сада почти на целое



Рис. 1. Бывшее здание Ботанического кабинета, гербария и музея Никитского сада, в котором работал Н. И. Кузнецов.

столетие. Только с приходом Н. И. Кузнецова Никитский сад вновь стал не только растениеводческим, но и ботаническим учреждением.

Уже к 1919 г., благодаря хорошо организованному обмену и интенсивным флористическим сборам самих сотрудников Ботанического кабинета, гербарий Никитского сада содержал около 25 тысяч листов. Н. И. Кузнецов лично рассылал обращения к различным ботаническим учреждениям и к отдельным ботаникам с просьбой выслать дубликаты гербарных сборов. На эту его просьбу быстро откликнулись — Главный ботанический сад (Петроград), приславший более 2,5 тысяч листов из своего дублетного фонда, Ботанический сад Юрьевского (ныне Тартуского) университета, передавший свыше 600 листов. Кроме того были получены весьма ценные дубликаты из личных сборов А. Н. Петунникова, П. Н. Крылова, Д. П. Сырейщикова, В. Г. Андреева и других ботаников. Вместе с Н. И. Кузнецовым над организацией Ботанического кабинета и гербария усиленно работали

Е. В. Вульф и С. С. Станков, которые сами много ~~экскур~~сировали по Крыму и делали большие гербарные сборы. Ко времени переезда Н. И. Кузнецова из Крыма в Петроград (1921 г.) гербарий Никитского сада содержал около 40 тысяч листов. Сотрудниками Ботанического кабинета публикуются результаты флористических и ботанико-географических исследований Крыма.

В настоящее время гербарий Никитского сада насчитывает уже около 100 тысяч листов, размещается в специально вы-



Рис. 2. Здание лабораторного корпуса, в котором размещается теперь Отдел флоры и растительности, а также гербарий Никитского сада.

строенном помещении, в хорошо оборудованных шкафах. Это крупнейшее гербарное хранилище, ныне являющееся солидной документальной основой для издаваемой Садам «Флоры Крыма», есть, в сущности, прямое наследие того, что было создано и получило первое развитие еще при Н. И. Кузнецове, под его руководством и при его непосредственном участии. Существующий теперь в составе Никитского сада Отдел флоры и растительности ведет свое начало от Ботанического кабинета. В этом Отделе широко поставлены сейчас исследования в области флористики и геоботаники Крыма (за период с 1917 г. по 1964 г. опубликовано более 250 работ по этим вопросам), заканчивается издание многотомной «Флоры Крыма», включающей около 2300 видов, полностью завершено геоботаническое карто-

графирование всей крымской территории в масштабе 1 : 200 000. Подготавливается к печати монографическое описание растительности Крыма и «Определитель растений Крыма».

Как известно, Н. И. Кузнецов в своей работе «Принципы деления Кавказа на ботанико-географические провинции», изданной в 1909 г. в «Записках» Российской Академии наук, впервые указал на тесные ботанико-географические связи Новороссийского округа Западного Закавказья с Крымом. Тщательное сопоставление флор Крыма и Западного Закавказья, про-



Рис. 3. Гербарий Никитского сада (внутренний вид части гербарного зала).

веденное в последнее время ботаниками Никитского сада на основе учета всех имеющихся сейчас новейших флористических данных, полностью подтверждает это положение Н. И. Кузнецова. Теперь установлено (Рубцов и Привалова, 1961), что в составе флор этих территорий имеется 1072 общих вида, или около 74% от числа видов флоры Новороссийского округа. При сопоставлении флоры Крыма с флорой Абхазии число общих видов уменьшается до 44,5%, а при сравнении с Аджарией — до 43,5%. Анализ родового состава сопоставляемых флор показывает сходную картину: Новороссийский округ имеет 521 общий с горным Крымом род (92%), Абхазия — 512, Аджария — 463. При этом выяснился следующий интересный факт. При сравнении флоры горного Крыма с колхидскими

флорами Западного Закавказья (Абхазия, Аджария) оказалось, что половина общих видов представлена географическими элементами весьма широкого ареала (космополитным, голарктическим, палеарктическим); при сравнении же Крыма с Новороссийским округом на первое место выступают средиземноморские и близкие к ним по ареалу виды. Колхидские флоры Абхазии и Аджарии оказываются в известной мере чуждыми флоре Новороссийского округа, а тем более Крыма.

Таким образом, те разделы ботанической науки (флористика, систематика, ботаническая география и картография), над которыми столь плодотворно работал сам Н. И. Кузнецов и основу которых он заложил, будучи руководителем Никитского сада, успешно развиваются здесь и до сих пор. Коллектив ботаников Никитского сада прилагает и будет прилагать все усилия, чтобы и дальше обогащать и развивать научное наследие, полученное Садам от этого выдающегося русского ботаника.

Однако, будучи директором, Н. И. Кузнецов проявил большую заботу о развитии в Саду не только чисто теоретических разделов ботаники. Очень много усилий вложено им в организацию такого прикладного направления ботанической науки, как изучение лекарственных и различного рода технических растений. В архивах Сада сохранилась его обстоятельная и энергичная докладная записка в Департамент земледелия (от 10 августа 1915 г., № 1699), в которой он убедительно доказывает насущную необходимость создания в Никитском саду особого питомника для опытной культуры лекарственных и эфиромасличных растений.

В этой докладной записке, в частности, сказано следующее: «В настоящее время, когда каждая минута дорога, чтобы поскорее стряхнуть с себя зависимость от иностранных рынков, нет необходимости доказывать целесообразность заложения таких питомников и пригодность именно Императорского Никитского сада для такого насущно необходимого дела». «Смею думать, — говорится далее в названной докладной записке, — что в дикой флоре нашего Крыма, Кавказа и Туркестана таятся неисчислимые сокровища различных растений, имеющих большое значение либо в качестве лекарственных трав, либо в качестве трав, дающих эфирные масла или другие полезные человеку продукты. Надо лишь суметь открыть эти растения и их полезные человеку качества, а для сего единственный верный и надежный путь — это научное изучение всех этих трав, коими дикая флора Крыма, Кавказа и других наших южных окраин столь богата, куда богаче флоры Западной Европы».

Таким образом, следует признать, что существующий ныне в Никитском саду специальный Отдел технических культур является также прямым наследием того небольшого питомника

лекарственных и ароматических трав, который был заложен еще в 1915—1916 гг., главным образом усилиями Н. И. Кузнецова. Отдел технических культур развернул сейчас особенно крупные работы по интродукции, а также селекции эфирносов и смолоносов — розы, лаванды, мускатного шалфея, ладанника, фиалки. Сорты этих растений, созданные Никитским садом, широко применяются уже на производственных плантациях Крыма и во многих других южных районах Советского Союза. Большая научно-исследовательская работа, сделанная ныне Никитским садом с эфиромасличными растениями, позволяет сейчас считать это учреждение одним из важнейших центров исследований в области эфиромасличного дела.

Как было уже сказано выше, в 1918 г. Н. И. Кузнецов переходит на работу в Таврический университет, организуемый в городе Симферополе, но вместе с тем, как свидетельствуют данные архива, остается постоянным официальным консультантом Никитского сада. Н. И. Кузнецов был одним из основателей этого Университета, вместе с такими выдающимися учеными нашей страны, как Г. Ф. Морозов, В. И. Палладин, И. И. Пузанов, которые тоже читали здесь лекции. В Таврическом университете Н. И. Кузнецов, помимо большой научно-организационной работы, связанной с его деятельностью заведующего кафедрой ботаники, декана физико-математического факультета и ректора, находит время для чтения своих блестящих лекций по систематике и географии растений. Кроме того, он здесь же готовит и публикует целый ряд учебных пособий по читаемым им дисциплинам. Именно в это время в Крымском издательстве (Симферополь, 1919—1920 гг.) печатаются такие известные его работы, как «Курс географии растений», «Тетрадь для практических занятий по определению и изучению морфологии и географии растений», «Журнал экскурсанта-ботаника», «Ботанические экскурсии». Здесь же было подготовлено и опубликовано второе издание его книги «Основы ботаники» (Симферополь, 1919)

Уже из одного простого перечисления указанных выше фактов достаточно ясно видно, с каким необычайно высоким трудовым энтузиазмом работал Н. И. Кузнецов в Таврическом университете, как много он успел сделать в деле подготовки молодых кадров.

Обзор крымского периода научной деятельности Н. И. Кузнецова был бы неполным, если не указать, что за время своего пребывания на посту директора Никитского ботанического сада он редактировал известный журнал «Вестник русской флоры», три тома которого вышли в свет за время с 1915 по 1917 год. При этом Н. И. Кузнецов был не только его редактором, но и сам непосредственно участвовал в подготовке выпусков этого журнала, как автор многочисленных рецензий, критических ре-

фератов и статей. По нашим подсчетам, в этом журнале в общем опубликовано не менее 20 его работ. Приняв во внимание большую занятость Н. И. Кузнецова делами по руководству Садам, подготовкой к печати указанных выше монографических/сводок и учебных пособий по ботанике, нельзя не удивляться его необычайно высокой работоспособности. Плодотворность крымского периода деятельности Н. И. Кузнецова просто поразительна.

Теперь еще несколько слов о личности этого ученого. Несмотря на свое высокое положение директора крупного научного учреждения, жил он очень скромно. Вместе со своей семьей (с ним в то время были три дочери и сын) он занимал небольшой одноэтажный дом, расположенный на территории Сада, в так называемом Верхнем парке. По рассказам сотрудников Сада, в ту пору работавших с Н. И. Кузнецовым, в этом доме часто собиралось много гостей, главным образом молодежи. Гостеприимство и радушие были характерной чертой кузнецовской семьи. Сам Н. И. Кузнецов работал в своем кабинете вечерами, иногда до поздней ночи. Бывало, что свет из окна его кабинета видели даже под утро. В обращении со своими подчиненными он отличался мягкостью и доброжелательным отношением. По свидетельству работавших с ним сотрудников, он часто заходил в Ботанический кабинет Сада, где просматривал главным образом гербарные коллекции. Здесь он иногда делал замечания относительно допущенных ошибок в хранении или монтировке растений, но всегда облакал эти замечания в очень деликатную форму.

Заканчивая свое сообщение, считаю необходимым еще раз подчеркнуть, что все имеющиеся архивные и опубликованные данные характеризуют крымский период жизни Н. И. Кузнецова как чрезвычайно плодотворный, насыщенный кипучей организаторской, научно-исследовательской и педагогической деятельностью. Итоги этой деятельности нашли непосредственное отражение как в дальнейшем развитии Никитского ботанического сада, одного из крупнейших ботанико-растениеводческих учреждений нашей страны, так и в подготовке многочисленных кадров специалистов, а также в общем развитии русской ботанической науки.

PROF. N. I. KUZNETSOV'S LIFE AND ACTIVITIES DURING THE CRIMEAN PERIOD

N. I. Rubtsov

Summary

The article gives a comprehensive survey of Professor N. I. Kuznetsov's life and activities in the Crimea (1915—1921), as the Director of the Nikitsky Botanical Gardens and the

Rector of the Tauria University (in Simferopol), the Dean of the Faculty of Physics and Mathematics and the Head of the Department of Botany. Working under very complicated condition of the war, revolution and intervention N. I. Kuznetsov could develop wide-range scientific and organizational activities. He started detailed researches into the Crimean flora, compiled a vast Crimean herbarium, accomplished the collection of the gardens, organized a large-scale investigation of curative and technical plants and their introduction, published several bulky research works ("A Course on Plant Geography», "Botanical Excursions", etc.) and the magazine "News in the Russian Flora" ("Vestnik russkoy flory") etc.

The Crimean period in N. I. Kuznetsov's life must be regarded as very fruitful and essential. It gave an intensive stimulus for the rapid development of the Nikitsky Botanical Gardens under Soviet conditions.

НЕКОТОРЫЕ ОБЩИЕ ПРОБЛЕМЫ В ИССЛЕДОВАНИЯХ Н. И. КУЗНЕЦОВА И Н. И. ВАВИЛОВА

Ф. Х. Бахтеев

Два выдающихся русских и советских ботанико-географа — Н. И. Кузнецов и Н. И. Вавилов, по-видимому, имели немало общего как учёные, исследователи и просто как человеческие личности. Одного из них, Н. И. Вавилова, учась в аспирантуре Всесоюзного института растениеводства, а затем и работая в качестве одного из сотрудников этого института, я знал лично и общался с ним в течение 10 лет; о научной же деятельности Н. И. Кузнецова я осведомлен лишь по общедоступным литературным источникам.

Тем не менее, даже первое беглое ознакомление с трудами Н. И. Кузнецова создало у автора впечатление известной близости и общности в исследованиях этих ученых.

Н. И. Кузнецов и Н. И. Вавилов начинали свою научно-исследовательскую деятельность в разное время. Первый из них в год рождения второго, а именно в 1887 г., уже опубликовал результаты первых своих географических исследований, тогда как Н. И. Вавилов начал печататься лишь с 1912 г., т. е. 25 лет спустя после Н. И. Кузнецова.

При этом любопытно отметить, что оба они начали свою научную деятельность как географы. Н. И. Кузнецов совершил первое путешествие на северный Урал, а Н. И. Вавилов — на Кавказ. Вместе с тем оба они интересовались не только природной флорой и растительностью, но уделяли много внимания и изучению быта местных жителей, интересовались их материальной культурой.

Так, Н. И. Кузнецов при посещении северного Урала по поручению Российского Географического общества, наряду с тщательным исследованием флоры и растительности, уделил значительное внимание описанию своих наблюдений над жизнью местных жителей, как их тогда называли, — остяков и вогулов; о сельском хозяйстве, приемах земледелия. Он описал их летние жилища — чумы и зимние бревенчатые строения; их одежду, украшения; проследил зачатки письменности и высказал ряд

соображений о перспективах дальнейшего существования местного населения.

Подобные наблюдения не были чужды и Н. И. Вавилову. Достаточно ознакомиться с результатами поездки Н. И. Вавилова в Афганистан, Памир, Эфиопию, Японию и другие страны, чтобы в этом убедиться. Среди этих этнических наблюдений многие представляли первостепенный интерес, как например, оригинальные сведения о высокогорных жителях восточного Афганистана — кафирах, об абиссинцах, о современных индейцах Центральной и Южной Америки и т. д.

Как известно, оба ученых за свои значительные географические исследования были удостоены специальных золотых и серебряных медалей Российского географического общества.

В сравнении с начальными научно-исследовательскими работами, дальнейшая деятельность этих двух ученых получает довольно четкие различия. Н. И. Кузнецов формируется как флорист, систематик и ботанико-географ, посвящая себя, главным образом, изучению природных видов растений и растительности, тогда как Н. И. Вавилов избрал основным объектом своих исследований культурную флору, вопросы истории земледелия и современное растениеводство.

Тем не менее, рассматривая научно-исследовательскую деятельность этих ученых в целом, нельзя не заметить некоторых общих для них проблем исследований: проблемы растительного ресурсоведения, интродукции и возделывания культурных растений.

Так, еще накануне текущего столетия Н. И. Кузнецов, неоднократно организовывавший экспедиции на Кавказ, обратил внимание на состояние садоводства на Черноморском побережье Кавказа — на участке от Новороссийска до Адлера.

Специальную работу, опубликованную в 1889 г на эту тему, он начинает с критики таких работ, как, например, выступление Верещагина, считавшего, что Черноморское побережье Кавказа настолько запущено и так мало привлекательно для сельского хозяйства, что едва ли заслуживает какого-либо серьезного внимания с точки зрения его освоения для плодоводства. Н. И. Кузнецов, прежде всего категорически отвел подобные размышления и, опираясь на капитальные климатологические исследования А. И. Воейкова, обстоятельно аргументировал безусловную перспективность причерноморского Кавказа для широкого промышленного плодоводства. При этом он считал, что между Новороссийском и Туапсе было бы наиболее выгодным разведение винограда, а на всем Кавказском побережье — использовать превосходный опыт черкесского населения по облагораживанию дикорастущих насаждений яблони и груши путем

прививки черенков отличных культурных сортов названных пород.

Н. И. Кузнецов особо останавливался на положительном опыте плодоводства горного населения по возделыванию грецкого ореха, винограда, фундука, шекловицы, персика, а в субтропической зоне и таких культур, как айва, инжир, хурма. В конце своей статьи он сделал ряд конкретных рекомендаций, предложив, например, для северо-восточной части Черноморского округа разведение высших сортов яблони и груши для сушки их плодов, поскольку транспортные возможности в то время были крайне ограниченными, и развитие виноградарства. Для южной части Черноморского побережья Кавказа Н. И. Кузнецов считал возможным рекомендовать, помимо уже культивируемых плодов, и другие сельскохозяйственные растения — шире внедрять маслину, кукурузу, медицинские травы, в частности, мяту, клецевину, а в несколько отдаленном будущем, когда край разовьется, писал он, ввести в культуру также кунжут, сахарное сорго, китайскую крапиву, чайный куст и бамбук.

Позднее, в начале 1940 г., Н. И. Вавилов в своей неопубликованной статье «Субтропическое растениеводство СССР и его перспективы», предназначавшейся для передачи по радио, подытожил состояние плодоводства на Черноморском побережье Кавказа и, опираясь во многом на те же глубокие исследования знаменитого соотечественника климатолога А. И. Воейкова, намечил ближайшие пути развития промышленной культуры субтропических плодовых и цитрусовых растений.

«50 лет тому назад — писал Н. И. Вавилов — выдающийся русский климатолог А. И. Воейков, автор замечательной книги «Климаты земного шара», поднял голос за то, что пора приступить к правильному использованию наших наиболее теплых, наиболее ценных субтропических земель. Одновременно с ним ботаник-географ А. Н. Краснов, лучший знаток мировой флоры, упорно настаивал на необходимости широкого внедрения субтропических культур Восточной Азии — чая и цитрусовых — на нашем Черноморском побережье. Однако, голоса этих ученых не были услышаны в условиях безвременья царской России. Только отдельные любители энтузиасты на свой риск и страх пытались вводить около Батуми, Сухуми и Гагр различные южные растения, выписывая их из заграницы. Наиболее предприимчивым оказался известный чаоторговец Попов, приступивший к закладке промышленных плантаций чайного куста около Батуми. Несмотря на всю энергию Попова, в целом за все время в царской России было освоено около 1500 га на Черноморском побережье под всеми субтропическими культурами. Из них около 1000 га под чайной культурой и около 300 га под цитрусовыми и парковыми насаждениями. Из цитрусовых в куль-

туру, главным образом, были введены мандарины. Как крупное государственное мероприятие, субтропическое хозяйство в нашей стране, по существу, создано в советское время».

Приведенные здесь сведения иллюстрируют прямую связь и преемственность между исследованиями Н. И. Кузнецова и Н. И. Вавилова на поприще развития плодоводства и субтропического хозяйства.

Другим примером подобной общности идей в исследованиях наших выдающихся ученых являются работы, опубликованные Н. И. Кузнецовым в период первой мировой войны, когда страна, напрягая последние силы, вела несправедливую, разорительную империалистическую войну. Тем не менее, русские ученые-патриоты не могли оставаться в стороне от общих усилий своего народа, выносившего все невзгоды, и считали себя обязанными как-то облегчить участь своего народа и в меру своих знаний и возможностей стремились внести свою лепту в общие усилия, и тем самым помочь отечеству преодолеть бедствие, постигшее страну. Одним из таких патриотов несомненно был и Н. И. Кузнецов.

В 1916 г он выступил с рядом работ, в которых давал конкретные рекомендации по использованию природных растительных ресурсов для нужд народного хозяйства. Так, например, до войны Россия ввозила очень многое из заграницы, расходуя огромное количество валюты и других материальных ценностей. Одним из таких импортных товаров были дубильные экстракты, которых невозможно было ввозить по общеизвестным причинам военного времени. Между тем имелась реальная возможность извлекать таниды из сырья растительного происхождения. Н. И. Кузнецов предложил организовать производство дубильного экстракта для непосредственных нужд кожевенной промышленности, работавшей тогда с предельной нагрузкой для удовлетворения неотложных военных нужд, из соответствующего отечественного растительного сырья: сумаха, дуба, каштана, кермека и других растений, содержащих таниды.

В те же годы Н. И. Кузнецов уделил много внимания расширению культуры лекарственных и эфирно-масличных растений. Наряду с этим он указывал на неограниченные возможности заготовок соответствующего сырья за счет использования природных ресурсов, как, например, белены, дурмана и др. Говоря о культуре некоторых лекарственных и эфирно-масличных растений, он считал возможным расширение плантаций белладонны, валерианы, шалфея, розмарина, лаванды, туты, иссопа, лавра благородного и ряда других видов растений.

Насколько эффективно были реализованы рекомендации ученых самодержавной администрацией, это другой вопрос.

Однако сам Н. И. Кузнецов, бывший в те годы директором Никитского ботанического сада, несомненно сделал все возможное для расширения производства лекарственного и эфирно-масличного сырья.

Эти же вопросы, со значительным добавлением других разнообразных проблем интродукции были затем объектом непосредственных исследований Отдела новых культур и Лаборатории лекарственных растений Всесоюзного института растениеводства, директором которого был Н. И. Вавилов, а названными отделом и лабораторией, соответственно, руководили Е. В. Вульф и Г. К. Крейер.

Н. И. Кузнецова и Н. И. Вавилова сближали, по-видимому, не только некоторые общие научные интересы, но и то, что было свойственно их индивидуальностям. Я имею в виду, прежде всего, живость, энергичность, способность к широким теоретическим обобщениям, крупный научно-организаторский талант, личное обаяние и выдающиеся качества их как ученых — неутомимых исследователей.

К сожалению, как было уже отмечено, мне не пришлось лично знать Н. И. Кузнецова, поэтому взаимоотношения этих ученых мне неизвестны. Но, используя литературные источники, я смог установить, что Н. И. Вавилов, будучи еще студентом, в качестве организатора и фактического руководителя Студенческого кружка любителей естествознания в Московском сельскохозяйственном институте, направил за подписью — Н. Вавилов — в день 25-летия научной деятельности Н. И. Кузнецова в 1911 г. следующее приветственное послание: «Глубокоуважаемый Николай Иванович! Студенческий кружок любителей естествознания при Московском сельскохозяйственном институте, памятуя Ваши научные заслуги в деле изучения родной флоры, шлет искреннее поздравление в день Вашего 25-летнего юбилея ученой деятельности и пожелание, чтобы редактируемые Вами «Труды Юрьевского Сада» продолжали бы выходить еще долгие и долгие годы. Правление». Этот факт, вместе с тем, не может быть расценен иначе, как несомненное выражение симпатии не только к личности выдающегося ученого, но и к его научным исследованиям.

Н. И. Вавилов, в 1921 г заменив покойного Р. Э. Регеля (к которому Н. И. Кузнецов относился с глубоким уважением) на посту заведующего Отделом прикладной ботаники при бывшем Департаменте земледелия, в течение 20-х и 30-х годов превратил названное скромное научное учреждение в широкоизвестный научно-исследовательский Институт прикладной ботаники и новых культур, позднее переименованный во Всесоюзный институт растениеводства и ставший в свое время одним из основных научных учреждений созданной в 1929 г. Всесоюзной академии им. В. И. Ленина.

В организации и развитии научной деятельности ВИРа Н. И. Вавилову оказал огромную помощь тщательно подобранный им высококвалифицированный коллектив энергичных исследователей и среди них — учеников и сотрудников Н. И. Кузнецова — Е. В. Вульф, А. И. Мальцев, Ю. Н. Воронов, К. А. Фляксбергер и другие.

Эти фрагментарные параллели, характеризующие известную преемственность и связь в научных исследованиях Н. И. Кузнецова и Н. И. Вавилова, хотя в очень скромной степени, все же являются известной первой попыткой познакомиться с деятельностью наших ученых в таком аспекте. Можно надеяться, что будущие биографы Н. И. Кузнецова и Н. И. Вавилова более scrupulously соберут материал по этому вопросу и более глубоко осветят вопросы, касающиеся этих выдающихся русских и советских ботаников.

COMMON PROBLEMS IN RESEARCHES BY N. I. KUZNETSOV AND N. I. VAVILOV

F. H. Bakhteyev

Summary

There are certain interesting common features in N. I. Kuznetsov's and N. I. Vavilov's research work. Both of them started their researches as geographers. Although their interests differed (Kuznetsov being a plant ecologist, florist, phytogeographer and Vavilov a researcher of cultivated plants, a specialist in genetics), they both paid much attention to the coastal agriculture at the Black Sea in the Caucasus, esp. the development of subtropical and tropical plants. Great attention was paid to the investigation of useful plant resources by both scientists.

ВОСПОМИНАНИЯ ОБ ОТЦЕ (НИКОЛАЕ ИВАНОВИЧЕ КУЗНЕЦОВЕ)

Е. Н. Советова-Кузнецова

Самые ранние мои воспоминания об отце относятся к началу 1900-х гг. и связаны, в первую очередь и наиболее ярко, со слуховыми восприятиями — его громким голосом и смехом сангвиника и характерным кашлем заядлого курильщика.

Вспоминаются его мерные шаги и постукивание палкой о тротуар, доносившиеся в нашу детскую, когда отец возвращался вечерами с заседаний Общества Естествоиспытателей,* а также шум голосов на оживленных коллоквиумах в кабинетах Ботанического сада, примыкавших к нашей квартире и своеобразное гудение и шипение газовых рожков, которыми тогда освещались кабинеты.

Среднего роста и склонный к полноте, отец отличался, тем не менее, большой подвижностью и необычайной неутомимостью, в особенности во время ботанических экскурсий, которые он совершал со студентами в окрестностях Юрьева с ранней весны, и, нередко, молодежь пасовала перед неутомимостью своего профессора. Его рассеянность, столь свойственная ученому, и полное отсутствие зрительной памяти на лица, не раз бывали причиной забавных случаев.

Вспыльчивость была естественным проявлением его горячей, энергичной и активной натуры и, попадая иногда благодаря своему недостатку в ложное положение, он сам же смеялся над собой. Зато его прямота и полное нелицеприятие позволяли ему высказывать открыто свои взгляды и отстаивать их до конца.

В трудных, сложных политических условиях, отец умел находить правильную линию действия, которую ему подсказывали его прямота гражданина и справедливость и доброжелательность к людям.

На днях голос из далеких лет моей юности принес мне следующие взволнованные строки воспоминаний о нашем отце

* Naturforschergesellschaft.

Н. С. Охременко (канд. с.-х. наук), сын главного винодела «Магарача» — С. Ф. Охременко, пишет: «Вспоминаю первое в Никитском саду рабочее собрание после Революции 1917 г. Председателем выбрали Ник. Ив. Обстановка была сложная, бурлили страсти. По пути домой отец сказал мне: «Как мудро провел Н. И. это собрание». Очень знаменательно, что председателем выбрали именно его, царского чиновника!».

Его работоспособность была поистине редкой и даже летом на своей даче под Юрьевым в Хазелау (Хааслава) он работал над своими научными трудами, проводя большую часть дня на веранде, или вернее в лоджии на 2-м этаже, и тогда его никто не должен был тревожить. «*Vin nicht zu gucken, nicht zu sehen*»* — говорил он обыкновенно.

Как раз в Хазелау в 1910 г. отец писал свой капитальный труд «Введение в систематику цветковых растений»; рядом с ним сидела я, его третья дочь, делая рисунки для его будущей книги.

Отец сумел мои способности к рисованию применить практически: я иллюстрировала его «Переход от тайнобрачных к явнобрачным», «Введение в систематику цветковых растений», переиздававшееся им в 1923 г. уже в Ленинграде, его посмертное издание и его другие труды.

Я работала с отцом над составлением демонстрационных таблиц к его курсу лекций по систематике растений в Симферопольском университете и в Ленинградском географическом институте.

При большой затрате умственных сил, отец никогда не ложился отдыхать, а находил отдых, переключаясь или на физическую работу, обрабатывая свой дачный участок, или в игре в крокет, которой он отдавался с обычным для него азартом, или в веселых, многолюдных и шумных пикниках, куда мы отправлялись на двух линейках с возницами — отцом и сыном Уттелян (ныне здравствующих в Хааслава) на много верст — на «Синие» горы или на «Агемюле». Оставив лошадей с провизией и прислужой у мельницы или у подножия «Синих гор», мы совершали большие прогулки, нередко отставая от отца, рядом с которым шагали только наиболее выносливые.

Воспоминания, связанные с Хазелау, ярки и многочисленны. Наша дача была достаточно велика для приема, помимо нашей семьи, еще и родных, приезжавших из Петербурга (бабушек, тетей, дядей и проч.), но она обладала еще какой-то необычной емкостью и отец называл ее «*Gummihaus*»* Приезжали ученики отца — ботаники и его коллеги, знакомые, молодежь; любил гостить у нас брат нашей матери — Федор Михайлович

* Не зрим, не видим — нем.

* Резиновый дом — нем.

Истомин, известный собиратель русского фольклора на Севере. Он охотно пел русские старинные песни. Отец любил подтягивать, но при полном отсутствии слуха, фальшивил, над чем сам потешался.

Зимой наш дом также был открыт друзьям, знакомым. Отец любил жизнь, людей, в особенности молодежь, которая тянулась к его большому, открытому сердцу, с необыкновенно щедрой отдачей своих знаний.

Отец пользовался огромным авторитетом, уважением и любовью студенчества. Смутно вспоминая революционные события 1905 г. и среди них эпизод, крепко сохранившийся в моей памяти: в момент наивысшего революционного подъема, во время очередной лекции в аудитории Ботанического сада присутствовавшие студенты подняли отца на кресле и стали его качать.

Вспоминаются посещения нашего дома студентами и начинающими учеными — Н. Н. Бурденко, К. А. Фляксбергером, К. Г. Цинзерлингом и многими другими, не говоря уже о его учениках и ассистентах, впоследствии известных ботаниках Б. Б. Гриневецком, П. И. Мищенко, Г. Г. Эттингене, братьях Поповых Н. П. и П. П., Н. И. Борщове, В. А. Кузнецове, Я. Я. Мушинском и многих других.

В нашем доме гостили — А. И. Воейков, М. П. Бородин, Н. А. Буш, А. В. Фомин, Ю. Н. Воронов и многие другие ученые. И в дальнейшие годы в Никитском саду, в Симферополе и Ленинграде большой круг знакомых, друзей, учеников и почитателей отца посещали наш гостеприимный дом, где всегда царили радушие и сердечность наших родителей.

Помню приезд в Юрьев в марте 1910 г. известного путешественника и друга отца П. К. Козлова, после его экспедиции в Монголию и открытия Мертвого города «Хара-Хато»; вспоминаю большую выставку привезенных экспонатов, торжественные заседания и доклады в университете и большой съезд гостей у нас в течение недели.

Раз в году 30-го декабря (старого стиля) у нас бывали большие танцевальные вечера в честь дня рождения старшей дочери — Веры. На эти вечера собиралась вся местная профессура со своими семьями. Гвоздем бала была мазурка, которую открывал обычно отец. В черном сюртуке, с приветливой улыбкой и очаровательной галантностью, со своей слегка старинной манерой танцевать, он невольно создавал облик, запоминавшийся на долгое время. В более поздние годы, уже в Крыму, в Симферопольском университете он также танцевал мазурку, и постоянной его дамой была я.

Наша мать — Мария Александровна Кузнецова (урожденная Рерих) была верной спутницей и помощницей своему мужу и, несмотря на большую семью (нас было семь человек детей) и

открытый дом, она помогала отцу в его научных трудах, в корректурах, считках и других редакционных работах, а также в составлении его специальной большой библиотеки.

Мы, дети, видели отца редко, обычно только за обеденным столом, вокруг которого собиралась вся наша многочисленная семья, но мы чувствовали его большую любовь к нам, хотя он и любил говорить со свойственным ему юмором: — «Не знаю, сколько их у меня, но я люблю, когда они кишат вокруг меня».

Хочу напомнить также, что, несмотря на огромную научную, педагогическую и организационную деятельность, он находил еще время для многосторонней общественной работы, среди которой упомяну почетную должность председателя педагогического комитета при женской гимназии им. А. С. Пушкина, где учились в то время три его дочери (1912—1915 гг.). Благодаря своему большому организационному опыту, отец выхлопотал у попечителя Рижского округа Прутченко разрешение на поездку гимназисток 5—8 кл. с их начальницей и несколькими педагогами в Асканию-Нова в специальном вагоне, который отцеплялся в разных городах для их осмотра.

Отец со своим ассистентом П. П. Поповым приехал прямо в Асканию-Нова, где его принимал проживавший в то время там владелец Аскании-Нова — Фальцфейн.

Хочется еще упомянуть о популярности отца в связи с его педагогической деятельностью в Юрьевском фармацевтическом институте, который в те годы был единственным учебным заведением, выпускавшим фармацевтов для всей России. Уже много лет после отъезда из Юрьева и даже после революции нередко бывало, что при заказе лекарств в аптеке на имя профессора Н. И. Кузнецова, фармацевт спрашивал — не профессор ли он Юрьевского университета?

Незадолго до своей смерти, отец просил меня почитать ему мои воспоминания детства, которые он любил. Он тогда часто возвращался мыслью к Юрьеву, к юрьевскому периоду своей большой научной деятельности. Он вспоминал Юрьев как центр научной мысли, которому он отдал свои самые лучшие и плодотворные годы.

СВЯЗЬ ГЕОМЕТРИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЛИСТЫ С РАДИАЦИОННЫМ РЕЖИМОМ, ФОТОСИНТЕЗОМ И СВОЙСТВАМИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА В ГЕОГРАФИЧЕСКОМ РАЗРЕЗЕ

Х. Г. Тооминг

1. Введение

«Последняя цель, к которой стремится каждое существо, это — как можно лучше приурочиться к тем условиям, в которых проходит его жизнь» (Дарвин, 1910).

Каковы способы приспособления растений к наилучшему использованию лучистой энергии Солнца на фотосинтез? К. А. Тимирязевым (Тимирязев, 1948) высказана мысль о том, что если главное отправление растительного организма зависит от света, то и основные особенности растения необходимо искать в его оптических свойствах. И. А. Шульгин (Шульгин, 1960, 1963) на основе исследования оптических свойств растений указывает, что адаптация растений к свету выражается особенностями листовой пластинки как оптической системы, обеспечивающей, благодаря своим свойствам, возможность максимального поглощения лучистой энергии. Адаптация растений к свету выражается также в том, что количество поглощенной листом радиации зависит не только от количества падающей радиации, но и от ориентации листовой пластинки к лучистой энергии, от площади листа, характера его поверхности и т. д. Стремление к более полному использованию лучистой энергии Солнца особенно ярко выражается при низких температурах (Wiesner, 1895) Своеобразная адаптация растений наблюдается в суровых условиях Севера (Дадыкин, Станко, Горбунова, Игумнова, 1957; Шахов, Станко, Хазанов, Дъяконов, 1959; Шахов, 1962), где она связана с особенностями в строении пигментной системы растений и оптическими свойствами листьев.

На способы приспособления листы растений к наиболее выгодному использованию лучистой энергии Солнца, в естественных

условиях, впервые обращено внимание, лет 70—80 тому назад (Wiesner, 1880, 1895, 1900, 1903, Kerner v. Merilaun, 1887) В дальнейшем вопрос рассматривался в основном с точки зрения влияния мощности и геометрической структуры листы на радиационный режим и фотосинтез лесов (Иванов, 1926, 1927. 1946; Алексеев, 1963) посевов сельскохозяйственных культур (Watson, 1947; Monsi, Saeki, 1953; Saeki, Kuroiwa, 1959; Saeki, 1960; Ничипорович, 1956, 1961, 1963; Росс, 1964; Будаговский, Ничипорович, Росс, 1964, Устенко, 1963 и др.) и пастбищ Brougham, 1957; Davidson, Philip 1958 и др.). Целью этих работ была разработка теоретических основ для повышения продуктивности фотосинтеза.

Каковы же общие для растительного покрова критерии оптимальности геометрической структуры и площади листы для отдельного растения и растительного сообщества? Каковы в действительности господствующие в природе геометрические структуры листы, обеспечивающие максимальное использование солнечной энергии на фотосинтез? В каком направлении усовершенствуется структура листы растительного покрова в процессе эволюции?

Разработка вопроса сложна, потому что критерии оптимальности необходимо рассматривать не только в зависимости от факторов внешней среды как таковых, а также от конкуренции между видами сообщества за свет, почвенную влагу и питание. Поэтому критерии оптимальности во многом могут быть разными в сообществах различного видового состава, даже при тех же климатических условиях. Много легче рассматривать условия оптимальности структуры и площади листы односоставных сообществ или, по крайней мере, сообществ с доминантами.

Поскольку условия радиационного режима и внешней среды на земном шаре различны, то взаимосвязь между режимом ФАР¹, фотосинтезом и геометрической структурой листы необходимо рассматривать в географическом разрезе. Количественное исследование вопроса стало возможным с появлением работ, в которых радиационные характеристики растительного покрова связываются с геометрической структурой и площадью листы (Monsi Saeki, 1953; Росс, Нильсон, 1963; Тооминг, Росс, 1964; Росс, Нильсон, 1965; Тооминг, 1966) и работ, дающих характеристику распределения солнечной радиации на земном шаре (Берлянд, 1961; Барашкова, Гаевский, Дьяченко, Лугина, Пивоварова, 1961 и др.) Первые шаги в количественной разработке вопроса о влиянии геометрической структуры и площади листьев на фотосинтез недавно предприняты (Monsi, Saeki, 1953; Davidson, Philip, 1958; Росс, 1964), но в географическом разрезе до настоящего времени указаны только тенденции в вариациях

¹ ФАР — Фотосинтетически активная радиация.

условий оптимальности геометрической структуры листы (Wiesner, 1895, 1900; Ничипорович, 1963; Росс 1964).

Целью настоящей работы является:

а) на основании приближенной расчетной схемы исследовать в географическом разрезе зависимость радиационного режима и фотосинтеза растительного покрова от геометрической структуры и площади листы;

б) попытаться, хотя бы приближенно выяснить основные критерии оптимальности геометрической структуры и площади листы;

в) на основе материала из геоботаники и географии растений попытаться выяснить, насколько выводы, полученные на основании примененной расчетной схемы, соответствуют действительности;

г) какие приспособительные реакции имеются у растений для наилучшего использования лучистой энергии.

Решение вопроса имеет следующее значение: оно позволяет оценить потенциальные ресурсы продукции растительного покрова, в том числе и посевов сельскохозяйственных культур в отдельных районах земного шара и выяснить закономерности формирования структуры листы отдельных жизненных форм и тенденции их эволюции.

2. Схема расчета фотосинтеза растительного покрова

Фотосинтез растительного покрова происходит под действием радиации при одновременном участии почти всех факторов внешней среды. При этом основными факторами можно считать радиационный режим, термический режим приземного слоя воздуха, соотношение между затратами влаги на транспирацию и запасами влаги в почве. Рассмотрение влияния геометрической структуры на фотосинтез на фоне всех этих факторов в комплексе затруднительно, так как отсутствуют подробные данные о функции фотосинтеза (т. е. световые кривые) листа. Поэтому в данной работе приходится ограничиваться только рассмотрением влияния одного из основных факторов — солнечной радиации на фотосинтез растительного покрова.

Чтобы выяснить экологическое значение радиационного фактора в отличие от остального комплекса факторов, приходится условно отделить другие факторы и рассматривать отношение между растениями и радиацией в отдельности. Этот методический принцип отделения влияния факторов широко применяется в экологии растений и использован в настоящей работе. Согласно сказанному в дальнейшем считаем, что все остальные факторы, кроме радиации, равные, а радиацию рассмотрим таковой, как она распределяется по величине и времени на земном шаре. Конечно, это идеализированное приближение к раз-

решению вопроса, но, по-видимому, пока единственный метод, который может дать критерии оптимальности структуры и площади листвы относительно светового фактора.

В дальнейшем изложении растения и растительные покровы со своей листвой будут рассматриваться как приемники радиации, которые могут иметь различную геометрическую структуру и могут поэтому поглощать и использовать солнечную радиацию в процессе фотосинтеза с разной эффективностью.

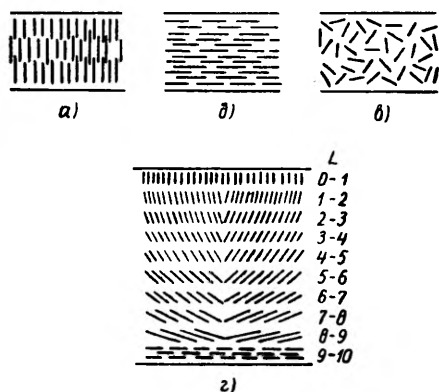


Рис. 1. Схема типов растительного покрова: а) тип с вертикальными листьями, б) тип с горизонтальными листьями, в) тип с хаотичным расположением листьев, г) тип с постепенным переходом от вертикальных листьев в верхних ярусах на горизонтальные в нижних ярусах — оптимальный тип.

Растительный покров в использованной расчетной схеме принят в горизонтальном направлении однородным, состоящим только из листьев. Роль стеблей в режиме ФАР и в фотосинтезе предполагается малой.

По мощности листвы покровы будут охарактеризованы относительной площадью листьев L (leaf area index).

По расположению листьев рассматривается четыре варианта растительного покрова: 1) все листья горизонтальны, 2) все листья вертикальны, 3) все листья расположены хаотично, 4) листья расположены по схеме указанной на рис. 1, т. е. листья в верхних ярусах расположены вертикально, но с понижением угол наклона листьев α относительно горизонта уменьшается, так что в нижних ярусах листья расположены горизонтально. Этот тип предполагается А. А. Ничипоровичем (Ничипорович, 1963) оптимальным, и в дальнейшем так и будем его называть.

В данной работе расчет проведен только для одного примера, при котором единичному изменению относительной площади листьев с глубиной соответствует изменение угла наклона листьев на 10°

При оценке оптимальности этих четырех вариантов растительного покрова пользуемся следующими характеристиками:

1) интенсивность истинного фотосинтеза и газообмена (кажущегося фотосинтеза) при равной относительной площади листьев;

2) уровень компенсации;

3) ход роста площади листьев — темп развития растительного покрова.

Поскольку характер изменения высоты Солнца в течение дня меняется с географической широтой — то взаимосвязь фотосин-

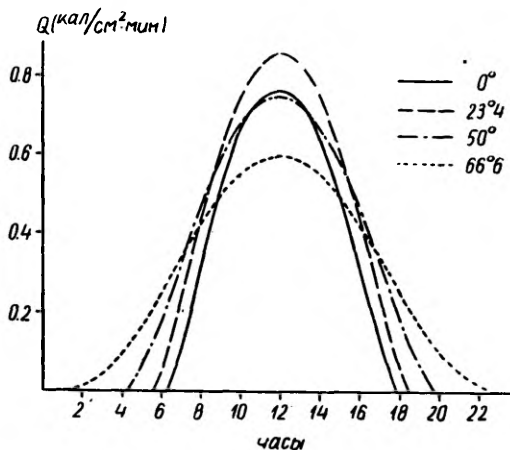


Рис. 2. Дневной ход падающей ФАР на разных географических широтах в июне.

теза с геометрической структурой листы и интенсивностью поглощенной ФАР имеет в разных широтах свой характер. Рассмотрение географического распределения дневных сумм суммарной радиации показывает (Берлянд 1961), что в летние месяцы (май, июнь, июль, август) различия в приходе радиации не очень значительны на всем земном шаре. Но большие различия по широтам имеют место в характере дневного хода этого, по сумме почти равного количества радиации. Различный по широтам дневной ход интенсивности падающего потока ФАР (рис. 2) обуславливается различной длиной дня и разной траекторией Солнца над горизонтом на разных широтах. На низких широтах интенсивности ФАР в полуденные часы высокие, но

длина дня короткая. На высоких широтах Солнце почти не заходит, но максимальные высоты Солнца в полдень меньше, что влечет за собой и более низкие интенсивности ФАР (на горизонтальную поверхность). На фоне описанного становится очевидным, что растительный покров даже с одной и той же структурой листвы в разных широтах может иметь разный дневной ход и суммарную за день поглощенную ФАР. Если учесть что разные интенсивности ФАР используются с разным коэффициентом использования на фотосинтез (рис. 3), то становится ясной важность исследования вопроса в географическом разрезе.

Чтобы количественно исследовать взаимосвязь между геометрической структурой, радиационным режимом и фотосинте-

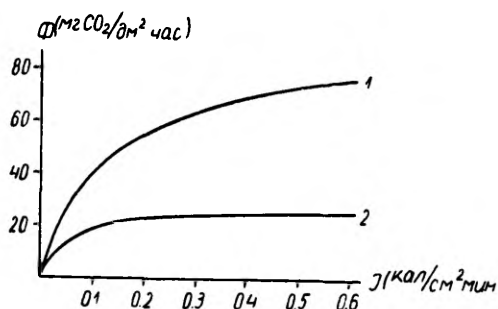


Рис. 3. Световые кривые фотосинтеза, использованные в расчетах интенсивности фотосинтеза растительного покрова.

зом, мы должны знать функцию фотосинтеза (световую кривую фотосинтеза) растительного покрова в целом или его слоев. Для построения функции фотосинтеза растительного покрова используем функцию фотосинтеза отдельного листа $\phi = \phi(I)$, которая определяет зависимость интенсивности фотосинтеза листа ϕ от поглощенной листом интенсивности ФАР — I . В этой функции вместо I вводим функцию, определяющую поглощенную растительным покровом радиацию — Π в зависимости от относительной площади листьев L . Интегрируя функцию $\Phi(\Pi)$ до данного L получим суммарный истинный фотосинтез растительного покрова в данный момент времени:

$$\Phi(L) = \int_0^L \phi(\Pi) dL, \quad (1)$$

а суммарный за день истинный фотосинтез $\Phi_D(L)$ получим, интегрируя еще по времени:

$$\Phi_D(L) = \int_0^{\tau} \int_0^L \phi(\Pi) dL d\tau, \quad (2)$$

где τ — местное время. Функции газообмена $F(L)$ и $F_D(L)$, которые определяют продуктивность фотосинтеза, выражаются как разность между истинным фотосинтезом $\Phi(L)$ и $\Phi_D(L)$ и дыханием R и R_D т. е.

$$F(L) = \Phi(L) - R \cdot L \quad (3)$$

$$F_D(L) = \Phi_D(L) - R_D \cdot L$$

При проведении расчетов газообмена предполагалось, что функции фотосинтеза и дыхания листьев по ярусам не меняются и постоянные в течение дня, как и в течение вегетационного периода. В действительности световые кривые и интенсивность дыхания для разных растений в разных стадиях развития в различных условиях внешней среды различны. Но на первом этапе исследования невозможность учесть всех факторов, определяющих характер световых кривых, не мешает выяснить сравнительным анализом роль геометрической структуры листвы на радиационный режим и фотосинтез растительного покрова. Используем функцию $\phi(I)$ по данным работы Гаастра (Gaastra 1959) (рис. 3). Для функции интенсивности дыхания выбраны данные из работы японских авторов (Higoi, Monsi 1964), причем R_D принято равным $R_D = 80$ мг/дм² день. На первом этапе исследования рассматриваем радиационный режим и фотосинтез при безоблачном и при пасмурном небе. Конечно, получаемые результаты будут количественно несколько отличаться от наблюдаемых в действительности, но, как показывает приближенная оценка, качественные выводы сравнительного характера остаются в силе. Поскольку прямые измерения, тем более регистрация ФАР произведены в очень редких местах, то для расчета распределения падающей ФАР на земном шаре пользуемся проверенной прямыми измерениями теоретической формулой (Берлянд 1961) в следующем виде:

$$Q_{\phi} = c_{\phi} \frac{I_0 \sin h_{\odot}}{1 + f \operatorname{cosec} h_{\odot}}, \quad (4)$$

где Q_{ϕ} — плотность потока падающей на земную поверхность ФАР

h_{\odot} — высота Солнца,

I_0 — солнечная постоянная.

Значения f даны в виде таблицы в работе (Берлянд 1961) до широты 30°. Для широт $\varphi < 30^\circ$ значения f экстраполировались, имея в виду его физический смысл.

В формулу (4) вводим коэффициент $c_{\varphi} = 0.5$, учитывающий долю ФАР в интегральном потоке суммарной радиации.

Изменение высоты Солнца в течение дня в разных широтах земного шара учитывалось общеизвестной формулой:

$$\sin h_{\odot} = \sin \varphi \sin \delta + \cos \varphi \cos \delta \cos \tau, \quad (5)$$

где φ — географическая широта,

δ — склонение Солнца,

τ — часовой угол Солнца.

Для падающей ФАР при пасмурном небе применяем данные сети актинометрических станций (Барашкова, Гаевский и др. 1961).

Для поглощенной в растительном покрове ФАР $\Pi(L, h_{\odot})$ используем формулы, недавно разработанные (Росс, Нильсон 1963; Тооминг, Росс 1964; Тооминг 1966):

$$\Pi(L, h_{\odot}) = (1 - A) [1 - a_T(L, h_{\odot})] Q_{\varphi}, \quad (6)$$

где $a_T(L, h_{\odot})$ — функция пропускания ФАР,

A — альbedo слоя или покрова.

Функция $a_T(L, h_{\odot})$ — определялась формулой:

$$a_T(L, h_{\odot}) = \frac{k}{1+k} \exp[-\Gamma(h_{\odot})L/\sin h_{\odot}] + a_s^H + \frac{1}{D(1+k)} \int_0^{2\pi} d\varphi \int_0^{\pi/2} d\theta \exp[-\Gamma(h_{\odot})L/\cos \theta] \sin \theta \cos \theta d\theta, \quad (7)$$

где $\Gamma(h_{\odot})$ — функция, учитывающая геометрическую структуру покрова,

$k = \frac{S'}{D}$ — отношение прямой S' и рассеянной D ФАР,

d_0 — интенсивность рассеянной радиации в области небосвода, координаты которой φ (азимут) и θ (зенитный угол),

a_s^H — функция пропускания рассеянной в растительном покрове ФАР.

Второй член в виде интеграла определяет пропускание рассеянной радиации неба в растительном покрове (Тооминг, Росс 1964) и в настоящей работе определен с учетом ориентации листьев.

Отношение $k = \frac{S'}{D}$ определялось по средним данным спектральных потоков S' и D (Авасте, Молдау, Шифрин 1962)

Функция $\Gamma(h_{\odot})$, учитывающая ориентацию листьев, имеет сле-

дующий вид (Monisi, Saeki 1953, Росс, Нильсон 1963; Росс, Нильсон 1965):

1) листья горизонтальные: $\Gamma(h_{\odot}) = \sin h_{\odot}$,

2) листья вертикальные: $\Gamma(h_{\odot}) = \frac{2}{\pi} \cos h_{\odot}$,

3) листья расположены хаотично: $\Gamma = \frac{1}{2}$,

4) листья расположены под углом α к горизонту:

$\Gamma(h_{\odot}) = \cos \alpha \sin h_{\odot}$, если $\alpha \leq h_{\odot}$ и

$\Gamma(h_{\odot}) = \frac{2}{\pi} \sin h_{\odot} [\cos \alpha \arcsin (\cot \alpha \cdot \tan h_{\odot}) +$

$+ \sin \alpha \cot h_{\odot} \sqrt{1 - \cot^2 \alpha \cdot \tan^2 h_{\odot}}]$, если $\alpha > h_{\odot}$

Эта формула применена при расчете $a_T(L, h_{\odot})$ для растительного покрова типа оптимального.

Альbedo растительного покрова A для ФАР принято равным 0,06 и не зависящим от h_{\odot} .

Формула (6) с учетом формул (4), (5) и (7) применена для учета и анализа дневного хода поглощенной ФАР

Функции газообмена $F(L)$ и $F_D(L)$ определяемые формулами (1), (2), (3) в аналитическом виде интегрируются только в упрощенном виде.

Для численного интегрирования растительный покров рассматривался разделенным на отдельные слои с единичными площадями листьев, т. е. слои $0 \div 1$, $1 \div 2$, и т. д., и вычислялся газообмен каждого слоя. Газообмен растительного покрова в целом определялся путем суммирования газообмена отдельных слоев. Суммарный за час и день газообмен найден суммированием ежеминутных и часовых величин. Расчеты проведены для четырех географических широт: $\varphi = 0^\circ$, $23^\circ 4'$, 50° и $66^\circ 6'$, для 15-го числа каждого месяца.

3. Дневной ход поглощенной ФАР и интенсивности фотосинтеза в растительном покрове *

Анализируем дневной ход поглощенной отдельными слоями растительного покрова ФАР и интенсивности фотосинтеза в широтах $\varphi = 23^\circ 4'$ и $\varphi = 66^\circ 6'$ в июне месяце.

А. Верхний слой $L = 1$. Широта $\varphi = 23^\circ 4'$ (рис. 4а). Оказывается что:

* Основные результаты, приведенные ниже, в более сжатой форме опубликованы в Бот. журн. т. 52, № 5, 1967.

1. По сравнению с другими типами расположения листьев более всего поглощает ФАР и фотосинтезирует в полуденные часы верхний слой с горизонтальными листьями.

2. Несколько меньше (в полдень) поглощает и фотосинтезирует тип с хаотичным расположением листьев.

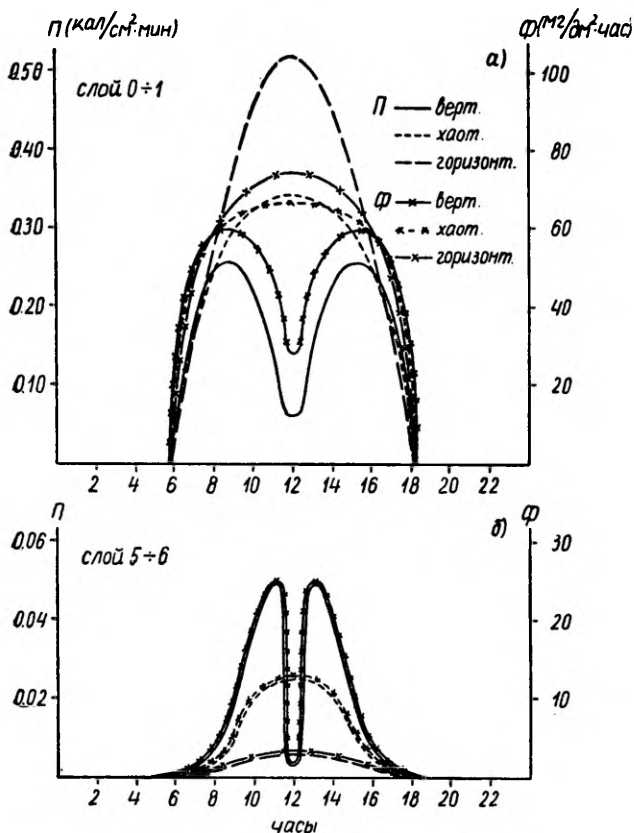


Рис. 4. Дневной ход поглощенной ФАР Π и интенсивности истинного фотосинтеза Φ отдельных слоев растительного покрова на широте 23°.4.

а) верхний слой $L = 1$, б) нижний слой $L = 5 \div 6$.

3. При типе с вертикальными листьями наблюдается в полуденные часы вторичный минимум поглощенной ФАР и интенсивности фотосинтеза.

И действительно, во многих случаях листья растений в тропических широтах бывают ориентированы в направлении, которое приближается к вертикальному, так что солнечные лучи при больших высотах солнца почти скользят вдоль них. Такая ориен-

тация листьев имеет защитную функцию от чрезмерной инсоляции (Wiesner 1895) Примером можно привести *Robinia pseudo-acacia*, *Lactuca scariola*, *Iris pseudacorus*, *Iris germanica*, *Aster linosyris* (Wiesner 1895 Lundeğardh 1949). Как показывают проведенные расчеты, такие растения, чтобы избежать вынужденного подавления фотосинтеза, своей структурой снижают поглощенный ими ФАР и вслед за ней — интенсивность фото-

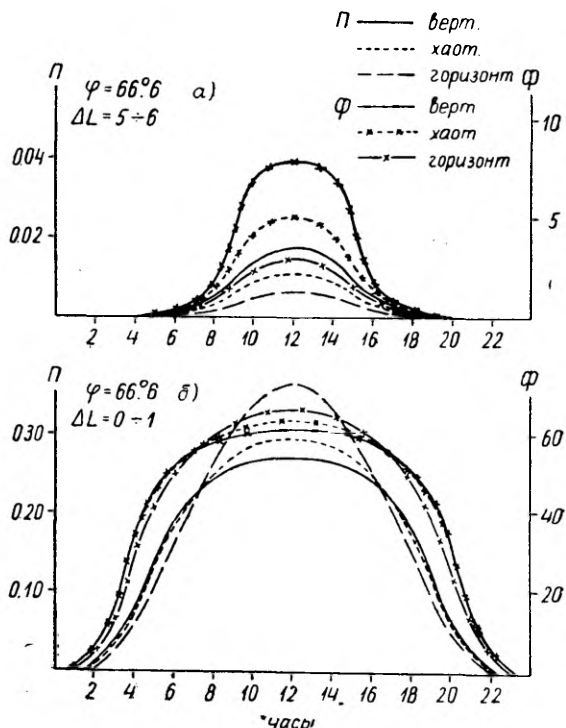


Рис. 5. Дневной ход поглощенной ФАР — P и интенсивности истинного фотосинтеза Φ отдельных слоев растительного покрова на широте $66^\circ.6$. а) нижний слой $L = 5 \div 6$, б) верхний слой $L = 1$.

синтеза без ущерба для растений. Следовательно, дневные провалы фотосинтеза растительного покрова иногда можно объяснить и его геометрической структурой. Но необходимо отметить, что описанный полуденный провал фотосинтеза растительного покрова, нельзя путать с часто отмеченным в биологическом эксперименте полуденным провалом интенсивности фотосинтеза отдельных листьев, экспонированных отвесно к лучам Солнца. В последнем случае причина полуденного провала фотосинтеза, вероятно, физиологическая.

Широта $66^\circ.6$ (рис. 5б). Здесь влияние геометрической

структуры листьев на дневной ход поглощенной ФАР и интенсивность фотосинтеза довольно слабо выражены, но наблюдаются следующие различия по сравнению с широтой $23^{\circ}4$:

1. В дневном ходе поглощенной ФАР и интенсивности фотосинтеза при покрове с вертикальными листьями не наблюдается полуденного минимума;

2. Благодаря длине дня верхние слои вертикального и хаотичного покрова за ясный день поглощают примерно такое же количество ФАР, как на широте $\varphi = 23^{\circ}4$, а суммарный за день фотосинтез на широте $66^{\circ}6$ даже больше (рис. 9).

Нижние слои растительного покрова. Примером приведен слой на уровне $L = 5 \div 6$. Широта $\varphi = 23^{\circ}4$ (рис. 4б). Оказывается, что:

1. По сравнению с другими покровами (кроме покрова приведенного на рис. 1г), более всего поглощают и фотосинтезируют нижние слои покрова с вертикальными листьями, причем максимумы наблюдаются около 11 и 13 часов. В полдень минимум поглощения ФАР и интенсивности фотосинтеза сохраняется.

2. Менее всего поглощают ФАР и фотосинтезируют нижние слои покрова с горизонтальными листьями, поскольку в верхних слоях почти вся ФАР поглощена.

Широта $\varphi = 66^{\circ}6$ (рис. 5а). Основные закономерности дневного хода поглощенной ФАР и фотосинтеза те же, что на широте $23^{\circ}4$, но при покрове с вертикальными листьями минимум поглощенной ФАР и интенсивности фотосинтеза, начиная с широты $\varphi = 50^{\circ}$, в полдень не наблюдается.

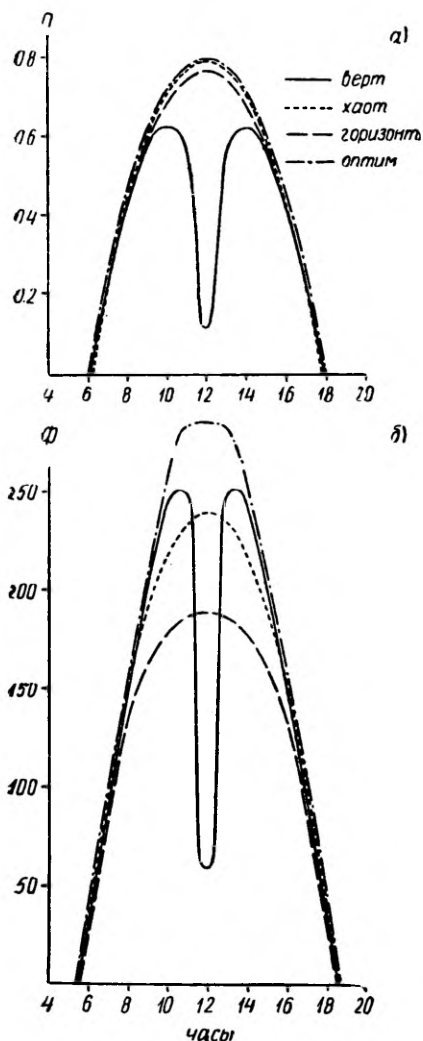
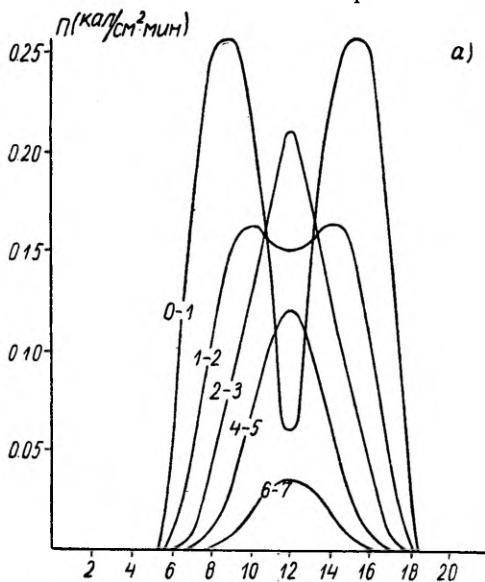
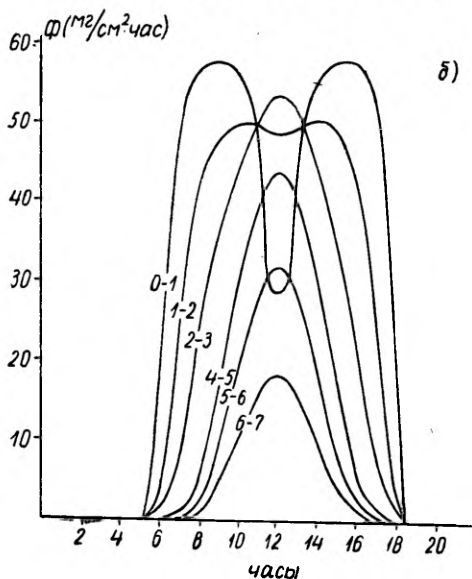


Рис. 6. Дневной ход поглощенной ФАР П и интенсивности истинного фотосинтеза Ф густого растительного покрова ($L = 10$) на широте $23^{\circ}4$,

В дневном ходе поглощенной ФАР и интенсивности фотосинтеза растительного покрова в целом при малых значениях $L \leq 2$ имеются закономерности, уже отмеченные при рассмотрении поглощенной ФАР и фотосинтеза верхних слоев. Особенно



a)



б)

Рис. 7. Дневной ход поглощенной ФАР (а) и интенсивности истинного фотосинтеза (б) для отдельных слоев растительного покрова оптимального типа на широте 23°4.

стью дневного хода поглощенной ФАР и интенсивности фотосинтеза густых покровов $L \geq 3$ в целом (рис. 6) является наличие максимума в полуденные часы, причем исключение составляет покров с вертикальными листьями на широтах $\varphi < 50^\circ$. Любопытным является дневной ход поглощенной ФАР и интенсивности фотосинтеза при случае мощного ($L=10$) растительного покрова оптимального типа. Рассмотрим этот случай более подробно. Оказывается, что в верхнем слое $L=1$ максимум поглощенной ФАР и интенсивности фотосинтеза наблюдается в 9 и 15 часов, а в полдень наблюдается вторичный минимум (рис. 7). В слое $L=1 \div 2$ те же максимумы и минимумы менее выражены. Начиная со слоя $L=2 \div 3$, максимум в поглощенной ФАР и интенсивности фотосинтеза наблюдается в полдень, причем в единичных слоях, в интервале $L=2 \div 6$, поглощенная ФАР и интенсивность фотосинтеза выше, чем в верхнем слое $L=0 \div 1$.

Если рассматривать поглощенную ФАР и интенсивность фотосинтеза в зависимости от глубины

ны слоя (рис. 8), то наглядно видно, что с раннего утра до 10 часов поглощенная ФАР и интенсивность фотосинтеза убывают с глубиной слоя. Начиная с 11 часов, как поглощенная ФАР, так и интенсивность фотосинтеза увеличиваются с глубиной слоя до глубины $L = 2.5$, а затем снова уменьшаются. Аналогичная картина наблюдается после полудня. Таким образом

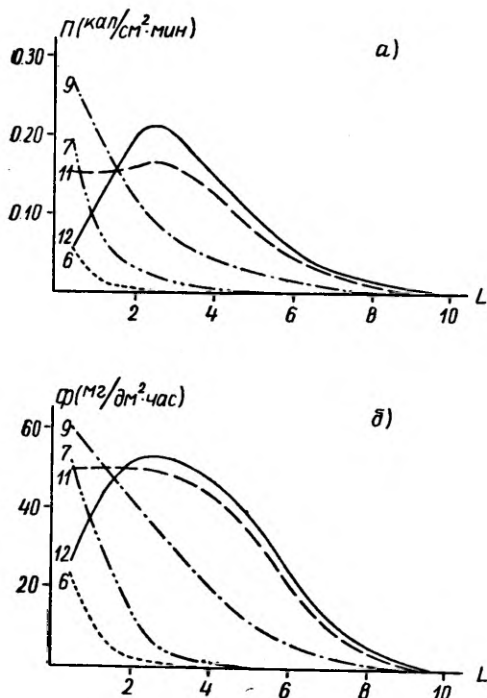


Рис. 8. Зависимость поглощенной ФАР (а) и интенсивности истинного фотосинтеза (б) от относительной площади листьев на разное время дня для покрова оптимального типа.

наблюдается своеобразная смена «нагрузки» поглощения ФАР и фотосинтеза листьев отдельных ярусов в течение дня, в итоге которой распределение поглощенной ФАР и интенсивности фотосинтеза по отдельным слоям в покрове более равномерное, чем при любой другой ориентации листьев. Оптимальный тип в целом на протяжении всего дня наиболее рационально и полно утилизирует ФАР и дает фотосинтез, близкий к максимально возможному (рис. 6). Кроме того, вертикальным расположением листьев в верхних ярусах такой покров обеспечивает не только

равномерное распределение ФАР по глубине, но и защищает верхние листья от вредной избыточной радиации.

В дневном ходе поглощенной ФАР и интенсивности фотосинтеза при пасмурном небе наблюдаются те же закономерности, что при ясной погоде, но с некоторыми особенностями, из которых можно отметить следующее:

На широте $23^{\circ},4$, для всех типов растительного покрова, включая верхние слои покрова оптимального типа, в поглощении ФАР и интенсивности фотосинтеза наблюдается максимум в полдень.

4. Зависимость суммарного за день фотосинтеза растительного покрова от геометрической структуры и площади листьев в географическом разрезе

Рассмотрение суммарного за день истинного фотосинтеза в географическом разрезе (рис. 9) позволяет судить о суммарном эффекте структуры листьев на фотосинтез. Так как точность расчета истинного фотосинтеза не очень высокая и кривые на рис. 9 вырисованы на основе небольшого количества точек, нет основания для объяснения деталей в характере кривых. Основное заключение на основе этого рисунка следующее: влияние геометрической структуры листьев на фотосинтез растительного покрова наиболее заметно проявляется в летние месяцы и особенно на малых широтах. Такая тенденция отмечается и Ю. Россом (Росс 1964) Отсюда вытекает важный вывод, что наибольшей потенциальной возможностью повышать продуктивность фотосинтеза, наиболее выгодным приспособлением структуры листьев к радиационным условиям растительный покров обладает в экваториальных, субтропических и умеренных широтах. Следовательно, наглядные примеры приспособления структуры листьев к наилучшему использованию радиационных условий должны наблюдаться на низких и умеренных широтах. Это и подтверждается данными географического размещения жизненных форм растений. Так, например, во многих случаях листья деревьев тропического дождевого леса обладают почти вертикальными листьями или листовой оптимального типа (рис. 1) (Wiesner 1895; Walter 1962; Ричардс 1961 и др.). Вертикальными листьями обладает и множество злаков степей (Павлов 1948) и саванн (Баранов 1956).

Геометрическая структура листьев не оказывает почти никакого влияния на фотосинтез растений в высоких широтах (рис. 9). Следовательно, ярко выраженных тенденций, вызванных радиационными условиями, при выработке в процессе эволюции структуры листьев у северных растений ожидать не следует.

Это выражается в облике северных растений, среди которых как правило определенные тенденции в расположении листьев слабо выражены (Wiesner 1900). Наблюдаемые здесь некоторые виды с прилегающими к земной поверхности горизонтальными листьями (*Salix reticulata*, *Salix polaris* и др.) нельзя объяснить каким-либо одним фактором — это результат приспособительной реакции растений к комплексу условий (Тихомиров 1963).

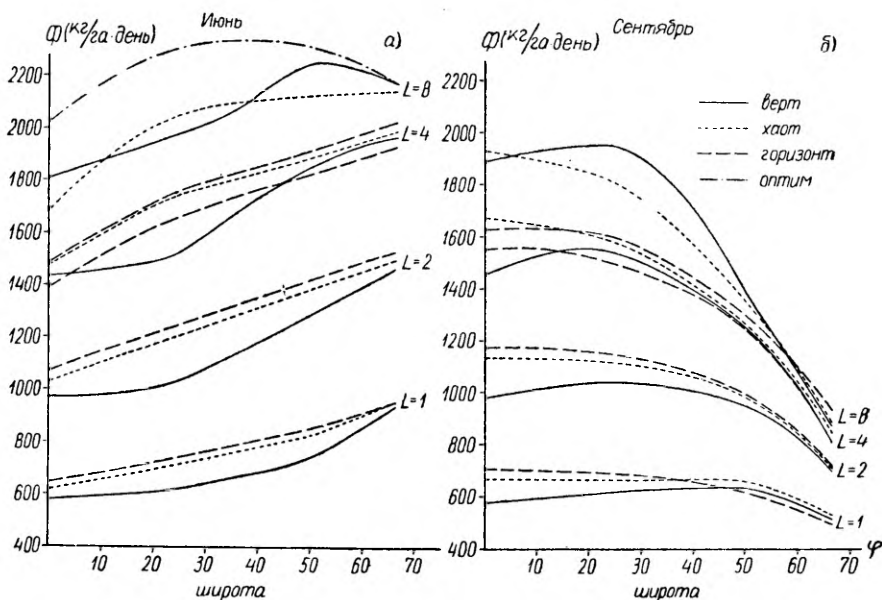


Рис. 9. Зависимость суммарного за день истинного фотосинтеза растительных покровов с различной геометрической структурой и площадью листа от географической широты в июне (а) и сентябре (б) месяце.

Такое расположение листьев позволяет более полно использовать тепло приземного воздуха, снежный покров, и является наиболее устойчивым против сильных ветров.

Важным критерием оценки структуры растительных покровов, кроме интенсивности фотосинтеза покрова в целом, является уровень компенсации. Будем называть средним уровнем компенсации (Davidson, Philip, 1958) уровень, где суммарный за день фотосинтез равняется суммарному за день дыханию, т. е. уровень, где выполняется условие:

$$\int_0^{\tau} \phi(L_K) d\tau = 24R,$$

где $\phi(L)$ — интенсивность фотосинтеза на уровне L_K ,
 R — интенсивность дыхания.

Средний уровень компенсации характеризуется относительной площадью листьев, оставшейся выше него — L_K . Разумеется, чем больше L_K , тем больше фотосинтезирующий с приростом слой растительного покрова. С точки зрения продуктивности можно считать оптимальной суммарную площадь листьев растительного покрова равную $L = L_K$. Такое определение оптимальной площади листьев согласуется с предложенным японскими исследователями (Monsi, Saeki 1953; Monsi, Kasanaga 1954; Saeki 1960; Takeda 1961). При случае $L = L_K$ вся масса листьев является производительной, фотосинтез всего покрова максимален (рис. 10). А. А. Ничипоровичем (Ничипорович 1961, 1963) неоднократно упоминается, что если растения культивируются ради получения высокого урожая хозяйственно-ценных органов, то необходимо заботиться о том, чтобы покров в течение длительного времени мог бы фотосинтезировать оптимальной площадью листьев. Если прирост площади листьев продолжается, L становится более оптимальной $L > L_K$ и листья нижних ярусов становятся как бы паразитирующими, они существуют частично за счет поступления продуктов фотосинтеза от верхних ярусов. В определенном этапе развития площади листьев фотосинтез покрова в целом не превышает потери на дыхание — покров в целом находится в равновесии и площадь листьев его достигает своего максимума (Davidson, Philip 1958). Любопытно упомянуть практический вывод Давидсона и Филиппа (Davidson, Philip 1958). Эти авторы показывают, что наиболее эффективная эксплуатация пастбищ достигается в том случае, если выпас или покос не начинается раньше, чем $L > L_K$. В идеальном случае наиболее эффективным оказывается контролируемый непрерывный выпас, при котором удаляемая растительная масса была бы настолько мала, что площадь листьев растительного покрова не падала бы намного ниже величины $L = L_K$.

Сравнение суммарного за день газообмена растительных покровов различной структуры листьев при разной суммарной площади листьев (рис. 10) показывает, что в летние месяцы во всех широтах при негустом покрове $L = 0 \div 3$ наибольшим газообменом обладает покров с горизонтальными листьями, причем уровень компенсации $L_K = 4.0$. Начиная с $L = 4.0$ с приростом L , газообмен довольно быстро убывает. Отсюда следует вывод, касающийся геоботаники:

Если по какой-то причине растениям нет возможности развивать большую листовую поверхность, то наиболее выгодным расположением листьев является горизонтальное. Причины, не позволяющие развивать большую листовую поверхность, могут быть следующие:

1) низкая интенсивность света; 2) недостаточная обеспеченность большой площади листьев почвенной водой; 3) недоста-

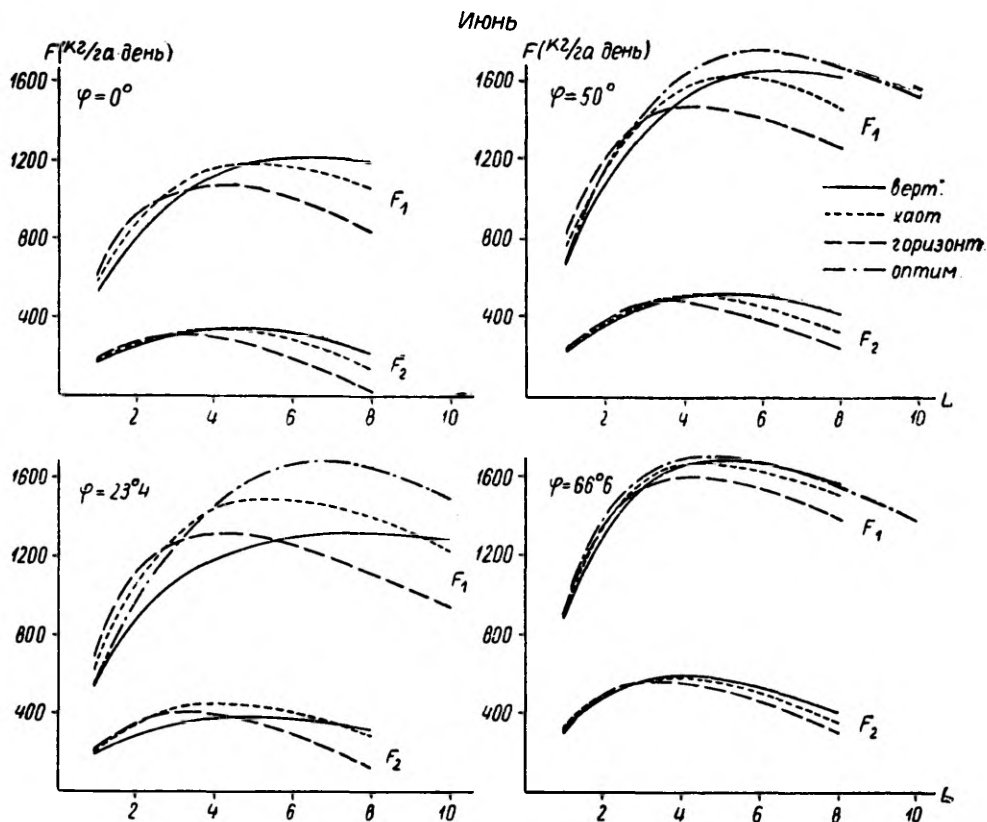


Рис. 10. Зависимость газообмена растительного покрова с различной геометрической структурой от относительной площади листьев на разных широтах в июне месяце. F_1 и F_2 построены на основе световых кривых 1 и 2. (рис. 3).

точный уровень питания в почве; 4) низкие температуры почвы и воздуха.

И действительно, у растений, растущих в названных неблагоприятных условиях среды, выработалась в процессе эволюции такая структура листьев, которая позволяет в некоторой степени компенсировать действие отрицательных факторов. Примером к первому случаю служат многие виды, растущие под лесом, где горизонтальное расположение листьев особенно эффективно, поскольку свет падает обычно сверху. Такими видами являются *Oxalis acetosella*, подрост бука и клена и др.

Аналогичная картина наблюдается в луговых фитоценозах, где более низкие подъярусы травостоя имеют часто горизонтальное расположение листьев, например, *Alchemilla vulgaris*, *Caltha*

palustris, Autennaria clioica, Galium uliginorum и др. Необходимо отметить, что в затененных местах эффективным может оказаться и другое расположение листьев, отвесное к направлению открытого участка неба (Wiesner, 1895) Горизонтальное расположение листьев под лесом наблюдается особенно часто в тропиках (Wiesner, 1895) Визнером (Wiesner, 1880) дано и объяснение этого явления, довольно правдоподобное.

Примерами второго и третьего случаев можно, вероятно, привести множество светолюбивых растений, растущих в степях, в пустынях, а также ряд растений умеренных широт, растущих на сухих и бедных почвах, например, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Nieracium pilosella* и др.) Сюда, вероятно, относятся и тыквенные — огурец, тыква, арбуз. На такие растения обращал внимание Визнер (Wiesner 1900). но не нашел экологического обоснования их структуры.

Низкая температура почвы и воздуха может быть одним из формообразующих факторов для некоторых ранневесенних и северных растений.

Газообмен покрова с вертикальными листьями (рис. 10) сравнительно медленно растет с приростом площади листьев, но достигает максимума при более высоких значениях $L = L_K = 5 \div 8$. По сравнению с другими типами растительного покрова, покров оптимального типа обладает при площадях листьев $L > 4$ более высоким фотосинтезом, причем максимум газообмена наблюдается при довольно высоких значениях $L = L_K = 7$. Уровень компенсации уменьшается в сторону полюсов (рис. 11), особенно сильно осенью, то есть оптимальные площади листьев на низких широтах могут быть более высокими, чем на высоких широтах. Значит, потенциальная возможность для создания большой листовой поверхности с экваториальных областей в сторону полюсов уменьшается. Особенно благоприятными для создания большой листовой поверхности оказываются растительные покровы вертикального и оптимального типов, имеющие наибольшие уровни компенсации. Созданию больших биомасс в экваториальных областях способствует и возможность круглогодичной вегетации. Например, плантации сахарного тростника, кукурузы, сорго и других культур могут на низких широтах обладать гораздо большей высотой и биомассой, чем в умеренных широтах. Обилием биомассы отличается и тропический дождевой лес. В первую половину лета также на высоких широтах создаются хорошие условия для создания высоких урожаев. Несмотря на то, что на высоких широтах оптимальная площадь листьев меньше, чем на низких широтах, газообмен не ниже, чем на низких широтах при более высокой оптимальной площади листьев (рис. 10)

Резюмируя можно сказать, что самым выгодным в условиях, где имеются возможности (достаточно влаги, почвенного пита-

ния) развития мощной листвы, является оптимальный тип растительного покрова.

В свете сказанного ясно, что одной целью селекционной работы должно быть развитие растений, близких к оптималь-

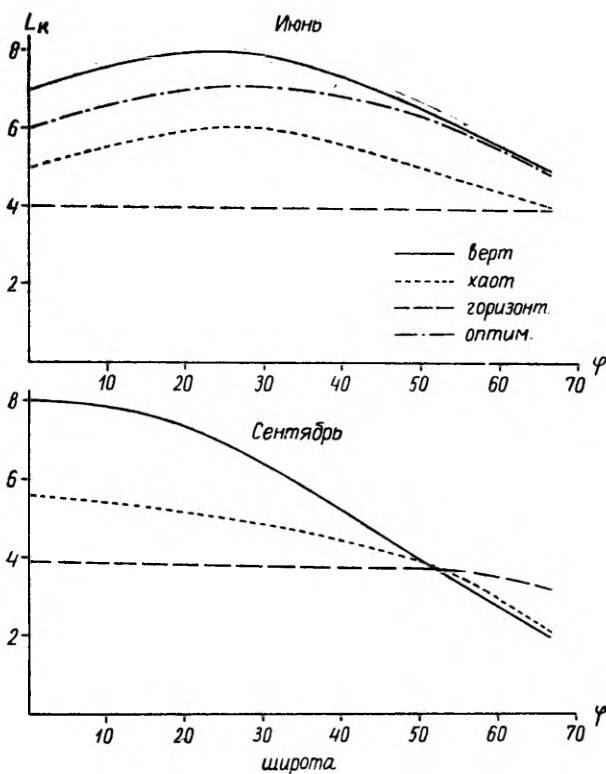


Рис. 11. Широтный ход уровня компенсации растительных покровов с различной геометрической структурой в июне (а) и сентябре (б) месяце. Расчеты проведены с использованием световой кривой 1 (рис. 3).

ному типу. Возможность получения селекцией положительного эффекта в продукции подчеркивается в работе А. А. Ничипоровича (Ничипорович, 1963) и об этом свидетельствуют данные (Watson, Witts, 1959) об окультуривании сахарной свеклы.

5. Кривые роста в географическом разрезе

Пользуемся уравнением роста (Davidson, Philip, 1958), которое выражает скорость прироста сухой массы через газообмен:

$$dm = \varepsilon F dt,$$

где ε — коэффициент эффективности фотосинтеза,
 t — время в днях.

Деля обе стороны уравнения на dL и решая относительно dL получим выражение для прироста площади листьев:

$$dL = \varepsilon \frac{dL}{dm} F dt.$$

Решая эти уравнения при использовании постоянной в течение вегетационного периода кривой фотосинтеза и дыхания при условиях, что $\varepsilon = 0.50$ и $\frac{dL}{dm} = 0.01$ ($\text{м}^2/\text{г}$) и в начальный момент

$L = 0.05$, получим кривые роста, представленные на рис. 12. Конечно, в природных условиях все величины, постоянство которых предполагалось, могут изменяться во времени. Но на первом этапе анализа роста упрощенное рассмотрение вопроса неизбежно. Однако можно думать, что приведенным анализом влияния радиационного фактора на рост растений можно получить выводы сравнительного характера, близкие к реальным условиям. На основе кривых роста можем делать некоторые выводы. На низких широтах геометрическая структура листы в некоторой степени оказывает влияние на рост растений. В начальной стадии развития наиболее быстро развивается растительный покров с горизонтальными листьями. Затем — хаотичный покров, покров оптимального типа и, наконец, покров с вертикальными листьями догоняют горизонтальный покров и в конце концов достигают наибольшей площади листьев и общей сухой массы.

Полагаем, что растительный покров, достигнув размеров площади листьев $L = L_k$, более или менее заканчивает рост вегетативных органов и начинает интенсивно использовать ассимиляты для создания репродуктивных органов. Это предположение вполне соответствует общим представлениям об онтогенезе растений (Казарян 1959). Судя по кривым роста (рис. 12), время наступления фазы развития, когда $L = L_k$ заметно колеблется у покровов разной структуры. Об этом можно судить по расположению точек перекреста кривой роста с уровнем компенсации (рис. 12). Значит, длина вегетационного периода растительного покрова различной структуры должна заметно различаться. Наиболее короткий период вегетации должен иметь покров с горизонтальными листьями. Найти примеры из природы для подтверждения сказанного очень затруднительно, поскольку длина вегетации отдельных растений определяется не только непосредственным влиянием внешних факторов среды, а также внутренними химико-биологическими и наследственными факторами.

Сравнение кривых роста растительного покрова по широтам показывает, что чем выше широта, тем больше прирост в

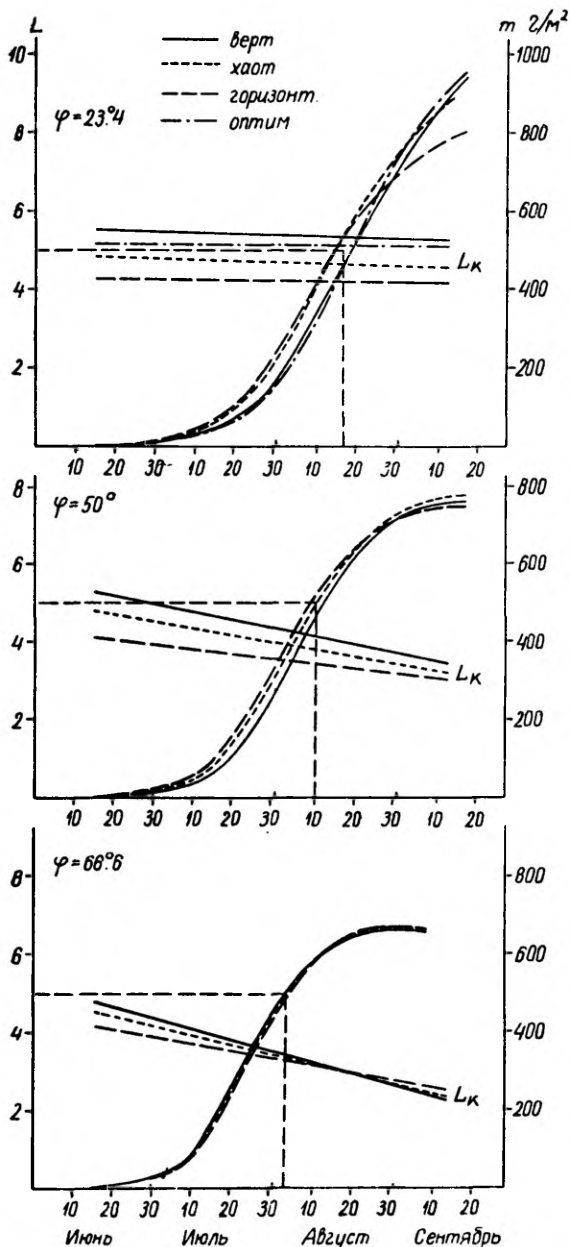


Рис. 12. Кривые роста площади листьев L и сухой биомассы растительного покрова с различной геометрической структурой на разных широтах. Расчеты проведены с использованием световой кривой 2 (рис. 3) с учетом хода поглощенной ФАР в течение вегетационного периода.

первую половину лета и тем раньше растения развивают площадь листьев до размеров, соответствующих оптимальной. Это связано не только с меньшим значением оптимальной площади листьев на больших широтах, а также со скоростью роста. Так, например, площадь листьев $L = 5$ на севере наступает около 15 дней раньше, чем в тропиках. Следовательно — чем больше широта, тем больше темп развития растений в первую половину лета, и тем самым период их вегетации должен быть короче. Рассмотрение изменения средней для всех типов растительного покрова чистой продуктивности фотосинтеза в течение вегета-

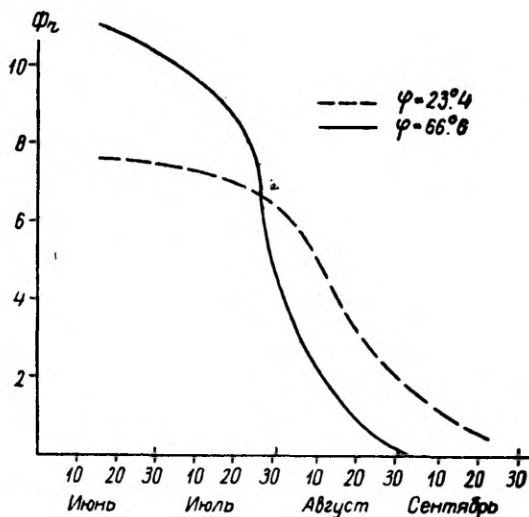


Рис. 13. Изменение средней чистой продуктивности фотосинтеза в течение вегетационного периода на широтах $23^\circ 4'$ и $66^\circ 8'$.

ционного периода (рис. 13) свидетельствует о высокой продуктивности фотосинтеза в высоких широтах в первую половину лета. Такая картина может иметь место и в реальных условиях в летние месяцы (в июне, июле). Тогда распределение реальных сумм солнечной радиации сравнительно мало различается от использованной в наших расчетах. В этом можно убедиться по мировым картам распределения месячных сумм суммарной радиации (Берлянд 1961). Также температурный режим в летние месяцы в южных и северных областях земного шара не очень различен.

Описанный характер кривых роста в географическом разрезе и вытекающие из них выводы обосновываются тем, что в тропиках коэффициент использования высокой полуденной интенсив-

ности ФАР в фотосинтезе гораздо меньше, чем на Севере, где ФАР имеет несколько меньшую интенсивность, но приходит в течение длинного дня. Очень быстрый темп развития северных растений отмечается и в действительности (Kerner von Marilaup 1887, Lundegårdh 1949, Иванов 1926) Примером, показывающим, что продуктивность фотосинтеза на севере очень высокая, служат данные (Кислякова 1962), показывающие, что наличием почти круглосуточного фотосинтеза в первую половину лета на Кольском полуострове обеспечивается продуктивность фотосинтеза картофеля, не меньшая чем в Москве. А судя по цифровым

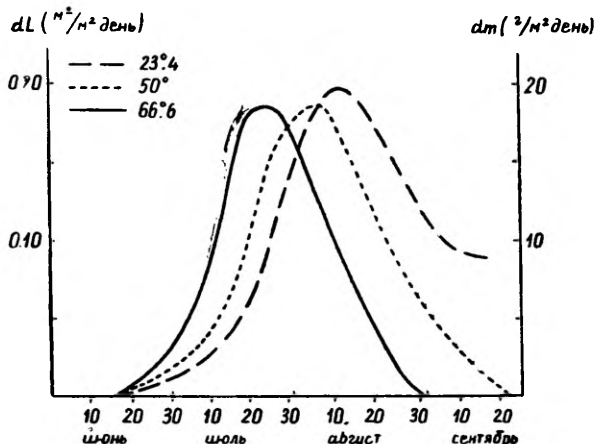


Рис. 14. Изменение среднего суточного прироста площади листьев и сухой массы в течение вегетационного периода на широтах 23°4', 50° и 66°6'.

данным этой работы, суточная продуктивность в среднем за июль и август на Кольском полуострове даже больше, чем в Москве.

Можно предполагать, что вызванный различными по широтам радиационными условиями различий для южных и северных растений темп роста, вероятно, в длительном процессе эволюции обусловил у растений низких и высоких широт разный внутренний темп и ритм репродуктивного развития. В свете сказанного можно предположить, что некоторые черты ненормального развития короткодневных растений на северных широтах и длиннодневных в южных районах связаны с нарушением нормального темпа и ритма их вегетативного и репродуктивного развития.

Рассмотрение кривых роста и прироста (рис. 14) показывает, что основные различия в темпе роста по широтам возникают в первые 10—30 дней развития растений. В этот этап развития

растений различия в длине дня наиболее заметно сказываются в приросте и темпе роста и накладывают свой отпечаток на весь дальнейший характер роста. Это объясняется наиболее высоким контрастом в продолжительности светлого периода и в коэффициенте использования ФАР на фотосинтез растений по широтам в начале лета. Смещением кривых роста или прироста (рис. 12 рис. 14) вдоль оси абсцисс можно привести их к совпадению (по крайней мере в поднимающейся части). Это означает, что если растения в первый период освещались бы радиацией равного фотопериода, то и различия в дальнейшем характере роста были менее выражены.

На основе сказанного можно ожидать, что нарушение нормального темпа роста и развития растений, растущих в условиях необычной для них продолжительности фотопериодов, проявляется, вероятно, наиболее заметно в начальный период развития. Различия в темпе роста по широтам должны быть тем меньше, чем выше плато световой кривой фотосинтеза растений, то есть чем больше коэффициент использования растением радиации высокой интенсивности.

Изложенная интерпретация схематична и требует во многом уточнения. Приведена она лишь потому, что она указывает на темп роста, как на один из важных показателей, различный для растений и длинного, и короткого дня.

Следует отметить необходимость дальнейшего исследования кривых роста по широтам с использованием более детальных исходных данных.

В ы в о д ы

Расчетным методом анализа взаимосвязи геометрической структуры листовой, радиационного режима и фотосинтеза растительного покрова установлено, что:

1. Дневной ход поглощенной ФАР и интенсивности фотосинтеза отдельных слоев растительного покрова и покрова в целом во многом зависит от геометрической структуры его.

2. В дневном ходе поглощенной ФАР и интенсивности фотосинтеза при покрове с вертикальными листьями наблюдается вторичный минимум в полуденные часы, этим объясняется и эффективность вертикальной структуры, как защитной от чрезмерной инсоляции на тропических широтах.

3. В дневном ходе поглощенной ФАР и интенсивности фотосинтеза растительного покрова оптимального типа в верхних слоях наблюдается максимум около 9 и 15 часов, а вторичный минимум в полуденные часы. В средних и нижних слоях наблюдается максимум поглощенной ФАР и интенсивности фотосинтеза в полуденные часы. Геометрическая структура оптимального типа обеспечивает растительному покрову дневной ход по-

глощенной ФАР, который позволяет распределить рационально нагрузку фотосинтеза между листьями отдельных ярусов, так что в итоге такой покров дает, по сравнению с другими покровами, максимальный суммарный за день фотосинтез.

4. Растительный покров с небольшой площадью листьев обладает наибольшей продуктивностью фотосинтеза при горизонтальном расположении листьев.

5. Если по какой-то причине (низкая интенсивность света под лесом, недостаток запасов влаги и питания в почве) у растений нет возможности развивать большую листовую поверхность, то наиболее выгодным расположением листьев является горизонтальное.

6. На низких и умеренных широтах наиболее выгодной структурой, обеспечивающей высокий суммарный фотосинтез и глубокий уровень компенсации, обладают растительные покровы оптимального и вертикального типов.

7. Влияние геометрической структуры листы на поглощение ФАР, интенсивность и продуктивность фотосинтеза растительного покрова наиболее заметно проявляется в летние месяцы и тем больше, чем меньше широта.

8. Геометрическая структура листы в некоторой степени сказывается в темпе развития и роста растений.

9. Чем выше широта, тем больше чистая продуктивность и темп развития растений в первую половину лета.

10. Реализация в природе ряда сделанных в данной работе выводов об оптимальности той или другой структуры листы свидетельствует о том, что в процессе эволюции растения приравливаются к возможно наилучшему использованию солнечной радиации, путем выработки оптимальной геометрической структуры листы для тех условий, в которых проходит их жизнь.

В настоящей статье сделана первоначальная попытка оценить влияние геометрической структуры листы на фотосинтез растительного покрова в географическом разрезе. В дальнейшем данный вопрос следует рассматривать более дифференцированно с включением в расчеты характеристик режима температуры и влажности, с учетом изменения световых кривых в течение дня и вегетационного периода, а также по ярусам. Можно заранее предполагать, что учет названных факторов внесет некоторые коррективы в результаты расчета. Вероятно, можно ожидать как эффектов компенсации, так и сложения влияния отдельных факторов на газообмен растительного покрова.

ЛИТЕРАТУРА

- Brougham, R. W., (1958). Interception of light by the foliage of pure and mixed stands of pasture plants. *Austr. Journ. Agric. Res.*, 9.
- Davidson, J. L. Philip, J. R., (1958), Light and pasture growth. Arid zone research. *Climatology and microclimatology*. UNESCO. Paris.
- Gaastra, P. (1959). Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance. *Meded. Landbouwhoges. Wageningen*. 59 (13).
- Hiroi, T. Monsi, M., (1964). Physiological and ecological analysis of shade tolerance of plants. Effect of shading on distribution of photosynthate in *Helianthus annuus*. *Bot. Mag.*, 77, 907.
- Kasanaga, H., Monsi, M., (1954). On the light—transmission of leaves and its meaning for the production of matter in plant communities, *Jap. Journ. Bot.*, 14.
- Kerner, A. v. Merilaun (1887). *Pflanzenleben*, 1. Leipzig.
- Lundegårdh, H. (1949). *Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben*. Jena.
- Monsi, M., Saeki, T. (1953). Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduction. *Jap. Journ. Bot.*, 14.
- Saeki, T., Kuroiwa, S. (1959). On the establishment of the vertical distribution of photosynthesis in a plant community, *Bot. Mag.* 72, 848.
- Saeki, T., (1960). Interrelationships between leaf amount, light distribution and total photosynthesis in a plant community. *Bot. Mag.* 73, 860.
- Takeda, T., (1961). Studies on the photosynthesis and production of dry matter in the community of rice plants. *Jap. Journ. Bot.*, 17 (3).
- Walter, (1962). *Die Vegetation der Erde in ökologischer Betrachtung*. 1. Jena.
- Watson, D. J., (1947). Comparative physiological studies on the growth of field crops. I. Variations in net assimilation rate and leaf area between species and varieties and within and between years. *Ann. Bot., Lond.* (N. S.), 11, 41.
- Watson, D. J., Witts, K. J., (1959). The net assimilation rates of wild and cultivated beets. *Ann. Bot. N. S.*, 23, 91.
- Wiesner, J., (1880). *Die heliotropischen Erscheinungen II*. *Denkschriften der Kaiserl. Akademie in Wien*, 43.
- Wiesner, J., (1895). *Untersuchungen über den Lichtgenuss der Pflanzen mit Rücksicht auf die Vegetation von Wien, Cairo und Buitenzorg (Java)*. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akad. der Wissenschaften der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Classe*, 104.
- Wiesner, J., (1900). *Untersuchungen über der Lichtgenuss der Pflanzen im arktischen Gebiete*. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe*, 109.
- Wiesner, J., (1903). *Biologie der Blattstellung*, *Biolog. Zentralbl.*, 23, 7.
- Авасте О., Молдау Х., Шифрин К. С., (1962) Спектральное распределение прямой и рассеянной радиации. *Исслед. по физике атмосферы ИФА АН ЭССР*, 3.
- Алексеев В. А., (1963). Некоторые вопросы оптических свойств леса. Сб. «Проблемы экологии и физиологии лесных растений». Ленинград.
- Баранов П. А., (1956). В тропической Африке, Москва.
- Барашкова Е. П., Гаевский В. Л., Дьяченко Л. Н., Лугина К. М., Пивоварова З. И., (1961) Радиационный режим территории СССР. Л.
- Берлянд Т. Г., (1961). Распределение солнечной радиации на континентах. Л.
- Будаговский А. И., Ничипорович А. А., Росс Ю. К., (1964). Количественная теория фотосинтеза и ее использование для решения

- научных и практических задач физической географии. Изв. АН СССР. Сер. геогр. 6.
- Дарвин Ч. (1910). О происхождении видов путем естественного подбора. I. Собр. соч. Ч. Дарвина. С.-Пб.
- Дадькин В. П., Станко С. А., Горбунова Т. С., Игумнова З. С., (1957). Об усвоении света растением в Якутске и Тикси. ДАН, 115, 1.
- Иванов Л. А., (1926). Солнечная энергия в вегетационном периоде под Ленинградом и ее использование растением. Изв. Ленинградского лесного института, 33.
- Иванов Л. А., (1946). Свет и влага в жизни наших древесных пород. V Тимирязевское чтение. М.—Л.
- Казарян В. О., (1959). Физиологические основы онтогенеза растений. Ереван.
- Кислякова Т. Е., (1962). Фотосинтез и дыхание картофеля в условиях крайнего Севера. Сб. «Растения и среда», IV.
- Ничипорович А. А., (1956). Фотосинтез и теория получения высоких урожаев. XV Тимирязевское чтение. М.
- Ничипорович А. А., (1961). О свойствах посевов растений как оптической системы. Физиолог. растений, 8, 3.
- Ничипорович А. А., Строганова Л. Е., Чмора С. Н., Власова М. П., (1961). Фотосинтетическая деятельность растений в посевах. М.
- Ничипорович А. А., (1963). О путях повышения продуктивности фотосинтеза растений в посевах. Сб. «Фотосинтез и вопросы продуктивности растений». М.
- Павлов Н. В., (1948). Ботаническая география СССР. Алма-Ата.
- Ричардс П. У., (1961). Тропический дождевой лес. М.
- Росс Ю., Нильсон Т., (1963). К теории радиационного режима растительного покрова. Исслед. по физике атмосферы АН ЭССР, 4.
- Росс Ю., (1964). К математической теории фотосинтеза растительного покрова. ДАН СССР, 157, 5.
- Росс Ю. К., Нильсон Т., (1965). Пропускание прямой радиации Солнца сельскохозяйственными посевами. Сб. «Вопросы радиационного режима растительного покрова».
- Тимирязев К. А., (1948). Избранные сочинения I. Солнце, жизнь и хлорофилл. М.
- Тихомиров Б. А., (1963). Очерки по биологии растений Арктики. М.—Л.
- Тооминг Х., Росс Ю., (1964). Радиационный режим посева кукурузы по ярусам и описывающие его приближенные формулы. Исслед. по физике атмосферы АН ЭССР, 6.
- Тооминг Х., (1966). Приближенный метод определения ослабления и отражения ФАР и ближней инфракрасной радиации в посевах по измерениям интегральной радиации. Сб. «Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности». М.
- Устенко Г. П. (1963). Фотосинтетическая деятельность растений в посевах как основа формирования высоких урожаев. Сб. «Фотосинтез и вопросы продуктивности растений». М.
- Шахов А. А., Станко С. А., Хазанов В. С., Дьяконов Ф. С., (1959). Спектральные свойства растений. Бот. журн. 44, 12.
- Шахов А. А., (1962). Энергетика и взаимосвязь светового и корневого питания растений. Сб. «Растения и среда» IV. М.
- Шульгин И. А., (1960). Оптические свойства листьев растений в различных географических зонах. Автореферат диссертации канд. биол. наук. М.
- Шульгин И. А., (1963). Морфологические приспособления растений к свету. М.

INFLUENCE OF FOLIAGE GEOMETRICAL STRUCTURE ON THE RADIATION REGIME, PHOTOSYNTHESIS AND GROWTH OF PLANTS IN GEOGRAPHICAL CONNECTION

H. Tooming

Summary

In the present paper, a scheme for theoretical calculations of real assimilation Φ and daily net photosynthesis F of crops on different geographical latitudes is given. The data used are:

(1) an analytical relationship between incident and absorbed radiation in range 0.38—0.71 μm (PhAR) depending on leaf area index (LAI) (Monsi, Saeki 1953; Росс, Нильсон 1963; Тооминг, Росс 1964; Тооминг 1966).

(2) relationships between incident PhAR, Sun's altitude h_0 and geographical latitude φ (Берлянд 1961);

(3) light curve of photosynthesis by Gaastra (1959)

(4) respiration rate by Hiroi and Monsi (1964).

All the environmental factors excluding radiation are considered to be constant for all latitudes. Calculations are accomplished for 4 types of the geometrical structure of foliage:

(1) all leaves horizontal,

(2) all leaves vertical,

(3) chaotic orientation of leaves,

(4) Optimal type of crop (Fig. 1.).

Daily courses of absorbed PhAR — Π and intensity of photosynthesis on different latitudes are analysed for all types of foliage (Fig. 4, 5, 6, 7). It is shown that the so-called optimal crop provides the most rational distribution of photosynthesis among leaves of various levels (Fig. 7, Fig. 8) and so the maximum daily Φ and F (Fig. 9., Fig. 10). As shown in Fig. 9 and Fig. 10 the Φ and F depend on LAI and φ . The influence of the geometrical structure of crop on the daily Φ and absorbed PhAR decreases with increasing φ . The compensation level in crops on different latitudes for all types of foliage (Fig. 11) is examined. For crop with $\text{LAI} \leq 3$ the most suitable structure is with horizontal leaves, for crop with $\text{LAI} \geq 6$ — the optimal one. The growth curves of crop on different latitudes based on dry matter increment, have been calculated (Fig. 12).

An attempt is made to find an explanation for several structural features of plant cover in different geographical regions. Several examples from plant geography and ecology supporting the conclusions drawn are listed.

НЕКОТОРЫЕ МАТЕМАТИЧЕСКИЕ И ФИТОЦЕНОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ ХАРАКТЕРА РАЗМЕЩЕНИЯ В ФИТОЦЕНОЗЕ

Т. Э.-А. Фрей

I. Введение

В Советской геоботанической литературе еще недостаточно внимания уделяется узловому вопросу горизонтальной структуры фитоценоза — изучению характера размещения вида в сообществе.

Встречаются даже высказывания, что более точного определения характера размещения следует якобы избегать как «математической манипуляции западной фитоценологии», вызывающей путаницу как в теории, так и в практике. С другой же стороны, Быков (1957 : 53) пишет: «Естественно, что характер размещения представляет для геоботаника большой интерес, особенно потому, что неравномерность распределения особей того или иного вида затрудняет определение производительности сообществ, усложняет взаимоотношения в них, приводит к образованию микроценозов и т. д. Практически поэтому является важным уметь правильно регистрировать и расценивать эти явления».

Далее, данные о характере размещения позволяют планировать, например, рубки ухода, мероприятия для обеспечения возобновления и т. д.

Дифференцированный подход к определению характера размещения предоставляет возможности для изучения в общих чертах четырех различных аспектов:

- а) взаимоотношения видов и индивидуумов в сообществе;
- б) преобладающий способ размножения вида в данном сообществе; величина пятен одного материнского растения и их возраст;
- в) корреляция между размещением растений и изменениями в условиях микропроизрастания;
- г) определение более целесообразного метода отбора и планирования интенсивности полевых работ, обеспечивающих заданную точность результатов.

II. Поле размещения

Наибольший интерес представляет изучение характера размещения в связи с допущением, что изменения в различных факторах условий микропроизрастания вызывают определенный тип характера размещения у видов, для которых некоторые из данных условий являются экстремными. Принципы такого подхода хорошо объясняются Грег-Смитом (Greig-Smith, 1964).

Им же дана сводка основных методов изучения характера размещения, где приводится более десяти методов. Но, к сожалению, среди них нет ни одного метода, пригодного в любых

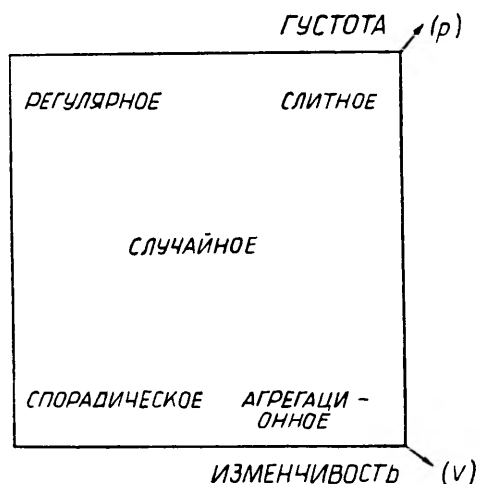


Рис. 1. Основные категории размещения.

условиях. Так как освоение основных методов представляет особый интерес, то эти методы нами повторно изучены. В результате этого сложилось представление, что система типов характера размещения у западных фитоценологов не является окончательно доработанной.

Нам кажется (Freu, 1965), что целесообразным является упорядочение возможных типов размещения в систему, которую мы назвали: «поле размещения» (см. рис. 1 и 2).

Координатами поля размещения являются плотность (густота стояния, покрытие) и изменчивость (дисперсия). Добавление плотности (густоты стояния) как координаты дает возможность уяснить причины непригодности разных вышеупомянутых методов в различных условиях, и открывает один новый, теоретически важный тип характера размещения, который нами назван слитным размещением (closed distribution).

Слитное размещение характеризуется тем, что величина среднеарифметической приближается к максимально возможной, в результате чего убавляется изменчивость. При анализе слитного размещения следует применить «обратно-пуассоновое распределение», причем исследуется частота пустых дырок в сплошном покрове данного вида.

Далее, поле размещения не позволяет рассматривать эквивалентными спорадический и случайный типы размещения, как это свойственно многим работам.

Таким образом, на уровне случайной изменчивости (нормального варьирования) можно по координате плотности раз-

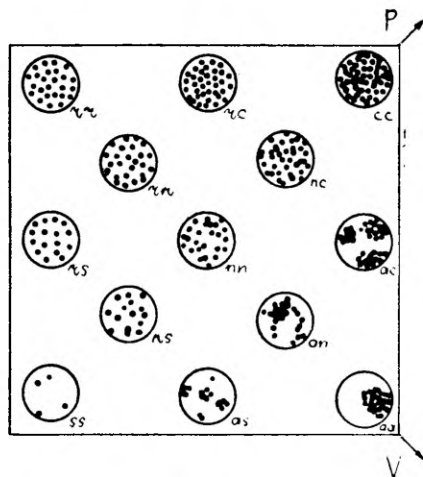


Рис. 2. Типы размещения.

личить три типа размещения: спорадическое (густота стояния около минимальной), случайное (\bar{x} приблизительно половина максимальной) и слитное размещение (\bar{x} приближается к максимально возможной)

Перпендикулярно к вышеупомянутой оси располагается ось изменчивости (варьирования). По этой оси на поле размещения различаются также три типа характера размещения, т. е. те, которые являются категориями обычного анализа характера размещения.

Минимальной изменчивостью ($v^2 < \bar{x}$) характеризуется регулярное размещение. Промежуточное место занимает случайное, а максимальной изменчивостью обладает агрегационное размещение.

На основе свойств поля размещения можно ожидать, что основным типам размещения соответствуют следующие матема-

тические распределения (P): (regular) — регулярное — (биномиальное P), (sporadic) — спорадическое — (пуассоновое P), (random) — случайное — (нормальное P), (closed) — слитное — (альтернативно-пуассоновое P) (aggregated) — агрегационное — (обобщенная семья контагиозных (contagious) PP).

Переходы между типами характера размещения можно определить по формулам вышеупомянутых распределений (P), относящихся друг к другу как эквиваленты в особых случаях. Все же эти формулы практически малоприменимы, так как границы между основными типами размещения плавные, зависящие от уровня точности (достоверности), числа наблюдений и, наконец, от самого исследуемого вида (т. е. от x).

Таким образом, при особенно точных исследованиях следует сперва определить тип размещения при помощи координат поля размещения, а затем сравнивать эмпирические частоты с соответственными теоретическими частотами соседних распределений.

III. Ось плотности

Как пишет Грег-Смит (1964), одним из наиболее сложных вопросов при изучении характера размещения следует считать положение, что до сих пор исследователь не способен дать общую оценку характера размещения относительно всех видов данного описания одновременно. Эту трудность можно избежать путем сравнения всех видов на одном и том же фоне. Как известно, изучаемые нами виды различны в своих средних размерах, и, следовательно, на данной площади (a) помещается максимально возможное число индивидуумов (\hat{x}) соответственно средней проективной площади одного индивидуума (ϕ), т. е.

$$a\hat{x} = \frac{a}{\phi}, \quad (1)$$

где \hat{x} — максимально возможная густота стояния (численность) на единице площади (1 м^2).

Определение величины \hat{x} в полевых условиях представляет все же большие трудности, так как x складывается из средней величины одного индивидуума данного вида и множителя, зависящего от условий местопроизрастания. Этот множитель является фитоценотической переменной, достигающей наибольшую величину в оптимальных для данного вида условиях произрастания.

Определение величины максимальной численности (\hat{x}) для данного сообщества может быть осуществлено тремя способами:

1. Установление средней проективной площади одного индивидуума.

2. Измерение минимальных и средних расстояний отдельных индивидуумов в густых пятнах (зарослях) данного вида.

3. Подсчет индивидуумов на ряде мелких площадей, расположенных в элементарных ступенях или их фрагментах (Быков, 1957:226), т. е. в густых пятнах данного вида.

Достоверность полученных данных оценивается при помощи обычного статистического анализа, исходя из положения, что при настоящей максимальной густоте стояния изменчивость

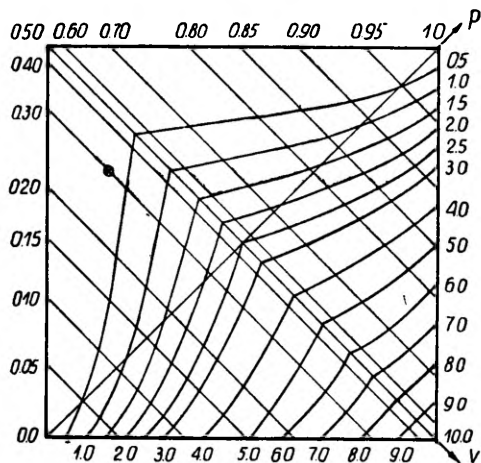


Рис. 3. Поле размещения.

(дисперсия) приближается к нулю. Величина \hat{x} может быть оценена и графически по моде при отрицательной асимметрии и положительном эксцессе вариационной кривой.

Если величина \hat{x} установлена, можно путем умножения ее на величину интересующей нас площади (A) получить максимально возможную численность \hat{X} на той площади ($\hat{X} = A\hat{x}$). Последнюю применяем в бинOME $(p + q)^{\hat{x}}$, из которого можно вычислить среднеарифметическую численность (\bar{X}) как $\hat{X}p$.

Следовательно, теоретическая максимальная численность интересует нас в связи с тем, что она позволяет выразить плотность (полноты по густоте) p как отношение фактической (\bar{x}) густоты стояния (численности) к максимально возможной (\hat{x}) для данного вида на единице площади как:

$$p = \frac{\bar{x}}{a\hat{x}} \quad (2)$$

Применение плотности вида как координаты поля размещения дает таким путем общую для всех видов шкалу.

IV. Максимальная изменчивость

Оценку координаты изменчивости следовало бы выразить таким же способом, но мы не имеем представления о максимальной изменчивости. Формулы, относящиеся, например, к биномиальному или же пуассоновому распределению как особые случаи нам здесь не помогут.

Из свойств поля размещения выясняется, что максимальная изменчивость проявляется при агрегационном размещении, когда индивидуумы рассматриваемого вида образуют на площади данного фитоценоза густые пятна, а между пятнами мы имеем дело с совершенно или же почти пустыми площадями.

Допустим, что данный фитоценоз исследуется при помощи n квадратов по a м², т. е. с учетной площадью

$$S = n \cdot a \quad (\text{м}^2). \quad (3)$$

Предполагаем, что на этой площади максимальная густота стояния (численность) равняется:

$$(1), (3): \quad M = S\hat{x}. \quad (4)$$

Из биннома $(p + q)^M$ мы можем найти, зная общее число индивидуумов ($\sum x$) в квадратах, соотношение площадей пятен (p) и пустых площадей ($q = 1 - p$). При этом мы ожидаем, поскольку агрегирование максимальное, что густота внутри пятен $p = 1$ и, следовательно, все особи ($\sum x$)

$$(2), (4): \quad \sum x = S\hat{x}p \quad (5)$$

собраны в одно большое пятно. При таких обстоятельствах среднеарифметическая численность

$$(3), (5): \quad \bar{x} = \frac{\sum x}{n} = \frac{S\hat{x}p}{n} = a\hat{x}p. \quad (6)$$

Дисперсия (v^2) выражается при помощи суммы квадратных отклонений ($\sum D^2$):

$$\sum D^2 = \sum (x^2) - \frac{(\sum x)^2}{n}$$

Так как мы имеем дело с nq совершенно пустыми и, соответственно, с np максимально густыми квадратами, то следует признать, что в каждом из np квадратов можно найти $\frac{\sum x}{np}$ индивидуумов. Следовательно,

$$\begin{aligned} \sum (x^2) &= \left(\frac{\sum x}{np} \right)^2 np = \frac{(\sum x)^2}{np}, \quad \text{а} \\ \sum D^2 &= \frac{(\sum x)^2}{np} - \frac{(\sum x)^2}{n} = \frac{(\sum x)^2}{n} \left(\frac{1}{p} - 1 \right) = n\bar{x}^2 \frac{q}{p}. \end{aligned}$$

Дисперсия или же максимальная изменчивость $(\hat{v})^2$ равняется:

$$(\hat{v})^2 = \bar{x}^2 \frac{n}{n-1} \frac{q}{p}$$

Согласно (6) получим:

$$\boxed{(\hat{v})^2 = a^2 \bar{x}^2 \frac{n}{n-1} pq} \quad (7)$$

Поскольку остаточную дисперсию (C) можно приблизительно определить как дисперсию при регулярном размещении, т. е.

$$C = Sxpq,$$

то формула (7) приобретает следующий вид:

$$(\hat{v})^2 = C \frac{a}{n-1} \hat{x} = CK\hat{x},$$

и нам удастся сделать следующие выводы:

1. Величина максимальной изменчивости складывается из остаточной дисперсии (C), показателя интенсивности исследования K ($= \frac{a}{n-1}$) и величины максимальной численности (\hat{x}).

2. Показатель интенсивности исследований состоит из двух частей — a указывает на то, что максимально возможная изменчивость возрастает соответственно величине площади; $\left(\frac{n}{n-1}\right)$ говорит о том, что изменчивость тем больше, чем меньше число квадратов (так как при малых n разница между n и $(n-1)$ дает отношение их заметно большее единицы).

3. Сравнение последних двух частей подтверждает вывод ряда более ранних авторов о том, что более выгодно разбивать учетную площадь на большее число малых по площади квадратов.

4. Максимальная численность зависит от средней проективной площади одного индивидуума и, следовательно, изменчивость тем больше, чем мельче особи данного вида. Это также совпадает с выводами многих исследователей, указавших, что для получения достоверных средних приходится при различных видах проводить неодинаковое число наблюдений.

V. Ось изменчивости

Если теперь выразить фактическую изменчивость $(v_x)^2$ относительно теоретической максимальной $(\hat{v})^2$ в виде:

$$V = \frac{(v_x)^2}{(\hat{v})^2}, \quad (8)$$

получим показатель (V), характеризующий степень изменчивости, которую данный вид достигает в разных местообитаниях независимо от вышеупомянутых показателей.

Последнее объясняется тем, что при данном исследовании число и размер квадратов остаются постоянными, а величина остаточной изменчивости (C) при данной плотности является константной.

Средняя величина проективной площади одного индивидуума (\emptyset , а также \hat{x}), с одной стороны, изменяется мало, с другой же стороны, варьирование этой фитоценотической переменной в разных местообитаниях исследуется специально.

Далее, если координата изменчивости выражается относительно к максимально возможной по всему полю размещения (т. е. в случае $p = q = \frac{1}{2}$) в виде кривых (рис. 3), то в формуле (7) можно опустить часть pq , контролирующую отдаленность от оси изменчивости ($pq = \frac{1}{4}$); и a^2 , являющуюся постоянной при данных исследованиях (часто $a = 1 \text{ м}^2$). С целью упрощения вычислений мы взяли за максимальную изменчивость не одну, а десять единиц, отсюда:

$$(\hat{v}_{10})^2 = \frac{\hat{x}^2 n}{40(n-1)} \quad (9)$$

Формулу (8) тогда можно написать следующим образом:

$$V = \frac{(v_x)^2}{(\hat{v}_{10})^2} = \frac{\sum D^2}{n-1} : \frac{n\hat{x}^2}{40(n-1)} = \frac{40 \sum D^2}{n\hat{x}^2} \quad (10)$$

Формула еще упрощается, если число наблюдений удовлетворяет требованию к статистически немалочисленным группам ($n = 40$).

На первый взгляд может возникнуть еще одна идея упрощения на основе формул

$$\begin{aligned} \text{а) } \sum D^2 &= \sum (x^2) - n\bar{x}^2, \\ \text{б) } (\hat{v})^2 &= \bar{x}^2 \frac{n}{n-1} \frac{q}{p}, \end{aligned}$$

но более критическое обсуждение показывает, что в формуле (а) мы имеем дело с фактической среднеарифметической, но в формуле (б) следует пользоваться истинной среднеарифметической ($\bar{x} = ar\hat{x}$). Следовательно, при таком подходе точность определения координаты изменчивости во многом зависит от репрезентативности показателя плотности p , который не входит в формулу (10). и такое упрощение не является допустимым.

Более общая формула для вычисления координаты изменчивости, согласно (7), (9), (10), равняется:

$$V = w \sum D^2, \quad (11)$$

где $w = \frac{K_m}{(\hat{x}_B)}$, $K_m = \frac{40}{na^2}$, а \hat{x}_B обозначает максимально возможную численность определенного вида (B).

Пример

При изучении эстонских неморальных ельников мы применяли методику случайной выборки с $N=10$, $S_N=10$, причем каждый из N квадратов был разбит на $n=10$, $a=0.1$ м² секций ($S_n=1$) так что для одиночного квадрата N_i величина K_m равнялась $K_m = \frac{40}{na^2} = 400$. В секциях квадрата 384 численность *Oxalis acetosella* ($x_B=1400$) была:

Таблица 1

$$w = 2.04 \cdot 10^{-4}$$

i	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	$n=10; \bar{x}=41.7$
x_i	51	62	39	52	24	50	37	31	50	21	$\Sigma x=417; (\Sigma x)^2=173889$
x_i^2	2601	3844	1521	2704	576	2500	1369	961	2500	441	$\Sigma(x^2)=19017$

$$\sum D^2 = 19017 - \frac{173889}{10} = 1628.1.$$

Координаты поля размещения определяются:

$$(11): \quad V = 2.04 \cdot 10^{-4} \cdot 1628.1 \approx 0.33,$$

$$(2): \quad p = \frac{41.7}{1400 \cdot 0.1} = 0.298 \approx 0.30.$$

На рис. 3 приведено местоположение (\otimes) данной серии. С каким типом размещения мы имеем дело? С регулярным, спородическим или случайным? Первоначально можно рассуждать так:

фактическая дисперсия равняется $\frac{\sum D^2}{n-1} = \frac{1628}{9} = 180.9$, т. е.

она больше, чем дисперсия при регулярном размещении $C=1400 \cdot 0.1 \cdot 0.3 \cdot 0.7 = 29.4$, и также больше, чем среднеарифметическая (при биномиальном распределении $C < \bar{x}$) Следовательно, с чисто регулярным размещением мы дела не имеем. Сравнение со спорадическим размещением (при пуассоновом распределении $v^2 \approx \bar{x}$, но $180.9 > 41.7$) дает такой же результат.

Но, наконец, при чисто случайном размещении мы эмпирически ожидаем дисперсию примерно $\frac{1}{4}$ максимальной*:

$$\frac{1}{4} (\hat{v})^2 = 1135,$$

что заметно больше нашей фактической дисперсии. Вероятно, более целесообразно называть данный тип размещения по рис. 2 как близкий к «*rn*». При надобности применяется более детальная математическая аппаратура оценки, но ввиду трудоемкости это оправдывает себя только при специальных исследованиях.

Таблица 2

Некоторые характеристики типов размещения

Тип размещения		гг	гс	гп	гс	ss	ns	пп	пс	сс	ас	ап	ас	аа
Экссесс	E	+++	++	++	++	+	(+)	0	(+)	+	-	-	-	--
Асимметрия	A	0	(-)	0	(+)	+	+	0	-	-	--	0	++	0

Знаки + и - обозначают положительный и отрицательный эксцесс (или асимметрию), а количество их отражает степень проявления.

VI. Поле размещения как статистический комплекс

Наглядное представление о свойствах поля размещения получается путем составления вариационных кривых для разных типов размещения. Если на оси ординат выражена частота наблюдений в каждом классе численности (ось абсцисс), то получается вариационная кривая. При случайном размещении вариационная кривая совпадает с гауссовым (нормальным) распределением. Все остальные случаи, описываемые при помощи эксцесса и асимметрии (табл. 2)

Обсуждение статистического характера поля размещения продолжаем путем анализа поведения некоторых статистических показателей. Распределение параметров \bar{x} и v^2 описывается координатами T и V . Распределение стандартной ошибки (m_x) является весьма логичным, поскольку максимальные значения

$$\hat{m}_x = \sqrt{\frac{(\hat{v})^2}{n}}$$

соответствуют агрегационному размещению.

* Это положение следует применять с осторожностью, ибо до сих пор математически обоснованного выражения дисперсии при нормальном распределении мы не имеем.

Максимальный коэффициент вариации определяется

$$\hat{CV} = \frac{100 \sqrt{(\hat{v})^2}}{\bar{x}} = \frac{100 \sqrt{\hat{x}^2 \frac{a^2 n}{(n-1)} pq}}{a p \hat{x}} = 100 \sqrt{\frac{n}{n-1}} \sqrt{\frac{q}{p}} \quad (12)$$

Следовательно, при слитном размещении возможные значения CV близки к нулю, так как $q \rightarrow 0$, а максимальные значения ($CV \rightarrow \infty$) проявляются при споролическом размещении ($q \rightarrow 1$, $p \rightarrow 0$). Это указывает на то, что коэффициент вариации следует при биологическом материале применять с большой осторожностью, исключением является только процедура установления статистически достаточного объема выборки (N_p) в виде

$$N_p = \frac{CV^2}{P^2} \quad \text{где } P = \text{процент ошибки.}$$

Значит, N_p зависит не-

посредственно не от \bar{x} , а от плотности p и от числа наблюдений. Таким образом можно предполагать, что в качестве параметров биологической популяции более информативными являются \hat{x} , p , V , a , n вместо параметров статистической совокупности N , \bar{x} , s^2 ($=v^2$). На основе этого различия объясняются и некоторые случаи непригодности классического статистического анализа биологического материала. Вместо обычного выражения результатов статистической обработки в виде $\bar{x} \pm m_x$ может быть применено \hat{x} ; $p \pm m_p$. Последняя (ошибка оценки плотности) выражается:

$$(2): \quad m_p = \pm \frac{m_x}{a \hat{x}} \quad (13)$$

В вышеприведенном примере

$$m_p = \pm 0.0302, \quad \text{и}$$

Oxalis acetosella pop! rn: 1400; 0.30 ± 0.0302 ; 0.33. ($a = 0,1$, $n = 10$). Следует отметить, что детальное изучение свойств поля размещения в будущем является очень перспективным, особенно установление математической связи между эксцессом и асимметрией — с одной, и параметрами разных математико-теоретических распределений — с другой стороны.

Следует также еще раз подчеркнуть, что определение и изучение характера размещения не является ни задачей само по себе, ни только оригинальным и интересным опытом, а важным этапом выработки нового мощного экологического метода.

ЛИТЕРАТУРА

- Быков Б. А., 1957. Геоботаника. Алма-Ата.
 Frey T., 1965. On the phytocoenological value of aspecies. Eesti NSV TA Toimetised, biol. seeria, XIV, 1.
 Greig-Smith P., Quantitative Plant Ecology. 1964. Butterworths. London.

SOME MATHEMATICAL AND PHYTOCOENOLOGICAL ASPECTS IN THE STUDY OF SPATIAL PATTERN

T. Frey

Summary

This paper is concerned with the development of certain ideas introduced in an earlier paper as *Pattern Field*. Here an attempt is made to define the co-ordinates of the pattern field by means of the characteristics of a biological population, rather than of the empirical factors used before.

The density co-ordinate " p " is proposed for expressing the ratio of the observed number of individuals — Σx in n sample plots of a sq. metre to the maximum possible for this particular series ($a\hat{x}$). Thus the resulting scale will be appropriate for any species considered, and will have the limits of 0 to 1. The maximum possible density " \hat{x} " is defined by the ratio of a unit area ($a = 1$ sq. metre) to the circle, corresponding to the mean size of individuals of the species under investigation.

On the other hand, it is desirable to use a similar scale for V , the variance co-ordinate. The difficulty arising of how to determine the maximum possible variance (\hat{v}^2) for the given series is solved by formula 7. Thus, the variance co-ordinate also expresses the ratio of the given variance to its possible maximum. The use of the variance scale from 0 to 10.0 has been found to be more suitable as corresponding better to the variances usually found in field. In the latter view both of the co-ordinates of the pattern field have been transformed (See Fig. 3).

An example of calculating the values of the co-ordinates has been added. The possibility of considering the general pattern types in terms of skewness and curtosis have been shown. (See Fig. 2 and Table 2).

Finally, some attention has been paid to the behaviour of the statistical variates on the pattern field. One conclusion of interest is that the coefficient of variation is not proportional to the mean density, having a possible maximum value of infinite, see 12.

As parameters of a biological (plant) population the use of an assemblage of five being more informative than the usual statistical ones (\bar{x} , s , N) is suggested:

$$\hat{x}, p, V, a, n.$$

Finally, it is emphasized that the detection of pattern is not of any interest in itself, but is an ecological tool of great future application.

Figures:

Fig. 1. The main categories of pattern.

Fig. 2. Pattern types.

Fig. 3. Pattern Field.

Table No. 2. Some characteristics of the pattern types.

О ВЛИЯНИИ КОНЦЕНТРАЦИИ ПИТАТЕЛЬНОЙ СРЕДЫ НА РАЗМЕРЫ КЛЕТОК ХЛОРЕЛЛЫ

М. В. Мянник

Виды хлореллы широко применяются для массового культивирования и для различного рода физиологических исследований. Они относятся к числу наиболее простых форм протококковых водорослей, размножающихся только автоспорами.

Как показывают многочисленные экспериментальные исследования (Artari, 1906; Griffiths, 1963; Rodrigues-Lopez, 1963, 1964; Soeder, 1960; Перберг, Воробьева, 1964 и другие), виды хлореллы проявляют в условиях культуры высокую морфологическую изменчивость, нередко совершенно стирающую установленные видовые границы.

Целью данной работы было изучение влияния разных концентраций питательного раствора Тамия на развитие и размеры клеток некоторых штаммов хлореллы. Способность интенсивного роста при выращивании на минеральных средах с высокой концентрацией солей является одним из требований для массовой культуры водорослей (Владимирова, Семененко, 1962).

В ходе опытов изучались следующие вопросы: сравнительный рост водорослей в минеральной среде Тамия с разными концентрациями солей, и в связи с тем — изменение диаметра клеток.

Материал и методика

В условиях лабораторной культуры выращивались 5 штаммов бактериологически чистых культур хлореллы:

Chlorella sp. 2277 (Горно-Бадахшанская АО, источники Яшил-Куль, температура воды 9,5°С) и 2359 (Г-Б АО, горячие источники); 12 (Г-Б АО, район ледников), 14 (на почве в Ботаническом саду Памира, температура 45°С) и 2177 (Г-Б АО горячие источники).

В качестве культиваторов использовались конические колбы для натуральных соков. Опыты были проведены в двух повторностях при освещении 3000 ± 50 лк. Максимальные изменения

температуры и pH приведены в таблице 1. Объем культуры 1000 мл. Интенсивность продувания 20—21 литр очищенного воздуха в час. Использовались следующие концентрации питательной среды Тамия (реактивы х. ч., бидистиллированная вода): 50%, 100%, 200% и 300%. Продолжительность опытов 10 дней. Инокулят выращивали в тех же условиях на 100%-ном растворе Тамия. Начальное количество клеток во всех опытах 0,75 млн/мл.

Через каждые 48 часов устанавливалась интенсивность роста путем подсчета числа клеток в камере Горяева. В начале и в конце опытов измерялся диаметр клеток в каждой культуре по 100 клеток. Клетки в зависимости от размеров группировались с интервалом в 1 микрометр (рисунки 1 и 2) Средние данные по интенсивности роста приведены в таблицах (таб. 2—6) в конце статьи.

Таблица 1

Максимальные изменения температуры и pH в ходе опытов

Номер штамма	Колебания температуры (С°)	pH		
		в начале опытов	в конце опытов	
			в 50%-ном растворе	в 300%-ном растворе
2359	28,0 ± 1,2	5,0	7,0	5,3
2277	23,8 ± 0,7	5,0	6,7	5,0
14	23,3 ± 0,7	5,0	5,8	5,0
2177	23,3 ± 0,7	5,0	7,0	5,3
12	27,5 ± 2,3	5,0	5,7	5,0

Обсуждение результатов

Работами многих авторов доказано, что средние размеры клеток хлореллы и других протококковых водорослей на разных питательных средах варьируются в значительной степени. Самые мелкие клетки, обычно меньшие тех, которые встречаются в природных условиях, отмечаются в слабо минерализованных растворах (Троицкая, 1933; Перберг, Воробьева, 1964). Наиболее крупные размеры клеток хлореллы наблюдаются в средах с усвояемыми органическими веществами (Artari, 1906, Griffiths, 1963, Rodrigues-Lopez, 1963, 1964; Перберг, Воробьева, 1964; Троицкая, 1933). Также при супeroптимальных концентрациях питательного раствора средняя величина *Chlorella pyrenoidosa* увеличивается и споруляция задерживается (Soeder, 1960). Предполагают, что явление гигантизма у хлореллы имеет только трофический характер (Rodrigues-Lopez, 1963).

Размеры клеток хлореллы зависят не только от состава питательной среды, но и от температуры, от количества подаваемой углекислоты, от силы света и от других факторов (Mogitiga, 1959; Далецкая, Чулановская, 1964) Так в условиях выращивания, лимитируемых по углекислоте и свету, средние размеры клеток протококковых водорослей были меньше обыкновенных (Рерберг, Воробьева, 1964)

В наших опытах выращивали хлореллу в культуре с возрастающей плотностью. В таких условиях происходит непрерывное изменение освещения, рН и состава питательного раствора. Так как количество посевного материала было небольшое (0,75 млн/мл) и интенсивность роста во всех вариантах невысокая, по всей вероятности, недостатка минеральных элементов в питательной среде не было.

У всех штаммов наблюдался самый сильный рост в 50%-ном растворе Тамия. Это можно объяснить тем, что резкое понижение концентрации непосредственно увеличивает последующее размножение клеток (Soeder, 1960) При 200%-ной и особенно при 300%-ной концентрации среды рост численности хлореллы клеток оказался скудным или некоторое время отсутствовал (см. таблицы 2—6) Резкое повышение концентрации питательной среды может вызывать задержку споруляции (Soeder, 1960)

В опытах Т. Н. Годнева и Я. П. Ляхновича (1964), которые тоже изучали влияние разных концентраций раствора Тамия на рост хлореллы, такие сильные различия в интенсивности роста между вариантами не наблюдались. В первую очередь это обусловлено различной методикой выращивания. В опытах Т. Н. Годнева и Я. П. Ляхновича (1964) инокулят был в два раза плотнее (1,5 млн./мл), чем в наших опытах. Они выращивали водоросли в дополнительном 14-часовом освещении с интенсивностью 8000 люкс. Аэрировали воздухом 60 литров в час на 1 литр суспензии водорослей. Существенным различием является неодинаковое выращивание инокулята. Перед посевом Т. Н. Годнев и Я. П. Ляхнович культивировали хлореллу в течение нескольких дней в той же концентрации питательной среды, на которой потом поставили опыт. С другой стороны, может быть, их штаммы лучше выдерживали концентрированные растворы.

В связи с тем, что интенсивность роста в разных вариантах сильно различалась, плотности культур к десятому дню были различны. Следовательно, световые условия при разных концентрациях отличались, и это, в свою очередь, могло повлиять на размеры клеток.

На рисунках (рис. 1 и 2) представлено распределение клеток популяций по размерам в зависимости от концентрации пи-

тательного раствора. Каждый столбик представляет собой абсолютное количество клеток данного диаметра из 100 измеренных. Как видно, при повышенных концентрациях (200% и 300%) диаметр клеток повышается. На 50%-ной и 100%-ной концентрации среды размеры клеток хлореллы значительно меньше и более однородны.

Как показывают данные таблиц (табл. 2—6) и рисунков (рис. 1 и 2), интенсивность роста и изменение диаметра клеток у разных штаммов различны. Лучший рост был у штамма 2177.

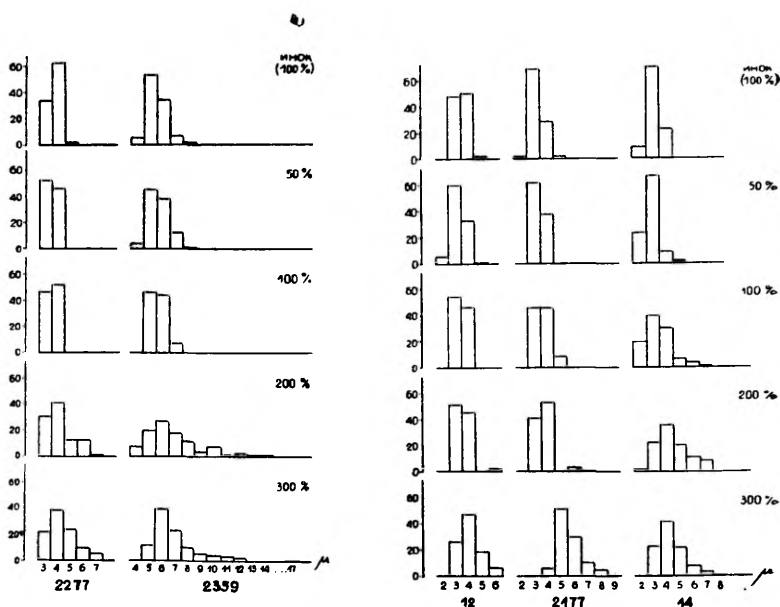


Рис. 1 и 2. Распределение клеток хлореллы по диаметру у всех испытанных штаммов в зависимости от концентрации среды Тамия в начале и в конце опытов.

По оси ординат — абсолютное количество клеток из 100 измеренных; по оси абсцисс — диаметр клеток в микронах.

Проценты на правом краю рисунка обозначают концентрацию питательного раствора.

Количество клеток в млн/мл на 10-й день было во всех вариантах больше, чем у других испытанных культур. Плотность в 300%-ном растворе оказалась приблизительно на 50% меньше, по сравнению с 100%-ным. Хуже всего был рост у штамма 2277 на повышенных концентрациях среды Тамия. Численность клеток в конце опыта была в 300%-ном растворе около 88% меньше, чем в 100%-ном.

В опытах Т. Н. Годнева и Я. П. Ляхновича концентрация питательной среды не имела никакого особого влияния на размеры клеток. При всех испытанных концентрациях величина клеток колебалась 4,5—4,9 μm у *Chlorella terricola* и 4,4—4,5 μm у варианта того же вида.

В наших опытах диаметр клеток хлореллы варьировался значительно больше. Максимальные изменения размеров клеток наблюдались у штамма 2359 (4—17 μm), минимальные у штаммов 12 (2—6 μm) и 2277 (3—7 μm).

На основе наших опытов выяснилось, что варьирование размеров клеток особенно большое в медленно или совсем не развивающихся культурах. При интенсивном росте клетки по величине более однородны. Эти наблюдения совпадали с данными В. Х. Пэсала и Л. Лууса (Pearsall, Loose, 1937), хотя их методика выращивания и состав питательной среды отличались от наших условий.

Выводы

1. В определенных условиях культивирования при повышенных концентрациях среды Тамия рост хлореллы задерживается, особенно в первые дни культивирования.

2. Выносливость больших концентраций питательного раствора у разных штаммов *Chlorella* sp. индивидуальная.

3. При повышении концентрации среды Тамия (50%—300%) рост численности клеток хлореллы уменьшается, а средние размеры возрастают.

4. Варьирование диаметра клеток хлореллы может быть очень большое, особенно в медленно или совсем не развивающихся культурах. При интенсивном росте клетки по размерам более однородны.

Таблица 2

Рост численности клеток *Chlorella* sp. в миллионах на 1 мл среды при разных концентрациях среды Тамия штамм 2359

Вариант	Возраст в сутках				
	2	4	6	8	10
50%-ная среда Тамия	2,455	4,335	5,705	9,205	15,520
100%-ная	1,515	4,355	6,945	11,305	13,560
200%-ная	0,893	1,140	3,135	5,205	8,315
300%-ная	1,005	1,155	1,505	2,135	4,570

Таблица 3

штамм 2277

Вариант	Возраст в сутках				
	2	4	6	8	10
50%-ная среда Та- мня	1,250	7,085	13,240	16,815	29,988
100%-ная	0,943	1,025	5,065	10,860	17,010
200%-ная	0,950	0,905	1,005	1,030	3,740
300%-ная	1,035	0,910	0,915	0,790	1,870

Таблица 4

штамм 12

Вариант	Возраст в сутках				
	2	4	6	8	10
50%-ная среда Та- мня	0,900	2,520	13,050	29,310	37,745
100%-ная	0,790	0,935	1,320	13,260	31,800
200%-ная	0,720	0,990	1,110	2,305	10,265
300%-ная	0,660	0,900	1,225	1,480	4,705

Таблица 5

штамм 14

Вариант	Возраст в сутках				
	2	4	6	8	10
50%-ная среда Та- мня	0,835	3,430	9,845	16,075	25,030
100%-ная	1,035	1,860	4,350	10,895	26,075
200%-ная	0,760	1,663	2,675	4,215	6,170
300%-ная	0,710	1,270	2,903	3,205	5,040

Таблица 6

штамм 2177

Вариант	Возраст в сутках				
	2	4	6	8	10
50%-ная среда Та- мня	3,680	18,260	22,185	31,115	53,533
100%-ная	1,255	8,905	19,050	23,940	30,175
200%-ная	0,950	1,530	5,260	13,480	19,833
300%-ная	0,950	1,380	3,145	8,060	15,410

ЛИТЕРАТУРА

- Владимирова М. Г., Семененко В. Е., 1962. Интенсивная культура одноклеточных водорослей. М.
- Годнев Т. Н., Ляхнович Я. П., 1964. Влияние разных концентраций питательной среды Тамия на рост хлореллы. Физиол. особенности культивир. раст. Минск.
- Далецкая И. А., Чулановская М. В., 1964. Влияние температуры на рост и фотосинтез хлореллы. Бот. ж. 49, 8.
- Рерберг М. С., Воробьева Т. И., 1964. Сравнительный рост протококковых водорослей на минеральных средах и органической среде «Б». Управл. культивир. микроводор. М.
- Троицкая О. В., 1933. К морфологии и систематике протококковых водорослей. Т. БИНа, сер. 11, споров, рач. 1.
- Artari, A. 1906. Der Einfluss der Konzentration der Nährlösungen auf die Entwicklung einiger grünen Algen. Jahrb. f. wiss. Bot., 43: 177—214.
- Griffiths, D. J. 1963. The effect of glucose on cell division in *Chlorella vulgaris* Beijerinck (Emerson strain). Ann. Bot., 107: 493—504.
- Morimura, J. 1959. Synchronous culture of *Chlorella*. Plant Cell Physiol., 1: 49—62.
- Pearsall, W. H., L. Loose. 1937. The growth of *Chlorella vulgaris* in pure culture. Proc. Roy. Soc., B, 824: 451—501.
- Rodrigues-Lopez, M. 1963. Gigantism-inducing factors in *Chlorella pyrenoidosa*. Nature, 199, 4892: 506—507.
- Rodriguez Lopez, M. 1964. Influence of the inoculum and the medium on the growth of *Chlorella pyrenoidosa*. Nature, 203, 4945: 666—667.
- Soeder, C. J. 1960. Studien zur Entwicklungsphysiologie von *Chlorella pyrenoidosa* Chick unter besonderer Berücksichtigung der Salzkonzentration. im Medium. Flora, 148: 489—516.

ON THE EFFECT OF THE CONCENTRATION OF THE NUTRIENT MEDIUM ON THE SIZES OF *CHLORELLA* CELLS

M. Männik

Summary

(1) Under certain cultivation conditions the growth of *Chlorella* is inhibited in the Tamiya nutrient solution of increased concentration, especially during the first days of cultivation.

(2) The tolerance of *Chlorella* sp. strains to high salt concentrations in the cultivation medium varied.

(3) The higher the mineral salts concentration in the cultivation medium, the smaller the numeral growth of cells and the larger the average size of cells.

(4) The diameter of *Chlorella* cells differed very much in the slowly growing cultures. The cells were more uniform in size, when the growth was intensive.

О ТИПАХ МЕТАБОЛИЗМА И ТРОФИКИ У ВОДОРΟΣЛЕИ

Я. В. Тоом

Известно, что метаболизм является реализацией наследственных возможностей организма. Обмен веществ в конечном счете зависит от материального носителя наследственной информации — ДНК. Следовательно, типы питания и метаболизма имеют большое значение в расшифровке наследственных возможностей организмов. Поэтому изучение эволюции типов трофики и метаболизма имеет первостепенное значение. Этим типам автором даны условно одни и те же названия. И действительно, питание и остальные части метаболизма связаны теснейшим образом.

Пути возникновения жизни на Земле, эволюция типов трофики и метаболизма являются очень спорными вопросами. Этими проблемами занимались и занимаются многие авторы (Опарин, 1957. 1960; Сапожников, 1959; Шапошников, 1959; Шер, 1959; Haldane, 1929; Woods, 1954 и др.). Отправным пунктом многочисленных гипотез является представление о том, что поверхность Земли до биопозза представляла чисто минеральную среду. Такая среда была пригодна только для существования автотрофных организмов. Последние образовали органическое вещество, создавая условия для роста гетеротрофных организмов. На такой позиции находятся, в общем, Месробяну, Пэунеску (1963), Лис (1958), Осборн (1918) и другие авторы.

В то же время все данные указывают на то, что чем выше биосинтетическая способность организма, тем сложнее должен быть его ферментативный аппарат (Ван-Ниль, 1959; Опарин, 1957, 1960; Сапожников, 1959; Сорокин, 1959). Из этого следует, что автотрофы должны обладать огромным набором ферментов. Холден (Haldane, 1929) и Опарин (1957 1960) предложили гипотезу о возникновении простого организма в сложной среде. Позднее эта концепция была всесторонне разработана и нашла много сторонников во всем мире. Все чаще стали появляться и попытки синтеза органического вещества абиогенным путем, посредством повышенной температуры, радиацией и т. д. (Миллер, 1959).

Следовательно, первые организмы, вероятно, обладали наи-

большой степени гетеротрофности. Это отражается и в таблице 1. При составлении этой таблицы автором использованы материалы Сапожникова (1959). С повышением численности первичных гетеротрофов концентрация богатых энергией соединений в среде уменьшалась. Появилась потребность в использовании веществ с уменьшающимся запасом свободной энергии (Опарин, 1960). Таким путем, наряду с первичными амино- и ауксогетеротрофами (в настоящее время анаэробные бациллы, стрептококки), появились аминокотрофы. У аминокотрофов часто сохраняется ауксогетеротрофность (бактерии пропионового и маслянокислого брожения, дрожжи, многие гнилостные бактерии). Гетероавтографы уже способны усваивать аммиачный и нитратный азот (грибы, актиномицеты, кишечная палочка) (Сапожников, 1959).

Перечисленные типы трофики характерны и многим водорослям (Lewin, 1962). Например, *Chlorella vulgaris* Beyer. и *C. ellipsoidea* Gepp. усваивают органические соединения азота (Минеева, 1962; Tamiya, Morimura, Yokota, 1962). Доказано, что *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Gréb. употребляет фосфор-органические вещества (Overbeck, 1962). Многие таксоны способны использовать углеродные соединения (Belsky, 1957; Oaks, 1962a, b; Pearsall, Bengry, 1940) или нуждаются в витаминах (Минеева, 1961; Pratt, 1938; Wedding, Blackman, 1961).

В дальнейшем появилась гетеротрофная ассимиляция двуокиси углерода. В настоящее время этот тип обмена можно наблюдать почти во всех группах бактерий, низших и высших растений. У водорослей гетеротрофная ассимиляция двуокиси углерода никогда не превалирует (Lewin, 1962; Steemann, 1960).

Эволюция необходимо привела к употреблению более распространенных источников энергии и материала. Замена сначала одного (появление сульфатредукторов), а позднее и другого компонента (появление водородосерных бактерий) восстановительной системы неорганическими веществами привело к хеморедукции (табл. 1). У сценедесмуса выявлено употребление молекулярного водорода для восстановления кофермента. Последний может восстанавливать углеродные соединения. Макроэнергетические соединения, полученные таким путем, употребляются при восстановлении двуокиси углерода (Gingras, Goldsby, Calvin, 1963). Значит, и водоросли могут получать энергию для конструктивных процессов путем хеморедукции. Но у них такой тип обмена не является характерным.

В отличие от Сапожникова (1959), мы считаем, что целесообразно различать гетероавто-автогетеротрофию до появления хеморедукции. Это хорошо отражает постепенное освобождение организмов от употребления органического субстрата. Отсюда дальнейший путь эволюции направлен к хеморедукции или к фототрофным типам обмена (табл. 1).

Эволюция трофики и метаболизма
(Сапожников, 1959 — переработана автором)

Характер этапов		Эволюция типов трофики и метаболизма	Условия среды
Анаэробноз	Аэриобиоз	Гетеротрофное усвоение CO ₂	Постепенное обогащение атмосферы кислородом
			Появление кислорода
Автотрофия	Фототрофия	Хеморедукция	Созревание условий для возникновения аэриобиоза
			Повышение окислительно-восстановительного потенциала среды
Гетеротрофия	Автотрофия	Фоторедукция	Появление круговорота серы
			Качественное изменение радиации
Гетеротрофия	Автотрофия	Фоторедукция	Поглощ. CO ₂ > выдел. CO ₂
			Выделение больших количеств сероводорода
Гетеротрофия	Автотрофия	Фоторедукция	Поглощ. CO ₂ < выдел. CO ₂
			Возникновение круговорота углерода
Гетеротрофия	Автотрофия	Фоторедукция	Постепенное разрушение органического вещества
			Образование вторичной атмосферы
Гетеротрофия	Автотрофия	Фоторедукция	Накопление CO ₂ , H ₂ и сульфатов
			Отсутствие жизни
Гетеротрофия	Автотрофия	Фоторедукция	Отсутствие O ₂ в атмосфере
			Абиогенный синтез органических веществ

Гетероавтотрофия является довольно обычной для большинства водорослей (Okuda, Ida, 1961). Нужно запомнить, что корень высших растений также ассимилирует по такому типу.

В результате жизнедеятельности хеморедукторов в окружающей среде уменьшалось количество двуокиси углерода и все больше стал накапливаться сероводород. Изменился спектральный состав излучения, уменьшилась облачность. Это привело к замене химической энергии световой в одной из реакций процесса хеморедукции, т. е. появилась фоторедукция (Сапожников, 1959)

В отличие от Сапожникова (1959), целесообразнее предложение Опарина (1957, 1960) выделить группу фотогетеротрофных организмов. Отсюда эволюция продолжается в направлении фоторедукции и фотосинтеза (табл. 1). Поэтому в механизме ассимиляции CO_2 при растительном и бактериальном фотосинтезе довольно много общего.

После появления фоторедукторов стали создаваться условия для возникновения аэробноза.

С появлением фотосинтетиков концентрация кислорода в атмосфере стала быстро увеличиваться. Это привело к большим изменениям в эволюции. Исчезли, вероятно, многие анаэробные гетеротрофы, хемо- и фоторедукторы. Подобные им организмы могут в настоящее время существовать в аэробных условиях.

Мы интересовались эволюцией типов трофики и соответствующих типов обмена бактерий и водорослей. Оказывается, что водоросли могут получать материал и энергию для конструктивных процессов следующими путями (табл. 1):

- фотосинтезом
- фоторедукцией
- фотогетеротрофией
- хеморедукцией
- гетероавто-автогетеротрофией
- гетеротрофной ассимиляцией CO_2
- первичной гетеротрофией.

Из приведенных выше типов фоторедукция, хеморедукция и гетеротрофная ассимиляция CO_2 не являются главными способами питания. Первичная гетеротрофия обычно не является характерной для водорослей из-за недостатка подсобных источников органического азота, калия и фосфора в среде.

Из типов обмена веществ водорослей самым главным можно считать фотосинтез. Остальное часто (в соответствующих условиях) заменяется более примитивными типами (особенно часто фотогетеро- и гетероавтотрофией).

Переключение типов питания зависит:

1) от специфических особенностей наследственности видов и штаммов водорослей;

2) от факторов среды, которые иногда не позволяют реализации соответствующих наследственных возможностей.

Значит, каждый тип трофики превалирует только в благоприятных для него условиях среды. Кажется, что эти условия совпадают с теми, которые имели значение в появлении данного типа в эволюции (сравн. с табл.).

Можно привести некоторые доказательства.

1. Новый тип питания и обмена появился постепенно. Поэтому благоприятные для него условия отчасти должны совпадать. Так и есть — иногда водоросли питаются по разным типам одновременно, т. е. миксотрофно (Литвиненко, 1952; Минеева, 1963; Lewin, 1962).

2. В миксотрофных культурах понижение интенсивности освещения повышает долю гетеротрофности (Минеева, 1963; Lewin, 1962).

3. В темноте фотоактивные пигменты могут исчезать (Лозина-Лозинский, Заар, 1963; Lewin, 1962)

4. Понижением rH_2 водоросли часто переключаются на гетеротрофию. С точки зрения эволюции это естественно, т. к. во время возникновения гетеротрофности свободный кислород в среде практически отсутствовал.

Подобных примеров много.

Микроорганизмы часто используются в промышленности и для очистки сточных вод. Особенно интересны возможности использования массовых культур одноклеточных водорослей. В зависимости от направления работы очень часто приходится эти организмы переключать на тот или иной тип питания и обмена веществ. Кажется, что данные эволюции позволяют наиболее быстро найти нужные условия культивирования.

Предложения автора являются, конечно, первоначальными. Для решения таких обширных проблем нужны усилия представителей многих отраслей науки, нужна обширная экспериментальная работа.

ЛИТЕРАТУРА

- Ван-Ниль К., 1959. Эволюция с точки зрения микробиолога. Вклад микробов в биологию. М.
- Красновский А., 1959. О развитии способа действия фотокаталитической системы организмов. Возн. жизни на Земле. М.
- Лис Г., 1958. Биохимия автотрофных бактерий. М.
- Литвиненко Л. Г., 1962. Влияние органического живления на фотосинтез у *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Vreb. Укр. бот. ж., 19, 5.
- Лозина-Лозинский Л. К., Заар Э. И., 1963. Метаболизм и иммобилизация клеток *Euglena gracilis* в зависимости от типа питания и освещения. Цитол., 5, 3.
- Месробяну Л., Пэунеску Э., 1963. Физиология бактерий. Бухарест.
- Миллер С., 1959. Образование органических соединений на первичной Земле. Возн. жизни на Земле. М.

- Минеева Л. А., 1961. Использование различных органических соединений культурами *Chlorella vulgaris* и *Scenedesmus obliquus*. Микробиол., 30, 4.
- Минеева Л. А., 1962. Зависимость фототрофного и хемотрофного способа существования одноклеточных зеленых водорослей от различных физико-химических условий. Диссерт. МГУ
- Минеева Л. А., 1963. Зависимость фототрофного и хемотрофного способа существования одноклеточных зеленых водорослей от различных физико-химических условий. Автореф. дисс. соиск. уч. ст. канд. биол. н. МГУ.
- Обель Э., 1959. О переходе от анаэробноз к аэробнозу. Возн. жизни на Земле. М.
- Опарин А. И., 1957. Возникновение жизни на Земле. М.
- Опарин А. И., 1960. Жизнь, ее природа, происхождение и развитие. М.
- Сапожников Д., 1959. Возникновение и эволюция фототрофного питания. Возн. жизни на Земле. М.
- Сорокин Ю., 1959. Эволюция хемосинтеза. Возн. жизни на Земле. М.
- Шапошников В., 1959. О некоторых вероятных путях эволюции обмена веществ в мире микроорганизмов. Возн. жизни на Земле. М.
- Шер С., 1959. Значение температурного фактора в археометаболизме. Возн. жизни на Земле. М.
- Belsky, M. M., 1957. The metabolism of glucose and other sugars by the algal flagellate, *Euglena gracilis*. Bact. Proc., 123.
- Gingras, G., R. A. Goldsby, M. Calvin, 1963. Carbon dioxide metabolism in hydrogen-adapted *Scenedesmus*. Arch. Biochem. Biophys., 100, 2.
- Haldane, J. B. S., 1929. The origin of life. Rationalist Annual.
- Lewin, R. A., 1962. Physiology and biochemistry of algae. N. Y.-L.
- Oaks, A., 1962. a. Influence of glucose and light on pyruvate metabolism by starved cells of *Chlorella elipsoidea*. Plant Physiol., 37, 3.
- Oaks, A., 1962. b. Metabolism of pyruvate by starved cells of *Chlorella elipsoidea*. Plant Physiol., 37, 3.
- Okuda, A., Ida, S., 1961. Metabolism of glucose and acetate in *Chlorella* cells in relation to the radioisotopes. JRIA S 1., s. a., A 14.
- Osborn, H. F., 1918. The origin and evolution of life. London.
- Overbeck, J., 1962. Untersuchungen zum Phosphathaushalt von Grünalgen. II. Die Verwertung von Pyrophosphat und organisch gebundenen Phosphaten und ihre Beziehung zu den Phosphatasen von *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Breb. Arch. Hydrobiol., 58, 3.
- Pearsall, W. H., R. P. Bengry, 1940. The growth of *Chlorella* in darkness and glucose solution. Ann. Bot., 4, 14.
- Pratt, R., 1938. Influence of auxins on the growth of *Chlorella vulgaris*. Am. J. Bot., 25, 498.
- Stemann, N. E., 1960. Dark fixation of CO₂ and measurements of organic productivity. With remarks on chemo-synthesis. Physiol. Plant., 13, 2.
- Tamiya, H., Y. Morimura, M. Yokota, 1962. Effects of various antimetabolites upon the life cycle of *Chlorella*. Arch. Mikrobiol., 42, 1.
- Wedding, R. T., G. E. Blackman, 1961. The uptake of growth substances. III. Influence of indoleacetic acid and other auxins on the uptake of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid by *Chlorella*. J. Exptl. Bot., 12, 36.
- Woods, D. D., J. Lascales, 1954. The no mans' land between the autotrophic and heterotrophic ways of life. Autotrophic microorganisms. Fourth Symp. Soc. Gen. Microbiol.

TYPES OF ALGAE METABOLISM AND TROPHICS

J. Toom

Summary

The investigation of metabolism and feeding types is of primary importance in deciphering the genetic possibilities of organisms. One and the same names have been conventionally used by the author in these types.

The evolutionary connection between metabolism and trophics types is given in Table 1. Photosynthesis, photoheterotrophics and heteroauto-autoheterotrophics are the main metabolism types in algae. Photoreduction, chemoreduction, heterotrophic. CO₂ assimilation and primary heterotrophics (Table 1) are of secondary importance.

The data on laboratory cultures well correlate with the conditions of the origin of the given feeding and metabolism type (the concentration of organic substances and CO₂, light, pH, rH₂ etc.). So according to the author it is possible to foresee theoretically cultivation conditions to influence algae to the desired feeding type. The latter has practical importance in the introduction of algae cultures into national economy.

РОД *Oidium* Fr. (*DEUTEROMYCETES*) В ЗАКАВКАЗЬЕ

Э. Х. Пармасто

Во многих фитопатологических, а нередко и микологических работах родовое название *Oidium* неверно применяют для обозначения конидиальной стадии грибов семейства *Erysiphaceae*. Исходя из Международного кодекса ботанической номенклатуры, правильное название для этой стадии — *Acrosporium* S. F. Gray (1821). Некоторые микологи (Boedijn, 1951; Bisby, 1952) предложили считать *Oidium* Fr. (1821) отвергаемым названием (*nonnomen reiectum*) и узаконить тем самым — *Oidium* Sacc. (1880), но на международных ботанических конгрессах это предложение не было принято (см. Donk, 1962: 92), и так мы обязаны пользоваться названием *Oidium* Fr. для обозначения конидиальной стадии видов *Botryobasidium* и близких к ним «не-совершенных» грибов.

Oidium Fr. — небольшой гомогенный род с около 30 видами.

Род *Oidium* Fr.

Oidium Fr. Syst. Myc. 3:427 (1829) non Sacc. (1880); Linder in Lloydia 5:169 (1942); Erikss. in Symb. Bot. Upsalienses 16 (1):130 (1958); Donk in Taxon 11:91 (1962). — *Rhinotrichum* auct. non Corda (1837); Sumstine in Mycologia 3:46 (1911); Lindau in Rabenh. Krypt.-Fl. I 8:213 (1907); Barnett Illustr. Gen. Imperf. Fungi 54 (1958).

Колонии белые, сероватые, желтоватые, коричневые или ржаво-бурые. Вегетативный мицелий ползущий; гифы с перегородками, тонкостенные. Конидиеносцы стоящие или поднимающиеся, простые, разветвленные или анастомозирующие, бесцветные или светлоокрашенные, с перегородками (иногда с пряжками). Конидии образуются на хорошо заметных сосочках, расположенных акро- и плеврогенно на вздутых коротких боковых разветвлениях или на конидиоподобных везикулах. Конидии (сравнительно с диаметром конидиеносца) большие, одноклеточные, от шаровидных до эллипсоидных или лимонновидных, бесцветные или желтые, с гладкой или внешне или внутренне шероховатой оболочкой; конидии образуются одиночно или (обыкновенно небольшими) цепочками.

Сапрофиты на гнилой древесине хвойных и лиственных пород, изредка — на старых плодовых телах трутовых грибов и пр.
Тип: *O. aureum* Fr.

Совершенная стадия: *Botryobasidium* Donk.

В СССР найдено 6 видов; возможно нахождение еще 1—2 видов, обнаруженных в Западной Европе. Всего в мире известно не менее 30 видов; многие из них найдены только в Северной, Центральной и Южной Америке. Отчасти это объясняется более полной обработкой флоры этих грибов в Америке; с другой стороны, многие виды, по-видимому, растут главным образом в тропических и субтропических странах.

В СССР из видов субтропического и тропического распространения найден только один — *O. Curtisii* (Berk.) Linder на юге Азербайджана и Армении. Этот вид не найден в Европе и можно предполагать, что он иммигрировал в Закавказье с юга. Ближайшие местонахождения *O. Curtisii* на Цейлоне, в Океании и в Центральной Америке, но следует учесть, что род *Oidium* в Индии и многих других странах совсем не изучен. По всей вероятности, *O. Curtisii* имеет в тропических странах широкое распространение.

Флора грибов *Aphyllorphales* и *Heterobasidiomycetes* Закавказья имеет много общего с флорой средней Европы и имеет, по-видимому, общее происхождение. Райтвийр (1964, 1965) вполне правильно отметил, что флора гетеробазидальных грибов «по сути дела является обедненным вариантом последней [= флоры Европы]». Бондарцев (1953: 93) приводит список видов трутовых грибов, характерных для Закавказья; все эти виды найдены и в Западной Европе. Судя по монографии Николаевой (1961), в Закавказье нет и ежевиковых грибов, не распространенных в Западной Европе. Из рассматриваемых грибов известен лишь один вид — *Daryopinax Parmastoënsis* Raitv. (Dasyscytaceae), который принадлежит к группе субтропических видов.

Все это вместе показывает, что в историческом развитии флоры грибов Закавказья южное направление иммиграции играло незначительную роль, но все же имело место.

Из 6 видов *Oidium*, обнаруженных в СССР, 5 встречаются в Закавказье. Кроме упомянутого уже *O. Curtisii* следует отметить еще *O. aureum* Fr., распространенный почти по всему Советскому Союзу, в Западной Европе и, возможно, в Северной и Центральной Америке. В Закавказье гриб растет нередко совместно с базидальной стадией *Botryobasidium aureum* Parm., которая отмечена еще только в Закарпатье. Если учесть, что возникновение несовершенной стадии, т. е. *Oidium aureum*, было возможно только после происхождения совершенной стадии гриба (т. е. *Botryobasidium aureum*), то можно предпола-

гать, что происхождение *O. aureum* связано с Юго-Восточной (или Центральной) Европой. Местонахождения *Botryobasidium aureum* (Закавказье, Закарпатье) можно считать реликтовыми; возможно, что этот гриб имел когда-то раньше более широкое распространение, хотя и не исключена возможность, что конидиальная стадия гриба уже давно потеряла связь с «исходной стадией». Из 30 видов *Oidium* только у 4 отмечена связь с видами секции *Brevibasidium* (John Erikss.) Parm. рода *Botryobasidium* Donk. Виды этой секции, по всей вероятности, наиболее примитивные грибы порядка *Aphyllphorales* (я базидиальных грибов вообще). Совместное растение обеих стадий (базидиальной и конидиальной) — явление редкое даже в тех случаях, когда обе стадии самостоятельно встречаются часто. Возможно, что у некоторых видов *Oidium* связь с видами *Botryobasidium* еще будет обнаружена. В большинстве же случаев базидиальная и конидиальная стадии развиваются вполне самостоятельно; эволюция и дивергенция новых видов *Oidium* шла нередко тоже независимо от эволюции *Botryobasidium*. Об этом свидетельствует, кроме других данных, и заметно большее число видов *Oidium* (ок. 30), чем лучше изученных *Botryobasidium* (ок. 20).

Описания Закавказских *Oidium* и их местонахождения приводятся ниже. В таблицу для определения включен и один вид, найденный в другом районе Советского Союза, а также и один европейский вид, еще не обнаруженный в СССР.

Таблица для определения видов рода *Oidium*

1. Конидии $4.5-7 \times 6.5-10 \mu$; конидиеносцы $25-80 \mu$ дл. Колонии белые или охряные, реже буроватые
O. lanosum (Cooke) Linder (Великобритания, Италия)
 — Конидии $10-33 \times 9-20 \mu$; конидиеносцы обыкновенно более длинные. Колонии от белых до коричневых или ржавобурых 2
2. Колонии оранжево-рыжеватые или ржаво-оранжевые; конидии лимоновидные или широко-веретеновидные
 1. ***O. aureum*** Fr.
 — Колонии светлые или коричневые, но не оранжевые; конидии эллипсоидные, яйцевидные, шаровидные или грушевидные 3
3. Колонии белые, кремовые, охряные, серые или оливковые 4
 — Колонии коричневые или почти бурые 5
4. Конидиеносцы почти не разветвленные, у самой верхушки с короткими перпендикулярными (часто крестообразно расположенными) везикулами или короткими разветвлениями. Конидии только на самых верхних клетках конидиеносца
 3. ***O. candicans*** (Sacc.) Linder.

— Конидиеносцы у основания, а иногда и в середине с приподнимающимися разветвлениями; конидиеносцы с середины до верхушки с конидиями

2. *O. conspersum* (Fr.) Linder.

5. Большинство конидий шаровидные или эллипсоидные, $13.5-22.5 \times 10-16 \mu$; среди них наблюдаются неправильно бутылковидные, у основания усеченные споры $22-32.5 \times 11-15 \mu$

O. aureo-fulvum (Cooke et Ellis) Linder. (Алтай, Уссурийский край; Сев. Америка).

— Конидии все эллипсоидные, яйцевидные или шаровидные

6. Конидиеносцы дугообразные и часто анастомозирующие; везикулы боковые, реже верхушечные

4. *O. rubiginosum* (Fr.) Linder.

— Конидиеносцы прямые или приподнимающиеся, скрюченные, но не дугообразные, с редкими анастомозами, везикулы верхушечные и на верхних 3-х клетках конидиеносца

5. *O. Curtisii* (Berk.) Linder

1. *Oidium aureum* Fr. Syst. Myc. 3: 429 (1829); Linder in Lloydia 5: 185, t. 4 f. A (1942); Erikss. in Symb. Bot. Upsalienses 16 (1) 130, f. 41 (1958); Christ. in Dansk Bot. Ark. 19: 75 (1960). — *Monilia aurea* (Fr.) Sacc. in Atti Venet.-Trent. 2: 232 (1873); Lindau in Rabenh. Krypt.-Fl. I 8: 56 (1907) — *Alysidium fulvum* Pers. Myc. Eur. 1: 24 (1822) — *Oospora fulva* (Pers.) Sacc. et Vogl. in Sacc. Syll. Fung 4: 22 (1886).

Колонии вначале низко-подушковидные, несколько мм в диам., затем сливающиеся и до 5—10 см вел., тонкие (0,05—0,2 мм). под лупой низко-бархатистые, около краев кремовые или беловатые, в середине оранжево-рыжеватые, яично-желтые, рыжеватые или ржаво-оранжевые. Край мелкомухнистый или паутинистый.

Базальные гифы рыхло перепутанные, тонкостенные, разветвляются под прямыми углами, кое-где анастомозирующие, с перегородками без пряжек, бесцветные, 5—8 μ в диам. Конидиеносцы стоящие или приподнимающиеся, (40)—50—150—(200) μ дл., 6—9 μ в диам., тонкостенные, с перегородками, мало разветвленные, со вздутой желтоватой конечной клеткой; последняя с 1—3—(4) конидиеносными зубцами $1,5-2 \times 1,5-2,5 \mu$ вел. Конидии одиночные или чаще цепочками (по 2—8), лимоновидные или широко-веретенновидные, с крупным сосочком в обоих концах (или в одном), желтоватые или желтые, (18)—20—25 \times (9)—10—13—(14) μ , иногда анастомозирующие между собой, изредка цепочка конидий разветвленная.

Совершенная стадия: *Botryobasidium aureum* Parm.

На очень гнилых валежных стволах и пнях лиственных пород

(*Acer velutinum*, *Alnus barbata*, *A. incana*, *Betula Ermanii*, *Carpinus caucasica*, *Castanea sativa*, *Fagus silvatica*, *F. orientalis*, *Platanus digitifolia*, *Quercus robur*, *Salix sachalinensis*, *Tilia cordata*), чаще всего — на древесине бука. Вне СССР найден на древесине многих лиственных пород, на стеблях *Rubus idaeus*, на гниющих плодовых телах трутовых грибов и на гниющих мхах.

Распростр. в СССР. Европ. ч.: Прибалт. (Эстонская ССР), Верх.-Днестр. (Закарпатская обл.); Восточ. Сиб.: Анг.-Саян.; Кавказ: Южно-Закавказ. (Армянская ССР), Тал.; Дальн. Восток: Камчатка. Встречается часто в лесах Закарпатской области и Закавказья.

Распростр в Кавказе. Груз. ССР: Ткибули, Хариствали, в буковом лесу, на валежном стволе *Fagus orientalis* (1100 м. н. у. м.), 18. X 1963 (ТАА 15099)¹; Ткибули, в буковом лесу, на пне *Fagus orientalis* (800 м. н. у. м.), 14. X 1963 (ТАА 16911); Хулойский р-н, Самсмело, в ельнике, на валежном стволе *Acer Trautvetteri* (1600 м. н. у. м.), 4. X 1963 (ТАА 16737). Арм. ССР: Ноемберянский р-н, Кохп, в грабово-дубовом лесу, на валежном стволе *Fagus orientalis* (1600 м. н. у. м.), 13. IX 1962 (ТАА 15352); там же, на валежном стволе *Carpinus caucasica*, 13. IX 1962 (ТАА 15380); Степанаванский р-н, Гюлагарак, в пойменном лесу, на пне *Fagus orientalis* (1500 м. н. у. м.), 23. IX 1962 (ТАА 15570); Иджеванский р-н, Геташен, в тиссовой роще на валежном стволе *Fagus orientalis* (1300 м. н. у. м.), 27. IX 1962 (ТАА 15123, 16268); там же, в буковом лесу на валежной ветке *Corylus avellana*, 26. IX 1962 (ТАА 15417); Иджеванский р-н, Верхний Ахдан, в буково-смешанном лесу на валежном стволе *Carpinus caucasica* (1400 м. н. у. м.), 17. IX 1962 (ТАА 16107); Кафанский р-н, Цав, в платановой роще, на высохшем стволе *Platanus digitifolia* (1300 м. н. у. м.), 2. X 1962 (ТАА 16312). Азерб. ССР: Лерикский р-н, 36 км по дороге от Ленкорана, в лесах железного дерева на пнях и валежных стволах *Acer velutinum* и *Alnus barbata* (400—600 м. н. у. м.), 12. X 1962 (ТАА 15809, 15860, 16438); Ленкоранский р-н, Гирканский заповедник, в лесу железного дерева на гнилом пне *Ragoia persica*, 15. X 1962 (ТАА 15091); Лерикский р-н, 20 км по дороге от Ленкорана, в лесу железного дерева на валежном стволе *Carpinus caucasica* (400 м. н. у. м.), 11. X 1962 (ТАА 15958).

2. *Oidium conspersum* (Fr.) Linder in *Lloydia* 5: 176, t. 1 f. C — D (1942); Erikss. in *Symb. Bot. Upsalienses* 16 (1): 131, f. 42 (1958); Christ. in *Dansk Bot. Ark.* 19 (2): 75, f. 54 A (1960). — *Sporotrichum conspersum* Fr. *Syst. Myc.* 3: 419 (1829) — *Rhinotrichum repens* Preuss in *Sturm Deutschl. Fl.* III 6: 43, t. 22 (1848); Lindau in *Rabenh. Krypt.-Fl.* I 8: 214, f. 2 (1907). — *Rhinocladium olivaceum* Bres. in *Fgi. Trident.* 2: 106, t. 217 f. 3 (1900); Lindau in *Rabenh. Krypt.-Fl.* I 8: 663 (1907).

Колонии распространяющиеся, от нескольких до 10 см в диам., войлочно-гипохноидные, рыхло прикрепленные, белые, сероватые, кремовые, яично-желтые, бледно-серовато-буроватые, кожано-желтые или бледнооливковые, у краев бледнее окрашенные, иногда край синеватый, 0.1—0.5 мм толщ.

Мицелий состоит из рыхло переплетенных ползущих тонко-

¹ Все материалы собраны и определены автором и сохраняются в гербарии Института зоологии и ботаники АН ЭССР (ТАА).

стенных разветвленных бесцветных гиф 6—10 μ в диам. Конидиеносцы рыхло расположенные, стоящие или восходящие, почти цилиндрические, у основания (реже и в середине) разветвленные под прямым углом (или с анастомозами), с перегородками, 100—300—(500) μ дл., 5—10 μ в диам., к верхушке несколько суживающиеся, с тупой или коническо-округленной верхушкой. Конидиеносные зубцы на верхних и средних клетках конидиеносца (т. е. почти на всех кроме самых низких), 1,5—5 μ дл. и 1,5—2 μ в диам., тупо-цилиндрические. Конидии бесцветные или желтоватые, обратно-яйцевидные или эллипсоидные, у основания с сосочком, почти тонкостенные, гладкие или едва точенные, 13—18—(20) \times 9—13—(15) μ .

Совершенная стадия: *Botryobasidium conspersum* John Erikss.

На гнилой древесине лиственных пород (*Alnus glutinosa*, *Betula Ermanii*, *Betula verrucosa*, *Fagus silvatica*, *Quercus mongolia*, *Tilia cordata*). Вне СССР найден на многих лиственных и хвойных породах (*Acer*, *Betula*, *Fraxinus*, *Malus*, *Ostrya carpinifolia*, *Populus*, *Quercus*; *Abies balsamea*, *Pinus*).

Распростр. в СССР. Европ. ч.: Прибалт. (Эст. ССР²), Верх.-Днестр. (Закарпатская обл.); Кавказ; Дальн. Восток: Уссур., Камч.

Распростр. в Кавказе. Груз. ССР: Ткибули, Хариствали, в пихтовом лесу на валежном стволе *Fagus orientalis* (1200 м н. у. м.), 18. X 1963 (ТАА 15233); Ткибули, в буковом лесу, на валежном стволе *Castanea sativa* (700 м н. у. м.), 19. X 1963 (ТАА 16367); Батуми, Ботанический сад, заповедный лес, на валежном стволе *Fagus orientalis*, 27. IX 1963 (ТАА 16978); Батумский р-н, Цискари, в буковом лесу на валежном стволе *Laurocerasus officinalis* (800 м н. у. м.), 14. X 1963 (ТАА 15608); Хуло, в ельнике на валежном стволе *Picea orientalis* (1200 м н. у. м.), 7. X 1963 (ТАА 16803).

3. *Oidium candicans* (Sacc.) Linder in *Lloydia* 5:187, t. 3 f. C (1942); Erikss. in *Svensk Bot. Tidskr.* 52:6, f. 4 a—c (1958); Christ. in *Dansk. Bot. Ark.* 19 (2):72, f. 51 a—c (1960). — *Monilia candicans* Sacc. in *Nuov. Giorn. Bot. Ital.* 8:195 (1876); Lindau in *Rabenhorst's Krypt.-Fl.* I 8:56 (1907). — *Physospora albida* Höhn. in *Ann. Myc.* 1:527 (1903); Lindau in *Rabenhorst's Krypt.-Fl.* I 8:232 (1907); I 9:737 (1910). — *Nematogonium album* Bainier in *Bull. Soc. Myc. Fr.* 21:227, t. 13 (1905).

Колонии вначале в виде маленьких подушечек 1—2 мм в диам., затем распростертые, до нескольких см в диам., войлочные или гипохноидно-мучнистые, белые, затем кремовые, желтоватые или охряно-желтые. Стерильный мицелий из немногочисленных тонкостенных гиф 6—10 μ в диам. Конидиеносцы стоящие или приподнимающиеся, простые или реже у основания с приподнимающимися разветвлениями, 150—450—(500) μ дл., у основания с утолщенными стенками и 7—10 μ в диам., выше — тонкостенные, у верхушки 5,5—8 μ в диам., с довольно

² Определение одного экз. проверено Й. Эрикссоном.

редкими перегородками, у самой верхушки с короткими перпендикулярными разветвлениями или везикулами; верхушечная и боковые везикулы $15-30 \times 9-11 \mu$ вел. со многими (3—12 и больше) небольшими сосочками. Конидии эллипсоидные, одно- или двухверхушечные, $(12)-14-18-(19) \times (8)-9-11.5-(12) \mu$, бесцветные или желтоватые.

Совершенная стадия: *Botryobasidium candicans* John. Erikss.

Найден на валежном стволе *Carpinus caucasica* и *Pterocarya pterocarpa*. Вне СССР найден на древесине лиственных пород (*Alnus*, *Carpinus* sp., *Fagus*, *Populus deltoides*, *Prunus serotina*?, *Quercus*, *Ulmus* и др.), как исключение — на древесине хвойных (*Abies pectinata*)

Распростр. в СССР. Кавказ. Арм. ССР: Кафанский р-н, Цав, в грабово-смешанном лесу (1400 м н. у. м.), 3. X 1962 (ТАА 16145). Азерб. ССР: Ленкоранский р-н, Гирканский заповедник, в лесу железного дерева, на валежной ветке *Pterocarya pterocarpa*, 15. X 1962 (ТАА 15089).

4. *Oidium rubiginosum* (Fr.) Linder in *Lloydia* 5:191, t. 2 f. C (1942). — *Sporotrichum rubiginosum* Fr. Syst. Myc. 3:417 (1829). — *Physospora rubiginosa* (Fr.) Fr. Summa Veg. Scand. 495 (1849). — *Rhinotrichum rubiginosum* (Fr.) Sumstine in *Mycologia* 3:47, t. 37 f. 1—2 (1911) — *Physospora elegans* Cavara in *Rev. Myc.* 11:182, t. 88 bis f. 4 (1889). — *Zygodemus serbica* Ranojevič in *Ann. Myc.* 8:397, f. 15 (1910)

Колонии несколько мм в диам., затем сливающиеся и несколько см в диам., красновато-бурые, буро-коричневые или ржаво-коричневые, распростерты, войлочные или гипохноидные. Гифы тонкостенные, разветвленные, почти бесцветные, 5—8—(10) μ в диам. Конидиеносцы 250—700 μ дл., 5—10—(11.5) μ в диам., под микроскопом грязно-буроватые, отчасти даже темнобурые, стоящие или приподнимающиеся, часто с отдаленными друг от друга перегородками, дугообразные и переплетенные, анастомозирующие. Везикулы плеврогенные (боковые) или реже верхушечные, обыкновенно на короткой ножке, косо широкобулавовидные яйцевидные, или вздутые, $13-35 \times 9-15 \mu$, с 3—8—(12) крупными сосочками; последние $1.5-3 \times 4-6 \mu$ вел., цилиндрические или реже тупо конические. Реже конидии и на верхних, невздутых клетках конидиеносца. Конидии от яйцевидных до эллипсидных, реже почти шаровидные, $(13)-14-16-(17.5) \times 10.5-14-(15) \mu$, буровато-желтые или ореховые, с тонко-точечной оболочкой.

На древесине *Malus Pallasiana* и *Populus* sp.

Распростр. в СССР Кавказ; Дальн. Восток: Уссур. (Приморский край, Лазовский р-н, о-в Петрова).

Распростр. в Кавказе. Арм. ССР: Иджеван, в пойменном лесу на валежном стволе *Populus* sp. (900 м н. у. м.), 28. IX 1962 (ТАА 16263).

5. *Oidium Curtisii* (Berk.) Linder in *Lloydia* 5:210, t. 7 f. E—F (1942) — *Aspergillus Curtisii* Berk. ap. Ravenel *Fungi*

Carolin. 4 n° 83 (1855) — *Rhizotrichum Curtisii* (Berk.) Berk. in Grevillea 3: 108 (1875); Sumstine in Mycologia 3: 48, t. 37 f. 6—11 (1911)

Колонии вначале несколько см в диам., затем сливающиеся, плотно-гипохноидные, под лупой мягко-бархатистые, сравнительно толстые (0.2—1 мм), темно-буровато-желтые, желто-коричневые, рыжеватые или коричневатые. Край более бледный, гипохноидный.

Базальные гифы немногочисленные, тонкостенные, бесцветные или желтоватые, разветвленные под прямым углом, 4—9 μ в диам. Конидиеносцы стоящие или приподнимающиеся, желтые или буроватые, у основания 7—11 μ , около верхушки 5—7 μ в диам., тонкостенные, у основания иногда с утолщенными стенками, с редкими перегородками, скрюченные, разветвленные (ветви приподнимающиеся), со вздутой спорносящей клеткой. Везикулы конечные, отчасти плеврогенные на верхних 3-х клетках конидиеносца, эллипсоидные или грушевидные, 12—30—(34) \times 6—14 μ , с (3)—5—12—(28) сосочками. Сосочки 1.5—2—(5) μ дл., 1.5—2 μ в диам., цилиндрические. Конидии небольшими цепочками или одиночно, почти шаровидные или шаровидные, реже яйцевидные и с сосочком, обыкновенно желтоватые или буроватые, с шероховатым эндоспорием, (10)—12—17—(20) \times 10—15—(17) μ .

Найден на пнях и валежных стволах лиственных пород (*Parrotia persica*, *Juglans regia*, *Platanus digitifolia*). Вне СССР найден на древесине многих, главным образом, лиственных пород, на гниющих плодовых телах трутовых грибов и пр.

Распростр. в СССР Кавказ. Арм. ССР: Кафанский р-н, Цав, платановая роща, на валежном стволе *Juglans regia* (1300 м н. у. м.), 2. X 1962 (ТАА 15442); там же, на валежном стволе *Platanus digitifolia*, 2. X 1962 (ТАА 16282, 16397). Азерб. ССР: Ленкоранский р-н, Гирканский заповедник, в лесу железного дерева, на пне *Parrotia persica*, 15. X 1962 (ТАА 16405).

ЛИТЕРАТУРА

- Бондарцев А. С., 1953. Трутовые грибы Европейской части СССР и Кавказа. М.—Л.
- Международный кодекс ботанической номенклатуры... М.—Л., 1959.
- Николаева Т. Л., 1961. Ежовиковые грибы. Флора споровых растений СССР 6 (2). М.—Л.
- Райтвильр А., 1964. Географическое распространение гетеробазидиальных грибов. Изв. АН Эст. ССР, сер. биол. 13 (2).
- Райтвильр А., 1968. Гетеробазидиальные грибы Закавказья. (В настоящем сборнике).
- Bisby, G. R. 1952. The Name *Oidium*. Transact. Brit. Mycol. Soc. 35.
- Boedijn, K. B. 1951. Some Mycological Notes. Sydowia 5.
- Donk, M. A. 1962. The Generic Names Proposed for Hymenomycetes — XII. Deuteromycetes. Taxon 11 (3).
- Linder, D. H. 1942. A Contribution Towards a Monograph of the Genus *Oidium* (Fungi Imperfecti). Lloydia 5 (3).
- Parmasto, E. 1965. Corticiaceae U.R.S.S. I. Eesti NSV Tead. Akad. Toimet., Biol. seer. 14 (2).

GENUS *OIDIUM* FR. (DEUTEROMYCETES) IN THE TRANSCAUCASIA

E. Parmasto

Summary

More than 30 species belong to the genus *Oidium* Fr. (1829) non Sacc. (1880), the four of which are found to be a conidial state of the species of *Botryobasidium* Donk sect. *Brevibasidium* (John Erikss.) Parm., evidently the most primitive group of the order *Aphylophorales*. The basidial and conidial state occur very seldom together, although both are widely distributed. The evolution of the *Oidium* species and the divergency of new species often do not depend on the *Botryobasidium* evolution. It is shown by a greater number of species in the first-mentioned genus compared with the better studied genus *Botryobasidium*, and also by different areas of different stages.

An example of the latter is *Botryobasidium aureum* Parm. which occurs in a limited area in the Transcaucasia often together with the conidial state of *Oidium aureum* Fr. The basidial state of the fungus in the given area is supposed to be of relict character.

The *Aphylophorales* flora in the Transcaucasia differs from that in Central Europe only in its special poverty. There are no species of the families *Polyporaceae* s. l. and *Hydnaceae* s. l. which do not occur in Europe. Only one endemic species not known in Europe out of the *Heterobasidiomycetes* group is identified here. *Oidium Curtisii* (Berk.) Linder, a species of subtropical and tropical distribution is the only exception among all the fungi discussed in the present paper which shows a small but considerable influence of the southern immigration on the development of the Transcaucasian subtropical fungal flora.

5 *Oidium* species out of the total number 6 found in the Soviet Union occur in the Transcaucasia: *O. aureum* Fr. (Georgia, Armenia, Azerbaijan), *O. conspersum* (Fr.) Linder (Georgia), *O. candicans* (Sacc.) Linder (Armenia, Azerbaijan). *O. rubiginosum* (Fr.) Linder (Armenia) and *O. Curtisii* (Armenia, Azerbaijan). The distribution in the Soviet Union and localities in the Transcaucasia are presented on all the above-mentioned species. The occurrence of *O. aureo-fulvum* (Cooke et Ellis) Linder in the Soviet Union (Altai and Ussuriland) is marked in the key to the species.

ГЕТЕРОБАЗИДИАЛЬНЫЕ ГРИБЫ ЗАКАВКАЗЬЯ

А. Г. Райтвийр

Настоящий список гетеробазидиальных грибов Закавказья основан на материалах, которые были собраны автором и Э. Пармасто осенью 1962 года в Армении и Ленкоране и Э. Пармасто в Колхиде осенью 1963 года. Всего найдено 30 видов — сравнительно небольшое количество, причем 21 вид является общим с Европейской частью Советского Союза и 27 видов общими с Европой. Это свидетельствует о том, что флора гетеробазидиальных грибов Закавказья близка к флоре гетеробазидиальных грибов Европы и по сути дела является обедненным вариантом последней (Райтвийр, 1964 б). Немногочисленны, но очевидны и южные связи микрофлоры Закавказья. Найдены тропический вид *Exidiopsis mucedinea* и представитель типичного тропического рода *Dacryopinax Parmastoënsis*. Очевидно влияние континентального климата Закавказья на гетеробазидиальные грибы. В анатомии многих видов, в частности *Dacryomyces deliquescens*, *D. Ellisii*, *D. minor*, *D. tortus* наблюдаются ксероморфные признаки — утолщенные стенки гиф, наличие дифференцированного кортикального слоя, который обыкновенно отсутствует у данных видов.

Обильно встречаются в Закавказье обыкновенные голарктические и бореотропические виды *Auricularia auricula*, *A. mesenterica*, *Calocera cornea*, *Exidia glandulosa*, *Sebacina epigaea* и *Tremella mesenterica*.

Все материалы сохраняются в гербарии Института зоологии и ботаники АН ЭССР (ТАА) При цитировании образцов сборки Э. Пармасто отмечены буквой (П) и сборки автора буквой (Р) перед номером образца. Сборы были проведены в Армянской ССР 3. IX — 3. X 1962, в Азербайджанской ССР 11. X — 15. X 1962 и в Грузинской ССР 1. X — 19. X 1963 г

Auriculariales

1. *Auricularia auricula* (Hook.) Underw. — Грузинская ССР, Батуми, Ботанический сад, на *Sambucus nigra*, П16982. Армян-

ская ССР Иджеванский р-н, Верхний Ахдан, П15633; Гегашен, на *Sambucus nigra*, P43090; Кафанский р-н, Цав, на *Sambucus nigra*, P43126; Кировакан, на *Sambucus nigra*, P43068; Ноемберянский р-н, Кохп, на *Carpinus orientalis*, P43001 и на *Quercus iberica*, P43005; Гогдах, на *Sambucus nigra*, P43024. Азербайджанская ССР, Лерикский р-н, 20 км от Ленкорана по дороге в Лерики, на гниющей древесине, П16422, P43136, P43140, на *Pterocarya pterocarpa*, P43167

2. *Auricularia mesenterica* Pers. — Грузинская ССР, Ткибули, Хариствали, на *Carpinus caucasica*, П16234; Хуло, Бахо, на лиственном дереве, П16645, Диокниси, на *Alnus barbata*, П16758. Армянская ССР, Степанаванский р-н, Гюлагарак, на *Carpinus caucasica*, П15543. Азербайджанская ССР, Лерикский р-н, 20 км от Ленкорана по дороге в Лерики, на *Ulmus scabra*, П15974.

3. *Helicogloea Lagerheimii* Pat. — Азербайджанская ССР Лерикский р-н, 20 км от Ленкорана по дороге в Лерики, на гниющей древесине, P43197

4. *Phleogena faginea* (Fr.) Link. — Азербайджанская ССР Лерикский р-н, 20 км от Ленкорана по дороге в Лерики, на *Parrotia persica*, П15838, P43147, на лиственных деревьях, П15968.

Tremellales

5. *Bourdotia petiolata* (Rogers) Wells. Армянская ССР, Иджеванский р-н, Гегашен, на *Fagus orientalis*, П15172, P43077; Кафанский р-н, Цав, на *Carpinus caucasica*, P43129 (опр.

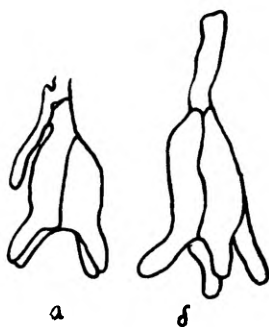


Рис. 1. Базидии *Bourdotia Galzinii* (а) и *B. petiolata* (б) по Уэллсу.

К. Уэллс П16314; Кировакан, на *Fagus orientalis*, П15118; Ноемберянский р-н Кохп, на лиственных деревьях, P43011 (опр. К. Уэллс).

В Европе встречается очень близкий к этому виду *Bourdotia Galzinii* (Bres.) Bres. et. Togg., который отмечен А. Пилатом

из Закарпатской области (Pilát, 1957). Два образца из Закавказья были определены К. Уэллсом как тропический вид *B. petiolata*, распространенный в Южной Америке и на Тихоокеанских островах. Уэллс отличает эти виды по строению базидии (рис. 1). Нужно только отметить, что самостоятельность и номенклатура этих видов пока сомнительны. Обервинклер (Oberwinkler 1963) приводит иллюстрацию по аутентному образцу из гербария Брездола. Базидии гриба на этой иллюстрации напоминают базидии *B. petiolata* sensu Wells. Все закавказские образцы принадлежат несомненно к одному и тому же виду.

6. *Ditangium cerasi* (Tul.) Cost. et Duf. Грузинская ССР, Хуло, Бахо, на *Picea orientalis*, П16038.

7 *Eichleriella spinulosa* (Berk. et Curt.) Burt. Армянская ССР, Кировакан, на *Tilia cordata*, П15151, на *Fagus orientalis*, П15183.

8. *Exidia glandulosa* Fr. Грузинская ССР, Чаква, Цискари, на *Laurocerasus officinalis*, П16967 Армянская ССР, Иджеванский р-н, Верхний Ахдан, на *Fagus orientalis*, П15639, Кировакан, на *Carpinus caucasica*, P43050, на *Tilia cordata*, П15175; Ноемберянский р-н, Кохп, на *Fagus orientalis*, PH3003; Степанаванский р-н, Гюлагарак, на *Carpinus caucasica*, П16252. Азербайджанская ССР Лерикский р-н, 20 км от Ленкорана по дороге в Лерики, на *Rubus sanguineus*, П15822, П15941; 36 км от Ленкорана по дороге в Лерики, на *Pterocarya pterocarpa*, P43166, P43191.



Рис. 2. Споры *Sebacina fusispora* 750 х.

9. *Sebacina fusispora* (Bourd. et Galz.) Raitv. s. n. (= *Tremella fusispora* Bourd. et Galz. Bull. Cof. Muc. Fr. 40. 262 (1924) = *Exidia rolleyi* Olive? Азербайджанская ССР, Лерикский р-н, 20 км от Ленкорана по дороге в Лерики, на сухой стебле *Phytolacca americana*, П15852 (опр. К. Уэллс). *E. rolleyi* был описан Оливом (Olive, 1958) с острова Тахити и найден также в США. По всей вероятности это название является поздним синонимом *Tremella fusispora* Bourd. et Galz.. Я имел возможность изучить

типовой образец *f. fusispora* Bourd. et Galz. и материал П15852 полностью совпадает с типовым образцом.

Систематическое положение этого вида неясное. Больше схожих признаков имеется с родом *Sebacina* s. str. Ниже приводится описание этого вида.

Плодовые тела сначала бугорчатые, затем сливающиеся и широко распростертые, 240—300 μ толщиной, бесцветные, мягкостуденистые. Имеется базальный слой, 20—30 μ толщиной, из гиф, переплетенных параллельно к субстрату. Из базального слоя вырастают вертикально фергильные гифы, которые несут базидии. Гифы без пружек. Над базидиями имеется слой 20—30 μ толщиной из многочисленных гифидий. Базидии почти шаровидные до эллипсоидных, четырехлеточные, 17,5—20 \times 13—16 μ . Стеригмы булавовидные, 20—40 μ длиной. Споры веретеновидные, нередко согнутые или уплощенные с одной стороны, с 2 масляными каплями, 13—18 \times 5—7 μ .

На сухих стеблях травянистых растений.

10. *Exidiopsis grisea* (Pers.) Bourd. et Maire. — Грузинская ССР, Ткибули, Хараствали, на *Fagus orientalis*, П15596 на *Abies Nordmanniana*, П16224; Хуло, Бахо, на *Abies Nordmanniana*, П16936 (опр. К. Уэллс).

11. *Exidiopsis mucedinea* (Pat.) Wells. — Армянская ССР, Кефанский р-н, Цав, на сухих ветках *Juglans regia* и *Rhamnus cathartica*, П15314, 16216, 16217 (опр. К. Уэллс). Азербайджанская ССР, Лерикский р-н, 20 км от Ленкорана по дороге в Лерики, на сухих ветках *Allizzia julibrissin* и *Mespilus germanica*, П15993 (опр. К. Уэллс), П15913.

12. *Protodontia piceicola* (Kühner) Martin. — Грузинская ССР, Хуло, Бахо, на *Picea orientalis*, П16010.

13. *Protodontia subgelatinosa* (Karts.) Pilat. — Азербайджанская ССР, Лерикский р-н, 20 км от Ленкорана по дороге в Лерики, П15855.

14. *Pseudohydnum gelatinisum* (Fr.) Karst. — Грузинская ССР, Ткибули, Хараствали, на *Abies Nordmanniana*, П15898.

15. *Sebacina epigaea* (Berk. et Br.) Bourd. et Galz. Армянская ССР, Кировакан, на подстилке Р43070. Грузинская ССР, Хуло, Самсмело, на гниющей коре *Picea orientalis*, П16710.

16. *Sebacina incrustans* (Fr.) Tul. — Грузинская ССР, Батуми, Ботанический Сад, на сухих веточках, подстилке и почве, П16091; Чаква, Тигери, на *Smilax excelsa*, П16078.

17. *Sebacina sublilacina* Martin. — Армянская ССР, Ноемберянский р-н, Гогдах, на гниющей древесине лиственного дерева, Р43018а (опр. К. Уэллс).

18. *Stypella minor* Möller. — Армянская ССР, Кафанский р-н, Цав, на гниющей древесине *Juglans regia*, Р43111 (опр. К. Уэллс)

19. *Tremella aurantia* Schw. — Армянская ССР, Кафанский

р-н, Цав, на сухой ветке лиственного дерева: совместно с *Stereum hirsutum* в грабово-смешанном лесу, 1300—1600 м. П16298.

20. *Tremella foliacea* Fr. — Грузинская ССР, Чаква, Цискари, на *Laurocerasus officinalis*, П160909.

21. *Tremella mesenterica*. Fr. — Грузинская ССР, Ткибули, Хариствали, на *Carpinus caucasica*, П15096, П16035; Нагерала, на *Carpinus caucasica*, П15261; Поты, на *Platanus* sp. П16960, на *Populus* sp. П16964. Армянская ССР Иджеванский р-н, Гетешан, на *Fagus orientalis*, Р43082; Иджеван, на *Carpinus caucasica*, Р43105; Кафанский р-н, Цав, Р43125; Кировакан, на *Carpini-*

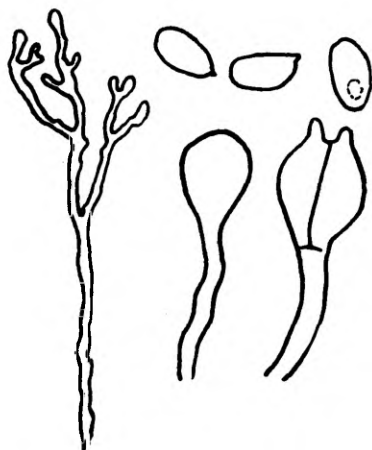


Рис. 3. Базидии, споры и дендрогонидия *Stypella minor* 750 х.

caucasica, Р43051; Ноемберянский р-н, Кохп, Р43067. Азербайджанская ССР, Лерикский р-н, 20 км от Ленкорана по дороге в Лерики, на *Quercus castaneifolius*, Р43204.

22. *Tremella frondosa* Fr. — Азербайджанская ССР, Лерикский р-н, 20 км от Ленкорана по дороге в Лерики, П16420.

Dacrymycetales

23. *Calocera cornea* (Fr.) Fr. — Грузинская ССР, Хуло, Бахо, на *Picea orientalis*, П16039. Армянская ССР. Иджеванский р-н, Геташен, на *Fagus orientalis*, П15611, Верхний Ахдан, на *Fagus orientalis*, П15629, на *Carpinus caucasica*, П15656; Кафанский р-н, Цав, на *Platanus digitiformis*, Р43108; Ноемберянский р-н, Кохп, Р43006. Азербайджанская ССР, Лерикский р-н, 20 км от Ленкорана по дороге в Лерики, на *Parrotia persica*, П15992, Р43141.

24. *Calocera viscosa* (Fr.) Fr. — Грузинская ССР Хуло, Самсмело, на *Picea orientalis*, П16715.

25. *Dacrymyces deliquescens* (Merat.) Duby. — Грузинская ССР Ткибули, Хараствали, на *Abies Nordmanniana*, П15291; Хуло, Бахо, на *Picea orientalis*, П16032, П16651. Армянская ССР, Верхний Ахдан, на *Pinus hamata*, П15614.

26. *Dacrymyces Ellisii* Coker. — Армянская ССР, Кировокан, на *Carpinus caucasica*, П15179, P43073. Азербайджанская ССР, Лерикский р-н, 20 км от Ленкорана по дороге в Лерики, на *Mespilus germanica*, P43156.

27. *Dacrymyces minor* Peck. — Армянская ССР Иджеван, P43047; Кировокан, на *Pyrus sp.* P43060, P43065. Азербайджанская ССР, Лерикский р-н 20 км от Ленкорана по дороге в Лерики, на *Quercus castaneifolius*, P43137, P43142, P43143, на *Parrotia persica*, П15994, 36 км от Ленкорана по дороге в Лерики, P43184.

В отличие от типичных представителей этого вида, закавказские образцы имели толстостенные гифы и хорошо развитый кортикальный слой из булавовидных толстостенных клеток.

28. *Dacrymyces tortus* Fr. (= *D. punctiformis* Neuh.) — Армянская ССР, Иджеванский р-н, Верхний Ахдан, на *Pinus hamata*, П15617.

29. *Dacryopinax Parmastoënsis* Raitv. — Грузинская ССР, Ткибули, на *Carpinus caucasica*, П15220. Азербайджанская ССР, Лерикский р-н, 20 км от Ленкорана по дороге в Лерки, на *Quercus castaneifolius*, П15298 (см. Райтвийр, 1964 а).

30. *Femsjonia luteo-alba* Fr. Азербайджанская ССР, Лерикский р-н, 20 км от Ленкорана по дороге в Лерики, на лиственных деревьях, P43160.

ЛИТЕРАТУРА

- Райтвийр А., 1964 а. Новые виды и род грибов *Discomycetes* и *Heterobasidiomycetae*. Eesti NSV TA Toimetised, biol. seer., 13: 28—32.
- Райтвийр А., 1964 б. Географическое распространение гетеробазидиальных грибов. Eesti NSV TA Toimetised, biol. seer., 13: 106—122.
- Oberwinkler, F 1963. Niedere Basidiomycetana aus Südbayern III. Die Gattung *Sobacina* Tul. s. l. Ber. Bayer. Bot. Gesellschaft 36: 41—55.
- Olive, L. S. 1958. The Lower Basidiomycetes of Tahiti. Bull. Torrey Bot. Club 95: 5—27, 89—110.
- Pilat, A. 1957. Übersicht der europäischen Auriculariales und Tremellales unter besonderer Berücksichtigung der tschechoslowakischen Arten. Acta Mus. Nat. Prag. 13B (4): 115—277.

THE *HETEROBASIDIOMYCETAE* FROM THE TRANSCAUCASIA

A. Raitviir

Summary

30 species of the *Heterobasidiomycetae* from the Transcaucasia are listed in this report. The heterobasidiomycetous flora of the Transcaucasia resembles closely the European one, but the latter is far more rich. There are, however, some representatives of tropical fungi in the Transcaucasia too: *Exidiopsis mucedinea*, *Dacryopinax parmastoensis*.

The continental climate of the Transcaucasia affects on the anatomy of certain species. *Dacrymyces deliquescens*, *D. Ellisii*, *D. minor* and *D. tortus* show some xeromorphic features: the thickened walls of hyphae and comparatively well-developed cortex from the thick-walled tips of hyphae.

РОД PELTIGERA В ЭСТОНИИ

Х. Х. Трасс

1. Введение

Систематикой видов рода *Peltigera* (*Peltigeraceae*) занимались многие лишенологи, в результате чего в литературе появился ряд региональных монографических обработок этого рода и более мелких заметок. Несмотря на то, что на первый взгляд систематика видов *Peltigera* не особенно сложна, ввиду того, что основными признаками при разграничении таксонов служат хорошо заметные морфологические признаки, более углубленное их изучение убеждает в обратном. В трудах разных исследователей систематическое положение видов и внутривидовых единиц трактуется весьма различно. Обусловлено это главным образом полиморфностью многих видов и тем, что не выяснена таксономическая значимость отдельных признаков. Это обстоятельство заставило нас специально заняться систематикой этого рода, первым результатом чего и является настоящая статья. Материалом для составления ее служили гербарные образцы видов *Peltigera*, которые хранятся в лишенологическом гербарии кафедры систематики растений и геоботаники Тартуского государственного университета (ТУ*, 525 экземпляров), в гербарии Института зоологии и ботаники АН ЭССР (ТАА, 138 экз.) и в гербарии Ботанического института Хельсинкского университета Финляндии (Н, 47 экз.).

Данные о количестве видов в этом роде у различных авторов — разные. Так, Цальбрукнер приводит в III (1925) части своего «*Catalogus lichenum universalis*» 29 видов, в VIII (1932) части той же работы — 56 видов. Дьельник описал множество новых видов этого рода и в своей «*Clavis et enumeratio specierum generis Peltigerae*» (Gyelnik, 1932) приводит 70 видов, из них 38 описанных им самим. В последнее время Маттик (Mattick, 1954) приводит для этого рода 84 вида, а Окснер (1956) — 70.

* Сокращения названий учреждений по J. Lanjouw, F. A. Stafleu, *The herbaria of the World*. Fifth edition, 1964. Utrecht.

Эти цифры, как нам кажется, преувеличены, так как целый ряд очень поверхностно описанных видов Дъельника в действительности является внутривидовыми таксонами или просто синонимами уже известных видов. В противовес Дъельнику, который выделял чрезмерно мелкие виды, в систематике этого рода наблюдается и обратная тенденция — акцептировать только очень широкообъемные политипные виды. Томсон (Thomson, 1950) объединяет, например *P. canina* и *P. rufescens*, *P. aphthosa* и *P. leucophlebia*, *P. spuria* и *P. erumpens* и т. д. Мы придерживаемся «золотой середины» — признаем виды, характеризующиеся комплексом признаков, но при этом не отрицаем и видовой самостоятельности некоторых более «мелких» видов, обладающих четкими морфологическими признаками и обособленным ареалом.

Привести объективно сравнимые данные о количестве видов этого рода в разных странах затруднительно, ибо авторы придерживаются различной таксономии. Так, например, Грумманн (Grummann, 1963: 138—139) приводит для ГДР и ФРГ — 13 видов, Уотсон (Watson, 1953) для Англии — 10 видов, Томсон (Thomson, 1950), для США и Северной Мексики — 12 видов, Пельт (Poelt, 1963) приводит в определителе макролишайников Европы 13 видов, Кушан (Kušan, 1953) для Югославии — 18 видов, Рязянен (Räsänen, 1951) для Финляндии — 16 видов и Хагулинен (Hakulinen, 1963) для той же страны — 14 видов, Окснер (1956) для Украинской ССР — 15 видов и Томин (1937) для Европейской части СССР — 20 видов. На территории Эстонской ССР до сего времени найдено 15 видов этого рода.

Что касается внутривидовой систематики *Peltigera*, то мы придерживаемся деления бореальных видов на 2 секции на основе преобладающего гонидиального компонента, хотя и такое деление не совсем естественно (учитывается только один признак)

2. Ключ для определения видов

В приводимый ключ взяты не только уже найденные в пределах Эстонии таксоны, но и некоторые из тех, которые встречаются в соседних областях и странах (в Латвийской ССР, в Ленинградской области, в Финляндии и Швеции), и могут поэтому быть найдены и на нашей территории.

- 1 а. Слоевище разного оттенка коричневое или серое, в смоченном состоянии не зеленоватое; гонидиальный слой из сине-зеленых водорослей (Sect. *Emprostea* (Ach.) Vain.).
- 2 а. Слоевище с соредиями или изидиями.
- 3 а. Слоевище с соредиями, без изидиев.
- 4 а. Соредии расположены по краям лопастей, поверхность слоевища голая.

- 5 а. Жилки на нижней стороне узкие, ясные.
P. scutata (Dicks.) Duby
- 5 б. Жилки широкие, сливаются.
P. scutata var. *subscutata* (Gyeln.) Trass *
- 4 б. Соредии на поверхности слоевища.
- 6 а. Лопасты маленькие, приподнимающиеся, до 2 см в диаметре, с немногими соралами; обыкновенно с апотециями.
P. spuria var. *hazslinszkyi* (Gyeln.) Trass **
- 6 б. Слоевище до 5 см в диаметре, с многими соралами; обыкновенно стерильное.
P. erumpens (Tayl.) Lång
- 3 б. Слоевище с изидиями.
- 7 а. Слоевище небольшое (до 3 см в диаметре), с чешуевидными изидиями на поверхности.
P. lepidophora (Nyl. ex Vain.) Bitt.
- 7 б. Слоевище более крупное, изидии палочко- или чешуевидные, расположены по краям лопастей или трещин.
- 8 а. Слоевище более менее блестящее.
- 9 а. Жилки на нижней стороне неясные, широкие; слоевище толстое.
- 10 а. Апотеции округлые, плоские, слоевище плоское.
P. horizontalis var. *zopfii* (Gyeln.) Trass ***
- 10 б. Апотеции овальные, желобчатые, находятся в концах приподнимающихся лопастей.
P. polydactyla var. *microphylla* (Anders) Trass ****
- 9 б. Жилки узкие, светлые, ясные; слоевище тонкое.
- 11 а. Край поверхности слоевища войлочный.
P. membranacea var. *prolifera* (Thoms.) Trass *****
- 11 б. Вся поверхность слоевища блестящая, без войлочного покрова в краях.
P. degenii var. *nitens* (Anders) Trass *****
- 8 б. Слоевище матовое, но края лопастей нередко паутинисто-войлочное.
- 12 а. Слоевище коричневатое, с более или менее ясными коричневатыми жилками на нижней стороне.
P. rufescens var. *praetextata* (Flk.) Nyl.

* *Peltigera scutata* var. *subscutata* (Gyeln.) Trass comb. nov. Basinyum: *Peltigera subscutata* Gyeln. in Bot. Közl., 24: 122. 1927.

** *P. spuria* var. *hazslinszkyi* (Gyeln.) Trass comb. nov., Basinyum: *P. hazslinszkyi* Gyeln. in Österr. Bot. Zeitschr. 77, 3: 221. 1928.

*** *P. horizontalis* var. *zopfii* (Gyeln.) Trass comb. nov. Basinyum: *Peltigera zopfii* Gyeln. in Bot. Közl. 24: 122. 1927.

**** *P. polydactyla* var. *microphylla* (Anders) Trass comb. nov. Basinyum: *P. polydactyla* f. *microphylla* Anders in Lotos, 76: 320. 1928.

***** *P. membranacea* var. *prolifera* (Thoms.) Trass comb. nov. Basinyum: *P. membranacea* f. *prolifera* Thoms. in the Amer. Midland Nat., 44, 1: 65. 1950.

***** *P. degenii* var. *nitens* (Anders) Trass comb. nov. Basinyum: *P. canina* f. *nitens* Anders ap. Gyelnik in Bot. Közl., 24: 133. 1927.

- 12 б. Слоевище сероватое, жилки светлые.
P. canina var. *subcanina* (Gyeln.) Frey
- 2 б. Слоевище по крайней мере в краях голое, без изидиев и соредиев.
- 13 а. Слоевище блестящее.
- 14 а. Край поверхности войлочный, остальная часть блестящая; слоевище очень тонкое, жилки и ризоиды пушистые.
P. membranacea (Ach.) Nyl.
- 14 б. Слоевище по всей поверхности блестящее.
- 15 а. Жилки на нижней стороне ясные, узкие, светлые (как у *P. canina*), желобчатые апотечии на приподнимающихся лопастях (как у *P. polydactyla*).
P. degenii Gyeln.
- 15 б. Жилки широкие, в центральной части темные, в направлении краев становятся неясными, сливаются, или вообще не выделяются.
- 16 а. Низ губчато-войлочный (как у *P. malacea*), жилки сливаются и не выделяются.
P. polydactyloides Nyl.
- 16 б. Жилки широкие, не все же (особенно в центральном направлении) выделяются.
- 17 а. Апотечии овально-желобчатые, находятся в концах приподнимающихся лопастей; ризоиды одиночно.
P. polydactyla (Neck.) Hoffm.
- 17 б. Апотечии круглые, находятся на горизонтальных лопастях; ризоиды довольно длинные, в пучках.
P. horizontalis (Huds.) Baumg.
- 13 б. Слоевище матовое, не блестящее.
- 18 а. Слоевище с шагреневидными бугорками (лупа!).
- 19 а. Шагреневидные бугорки покрывают всю поверхность слоевища.
P. scabrosa Th. Fr.
- 19 б. Шагреневидные бугорки встречаются только в периферийных частях лопастей, остальная часть слоевища гладкая.
- 20 а. Шагреневидные бугорки встречаются только очень узкой каймой в краях ювенильных лопастей, остальная часть лопастей войлочная.
P. scabrosa var. *occidentalis* Dahl.
- 20 б[!]. Край из шагреневидных бугорков шириной 1—2 см, остальная часть гладкая.
P. malacea var. *scabrioides* Grass (p. 109)
- 20 в. Шагреневидные бугорки по краям лопастей, остальная часть слоевища блестящая.
P. horizontalis f. *scabrida* Oxn.

- 18 б. Слоевище голое, часто тонко-войлочное.
- 21 а. Слоевищные лопасти приподнимающиеся, несут вертикально стоящие апотеции.
P. spuria (Ach.) DC.
- 21 б. Слоевище более или менее плоское.
- 22 а. Жилки на нижней стороне широкие, неясные; слоевище толстое.
P. malacea (Ach.) Funck
- 22 б. Жилки ясные, светлые или коричневые.
- 23 а. Слоевище довольно толстое, ломкое, серовато-коричневатое; низ с коричневатыми жилками и ризоидами.
- 24 а. Слоевище без налета.
P. rufescens (Weis) Humb.
- 24 б. Слоевище с синевато-белым налетом.
P. rufescens var. *incusa* (Flot.) Koerb.
- 23 б. Слоевище довольно тонкое, эластичное, беловато- или коричневато-серое; низ с светлыми жилками и ризоидами.
- 25 а. Ризоиды одиночно, не сливаются.
P. canina (L.) Willd.
- 25 б. Ризоиды сливаются в пучки.
P. canina var. *suomiensis* (Gyeln.) Räs.
- 1 б. Слоевище в разных оттенках зеленоватое, особенно в смоченном состоянии; гонидии из зеленых водорослей (Sect. *Phlebia* Wallr.).
- 26 а. Слоевище крупное, с цефалодиями.
- 27 а. Цефалодии встречаются только на верхней стороне слоевища.
- 28 а. Низ с бледно-коричневыми жилками.
P. leucophlebia (Nyl.) Gyeln.
- 28 б. Низ губчато-войлочный без жилок или они едва заметные.
P. aphthosa (L.) Willd.
- 27 б. Цефалодии встречаются как на верхней, так и на нижней стороне слоевища.
P. aphthosa var. *timkoi* (Gyeln.) Trass *
- 26 б. Слоевище маленькое; цефалодии встречаются только на нижней стороне на темных жилках.
P. venosa (L.) Baumg.

3. Систематический обзор видов

В систематическом обзоре приводятся все найденные до сего времени виды и внутривидовые таксоны рода *Peltigera* в Эстон-

* *P. aphthosa* var. *timkoi* (Gyeln.) Trass comb. nov. *Basinymum: Peltigera timkoi* Gyeln. in *Magyar Bot. Lap.* 24 : 79. 1926.

ской ССР. Мы не приводим для видов перечней всех местонахождений, так как это заняло бы очень много места.

Принятые сокращения:

1. Фитогеографические районы Эстонии по Т. Липпмаа (Lippmaa, 1935):

Emos, *Estonia maritima occidentalis* — западная часть приморской Эстонии;

Emor, *Estonia maritima orientalis* — восточная часть приморской Эстонии;

Emb, *Estonia maritima borealis* — северная часть приморской Эстонии;

Ecl, *Estonia clivosa* — приглинтовая (северная) Эстония;

Einf, *Estonia inferior* — северо-западная Эстония;

Esup, *Estonia superior* — северная возвышенная Эстония;

Alt, *Alutagia* — северо-восточная Эстония;

Emed, *Estonia media* — центральная Эстония;

Eor, *Estonia orientalis* — юго-восточная и восточная Эстония.

2. Коллекционеры лишайников:

Т. П. — Т. Пийн,

Т. С. — Т. Сийнмаа,

Х. Л. — Х. Липпмаа,

Х. Т. — Х. Трасс,

Х. Тг. — Х. Тинг,

Ю. М. — Ю. Мяги.

Ю. С. — Ю. Сейм,

Э. Х. — Э. Хэйрен.

Sect. *Phlebia* Wallr.

P. aphthosa (L.) Willd.

Встречается довольно часто во всех частях территории (более 40 местонахождений) Растет на почве и мхах в различных типах лесов.

P. leucophlebia (Nyl.) Gyeln. [syn.: *P. aphthosa* (L.) Willd. var. *variolosa* (Massal.) Thoms., *P. variolosa* (Massal.) Koerb.]

Встречается реже, чем предыдущий вид, известен из 25 мест. Растет в Эстонии на супесчаных почвах в борových лесах, в верещатниках и т. д. Более сухолюбивый вид, чем *P. aphthosa* (Даль, Dahl, 1950: 66, указывает в отношении этих видов в Гренландии противоположное, *P. aphthosa* предпочитает там более открытые и сухие местообитания)

Систематически *P. aphthosa* и *P. leucophlebia* близкие, но все-таки хорошие самостоятельные виды. Даль (Dahl, op. cit.) нашел, что они отличаются и по характеру цефалодиев (у *P. aphthosa* они более ровные, у *P. leucophlebia* — полукруглые). За самостоятельность этих видов стоит и Ахти (Ahti, 1964: 22)

подчеркивая их экологические различия (*P. aphthosa* растет обыкновенно на сильно кислых субстратах, *P. leucophlebia* на более нейтральных)

***P. venosa* (L.) Baumg.**

Приводится в труде Бруттана (Bruttan, 1870:49), но для Латвии. В Эстонии был впервые найден Васмутом (Wasmuth, 1907:218) у Нымме (Emb); это местонахождение было единственным, которое было известно Рязянену. В последнее время этот вид был найден еще в следующих двух местах: 1) Еог, Выру, 3 км от города в направлении Вастселийна, на обрывистом склоне, обильно (Х. Т.); 2) Есур, Раквере, по краям канавы (Т. П.).

Sect. *Emprostea* (Ach.) Vain.

***P. canina* (L.) Willd.**

Широко распространенный вид (более 130 местонахождений). Растет на почве, на мхах, на мшистых камнях и пнях, на основаниях деревьев в лесах, на лугах.

Var. canina f. *subnitens* Harm. — Слоевище в центре несколько блестящее. 1) Емог, о-в Сааремаа, Ямая, на альваре (Х. Т.); 2) Емос, о-в Хийумаа, Тахкуна, в верещатнике (Х. Т.).

Var. subcanina (Gyeln.) Frey (syn.: *P. subcanina* Gyeln.) — Края и места излома слоевища с изидиями. Не редко. Растет в более влажных лесах (особенно широколиственных) на мшистых основаниях деревьев.

Как показал Томсон (Thomson, 1948, 1950), образование изидиев у *P. canina* (и у *P. rufescens*) происходит как регенерационный процесс у поврежденных экземплярах. Поэтому *P. subcanina* Gyeln. и *P. praetextata* (т. е. *P. rufescens* с изидиями) нельзя считать самостоятельными видами. С этим необходимо согласиться. В природе часто можно наблюдать, как у типичных *P. canina* и *P. rufescens* появляются в слоевищных трещинах изидиозные выросты. К тому же лихенологи никогда не находили молодых *P. subcanina* или *P. praetextata*; изидии появляются на более старых экземплярах *P. canina* и *P. rufescens*. Это, конечно, не говорит против изидиев как видового признака вообще; в некоторых родах этот признак действительно важен и достаточен для выделения нового вида. Но в то же время изидиеобразованию необходимо обратить больше внимания с точки зрения биологического механизма этого процесса.

Var. subcanina f. *nitidula* Trass f. n. *Margo thalli latitudine 1—2 cm tomentosus, cui pars glabra eadem latitudine et media pars nitida sequuntur. Estonia maritima occidentalis, ins. Saaremaa (Osilia), Kaarma, in prato sicco ad muscum. 16. VII 1962. Leg. Ü. Mägi.*

Эта новая форма отличается от var *subcanina* блестящим центром слоевища. Емос, о-в Сааремаа, Каарма на сухом лугу. 16. VII 1962 (Ю. М.).

Var. *suomensis* (Gyeln.) Räs. — Низ с длинными собранными в пучки ризоидами. Растет в более влажных местообитаниях. Емед, Тяхтвере, среднеувлажненный луг, на кочке (Х. Т.).

***P. degenii* Gyeln.**

Var. *degenii* — одно местонахождение: Alt, Эреда-Пуру, на мшистом камне (Т. П., Х. Т.).

Var. *nitens* (Anders) Trass [syn.: *P. canina* f. *nitens* Anders, *P. nitens* (Anders) Gyeln., *P. degenii* f. *nitens* (Anders) Oxn.]. — Слоевище по краям и трещинам с серовато-коричневыми отчасти палочко-, отчасти чешуевидными изидиями. Поверхность слоевища блестящая, без войлочного покрова, низ с узкими, ясными, но светлыми жилками. 1) Еог, Меэкси, на мшистом основании ольхи клейкой в топяном лесу (Х. Т.); 2) Еог, в парке Сангасте, на покрытом мхами основании *Juglans mandschurica* (Т. П., Х. Т.).

P. degenii является довольно хорошим видом. Четкими различительными признаками являются — блестящая, обыкновенно сероватая поверхность, резкие, светлые хорошо заметные (формы *P. canina*) жилки на нижней стороне.

***P. erumpens* (Tayl.) Lång** [syn.: *P. spuria* var. *erumpens* (Tayl.) Harm., *P. canina* var. *spuria* f. *sorediata* Schaer].

Встречается довольно часто (31 местонахождение), особенно в юго-восточной Эстонии. Растет в сухих местообитаниях, в местах с открытой растительностью на почве.

Вокруг этого вида то и дело возникают дискуссии (см. Scholander, 1933, Thomson, 1950, Штукенберг, 1950 и др.) Мы склонны думать, что *P. erumpens* является самостоятельным видом; другой, ему близкий таксон — *P. hazslinszkyi* же более правильно считать разновидностью *P. spuria*.

***P. horizontalis* (Huds.) Baumg.**

Впервые был в Эстонии найден Васмутом у Таллина (Нымме, Вескимяги). Рязянен (Räsänen, 1931 : 156) прибавил одно местонахождение с острова Сааремаа (Кихелконна). К 1957 году нам было известно 8 местонахождений (Трасс, 1957 : 198—199). После этого прибавилось еще ряд мест, так что сейчас этот бореальный лишайник известен в Эстонии из 21 местонахождения. Растет в лесах на мшистых камнях и на основаниях деревьев.

Var. *horizontalis* f. *rubescens* Trass f. n. Thallus magnilobatus, marginibus ascendentibus, margo subtus ambitus tenuis ferrugineus. Estonia orientalis, Taevaskoja, in pineto cladinoso ad saxum muscosum. 9. VI 1963. H. Trass.

Эта новая форма имеет по краям нижней стороны узкую

ржавокоричневую кайму. Еог, Таэваскоя, в лишайниковом бору на мшистом камне. 9. VI 1963. X. Т.

P. lepidophora (Nyl. ex Vain.) Bitt.

Этот кальцифильный бореальный вид долго считался в Эстонии очень редким. Впервые был обнаружен Савичем (1909 : 162) у Утрия (Emb-Ecl). В 1929 г. финский ботаник Линкола нашел этот вид с апотециями (впервые!) в северо-западной Эстонии у Хагери (Linkola, 1930, 1932). Это местонахождение было также единственным, известным Рязянену (Räsänen, 1931 : 156) Немного позже другой финский ботаник Хэйрен нашел этот вид на о-ве Сааремаа, у Сийксааре (Häyren, 1937 : 187). В последнее время прибавилось несколько новых местонахождений: 1) Емог, островок Сымери (X. Т.); 2) Емог, о-в Сааремаа, альвар Асва (X. Т.); 3) Емос, о-в Хийумаа, в трех местах — Кярдла, Тарасте и Луйдя, на альварах (X. Т.); 4) Емог, о-в Пакри (X. Т.); 5) Еог, Харимяги (X. Т.); 6) Еог, Выру (X. Т.). Растет преимущественно на альварах (на них, возможно, этот вид более широко распространен, чем по имеющимся сейчас данным) на маломощных рихковых почвах.

P. malacea (Ach.) Funck

Распространен в Эстонии более или менее равномерно (всего 29 местонахождений). Был отмечен всеми основными лишайниками, которые работали в Эстонии (Bruttan, 1870, Wasmuth, 1907, Мережковский, 1909, 1913, Räsänen, 1931). Растет в светлых лесах, на среднесырых лугах, в верещатниках на земле и на мхах.

Var. *scabrioides* Trass var. nov. Thallus crassus, magnus (longitudine ad 8 cm, latitudine 3—4 cm), lobatus; lobi in margine superne ambitu (latitudine 1—2 cm) verruculoso-scabridi, reliqua parte laevi etomentosi; thallus subtus malaceaeformis, sine venis, margine (latitudine 1—2 cm) roseolobrunnescens, media parte nigrescens. Estonia maritima borealis, Viimsi, ad saxum muscosum. 12. VI 1942. Leg. J. Seim.

Similis *P. scabrosae*, sed in varietati nova tantum margines lobi verruculoso-scabridi et lobi subtus sine venis sunt. Similis admodum *P. scabrosae* var. occidentali, cui tantum margines lorum juvenilium tenuissimo ambitu verruculosa-scabroso sunt.

Эта новая разновидность отличается от типовой присутствием шагреновидных бугорков по краям (1—2 см) лопастей. Остальная часть слоевища гладкая. Низ типично малацевидный — почти совсем без жилок, губчато-волокнистый, светло-коричневый, в направлении центра темнеет. Emb, полуостров Виймси, на мшистом камне (Ю. С.).

P. membranacea (Ach.) Nyl. [syn.: *Peltidea canina* var. *membranacea* Ach., *Peltigera canina* var. *membranacea* (Ach.) Duby, *P. canina* f. *membranacea* (Ach.) Zahlbr.].

Var. *membranacea* — Два местонахождения: 1) Емос, о-в

Абрука, на мшистом камне в широколиственном лесу (Х. Л., Х. Т.); 2) Еог, Таэваская, в смешанном лесу на мхах (Т. С., Х. Т.); 3) Еmb, Виймси (Ю. С., Х. Т.).

Var. *prolifera* (Thomson) Trass — Слоевище с мелкими изидиозными выростами (находятся на поверхности слоевища, по краям и трещинам) 1) Еsup, Эреда-Пур, на земле (Т. П., Х. Т.); 2) Еог, Таэваская, на земле в смешанном лесу (Х. Т.); 3) Еог, Меэкси, на основании осины в топяном лесу (Х. Т.); 4) Етос, о-в Сааремаа, Хаэска, на мшистом валуне (Т. С.)

Мы присоединяемся к взгляду американского лишенолога Томсона (Thomson, 1950 : 62), который считает этот вид хорошим и четким таксоном. Главными отличительными признаками этого вида по сравнению с *P. canina* являются: 1) характер поверхности слоевища — край войлочный (у наших образцов 5—15 мм, по Томсону может быть и более узким), остальные части слоевища гладкие, слабо блестящие; 2) толщина слоевища — слоевище тонкое, сердцевина 90—130 м (по Томсону 70—110 м), у *P. canina* более 300 м; характер нижней стороны — жилки резко выдающиеся, светло-коричневые (немного более темные, чем промежуточные части между жилками), покрыты пушистым покровом (у *P. canina* более гладкие), ризоиды 2—5 мм, с рыхлым покровом, кисточковидные, с длинными острыми кончиками.

P. polydactyla (Neck.) Hoffm. (*P. polydactylon* auct.).

Встречается часто во всех частях республики (более 70 местонахождений). Растет на почве на лугах, лесолугах, по окраинам канав, в лесах на основаниях деревьев, на мшистых камнях. Полиморфный вид, особенно изменчив цвет поверхности (от зеленовато-светлокоричневого до черновато-коричневого) и нижней стороны (беловатый, розоватый, светлокоричневый, темно-коричневый)

Var. *polydactyla* f. *collina* (Ach.) Nyl. — Слоевищные лопасти небольшие, края курчавые. Часто в более сухих местообитаниях, особенно в западной части республики.

Var. *polydactyla* f. *dolichorrhiza* Nyl. — Ризоиды длинные, простые. Етос, о-в Абрука, на мшистом камне (Х. Т.)

Var. *hymenina* (Ach.) Flot. — Слоевище тонкое. Приводится Брутаном (Bruttan, 1870 : 49), но без точного местонахождения.

Var. *microcarpa* (Ach.) Merat. — Лопасты короткие (до 2 см) и широкие, апотеции маленькие (до 3 мм в диаметре). Етос, о-в Сааремаа, Тагамыйса (Х. Тг.). Приводится Мережковским (1913а) для окрестностей Таллина.

Var. *microphylla* (Anders) Trass — Края и места излома слоевищных лопастей с палочко- или чешуевидными изидиями. Еsup, Пылула, в смешанном лесу на камне (Т. П., Х. Т.).

P. polydactyloides Nyl. [syn.: *P. polydactyla* var. *polydactyloides* (Nyl.) Degel.].

Два местонахождения: 1) Alt, Городенко, лесолуг, на земле (Т. П., Х. Т.); 2) Einf, Клоога на берегу ручейки Треппоя (Т. П. и Х. Тр., Х. Т.).

Мы не совсем убеждены в видовой самостоятельности этого таксона. У нашего материала хорошо выражен основной признак *P. polydactyloides* — низ в периферийных частях розовато-белый, губчато-войлочный, без жилок (или встречаются единичные едва заметные широкие жилки), в центральном направлении коричневатый. Слоевище более тонкое, чем у *P. polydactyla*, блестящее, совсем без войлочного покрова, цвет мышино-серый или синевато-серый (по Вондарцеву, 1954 — а4, и3). Возможно, что характер нижней стороны не постоянный признак (как указывают Degelius, 1939, Hillmann и Grummann, 1957). в таком случае более правильно этот таксон считать разновидностью *P. polydactyla*.

P. rufescens (Weis) Humb. [syn.: *P. canina* var. *rufescens* (Weis) Mudd].

Широко распространенный вид по всей территории (более 120 местонахождений). Растет в различных фитоценозах, но предпочитает сухие местообитания (на лугах, альварах, дюнах, в борových лесах)

Var. *rufescens* f. *palmata* (Del.) Frey — Слоевищные лопасти пальцеобразно рассеченные, немного поднимающиеся. Встречается рассеянно в различных частях республики (18 местонахождений).

Var. *rufescens* f. *obscura* Trass f. n. Thallus obscurus, fusconiger, longitudine loborum ad 4 cm, latitudine ad 3 cm, marginibus leviter ascendentibus. Estonia maritima occidentalis, ins. Saaremaa (Osilia), Harilaid, in arena littorali. 20. V 1961. H. Trass.

Эта новая форма с первого взгляда отличается от типовой своим очень темным (почти черным или коричневато-черным) цветом слоевища. Встречается на дюнах и песчаниках («псаммогенная экоформа»). 1) Emed, Йыгева (С. П.); 2) Емос, о-в Сааремаа, Харилайд (Х. Т.); 3) Emb, Саади (Х. Т.). В гербарии Хельсинкского университета (H) имеется один экземпляр *P. rufescens*, который Рязяненем определен как *P. esthonica*. Слоевище у этого лишайника почти черное, тонкое. Позднее Рязянен прибавил заметку — «saira» (больной).

Var. *incusa* (Flot.) Koerb. — Слоевище (по крайней мере в краях) покрыто синевато-серым налетом. Обыкновенная разновидность в более сухих местообитаниях, особенно в западных районах на альварах и сухих лугах (более 30 местонахождений).

Var. *praetextata* (Flk.) Nyl. [syn.: *P. praetextata* (Flk.) Vain., *P. canina* var. *rufescens* f. *innovans* (Koerb.) Thoms. —

Края и места излома слоевища с чешуе- или палочковидными изидиями. Встречается довольно часто в различных (в несколько более влажных и затененных) местонахождениях (26 местонахождений)

***P. scutata* (Dicks.) Duby.**

Редкий вид. Был впервые найден Руубелом в Хаберсти у Таллина (Räsänen, 1931:156) Затем был найден Ю. Сеймом также у Таллина, в Пирита и студенткой Т Сийнмаа на островах Сааремаа (лесолуг у Каллимяэ) и Абука. Растет на покрытых мхами камнями и на основаниях деревьев.

Var. *subscutata* (Gyeln.) Trass — Низ с широкими сливающимися жилками. Емос, о-в Сааремаа, Каллимяэ (Т С.).

У части материала с острова Абука соредии разрастают в зернистые изидии (var. *scutata* f. *isidiatosorediosa* Gyeln.). Доельник описал из *Peltigera scutata* s. l. целый ряд микровидов (*P. nylanderii*, *P. subscutata*, *P. mauritzii*, *P. sibirica*, *P. bouly de lesdainii*), часть из которых требуют для подтверждения их видовой самостоятельности тщательного изучения, часть являются несомненно внутривидовыми единицами *P. scutata*, а часть просто синонимами последнего.

***P. spuria* (Ach.) DC. [syn.: *P. canina* var. *spuria* (Ach.) Schaer., *P. pusilla* (E. Fr.) Koerb.]**

Довольно обычный вид по всей территории (более 30 местонахождений). Растет в сухих местообитаниях, на лугах, в светлых лесах, по окраинам канав, на почве и мхах.

Var. *haszlinzkyi* (Gyeln.) Trass [syn.: *P. haszlinzkyi* Gyeln., *P. spuria* f. *haszlinzkyi* (Gyeln.) H. Magn.]. — На поверхности слоевища сорали. Был найден Бруттаном [среди его *P. pusilla* (E. Fr.) Koerb., без точного местонахождения], затем Васмутом (Нымме у Таллина) и Рейнталом (Еог, Куренурме). Новые местонахождения: 1) Einf, Хагери (Э. Х.); 2) Емос, о-в Сааремаа, Вийдумяги, Тийриметса и Муратси (Х. Т.); 3) Einf, Кейла (Х. Т.); 4) Еог, Харимяги (Х. Т.)

Обыкновенной погрешностью в гербариях (особенно начинающихся лихенологов) является определение как *P. spuria* некоторых форм *P. rufescens* (в первую очередь f. *palmata* (Del.) Frey) с поднимающимися и рассеченными лопастями.

ЛИТЕРАТУРА

- Бондарцев 1954. Шкала цветов (пособие для биологов при научных и научно-прикладных исследованиях). М.—Л.
Мережковский К. С. 1909. К познанию лишайников окрестностей Ревеля. Казань.
Мережковский К. С. 1913. Дополнение к списку лишайников окрестностей Ревеля. Казань.
Окснер А. М. 1956. Флора лишайников Украины. Київ.

- Савич В. П. 1909. Из жизни лишайников юго-западной части Петербургской губ. и прилегающей части Эстляндской. Тр. Общ. естествоисп., отд. бот., 40, часть 4, 2.
- Томин М. П. 1937. Определитель кустистых и листоватых лишайников СССР. Минск.
- Трасс Х. Х. 1957. Распространение редких и интересных видов лишайнофлоры Эстонской ССР I (на эст. языке с резюме на русск. языке). Ежегодник общества ест. исп. при АН ЭССР, 50.
- Штукенберг Е. К. 1950. К изучению лишайников Куйбышевской и Пензенской областей и Мордовской АССР. Споровые растения, 5.
- Ahti T. 1964. Macrolichens and their zonal distribution in boreal and arctic Ontario, Canada. Ann. Bot. Fenn., 1.
- Bruttan A. 1870. Lichenen Est-, Liv- und Kurlands. Archiv f. d. Naturk. Liv-, Ehst- und Kurland, 2. Serie, Bd. VII. Dorpat (Tartu).
- Dahl E. 1950. Studies in the macrolichen flora of South West Greenland. Medd. Grönland, 150, 2.
- Degelius G. 1939. Die Flechten von Norra Skaftön. Uppsala Univ. Årsskrift, 11.
- Grumann V. 1963. Catalogus Lichenum Germaniae. Stuttgart.
- Gyelnik V. 1932. Clavis et enumeratio specierum generis Peltigerae. Rev. Bryol. et Lichén., N. S., T. V. Fasc. 2—3.
- Hillmann J. V. Grumann. 1957. Flechten. Kryptogamenflora der Mark Brandenburg und angrenzender Gebiete, Bd. VIII. Berlin-Nikolassee.
- Hakulinen R. 1963. Jäkäläkasvio. Porvoo, Helsinki.
- Häyren E. 1937. Strauch- und Blattflechten von der Insel Ösel und das einigen Nachbargebenden. Mem. Soc. F. Fl. Fennica, 12.
- Kušan F. 1953. Prodromus flore lišaja Jugoslavije. Jugoslavenska Akademija Znanosti i umjetnosti, Zagreb.
- Linkola K. 1930. Über die Halbhainwälder in Eesti. Acta Forest. Fenn., 36.
- Linkola K. 1932. Peltigera lepidophora (Nyl.) Vain. mit Apothecium gefunden. Mem. Soc. F. Fl. Fenn., 7 (1930—1931).
- Lippmaa T. 1935. Eesti geobotaanika põhihooni. Acta et Comm. Univ. Tart., A 28, 4.
- Mattick F. 1954. Lichenes. Flechten. In: Engler, Syllabus der Pflanzenfamilien, I. Borntraeger, Berlin-Nikolassee.
- Poelt J. 1962. Bestimmungsschlüssel der höheren Flechten von Europa. Mitteilungen d. Botanischen Staatssammlung München, 4.
- Räsänen V. 1931. Die Flechten Estlands I. Ann. Ac. Scien. Fenn., Ser. A., 34, nr. 4.
- Räsänen, V. 1951. Suomen jäkäläkasvio. Kuopion Luonnon Ystävien Yhdistyksen Julkaisuja. Sarja A. № 5.
- Scholander P. F. 1933. Notes on Peltigera erumpens (Tayl.) Vain. s. 1. Nyt. Mag. f. Naturv. 73. Oslo.
- Thomson J. W. 1948. Experiments upon the regeneration of certain species of Peltigera and their relationship to the taxonomy of the genus. Bull. Torrey Bot. Club, 75.
- Thomson J. W. 1950. The species of Peltigera of North America north of Mexico. Amer. Midland Natur., 44.
- Wasmuth P. 1907. Verzeichnis der Strauch- und Blattflechten der Umgegend Revals. Korrespondenzblatt des Naturforscher-Vereins zu Riga, 50.
- Watson W. 1953. Census Catalogue of British Lichens. Cambridge University Press.

GENUS *PELTIGERA* IN ESTONIA

H. Trass

Summary

15 species out from the genus *Peltigera* have been identified in the lichen-flora of the Estonian S.S.R. The numbers of known sites according to species are the following: *P. aphthosa* (L.) Willd. — 40, *P. leucophlebia* (Nyl.) Gyeln. — 25, *P. venosa* (L.) Baumg. — 3, *P. canina* (L.) Willd. — 130, *P. degenii* Gyeln. — 3, *P. erumpens* (Tayl.) Lång — 31, *P. horizontalis* (Huds.) Baumg. — 21, *P. lepidophora* (Nyl. ex Vain.) Bitt. — 9, *P. malacea* (Ach.) Funck — 29, *P. membranacea* (Ach.) Nyl. — 6, *P. polydactyla* (Neck.) Hoffm. — 70, *P. polydactyloides* Nyl. — 2, *P. rufescens* (Weis) Humb. — 120, *P. scutata* (Dicks.) Duby — 4, *P. spuria* (Ach.) DC. — 30.

The following new combinations and new taxons are described in the paper: *P. scutata* var. *subscutata* (Gyeln.) Trass comb. nov., *P. spuria* var. *haszlinzkyi* (Gyeln.) Trass comb. nov., *P. horizontalis* var. *zopfii* (Gyeln.) Trass comb. nov., *P. polydactyla* var. *microphylla* (Anders) Trass comb. nov., *P. aphthosa* var. *timkoi* (Gyeln.) Trass comb. nov., *P. canina* var. *subcanina* f. *nitidula* Trass f. n., *P. horizontalis* var. *horizontalis* f. *rubescens* Trass f. n., *P. malacea* var. *scabriosoides* Trass var. n., *P. rufescens* var. *rufescens* f. *obscura* Trass f. n.

О ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ ВЫСОТНОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ ЛИШАЙНИКОВ В ВЫСОКОГОРЬЯХ

Ю. Л. Мартин

Основой настоящей статьи является материал, собранный автором в 1962, 1963 и 1964 годах на Тянь-Шане, в Заилийском Алатау, в районе Талгарского массива и на Кавказе в районе вершины Гвандра и перевала Марух (Западный Кавказ), в ущельях Адыр-Су, Адыл-Су, Шхельда и Баксан (Центральный Кавказ). Нами собрано 128 видов и внутривидовых единиц лишайников из 25 родов и 12 семейств. Материал был обработан при кафедре систематики растений и геоботаники Тартуского государственного университета.

Изучение флоры и экологии альпийских лишайников связано с трудностями, которые вызваны своеобразием горного рельефа и климата. По-видимому, это является причиной малой изученности лишайниковой флоры альпийского пояса высокогорных районов. В отношении растительности гор особый интерес представляет явление распространения и последовательности растительно-климатических поясов. Что касается высотного распространения высших растений, то этот вопрос довольно основательно изучен. В отношении же низших растений, в том числе лишайников, имеется весьма малое количество исследований. В статьях ряда зарубежных авторов (Frey, 1947, Herge, 1950, Imshaug, 1958, Poelt, 1955, Shushan, 1963) имеются заметки о высотном распространении лишайников, но без более глубоких выводов. Изучению лишайников высокогорных областей Кавказа и Тянь-Шаня посвящены некоторые работы русских и советских авторов, где только мимоходом касаются вопроса высотного распространения лишайников.

Вполне естественно, что наш ограниченный материал не позволяет вывести окончательных экологических закономерностей распространения высокогорных лишайников. Часть из выводов требует проверки на более значительном материале из различных горных областей.

При экологическом анализе материала мы учитывали четыре фактора: абсолютную высоту местообитания, экспозицию, характер и крутизну субстрата. Для большей ясности данные

об экологических факторах были соединены в группы, а последние в классы. По всем названным факторам были получены следующие показатели: 1) количество видов в каждой группе и классе факторов, 2) коэффициент общности видового состава, 3) распространение видов по группам и классам факторов в двух районах исследования.

Так как разные склоны горных массив имеют различный характер поясности (Шифферс, 1960), мы пользовались средними процентными соотношениями количественных данных.

Экологический анализ проведен при помощи перфокарт. Использовались перфокарты с двухрядной краевой перфорацией. Для каждого вида заполнялась отдельная перфокарта. Метод перфокарт значительно облегчает трудоёмкую работу анализа корреляций между многими показателями, особенно при значительном материале и большом количестве анализируемых данных.

1. Взаимосвязь между распространением лишайников и абсолютной высотой местообитания

Для анализа высотного распространения видов лишайников мы выделили 17 групп высот. Объем группы 200 метров. Они

Т а б л и ц а I

Класс высоты	Объём класса	Границы класса (в м над ур. м)	Группа высоты	Объём группы	Границы группы (в м над ур. м)
1	200	1400—1600			
2	“	1600—1800			
3	“	1800—2000			
4	“	2000—2200			
5	“	2200—2400			
6	“	2400—2600	1.	1200	1800—3000
7	“	2600—2800			
8	“	2800—3000			
9	“	3000—3200			
10	“	3200—3400			
11	“	3400—3600	2.	800	3000—3800
12	“	3600—3800			
13	“	3800—4000			
14	“	4000—4200			
15	“	4200—4400	3.	800	3800—4600
16	“	4400—4600			
17	“	4600—4800	4.	200	4600—4800

были соединены в четыре класса высот, из которых первый охватывает группы от третьей до восьмой, следующие два содержат по четыре группы, а последний только одну. Первые две группы не включены в анализ потому, что в них доминируют лесные виды лишайников.

Кривые вертикального распространения видов (рис. 1). составленные на основе анализа, имеют сходный характер. В обоих

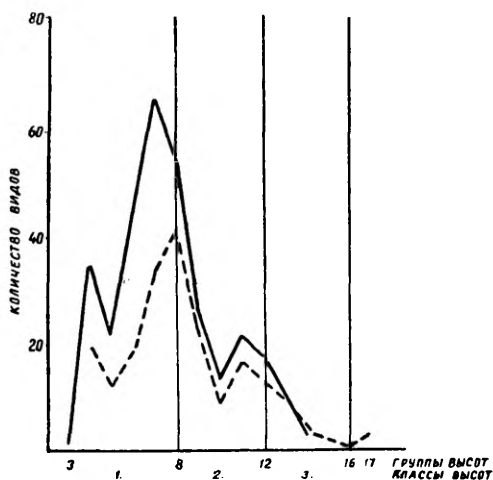


Рис. 1. Распределение видов по классам и группам высот.

районах с прибавлением абсолютной высоты растет и количество видов. На Кавказе максимальное количество видов встречается на высоте 2600—2800 м над ур. моря, а в Заилийском Алатау — на высоте 2800—3000 м над ур. моря. Далее, с увеличением высоты, количество видов постепенно уменьшается. Диаграмма составленная нами по данным Х. Аймшо (Imshaug, 1958) для макролишайников Северо-Американских гор, имеет большое сходство с нашими графиками (рис. 2).

Уровень максимального количества видов расположен в пределах первого класса высоты. Это собственно альпийский по Шрётеру (Schroeter, 1926) и нижний альпийский у Б. Н. Городкова (Городков, 1938). 54,9% из найденных видов встречались только в этом классе высоты. Среди них доминирующими являются листовые и кустистые. Основываясь на том, что в выше-расположенных классах значение названных групп лишайников

уменьшается, мы выделили полосу *Cetraria-Cladonia-Peltigera*, которая охватывает промежуток 1800—2800 м над ур. моря в Кавказских горах и 2000—3000 м над ур. моря в Заилийском Алатау. При этом в нижней части этой полосы доминируют группировки с *Cladonia* и *Peltigera*, а в верхней группировке с *Cetraria*.

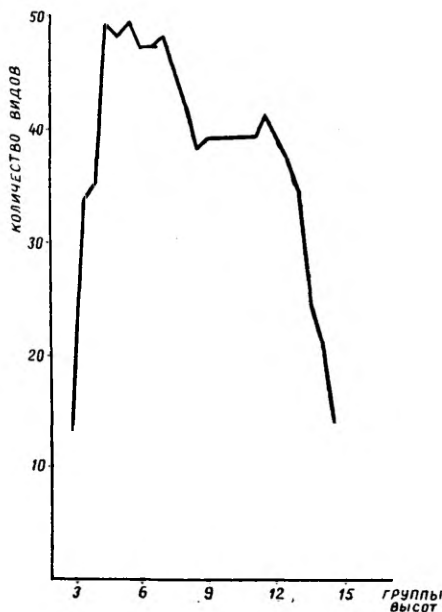


Рис. 2. Распределение макролишайников по высоте в Северо-Американских горах (Imshaug, 1956).

Из наиболее распространенных видов в этой полосе можно привести *Cetraria islandica*, *C. normoerica*, *Peltigera aphthosa*, *P. canina*, *P. malacea*, *Solorina crocea*. Наибольшим количеством видов (21) представлен род *Cladonia*.

Второй класс высоты имеет меньше видов (снеговой пояс у Шрётера, — Schroeter, 1926).

Характерными для этого класса являются следующие виды: *Acarospora veronensis*, *Lecanora atra*, *L. alpina*, *Lecidea leucorhaea*, *Physcia muscigena*. Встречающиеся в этом классе виды в большей части относятся к корковым лишайникам. На этой основе мы выделили вторую альпийских лишайников и назвали ее по доминирующим группировкам полосой *Lecanora-*

Lecidea. Она расположена в Кавказских горах на высоте 2800—3600 м над ур. моря, а в Заилийском Алатау на высоте 3000—3800 м над ур. моря.

Для третьего класса высоты характерных видов мало. Здесь в основном доминируют виды из рода *Umbilicaria*, характерные

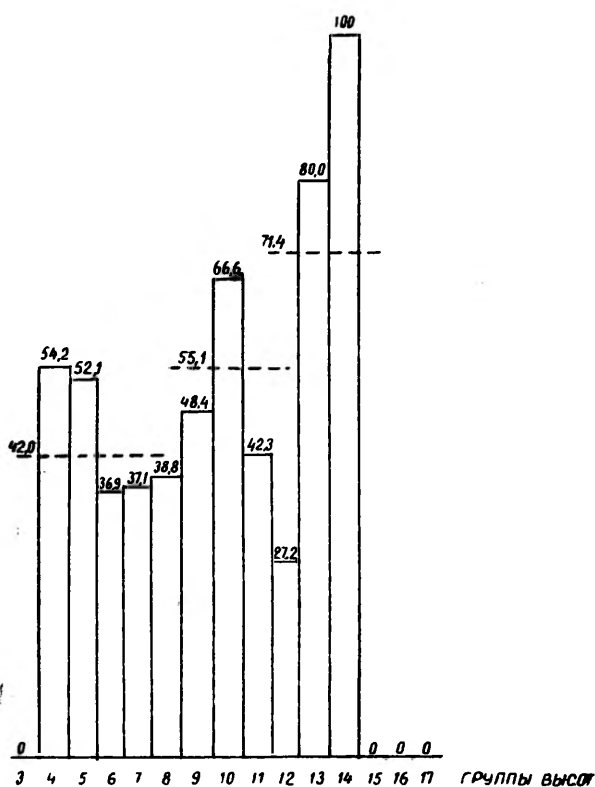


Рис. 3. Коэффициенты общности при распределении видов по классам и группам высоты.

и для четвертого класса высоты. Таким образом третий и четвертый классы образуют верхнюю полосу распространения лишайников. Эта полоса расположена по классификации Шрётера (Schroeter, 1926) в снеговом поясе, а именно в подразделении распространения криптогамных растений. По градации альпийской растительности Городкова (1938) эта полоса охватывает верхнюю часть верхнего альпийского пояса и проникает в пояс вечных снегов.

Нам не удалось установить максимальной высоты распространения лишайников, потому что в посещенных районах абсо-

лютная высота, доступная исследованию, ограничивалась лишь 4780 метрами.*

В полосе *Umbilicaria* мы выделили два подразделения по составу видов в группировках лишайников: а) *Umbilicaria* — многовидовая в промежутке высот 3600—3900 м над ур. моря в Кавказских горах и 3800—4600 м над ур. моря в Заилийском Алатау; б) *Umbilicaria decussata* — *U. rugifera* на высоте 4600—4800 м над ур. моря.

Самыми распространенными видами в этой полосе являлись *Umbilicaria decussata*, *U. rugifera*, *U. cylindrica*, *U. hirsuta*, *U. vellea*, *Placodium melanophthalmus*.

В итоге сравнения высоты выделенных полос в районах исследования можно сказать, что в Заилийском Алатау они расположены на 200 метров выше, чем на Кавказе. Этот факт подтверждает, что лишайники подчиняются тем же закономерностям высотного распространения, что и высшие растения.

При сравнении коэффициентов общности (рис. 3) между классами высоты в районах исследования видно, что с увеличением абсолютной высоты количество общих видов тоже увеличивается. Большие высоты в горах связаны с крайне неблагоприятными условиями для роста и развития растений. К таким экстремным условиям жизни приспособлена малочисленная группа лишайников, одинаковая по качественному составу в различных высокогорных областях. Как показывают наши наблюдения, эти виды имеют широкую экологическую амплитуду и составляют 2,4% из общего количества изученных нами лишайников. Такими видами являются *Umbilicaria decussata*, *U. rugifera*, *Xanthoria elegans*.

2. Взаимосвязь между распространением лишайников и субстратом обитания

Местообитанием высокогорных лишайников являются главным образом различные горные породы. Для анализа мы сгруппировали магматические горные породы в четыре класса, исходя из степени кислотности (Заваридский, 1956). Кроме того, нами были выделены в отдельные классы метаморфические горные породы, почва, покрытые почвой скалы и растения. Ниже приводим шкалу классификации субстратов (таблица 2).

У лишайников отмечена некоторая приуроченность к условиям субстрата, физико-химические свойства которого играют ведущую роль при их распространении. Это обстоятельство на-

* Высшая точка наших исследований, вершина Копр в Заилийском Алатау, 4780 м над ур. моря.

Таблица 2

Класс	Индекс	Встречающиеся субстраты	Степень кислотности	Характер субстрата
1.	К	1. гранит 2. гранит-порфир 3. гранодиорит 4. аплит	кислые горные породы 75—65% SiO ₂	магматические горные породы
2.	Ср	кварц-порфирит	средние горные породы 65—52% SiO ₂	
3.	О	1. диабаз 2. диабаз-порфирит	основные горные породы 52—40% SiO ₂	
4.	Уо	перидодит	ультраосновные горные породы 40% SiO ₂	
5.	Ме	1. гнейсс 2. серицитовый сланец 3. хлористый сланец		метаморфические горные породы
6.	П	почва		
7.	Пс	покрытые почвой скалы		
8.	М	мох		растения

ходит применение в индикационной геоботанике, при аэровизуальной разведке почв и горных пород (Викторов, 1956, 1960, Gorham, 1947). Субстрат имеет большое значение в исходе конкуренции организмов, в данном случае лишайников. Климатические факторы, обуславливающие скорость выветривания, косвенно влияют на рост и обилие лишайников. Соответствующие наблюдения позволяют использовать лишайники в изучении климатических условий недавнего прошлого и датировать различные геологические, гляциологические и исторические события (Beschel, 1957, 1958, 1959, 1961 Follmann, 1961). Специфичность лишайников к субстрату подтверждают и наши наблюдения. 68,8% из изученных нами видов встречались только на одном из субстратов. Из стенопных видов, приуроченных к кислым

пространены более-менее равномерно. Для кислых горных пород коэффициент общности низкий, в соответствии с малым распространением этих пород в Заилийском Алатау.

Количественное распределение видов по типам субстратов в районах исследования в некоторой степени имеет общий характер (рис. 5) На Кавказе встречается максимальное количество

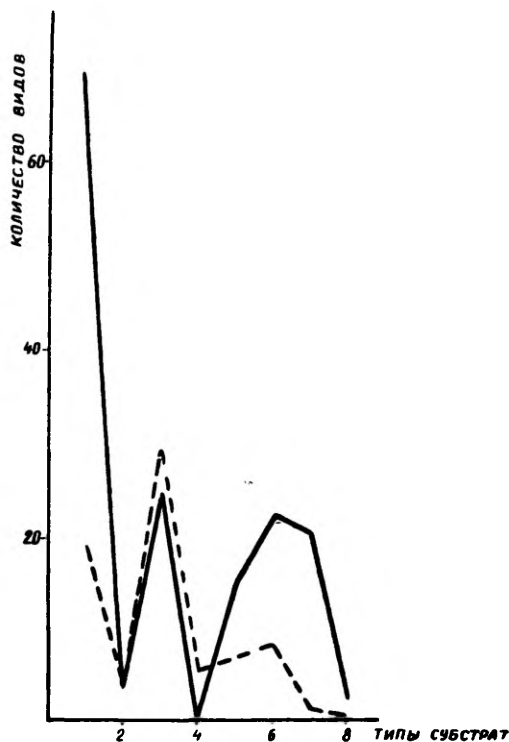


Рис. 5. Распределение видов по типам субстрат (сплошная линия — Кавказ, прерывистая линия — Тянь-Шань).

видов на кислых горных породах. В то же время в Заилийском Алатау максимальное количество видов встречается на основных горных породах. Аналогичный характер количественного распределения лишайников, сравнительно высокие коэффициенты общности для одинаково распространенных горных пород и малое количество эвритопных видов в отдаленных друг от друга горных областях еще раз подчеркивает высокую степень приуроченности лишайников к условиям субстрата.

3. Взаимосвязь между распространением лишайников и экспозицией местообитания

Для нахождения зависимости распространения лишайников от экспозиции были выделены 8 классов экспозиции. Объем класса 45°

Утверждение, что лишайники селятся в основном на северных сторонах субстрата (стволов, скал и др.) не всегда оправдывается. Замечено, что в горах чаще всего лишайники растут либо равномерно, либо на подветренной стороне. Это относится только к некрупным объектам. Горы и горные массивы в общем находятся в других условиях (Домбровская, 1963).

Количественный анализ лишайников показал, что 29,5% из всех исследованных нами видов встречается одновременно в двух экспозициях.

(*Acarospora subfuscescens* var. *sordida*, *Cetraria islandica*, *Cladonia chlorophaea*, *Physcia caesia*, *Rhizocarpon oederi*, *R. oportense*, *R. saanaense* и др.).

Другая группа состоит из лишайников, которые встречаются только в одной экспозиции. В ней 28 видов, 11,7% из которых западной экспозиции. Эти *Aspicilia caesiocinerea*, *Umbilicaria nylanderiana*, *Lecidea confluens*, *Parmelia saxatilis*, *Rhizocarpon lecanorinum*.

Видов, которые встречались бы только в экспозиции юг, восток и северо-восток, мы в районах исследований не отметили. Можно назвать очень небольшое количество видов, которые являются эвриэкспозиционными. К таким относятся *Umbilicaria decussata*, *U. cylindrica*.

Резкая разница между вычисленными коэффициентами обусловлена различиями в микроклиматических условиях, которые в свою очередь зависят от расположения отдельных участков внутри горной системы и дальности районов исследования друг от друга.

Экспозиционные условия имеют большое влияние на образование микросреды, ибо от них зависит интенсивность света, тепло и влага, необходимые для существования растений. В некоторой степени эти факторы могут замещать друг друга. Так можно объяснить относительное обилие видов на северных, северозападных и западных склонах, где условия влажности наиболее благоприятные для лишайников, что видимо компенсирует недостаток в освещении, особенно на более малых высотах. На предвершинных участках и вершинах условия влажности между отдельными склонами уравниваются, так как нет значительных препятствий ветрам, приносящим влагу. С уравниванием условий, зависящих от экспозиции на больших высотах, объясняется и резкое различие относительного количества видов между выше- и нижерасположенными участками горных массивов.

4. Взаимосвязь между распространением лишайников и крутизной субстрата

Под крутизной субстрата мы понимаем уклон конкретного участка валуна или скалы, на которой был найден лишайник. Крутизна субстрата нами разделена на десять классов (от 0° до 100°). Объем класса 10°

Крутизна субстрата тесно связана с такими экологическими факторами как свет, тепло и влажность. Свето- и теплолюбивые виды селятся на более пологих участках или же на освещенной стороне объектов.

В результате наших наблюдений были выявлены группы видов, приспособленных к той или иной крутизне субстрата. Самое большое количество лишайников встречалось при крутизне от 20° до 30°. При крутизне от 10° — 20° встречены только семь видов. Классы 1, 4, 7, 8, 9 и 10 не имеют вообще специфичных видов. Самое большое количество видов (28) встречается в двух классах крутизны. Число лишайников, обнаруженных одновременно в трех, четырех и в большем количестве классах постепенно уменьшается. Нами отмечены только два вида, которые были собраны при крутизне от 0° до 80° и один от 0° до 90°.

Крутизна субстрата является второстепенным экологическим фактором и должна учитываться только в комплексе с другими, более прямодействующими факторами. Однако, при крайних показателях крутизна субстрата может оказаться решающим.

Количественный анализ распределения видов по классам крутизны (рис. 6) показывает, что в исследованных районах в этом отношении имеются значительные расхождения, вызванные по-видимому различиями в микроклиматических и литологических условиях в этих районах.

На основе наших наблюдений можно сделать следующие выводы:

1. Распространение лишайников подчиняется общим закономерностям высотного распространения растительности в горах. Лишайники альпийского пояса распределяются по следующим трем, более или менее ясно выраженным полосам:

А. Полоса с доминирующими группировками листоватых и кустистых лишайников из родов *Cetraria*, *Cladonia* и *Peltigera*. Эта полоса расположена на высоте 1800—2800 м над ур. моря в Кавказских горах и 2000—3000 м над ур. моря в Заилийском Алатау.

Б. Полоса с доминирующими группировками корковых лишайников из родов *Lecanora* и *Lecidea* на высоте 2800—3600 м над ур. моря в Кавказских горах и 3000—3800 м над ур. моря в Заилийском Алатау.

В. Полоса с доминирующими видами из рода *Umbilicaria* на высоте 3600—3900 м над ур. моря в Кавказских горах и 3800—4800 м над. ур. моря в Заилийском Алатау.

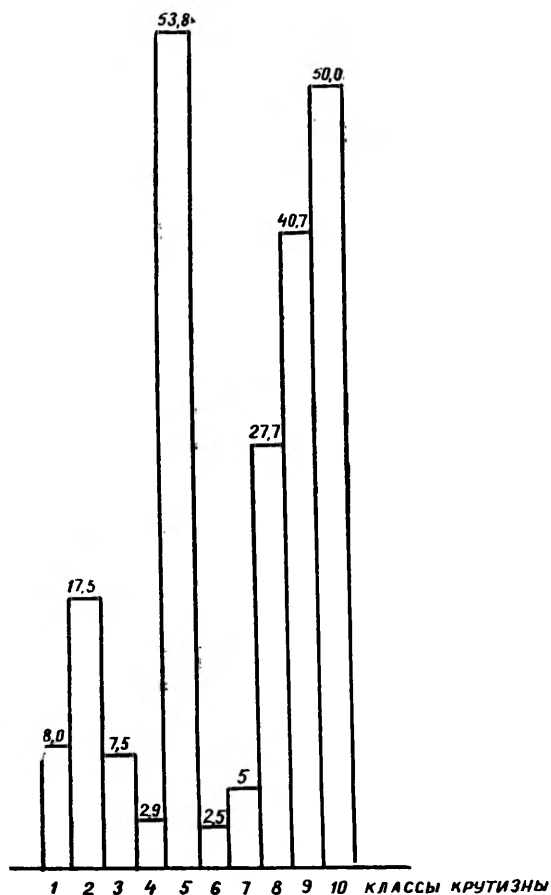


Рис. 6. Коэффициенты общности при распределении видов по классам крутизны.

2. Для каждого класса высоты имеются свои характерные виды, которые на других высотах не встречаются.

3. Некоторые виды имеют широкую амплитуду высотного распространения. Например, *Umbilicaria decussata* и *U. rugifera* проходят все группы высот.

4. Коэффициенты общности видового состава между обеими районами исследования с прибавлением высоты возрастают.

К экстремным условиям жизни на значительной высоте приспособлена малочисленная группа лишайников, встречающихся в отдаленных высокогорных областях.

5. Физико-химические свойства субстрата имеют ведущую роль в распространении лишайников. Условия субстрата действуют селективно на видовой состав.

6. Отмечена приуроченность лишайников к условиям субстрата. 68,8% из встреченных нами видов являлись стенотопными, а 7,7% эвритопными.

7. Экспозиционные условия влияют на образование микросреды, которая определяет обилие и видовой состав лишайников. Резкие различия относительного количества видов между выше- и нижерасположенными участками горных массивов объясняются уравниванием условий влажности на больших высотах.

8. Крутизна субстрата является второстепенным экологическим фактором, оказывающим значительное влияние лишь при крайних показателях.

ЛИТЕРАТУРА

- Викторов С. В. 1956. Лишайники как индикаторы литологических условий в пустыне. Вестн. Моск. ун-та, 5.
- Викторов С. В. 1960. Лишайники пустыни Устюрт и их связь с некоторыми свойствами почв и горных пород. Вопр. индикационной геобот. Москва.
- Городков Б. Н. 1938. Растительность Арктики и горных тундр СССР Раст. СССР, 1.
- Домбровская А. В. 1963. Влияние некоторых экологических факторов на рост кустистых и листоватых лишайников в Хибинах. Бот. журнал, 48.
- Заваридский А. Н. 1956. Изверженные горные породы. Москва.
- Шифферс Е. В. 1960. О некоторых разногласиях в типологических схемах и в трактовке поясов растительности высокогорий Кавказа. Пробл. бот., V.
- Beschel R. E. 1957. A project to use lichens as indicators of climate and time. *Artic*, 10, 1.
- Beschel R. E. 1958. Ricerche lichenometriche sulle morena del Gruppo del Gran Paradiso. *Nuovo Giornale It.* LXV, 3.
- Beschel R. E. 1959. Lichenometrical studies in West Greenland. *Arctic*, II-4.
- Beschel R. E. 1961. Dating rock surfaces by lichen growth and its application to glaciology and physiography (Lichenometry). *Geol of the Artic*, 2.
- Follmann G. 1961. Lichenometrische Alterbestimmungen an vorchristlichen Steinsetzungen der polynesischen Osterinsel. *Naturwiss.*, 48, 19.
- Gorham E. 1947. Bryophytes and lichens in the pastures of Maritime province. *Proc. Nova Scotia Inst. Sci.*, 22, 1—10.
- Herre A. W. C. T. 1950. The lichen flora of Mount Shasta, California. *The Bryologist*, 53, 1.
- Imshaug H. 1958. The alpine lichens of Western USA and adjacent Canada.

- Schroeter C. 1926. Das Pflanzleben der Alpen. Zürich.
Shushan S. 1963. Altitudinal zonation of lichens in Colorado. The
Bryologist, 66, 4.

VERTICAL DISTRIBUTION OF LICHENS IN HIGH MOUNTAINS

J. Martin

Summary

Materials used in the present paper have been collected in the Tian-Chan, Zailiisk Alatau, the Western and Central Caucasus. The dependence of 128 species and interspecific taxon distribution from the absolute height, substrate composition, exposition and the declination angle of the substrate of the site are studied.

As a result of ecological analysis the following conclusions can be drawn:

1. The distribution of lichens is in concordance with general regularities of vegetation distribution in high mountains. The lichens of the Alpine belt form three more or less distinctly separable belts:

A. Leaf and fruticose lichens out of the genera *Cetraria*, *Cladonia* and *Peltigera* prevail. In the Caucasus this belt is 1800—2800 metres high and in the Zailiisk Alatau it is 2000—3000 metres above sea level.

B. Crust lichens out of the genera *Lecanora* and *Lecidea* prevail. The given belt is in the Caucasus at the height of 2800—3000 metres and in the Zailiisk Alatau 3000—3800 metres above sea level.

C. The representatives of the genus *Umbilicaria* are the prevailing species at the height of 3600—3900 metres in the Caucasus and at the height of 3800—4800 metres in the Zailiisk Alatau. The latter falls into two subbelts:

1. The *Umbilicaria* multispecific; 2. the *Umbilicaria decussata* — *U. rugifera*.

2. Characteristic species correspond to each distinguished height class which do not occur in other classes.

3. In certain species a wide height distribution range can be observed. For instance, *Umbilicaria decussata* and *U. rugifera* go through all the height groups.

4. The unity coefficients of special composition between research districts increase together with the height. Under the extreme living conditions a small group of lichens can grow. It is alike in mountain districts far from each other.

5. The physico-chemical properties of the substrate selectively influence the special composition. 68.8 per cent of the investi-

gated species turned out to be stenotopic and only 7.7 per cent eurytopic.

6. The exposition influences on the beginning of the micro-environment which identifies the special composition of lichen communities and the abundance of species.

7 The declination angle of the substrate is of secondary importance as an ecological factor decisively influencing only on extreme indicators.

О ПРИМЕНЕНИИ ПЕРФОКАРТ ПРИ ОПРЕДЕЛЕНИИ ЛИШАЙНИКОВ

Ю. Л. Мартин

Современная систематика растений требует глубокого аналитического изучения большого количества различных признаков отдельных таксонов. Потребность в многостороннем анализе материала заставляет искать новых методов обработки. Применяемые до сих пор классические способы сравнения и группировки большого количества отдельных признаков часто оказываются недостаточными.

Одним из наиболее распространенных методов, позволяющих просто и быстро разыскать необходимую информацию или проанализировать объемистый материал, является метод перфорированных карт. Так называемые ручные перфокарты дают возможность с помощью самого простого оборудования производить трудоемкие операции сортировки, группировки и подбора статистических сведений и с большой точностью анализировать опытные данные.

Поскольку о перфокартах имеется обширная литература (см. Кейси и др., 1963), мы ограничимся лишь самыми общими сведениями о них.

Интересующие нас признаки наносятся на перфорированные края карты вырезкой из отверстия до внешнего края или между двумя отверстиями. Каждой группе признаков отведено свое поле в перфорированной части карточки.

Самым ответственным этапом при работе с перфокартами является составление макета, т. е. системы нанесения информации, поскольку последующее изменение ее невозможно. Для каждой группы признаков создается код, т. е. их зашифрованный перечень, причем целесообразно оставлять в резерве некоторое количество отверстий на случай дополнительного внесения признаков. Признаки наносятся при помощи ключа, т. е. определенной комбинации отверстий.

При обработке материала из Кавказских гор и из Заилийского Алатау, мы сталкивались с трудноопределяемыми родами корковых лишайников. Широко применяемые дихотомические

ключи и таблицы не всегда соответствовали требованиям современной систематики. Дихотомические ключи построены по принципу тезис — антитезис. Часто сталкиваемся с ситуацией, где почти невозможно установить наличие или отсутствие какого-то признака. В таком случае определение не дает результатов или же мы вынуждены тратить много времени на поиск правильного пути. Перфометод определения избавит нас от подобных затруднений. Если один из признаков слабо выражен или отсутствует, можно довести определение до конца по другим, т. е. учитывая весь их комплекс. Нам известно, что перфокарты применялись при определении двудольных растений (Hall, Johnson, 1955) древесины (Clarke, 1958) и пыльнок (Mullenders, 1959), также при идентификации остракод (Holmquest, 1954).

Первоначальным этапом нашей работы явилось составление таблицы, которая отражала бы все признаки интересующих нас видов. Это было сделано на основе монографического исследования Х. Рунемарка (Runemark, 1956) по желтым группам рода *Rhizocarpon*. На основе таблицы нами выбирались те признаки,

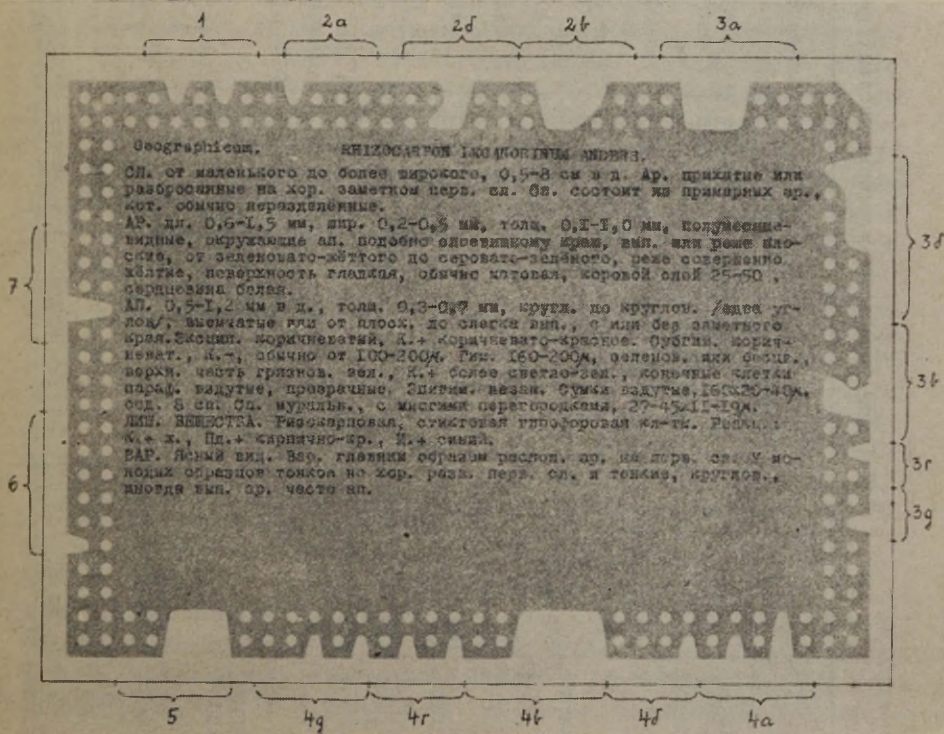


Рис. 1. Пример заполненной перфорационной карты.

Таблица признаков некоторых желтых видов рода *Rhizocarpon*

Признаки		индекс на макетe	Значение отверстий на перфокарте						
признаки групп		1	споры униसेптичесн.	споры плюриеспт.	эпигим. темный	ареолы J.+ синий			
признаки спор	тип строения	2а	многочисл. септы	многосептич.	несколько септ	1—4 перег.			
	длина спор (μ)	2б	10	20	30	50	70		
			15	25	40	60	80		
	ширина спор (μ)	2в	6	10	14	18	22		
8			12	16	20	25			
Признаки апотециев	диаметр (мм)	3а	0,2	0,4	0,6	0,9	1,3	2	
			0,3	0,5	0,7	1,1	1,5		
	форма	3б	круглов.	угловат.	выемчатые	плоские	выпукл.	разделён- ные	край тонкий
			круглые						край толстый
	толщина гимения (μ)	3в	50	90	130	170	210		
			70	110	150	190	230		
	цвет гимения	3г	зеленоват.	коричнев.					
р. на К.	3д	К. красн.	К. зелен.						

Признаки ареол	форма	4а	соредий	круглов.	некот. полумес.	выпукл.			
				круглые	все полумес.				
	цвет	4б	зеленов. желтый	ярко- желтый	белов. желтый	серовато- зеленый			
						зеленый			
	размеры (мм)	4в	0,2	0,6	1,0	1,4	1,8	2,2	
			0,4	0,8	1,2	1,6	2,0	2,5	
расп. на субстр.	4г	прижатые	сплошные	дисперсно	единично				
реакций	4д	K.+ желтый	K.+ красн.	Pd.+ кирпичн. красн.	Pd.+коричн. красн.	Pd. + жёл- тый			
признаки слоевица	диаметр (мм)	5	0,5	2	6	10	14		
			1	4	8	12	16		
признаки подслоевица		6	имеется	белый	черный	раздел.	между ареол.	на краю	
			хорошо развит						
порядковый номер		7							

которые оказались дифференциальными или характерными для определенных видов и разновидностей. Далее был составлен ряд групп признаков, начиная с более общих и кончая наиболее конкретными.

В каждой группе признаки имеют довольно широкую амплитуду значений. Так группа признаков спор содержит четыре типа строения, длину (варьирует от 10 μ до 80 μ) и ширину (варьирует от 6 μ до 25 μ). Чтобы нанести эту информацию на перфокарту необходимо каждому отверстию придать определенное значение (см. таблицу). Каждое деление в графе обозначает одно отверстие. Так как мы имеем дело с двухрядными перфокартами, то из горизонтальных рядов, обозначенных цифрами 1, 2а и т. д., в верхнем находятся значения внешнего, а в нижнем — внутреннего ряда отверстий. Информация наносилась на карту прямым ключом. Кроме признаков на перфокарте отмечался и порядковый номер данного вида в таблице (ключ 1—2—4—7). Пример заполненной карты приведен на рисунке 1.

Для того, чтобы непосредственно приступить к определению, необходимо получить данные о морфологии и анатомическом строении изучаемого образца в согласии с созданным кодом. Сравнение полученных данных, т. е. сортировка перфокарт, производится, начиная с признаков групп. После каждой операции карточек в пачке становится все меньше, пока не останется одна. Это и есть карточка с признаками определяемого вида.

Как видно из приведенной таблицы, число значений всех признаков доходит до ста. Ясно, что обыкновенные дихотомические определители содержат ограниченное количество таких значений и удачность определения во многом зависит от опыта исследователя. Применение перфокарт позволяет на основе большого количества объективных данных с большой вероятностью получить правильный ответ.

ЛИТЕРАТУРА

- Кейси Р. С., Дж. Перри, М. М. Берри и А. Кента. 1963. Перфорированные карты и их применение в науке и технике. Москва.
- Clarke S. E. 1958. A multiple-entry perforated key with special reference to identification of hard woods. *New Phytologist*, 37, 369.
- Hall N., R. D. Johnson, 1955. Field identification of dicotyledons a punched card system for the identification of families. *Austr. Journ. of Bot.*, 3, 1, 82—88.

Автор благодарен доценту кафедры систематики растений и геоботаники Тартуского государственного университета В. В. Мазингу и научному сотруднику Института физики и астрономии АН ЭССР А. М. Нильсону за полезные указания по данной работе.

- Holmquist H. J. 1954. Paleontological identification and analysis by the punched card method.- Science, 120, 897—898.
- Mullenders W. 1959. Une cle a fiches perforées pour la détermination des grains de pollen et des spores. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg., 91, 2, 239—244.
- Runemark H. 1956. Studies on *Rhizocarpon*. Op. Bot. Soc. Bot. in suppl. ser. Bot. Not. Ed., 2, 1.

PUNCHCARDS ON THE IDENTIFICATION OF LICHENS

J. Martin

Summary

Present-day ecology and taxonomy takes for granted thorough analytical researches into a great number of various marks. Classical comparison and grouping methods used up to now are insufficient. Punchcards are one of the distributed possibilities to find necessary information in a simple and rapid way or analyse bulky materials.

Having worked through collections from the Caucasus and Zailiisk Alatau we met several genera of crust lichen which were difficult to identify. Ordinary dichotomic identification tables did not make it possible to find the correct solution, because they are based on the thesis-antithesis principle. There were often cases where some of the marks were difficult to identify or missing. In such cases the dichotomic table is unfit for further identification or is highly time-consuming. So we decided to use punchcards.

According to our data the punch method has been used in the identification of dicotyledons (Hall, Johnson, 1955), timber (Clarke, 1958) and pollen (Mullenders, 1959), as well as in the identification of ostracodes in paleontology (Holmquist, 1954).

Using the monography on the yellow species of the *Rhizocarpon* genus by H. Runemark (1956), we compiled the corresponding model (Table, 1), code (Fig. 1) and filled the punchcard on every species using direct and 1—2—4—7 clues.

We studied the identifiable object according to the code. Comparing the data acquired with punchcards we identified the special origin of the sample.

The subjective factor is excluded in the identification with punchcards. It is possible that a less experienced researcher can get correct result using punchcards.

III ПО ПОВОДУ АКТУАЛЬНЫХ ВОПРОСОВ БОТАНИКИ

ЕСТЕСТВЕННАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ В ФИТОЦЕНОЛОГИИ

В. И. Василевич

Фитоценология как самостоятельная научная область оформилась в начале XX в. При создании теории растительных сообществ многое было заимствовано из отраслей ботаники, изучающих отдельные растения и их систематические группы. Это вполне естественно и правомочно, так как растения — это тот материал, из которого слагаются фитоценозы. Но при переходе к более высокому уровню организации живого — социальному или ценотическому — далеко не всё из того, что было приемлемым при изучении отдельных растений, сохраняет своё значение и правильность. По нашему мнению, именно так обстоит дело с принципами классификации, которые были перенесены в фитоценологию из систематики растений и животных (Sippen-systematik) без достаточного критического анализа. При этом специфика таких систем часто рассматривалась как общий принцип любых классификаций. Естественно, что применение этих принципов к объекту с другими свойствами уже не дает удовлетворительного результата.

Прежде всего необходимо рассмотреть вопрос о том, что такое классификация. «Классификация — логическая операция, состоящая в разделении всего изучаемого множества предметов по обнаруженным сходствам и различиям на отдельные группы, или подчиненные множества, называемые классами. Группу или множество можно определить: 1) перечислением предметов, 2) указанием признака или нескольких признаков. Классификация, отражающая объективные закономерности природы или общественной жизни, выполненная на основании существенных, определяющих признаков, является естественной классификацией. Классификация, построенная на выделении случайных признаков, является искусственной» (БСЭ, т. 21, стр. 363, 1953).

В настоящее время среди биологов довольно широко распространено мнение о том, что естественной классификацией организмов может быть лишь филогенетическая классификация

(Cain, 1963; Zimmerman, 1963) Этот взгляд является следствием того, что принцип развития в современной биологии играет доминирующую роль. Трудно переоценить значение этого принципа для развития наших знаний о природе. Но кроме принципа развития имеется принцип системной организованности, который представляет наиболее естественную основу классификации негенетических связей (Хайлов, 1963) Системы жизненных форм и экологических типов растений являются естественными классификациями, так как они построены по существенным признакам растений, и в то же время не являются филогенетическими, так как отражают негенетические связи организмов. Следовательно, естественная классификация не обязательно должна быть генетической.

В геоботанике по сравнению с систематикой растений и животных принцип развития имеет меньшее значение. Большинство растительных ассоциаций состоит из разнородных флористических элементов. В ходе сукцессий наблюдаются многочисленные конвергенции и дивергенции: многие единицы растительности имеют полифилетическое происхождение. Отсюда не следует, что генетический принцип не может быть использован при построении системы растительности, но в связи со спецификой объекта он не может играть доминирующей роли. Поэтому вполне допустимо считать естественными классификациями растительности и те, где не учтен принцип развития.

Во времена Линнея и до него под естественной системой понимали систему, соответствующую «природе вещей». Крупный английский систематик А. Кейн, анализируя взгляды Линнея, пришел к выводу, что Линней считал свою систему искусственной не потому, что в ней использовано мало признаков, а потому, что она не раскрывает план творца (Cain, 1958). Количество использованных при классификации признаков не может служить критерием, отделяющим естественные системы от искусственных. Так, например, система химических элементов является естественной (Lubischew, 1963), хотя она построена по одному признаку — числу протонов в атомном ядре. Классификация электромагнитных колебаний проведена также по одному признаку — длине волны (или частоте колебаний) Но и эту классификацию, очевидно, надо считать естественной, так как для ее построения использован очень существенный признак.

Если различать две категории признаков, как это делает Туомикоски (Tuomikoski, 1942): 1) признаки, по которым мы производим классификацию, 2) признаки, которыми различаются уже выделенные единицы, то в случае естественной классификации каждый класс объектов будет характеризоваться большим числом признаков второй группы. Если признаки первой группы выбраны удачно, то достаточно использовать лишь некоторые из них, чтобы получить классы объектов, отличающиеся

друг от друга большим числом признаков. По-видимому, признаки первой группы могут быть существенными признаками данной группы объектов. В таком случае вполне понятно, что, проведя деление на классы по существенным признакам, мы получим группы объектов, во многих отношениях отличающиеся друг от друга, ибо различия по существенным признакам, хотя бы и по немногим, определяют различия по большому числу других признаков. Но если использовать в качестве критериев деления несущественные признаки, то и в этом случае можно получить группы объектов, характеризующиеся большим числом признаков. Дело в том, что некоторые несущественные признаки могут очень тесно коррелировать с рядом существенных особенностей, поэтому деление по несущественному признаку может привести к различию по ряду существенных признаков.

Таким образом, мы приходим к выводу, что ни число признаков, использованных для выделения классов, ни их существенность не являются достаточно надежными критериями, отделяющими естественные классификации от искусственных. Они отличаются не путем, каким производится классификация, а скорее конечным результатом. Естественная классификация должна дать в итоге естественные единицы. Группа объектов, по-видимому, будет тем более естественной, чем больше сходны объекты внутри таких групп и чем больше они отличаются от объектов, относящихся к другим группам.

В любой совокупности объектов одни признаки варьируют сильно, другие слабо, а третьи остаются константными. Естественно, что, только используя сильно варьирующие признаки в качестве критериев деления, можно получить естественные группы. В систематике любых объектов большое внимание уделяется выбору признаков, позволяющих провести более четкое деление. Очевидно, что наибольшую ценность для систематики имеют те признаки, прерывное варьирование которых выражается в том, что вся амплитуда значений данного признака распадается на ряд отрезков, между которыми существуют зоны таких значений признаков, которые в данной совокупности совершенно не встречаются. Например, если участие сосны в древостое в какой-либо серии описаний варьирует от 1 до 0,8 и от 0,4 до 0, и не встречено пробных площадей с участием сосны от 0,7 до 0,5, то разделить эту серию описаний на два класса по участию сосны в древостое не представляет труда, к тому же не возникает сомнений, где провести границу между этими классами. Если в этой же серии описаний покрытие черники варьирует от 0 до 50%, и встречаются все значения покрытия черники между этими крайними величинами, то данный признак значительно менее удобен для классификации, так как здесь труднее решить, где провести границу между черничными и нечерничными описаниями. Отнесение описаний, покрытие черники в ко-

торых близко к граничному, к определенному классу всегда будет условным в той или иной степени.

Очевидно, что при выборе критериев деления нужно отдавать предпочтение тем признакам, которые тесно коррелируют с большим числом других признаков. Проведя деление по такому признаку, мы можем ожидать, что получим группы, отличающиеся друг от друга по большому числу признаков.

Но признаки растительных сообществ варьируют чаще всего непрерывно, корреляции между ними обычно довольно слабые. В связи с этим довольно трудно выбрать диагностические признаки, деление по которым давало бы естественные группы объектов. Поэтому нередко оказывается, что проведя деление сообществ по доминирующим видам, мы получаем единицы, плохо различающиеся по флористическому составу, и наоборот, единицы, выделенные по сходству флористического состава, часто не имеют определенных доминирующих видов.

Если сравнить определения растительной ассоциации, выработанные в разных школах, то нетрудно заметить одно общее требование, предъявляемое к этой единице. Растительная ассоциация, вне зависимости от того, по каким принципам она выделена, должна характеризоваться сходством фитоценозов по большому числу существенных признаков. Обычно считается необходимым сходство по составу и строению, по характеру взаимоотношений между растениями, по комплексу факторов среды и т. д. Следовательно, растительная ассоциация рассматривается многими, как естественная таксономическая единица. Очевидно, что и более высокие таксономические единицы должны удовлетворять этому же требованию, т. е. должны отличаться друг от друга большим числом признаков. В связи с этим естественной классификацией можно считать лишь ту классификацию, в которой каждая таксономическая единица является естественным классом объектов.

Естественный класс объектов, или естественная таксономическая единица, должен характеризоваться тем, что каждый объект, относящийся к нему, ближе по совокупности существенных признаков к другим объектам этого класса, чем к любым объектам других классов. В этом случае очень удобно рассматривать изучаемые объекты как совокупность точек в многомерном пространстве, где оси представляют существенные признаки. Такие модели строились для целей классификации рядом геоботаников (Goodall, 1954, 1963; Poore, 1956, Василевич, 1962). В этой модели естественные единицы будут представлены скоплениями точек, расположенных близко друг к другу, отделенными от других скоплений более или менее широкими промежутками. Однако, в случае непрерывного варьирования большинства признаков пустых промежутков между такими скоплениями не будет. Естественные единицы будут при этом выгля-

деть как зоны более высокой плотности точек, разделенные зонами низкой плотности.

Работа по созданию естественной классификации объектов и заключается в установлении таких скоплений точек, соответствующих естественным единицам в их характеристике, и анализа взаимных отношений между ними.

В данной работе мы не касаемся вопроса о том, существуют ли в действительности естественные единицы растительности. Сторонники концепции растительного континуума считают, что невозможно выделить естественные единицы растительности, так как ничего подобного в природе нет (Curtis, 1959; Whittaker, 1962; Goodall, 1963, и др.). В настоящее время еще нет достаточно большого фактического материала, подтверждающего эту точку зрения. Единственное, что можно считать окончательно установленным, это то, что в большинстве случаев мы имеем дело с непрерывным варьированием растительности, когда между большинством таксономических единиц, каким бы путем они не были выделены, существуют промежуточные фитоценозы. Но все же трудно представить, что во всех случаях точки, представляющие фитоценозы, будут расположены в многомерном пространстве совершенно равномерно, и нельзя будет выделить никаких скоплений, соответствующих естественным таксономическим единицам.

Естественная классификация не обязательно должна быть иерархической. В систематике растений и животных иерархия таксономических единиц оправдана, исходя из принципа монофилетического происхождения и дальнейшей дивергенции. В геоботанике же ценность иерархической системы единиц гораздо меньше. Естественная классификация может быть иерархической лишь в том случае, когда естественные единицы низшего порядка входят в естественные единицы более высокого порядка. В понятиях многомерной математической модели, иерархия естественных единиц выражается в том, что скопления первого порядка образуют скопления второго порядка, те в свою очередь — скопления третьего порядка и т. д. Но если скопления первого порядка распределены в многомерном пространстве более или менее равномерно, естественная иерархия их становится невозможной. Стремление построить иерархическую систему единиц, свойственное большинству геоботаников, объясняется чисто практическими удобствами таких систем. Они дают возможность рассматривать какую-либо систему объектов с различной степенью детальности в зависимости от целей.

С теоретической точки зрения гораздо точнее строить координатную систему естественных единиц, в которой положение каждой единицы определяется не включением ее в более высокие таксоны, а отношением ее ко всем остальным единицам этого же ранга. Широко известны работы Л. Г. Раменского (1925.

1929, 1938, 1950) по построению координатных сеток растительности. А. П. Шенников (1958, 1962) считал необходимым дополнять иерархию таксономических единиц координационными отношениями. В недавно вышедшем обзоре классификационных систем растительности Р. Виттекер (Whittaker, 1962) пишет о том, что иерархия не присуща растительному покрову, связи которого многомерны, но она часто является желательной.

Периодическая система элементов Д. И. Менделеева является примером естественной классификации, где нет иерархии единиц.

При построении своей системы Линней пользовался разработанными Аристотелем принципами логического деления, по которым род делится на виды на основании одного признака, но составляющего сущность видов данного рода. Деление по одному признаку логически необходимо, чтобы получить взаимоисключающие единицы. В такой классификации сущность всех единиц должна быть определена прежде, чем проведена классификация. Такая классификация возможна в математике, но для биологических объектов мы чаще всего такими знаниями не обладаем, в связи с чем биологу обычно приходится иметь дело с классификацией «неанализированных сущностей» (Cain, 1958). Принимая все это во внимание, нужно признать, что при выделении таксономических единиц в биологии более правильным является индуктивный метод (Cain, 1959). В этом случае естественные группы объектов выделяются на основании корреляции между признаками этих объектов. Если найдено, что какие-то признаки положительно коррелируют друг с другом, то есть все основания предполагать, что выделив группу объектов по этим коррелирующим признакам, мы получим таксономическую единицу, отличающуюся от соседних большим числом признаков. Если ряд признаков положительно коррелирует друг с другом, то, вероятно, это вызывается их связью с какими-то существенными особенностями данных объектов, что и позволяет использовать такие признаки для поисков естественных единиц¹

Довольно часто геоботаники высказывают положение о том, что нужно выделять таксономические единицы по совокупности признаков. В такой форме данное положение довольно неопределенно. Делить совокупность объектов сразу по большому числу признаков невозможно. На каждом этапе деления можно делить лишь по одному признаку. Совокупность признаков можно использовать для классификации двумя путями: можно последовательно делить на каждом этапе по одному признаку

¹ В своей практической работе систематики обычно и пользуются этими методами, хотя часто корреляции между признаками устанавливаются чисто качественно.

или сконструировать комплексный показатель, учитывающий ряд признаков. В первом случае на первых этапах деления нужно использовать более важные признаки, а затем — менее важные. Но в оценке относительной важности многих признаков нет единогласия. Естественно, что более важные признаки должны определять единицы более высокого ранга, а менее важные — более низкие единицы. Конечно, при этой методике не обязательно использовать для выделения каждого ранга таксонов лишь один признак. Можно ввести промежуточные этапы деления, переходя к единицам следующего шага не за один шаг, а за несколько. При делении по одному признаку границу между классами следует проводить по относительно редко встречающимся значениям признаков, в связи с чем особую ценность при классификации имеют признаки, частоты которых имеют две или несколько мод. В этом случае, когда распределение частот признака одномодально или когда нет оснований принимать во внимание частоты, границу между классами следует проводить по тем значениям признака, где довольно резко меняется значение ряда других признаков. Оба этих метода дают возможность нащупать границы между естественными таксономическими единицами.

В случае непрерывного варьирования признака положение объектов, имеющих значения этого признака, близкие к граничному, оказывается до некоторой степени неопределенным. Здесь можно сделать два рода ошибок. Несмотря на то, что в действительности объект относится к первой таксономической единице, он может быть отнесен ко второй. Или же объект, относящийся ко второй единице, будет отнесен к первой. Вероятности такого неправильного отнесения составляют «цену» ошибочной классификации. Ясно, что метод, определяющий хорошую классификацию, должен сводить к минимуму эту величину (Андерсон, 1963).

При последовательном делении по ряду признаков цена ошибочной классификации для конечных классов на каждом этапе деления возрастает, и конечные группы объектов могут оказаться очень далекими от естественных единиц.

В связи с этим, по-видимому, более реальный путь выделения естественных групп объектов будет заключаться в создании комплексного признака — индекса, отражающего сходство сообществ или других объектов классификации. Рассматривая данную систему объектов в многомерном пространстве, индекс сходства будет отражать расстояние между объектами в многомерной системе координат. При этом выделяются группы объектов, сходные друг с другом, и отличающиеся от объектов других групп. В настоящее время работы по классификации, основанные на таких предпосылках, связаны обычно с использованием математических методов обработки материалов. Довольно

широко они применяются в систематике растений и животных (Смирнов, 1962, 1963; Sokal a. Michener, 1958; Sneath a. Sokal, 1962; Kendrick a. Proctor, 1964; Proctor a. Kendrick, 1962), а также и в геоботанике (Hughes a. Lindley, 1955; Mauck a. Curtis, 1960; Harberd, 1962; Goodall, 1963; Василевич, 1963). Чисто качественное использование сходства в качестве критерия деления, по-видимому, пронизывает всю современную систематику.

Для определения степени сходства объектов может быть использовано в принципе любое количество признаков. Конечно, при этом встает ряд проблем: как выразить количественно тот или иной признак, как оценить таксономическую важность признака, учесть его взаимосвязи с другими признаками и т. п. Но многие из этих трудностей являются не принципиальными, а вызывается лишь недостаточным знанием объекта.

В последнее время в советской геоботанике широко обсуждался вопрос о том, должна ли быть только одна естественная классификация растительности, или же возможно несколько систем растительности, каждая из которых может быть естественной. Мнение философов по этому вопросу, казалось бы, не оставляет никаких сомнений. Так Б. М. Кедров (1960), что естественная классификация основана на совокупности всех наиболее существенных признаков, т. е. является многосторонней, а в идеале всесторонней. Геоботаники обычно придерживаются такой же точки зрения, и хотя нередко предлагается целый ряд различных по принципам классификаций (Быков 1957; Долуханов, 1957. Ниценко, 1959), считают, что все они в будущем должны слиться во всеобщей классификации широкого значения. Нет и принципиальных расхождений по вопросу о том, какой должна быть такая всесторонняя классификация. Все согласны с тем, что это должна быть биогеоценотическая классификация, учитывающая все стороны биогеоценоза, исходящая из того, что характер биогеоценоза определяется типом обмена веществ в нем (Сукачев, 1957).

Действительно, раз каждый объект, каждое явление имеет единую сущность, а естественная классификация должна вскрывать сущность каждого таксона, то резонно предполагать существование единственной естественной системы. Но единая сущность сложных объектов проявляется в громадном числе явлений. Причем у систем, обладающих не очень высокой целостностью одна сторона сущности еще не определяет полностью всех других сторон. Тип обмена веществ основной таксономической единицы в геоботанике — растительной ассоциации, — отражен в количественном соотношении между видами, флористическом составе ассоциации, в тех условиях среды, в которых данная ассоциация встречается. Но близость объектов по преобладающим видам не определяет полностью общий флористи-

ческий состав, а сходство условий среды не определяет полностью сходство в растительности.

Используя для классификации какую-то одну сторону растительности, скажем, флористический состав и количественное участие видов, что в принципе вполне возможно совместить в одной классификации, мы можем получить естественную систему, которая не будет полностью совпадать с естественной системой, построенной на основании сходства в среде. Обе эти системы можно считать естественными, так как в результате мы можем получить естественные единицы, отличающиеся друг от друга большим числом существенных признаков. То, что в разных системах объекты будут попадать в разные таксономические единицы, не противоречит естественности таких систем. Мы можем рассматривать растительные сообщества и как совокупность популяций растений с определенными соотношениями между ними, и как определенное единство растений с условиями местообитания, и как определенный этап в развитии растительного покрова. В первом случае оценка сходства должна основываться на структурно-флористических признаках, во втором — на признаках среды и в третьем — на сходстве в истории формирования тех или иных единиц растительного покрова.

То, что классифицировать нужно по признакам самой растительности, конечно, совершенно верно. Но признаки объектов — это не только характеристики объекта самого по себе, но и те отношения, в которых объект находится к другим объектам (Балковский, 1964) А. А. Ниценко (1961, 1963) убедительно показал, что исторически сложившаяся связь определенной растительной ассоциации с определенным типом условий среды есть признак растительной ассоциации как объекта. Более того, сходство объекта с другими объектами точно также признак, показывающий связь объекта с другими, а на оценках сходства построена самая бесспорная система в отношении естественности — филогенетическая система животных и растений.

Если наши естественные единицы будут представлять высоко целостные системы, то классификация, проведенная по одному аспекту, будет полностью совпадать с классификациями по другим аспектам объекта. Но для этого нужно, чтобы один аспект полностью определял все другие. В противном случае классификации, проведенные по разным сторонам объектов, будут различными. Каждый объект может входить в разные естественные единицы в зависимости от того, на какой основе проведена классификация. В филогенетической системе каждый вид как определенный этап эволюции входит в определенный род, семейство и т. д. В то же время каждый вид в системе жизненных форм относится к определенной биоморфе. Система биоморф не совпадает с филогенетической системой и не может совпадать с ней, так как одни и те же биоморфы, по-видимому,

возникали независимо в разных систематических единицах. Но как система биоморф, так и филогенетическая система являются естественными классификациями видов. Таким образом, мы можем считать, что вполне допустимо существование ряда естественных систем одной и той же системы объектов, причем все они будут совершенно равноправны.

ЛИТЕРАТУРА

- Андерсон Т. 1963. Введение в многомерный статистический анализ. Физматгиз. М.
- Балковский Б. Е. 1964. Признаки и диагностика. Ботанический журнал, 49, № 9.
- Быков Б. А. 1957. Геоботаника. 2-е изд. Изд. АН Каз. ССР Алма-Ата.
- Василевич В. И. 1962. О количественной мере сходства между фитоценозами. Проблемы ботаники, 6.
- Василевич В. И. 1963. Опыт морфологического анализа лугового континуума. Ботанический журнал, 48, № 11.
- Долуханов А. Г. 1957. О некоторых узловых и дискуссионных вопросах типологии горных лесов. Ботанический журнал, 42, № 8.
- Кедров Б. М. 1960. О диалектико-логическом обобщении истории естествознания. Вопросы философии, № 1.
- Ниценко А. А. 1959. О принципах классификации растительного покрова. Вестник ЛГУ. № 9.
- Ниценко А. А. 1961. О фитотопологических классификациях растительного покрова. Труды института биологии Уральского фил. АН СССР, 27.
- Ниценко А. А. 1963. О некоторых спорных вопросах теории геоботаники. Ботанический журнал, 48, № 4.
- Раменский Л. Г. 1925. Основные закономерности растительного покрова и их изучение.
- Раменский Л. Г. 1929. К методике сравнительной обработки и систематизации списков и других объектов, определяемых несколькими несходно действующими факторами. Труды совещания геоботаников-луговедов 15—20 января 1928 г.
- Раменский Л. Г. 1938. Введение в комплексное почвенно-ботаническое исследование земель. М.
- Раменский Л. Г. 1950. Классификация земель по их растительному покрову. Проблемы ботаники, 1.
- Смирнов Е. С., 1962. О структуре трёхчленного рода. Вопросы общей зоологии и медицинской паразитологии. Медгиз.
- Смирнов Е. С. 1963. Проблема таксономического сходства в систематике. Журнал общей биологии, 24, № 3.
- Сукачев В. Н. 1957. Методические указания к изучению типов леса. Изд. АН СССР М.
- Хайлов К. М. 1963. Проблема системной организованности в теоретической биологии. Журнал общей биологии, 24, № 5.
- Шенников А. П. 1958. О некоторых спорных вопросах классификации растительности. Ботанический журнал, 43, № 8.
- Шенников А. П. 1962. К созданию единой естественной классификации растительности. Проблемы ботаники, 6.
- Cain A. J. 1958. Logic and memory in Linnaeus's system of taxonomy. Proceedings of the Linnean Society of London. vol. 169, p. 1—2.
- Cain A. J. 1959. Deductive and inductive methods in post-Linnaean taxonomy. Proceedings of the Linnean Society of London, vol. 170, p. 2.

- Cain A. J. 1963. The natural classification. Proceedings of the Linnean Society of London. vol. 174, p. 2.
- Curtis J. T. 1959. The vegetation of Wisconsin.
- Goodall D. W. 1954. Objective methods for the classification of vegetation. III An essay in the use of factor analysis. Australian Journal of Botany, vol. 2, № 3.
- Goodall D. W. 1963. The continuum and individualistic association. Vegetation, vol. 11, fsc. 5—6.
- Harberd D. J. 1962. Application of a multivariate technique to ecological survey. Journal of Ecology, vol. 50, № 1.
- Hughes R. E. and D. V. Lindley. 1956. Application of biometric methods to problems of classification in ecology. Nature, vol. 175, № 4462.
- Kendrick W., B. and J. R. Proctor. 1964. Computer taxonomy in the Fungi imperfekti. Canadian Journal of Botany, vol. 42, № 1.
- Lubischew A. A. 1963. On some contradictions in general taxonomy and evolution. Evolution, vol. 17, № 4.
- Maycock P., F and J. T. Curtis. 1960. The phytosociology of boreal conifer-hardwood forests of the Great Lakes Region. Ecological Monographs, vol. 30, № 1.
- Poore M. E. D. 1956. The use of phytosociological methods in ecological investigations. IV General discussion of phytosociological problems. Journal of ecology, vol. 44, № 1.
- Proctor J. R., W. B. Kendrick. 1963. Unequal weighting in numerical taxonomy. Nature, vol. 197, № 4868.
- Sneath P. H. A., R. R. Sokal. 1962. Numerical taxonomy Nature, vol. 193, № 4818.
- Sokal R. R., C. D. Michener. 1958. A statistical method for evaluating systematic relationships. Science Bulletin. The University of Kansas, vol. 38, part 2.
- Tuomikoski R. 1942. Untersuchungen über die Untervegetation der Bruchmoore in Ostfinnland. I Zur Methodik der planzensociologischen Systematik. Annales Botanici Societatis Zoologicae-Botanicae Fennicae. Vanamo, 17.
- Whittaker R. H. 1962. Classification of natural communities. Botanical Review, vol. 28, № 1.
- Zimmerman W. 1963. Gibt es außer dem phylogenetischen System «natürliche» Systeme der Organismen? Biologisches Zentralblatt. 82, H. 5.

NATURAL CLASSIFICATION IN PHYTOCOENOLOGY

V. I. Vasilevich

Summary

In classifying plant communities many views have been taken over from plant taxonomy which cannot be regarded to be justified.

Natural classification must usually be phylogenetic. Classifications are taken as natural in case system organization has been taken into account, although such classifications are not genetic.

The number and essence of accountable notions cannot be regarded as the main difference between natural and artificial classifications. In classifying plant communities it is essential

to choose such notions which are closely correlated with other notions.

Natural classification need not be hierarchical.

Studying vegetation several natural classifications which accomplish each other can be elaborated.

The requirement that vegetations must be classified based on its own notions is justified. The notions of a plant community are not their separate characteristics, but also their relations with other objects. In this respect environmental conditions form the notions of a plant community.

КЛАССИФИКАЦИОННЫЕ РЯДЫ ТЕРРИТОРИАЛЬНЫХ ЕДИНИЦ В ГЕОБОТАНИКЕ

В. В. Мазинг

I

Проблеме классификации в геоботанике посвящено так много работ, вокруг неё было так много горячих дискуссий, продолжавшихся десятилетиями, что порою казалось — эта проблема и составляет сущность науки о растительном покрове. Просмотр литературы последних десяти-двенадцати лет показывает однако, что дискуссии по этой проблеме перешли на совершенно новую плоскость, а споры об отдельных классификационных единицах утратили свою остроту, так как относительность любых классификационных построений довольно хорошо доказана. Зато все чаще встает более общая проблема о методологических и логических основах приемов классифицирования вообще.

Цель настоящего сообщения — рассмотреть некоторые общие принципы классификации территориальных единиц в геоботанике, отчасти и в ботанической географии и других науках, занимающихся с объектами территориального порядка. Территориальными единицами мы будем называть все такие классификационные отдельныености, которые имеют определенную площадь и могут быть нанесены на карту или план соответствующего масштаба.

Желая получить представление о развитии классификационных идей, мы попытаемся рассмотреть в самых общих чертах основные формы построения классификаций.

Видимо, самым простым способом классифицирования является группирование сходных объектов по различным признакам отдельно. Таким образом, отдельные объекты попадают в различные классификационные группы, а часть объектов остается вовсе вне классификации. Такое группирование объектов, весьма обычное, охватывает различные свойства (параметры) объектов, но не доводит их анализа до логичной взаимосвязанной системы. Совокупность таких группировок представляет собой неполную многомерную систему.

Далее, объединение групп, сходных по какому-нибудь более общему признаку, в более крупных группировки и повторение этого приема на основании еще более общих признаков привело к различным систематическим рангам, и, в конечном счете, к схеме классификации в виде одноступенчатой иерархической «лестницы» (моноиерархии). На каждой из этих ступеней такой классификации проводится группировка по какому-нибудь определенному признаку, приобретающему на более высоких рангах более общее значение. Такое построение классификаций стало уже с времен Линнея общепринятым и было широко использовано в различных областях естествознания.

Появление так называемых естественных систем с построением филогенетических «родословных древ» дало новое содержание систематике и много новых критериев для классификации, но не заменило формы изложения и логики построения классификационных схем, прототипом которых стало разветвленное дерево. Все такие схемы полезны для показа таких групп явлений, в которых положение каждой отдельной единицы в отношении других определяется только одной какой-нибудь размерностью (или одним осредненным показателем близости или родства). Хорошо пригодна такая схема для показа родственных отношений в монофилетических группах, так как положение любого таксона в них определяется степенью родства в отношении близких ему групп.

Первые классификации растительности строились по примеру систематики также в виде иерархической лестницы, причем даже названия единиц отдельных рангов — «классы», «порядки» и др. подчеркивали это сходство.

Все же обобщенные единицы растительного покрова («типы», ассоциации, формации и др.) даже в самых генетических, по принципу построения, классификациях не являются строго монофилетическими. Их сходство проявляется только в большей или меньшей степени общности составляющих их видов, а также в однотипности местообитаний. Поэтому никакой родственной преемственности здесь нет. Моноиерархические схемы классификации растительности поэтому весьма условны; как известно, они могут быть построены на учете общности видового состава, жизненных форм, условий среды и т. д. Первые из них, так называемые флористические системы, как напр. классификация Браун-Бланкэ (1928, 1961), наиболее удачны в части низших единиц — субассоциаций и ассоциаций, имеющих большое количество общих (характерных и дифференциальных) видов. Для крупных подразделений растительного покрова большее значение имеют основные жизненные формы (биоморфы) сообществ, позволяющие проводить разделение по рангам и объединение последних по более общим признакам (травянистые, древесные и т. д.); поэтому такие классификации весьма

удобны, широко применимы, хотя и они по принципу подбора признаков остаются искусственными и произвольными.

Свойства местообитаний труднее использовать для построения моноиерархической системы, поскольку не легко найти один «ведущий» фактор для различных рангов деления растительности.

Зато учет одновременно двух важнейших факторов среды, напр. обеспеченности влагой и плодородия почвы, дает более надежную основу для разгруппировки сообществ определенного типа растительности, особенно в определенных климатических условиях (в пределах района с определенным макроклиматом). Таким образом возникли в двадцатых-тридцатых годах двумерные схемы типов леса, с перекрещивающимися координатами (В. Сукачев, 1931) или, в виде таблицы, в которой по горизонтали и вертикали расположены группы сообществ в порядке убывания влажности и трофности (Погребняк, 1944). Шкалы факторов, служащие координатами, были подробно разработаны напр. Л. Г. Раменским (1938). Двумерные схемы нашли применение также в луговедении, тундроведении и др. разделах геоботаники.

При построении двухмерных схем авторы могут исходить из типичных, наиболее часто наблюдаемых сообществ с определенными параметрами факторов среды (напр. схема Сукачева), или же, наоборот, исходя из условий среды разделять весь диапазон вариаций ведущих факторов на определенные отрезки шкалы и выявлять имеющиеся их комбинации (эдафическая сетка украинских лесотипологов). Последний прием называется (особенно американскими экологами) все чаще ординацией.*

Двух факторов, даже если они «ведущие», все же не всегда хватает для ординации сообществ. Особенно в крайних условиях существования выявляются другие факторы, оказывающиеся «в минимуме» и приобретающие большое значение. Поэтому при употреблении двумерных схем часто требуется учет еще дополнительных факторов среды или свойств растительности. Так как введение третьей, четвертой и следующих размерностей в двумерные таблицы практически затруднено, эти добавочные свойства рассматриваются обычно в пределах комбинаций двух ведущих факторов, на «фоне» двумерной таблицы.

Таким образом четко выявляется тенденция рассмотрения любых категорий растительности в многомерном плане, как скопления точек в многомерном пространстве, которые могут

* Ординация иногда рассматривается как недопустимый формальный принцип систематизации. На определенных этапах обобщения введение условных («формальных») критериев не только допустимо, но и необходимо, особенно если мы имеем дело с изменяющимися количественными показателями. Ординация — не только для практики удобный прием деления материала, но и один из этапов на пути раскрытия естественных закономерностей.

быть охарактеризованы многими параметрами, из которых то одни, то другие приобретают ведущее или более существенное значение.

Сложность биологических объектов требует применения многомерных классификаций не только в геоботанике.

Даже в филогенетической систематике, где со времен Геккеля господствуют разветвленные «древовидные» схемы эволюции, в последнее десятилетие многими исследователями ведутся поиски новых путей показа эволюционных взаимоотношений. Гибридное, полифилетическое происхождение различных групп, также данные биохимической эволюции явно требуют отказа от упрощенных схем и перехода к использованию многомерных (полииерархических) классификаций.

Хотя выше и говорилось о методах изображения классификационных систем, они на самом деле отображают само понимание, сущность классифицируемых явлений. На любом этапе развития науки полнота и детальность классификационных построений определяются уровнем знаний об объекте (т. е. количеством и качеством информации о нем), хотя и классификационная схема никогда не может полностью использовать имеющуюся информацию. Таким образом, классификация как форма изображения явления (процесса) в какой-то мере всегда отстает от уровня понимания сущности его.

В последнее время этот разрыв формы (классификации) от содержания (понимания сущности объекта) все увеличивается еще в связи с тем, что даже технически невозможно всю имеющуюся информацию обработать и использовать для классификационных целей. Несоответствие между всё возрастающим количеством информации и способами её обработки стало совершенно очевидным.

Современная вычислительная техника открывает широкие возможности для преодоления вышеприведенных противоречий, но биологи пока еще плохо подготовлены для того, чтобы использовать эту техническую мощь. Первые работы в этом направлении показывают, что принципиально можно создать более совершенную систему обработки биологических объектов, обеспечивающую создание новых многомерных классификаций, более глубоко раскрывающих существенные связи в исследуемых явлениях.

Первые работы в новом направлении не всегда смогут убедительно показать свои преимущества; новые методы часто громоздки и перегружены ненужными деталями. Потребуется еще время, чтобы результаты этих работ наглядно показали также свою практическую применимость. Какой вид будут иметь классификации будущего — трудно предугадать, но крутой перелом в принципах классификации самых различных биологических объектов уже начался.

Многие геоботаники считают, что в геоботанике имеется один основной объект исследования, и поэтому может и должна быть только одна, единая классификация, с одной основной классификационной единицей и с единым рядом высших единиц, построенных на основании обобщения признаков подчиненных единиц (т. е. классификация моноиерархическая). Как мы уже писали (Мазинг 1965), эта (в свое время, несомненно, передовая) идея исходит из аналогизации геоботанической классификации с филогенетической системой в систематике растений.

В настоящее время наши представления об объекте геоботанической науки заметно изменились. Растительный покров состоит из различных, качественно и количественно отличающихся частей. Последние образуют сложный ряд, в котором каждый элемент является сочетанием элементов низшего ранга и входит в сочетание высшего ранга (Мазинг и Трасс, 1963). Фитоценоз — лишь один (правда, часто самый существенный) элемент в этом ряду. Убедительно показано, что фитоценозы в такой же варьирующей мере обладают дискретностью, внутренней однородностью, постоянством состава и других признаков, как и другие категории растительного покрова — синузии, комплексы разной степени сложности и др.

Мы также убедились в том, что учение о растительном покрове (т. е. геоботаника в обычном в советской науке понимании) не может ограничиться только изучением фитоценозов и закономерностей фитоценологического порядка, то есть, она не может быть синонимом фитоценологии. Некоторые объекты геоботаники в то же время являются объектами ландшафтоведения и др. географических наук; геоботаник изучает эти объекты исходя из специфики своей науки.

Наряду с общими закономерностями, свойственными растительному покрову вообще, следует сосредоточить внимание на разнокачественности объектов геоботаники, на различия отдельных уровней сложности геоботанических систем, относящихся отчасти также к экологическим и к географическим системам. Эта проблема приобретает в настоящее время особую актуальность еще и в связи с расширением математических методов, требующих, как известно, строгого логического обоснования классификаций и разграничения разнокачественных объектов исследования.

Одним из самых существенных логических приемов при систематизации территориальных единиц является их деление на типологические и региональные.

Понятия о типологических и региональных единицах зародились раздельно, проделали значительную эволюцию и вначале не имели никакого отношения друг к другу.

Типология, выделение типологических единиц — широко применяемый в науке способ классификации предметов или явлений на основании общности или сходства их признаков. Использованный успешно для классификации дискретных, хорошо различимых объектов (напр. виды растений и животных), этот принцип был позднее применен также для изучения и систематизации трудноразличимых, связанных с переходами, природных явлений. Путем некоторой абстракции выделялись типичные явления, типы, изучение которых помогло разобраться во всем разнообразии соответствующего рода явлений. Так началось и установление типологических единиц в геоботанике: сначала разграничивались ясно очерченные в природе типы растительности, «формации» в старом смысле, позже — типы сообществ — ассоциации, типы лесов, лугов, болот и т. д., вплоть до типов синузий, типов сочетаний и др.

Региональные единицы — регионы, районы и др. — возникли в связи с необходимостью разграничения крупных территориальных единиц, различных в каком-нибудь географически отличимом отношении. В дальнейшем региональные единицы применялись уже при районировании любого масштаба.

Еще более расширилось это понятие в связи с предложением, вместо региональных единиц говорить об индивидуальных единицах, как о логически более цельной категории, не связанной с географической спецификой.

Региональные и типологические единицы различались давно и ботанико-географами (напр. Липским, 1899, стр. 507—508). Однако, региональные единицы рассматривались обычно в плане флористико-географическом, а типологические — в геоботаническом (формационном) понимании (Кузнецов, 1909, стр. 37—38).

Со временем, с расширением сферы применения обоих этих принципов деления, стало уменьшаться количественное различие между ними. Встал вопрос о качественном различии этих принципов.

Вопрос о делении территориальных единиц на типологические и региональные (индивидуальные) разрабатывается в последние годы особенно географами-ландшафтоведами (А. Г. Исаченко, 1953, Д. Л. Арманд, 1952, 1964, Б. Б. Родоман, 1956, Ю. К. Ефремов, 1960). По Ю. К. Ефремову происходит в процессе познания территориальных единиц чередование применения индивидуального и типологического принципов. На основании этих работ, можно прийти к более общему выводу, что типологические единицы основаны на повторяющихся в пространстве признаках, а региональные — на неповторимых, характерных только для соответствующей территориальной единицы признаках.

С точки зрения логики различие между этими основными принципами деления, как показал недавно Д. Л. Арманд (1964),

сводится к двум возможным приемам расчленение целого на части и деление объема понятия.

Расчленение целого на части, что в применении к геоботанике приводит к расчленению фитогеосферы на зоны, зоны на области и т. д., т. е. к установлению различного ранга территориальных объектов, систематизируемых на основании их индивидуальных особенностей, другими словами, по принципу индивидуальному, называемому в географии региональным и выражающемся в районировании территории.

Деление объема понятия в геоботанике приводит к классификациям территориальных объектов отдельных рангов; классификации проводятся на основании общих черт, присущих изучаемым объектам, т. е. по принципу типологизации. Типологизация низших геоботанических объектов различного ранга приводит к установлению целой серии классификационных рядов (напр. классификация синузий, кл. ценозов, кл. комплексов различного ранга и т. д.), каждый из которых может быть в свою очередь построен на основании различных признаков.

Типологизация и районирование — диалектические противоположности. Любая единица растительного покрова любой величины и любого ранга имеет как повторяющиеся, общие признаки (свойственные всему определенному типу единиц), так и индивидуальные, частные (свойственные только ей) признаки. (Единственным исключением является пока растительность наивысшей единицы типологических и региональных рядов на земле — фитосфера в целом.) Поэтому, теоретически можно типологический и региональный принципы использовать для классификации выделов любой величины. (Для мелких единиц вместо названия «региональный», целесообразнее и вернее говорить об индивидуальном, но это, как мы видели, не меняет сути дела). Практически, конечно, изучение мелких единиц происходит в основном по типологическому принципу, позволяющему сводить всё разнообразие явлений к небольшому числу типов; индивидуальные отклонения, от этих типов не представляют обычно интереса и учесть всех их практически невозможно. С укрупнением единиц уменьшается количество признаков, на основании которых можно проводить типологизацию; высшие типологические таксоны различаются только по отдельным наиболее общим признакам. Чем крупнее (по площади) территориальная единица, тем большее значение приобретают характерные ей особенности (по отношению к другим единицам того же ранга), т. е. ее региональные черты. Вопрос осложняется тем, что к числу региональных особенностей могут относиться также такие, как наличие определенных типологических единиц или определенное количественное соотношение последних. При наиболее круп-

ных региональных единицах (зоны растительности, области, под-области) значение типологического принципа практически сходит на нет.

III

Региональное деление территории, как выше говорилось, основано на наличии определенных признаков, свойственных только отдельным выделенным участкам.

Уменьшая количество признаков, на основании которых происходит деление, до одного, региональное деление территории на основании этого признака сводится к установлению ареала этого признака. Установление ареала как общий методический прием при выведении территориальных единиц мы можем называть *ареализацией* (по литературе нам этот термин неизвестен, но очень возможно, что он уже был использован).

Таким образом, ареализация является частным случаем регионального деления, при котором территория разделяется по одному признаку на две части: на ареал определенного явления (т. е. территорию, на котором это явление или признак встречается определенной повторностью) и на территорию вне этого ареала.

Аналогично вышесказанному, уменьшая число признаков при типологизации до одного, получается также разграничение территории только на две части: на ареал типа и на территорию вне этого типа. Таким образом, при только одном признаке классификации территориальных единиц типология и районирование полностью совпадают.

Единственным признаком классифицирования территории может в частном случае служить и наличие определенного типа меньших территориальных единиц на рассматриваемой территории. Вычерчивая территорию, на которой распространена эта меньшая типологическая единица, мы получаем опять ареал.

Таким образом, понятие ареализации мы можем применять на различных уровнях типологизации и соответственно этому мы будем получать определенные ареалы: так напр. мы можем иметь ареалы ассоциаций, ареалы формаций и др., а также ареалы типов синузий, типов комплексов и др. Эти ареалы, в свою очередь, могут быть подвергнуты, как это делается в фитогеографии, типологизации (получатся типы ареалов ассоциаций, типы ареалов формаций и т. д.) или же районированию. Районирование по совокупности ареалов определенных ассоциаций или групп ассоциаций приводит к ботанико-географическим подразделениям. Последние могут быть таким образом связаны в единую логическую систему территориальных единиц.

Из вышеприведенного вытекает, что в геоботанике теоретически мы можем иметь большое количество различных рядов

территориальных единиц; практически же (в зависимости от назначения) будут иметь значение то одни, то другие из них. Имея представление о всем разнообразии теоретически возможных классификационных рядов, можно выяснить и проверить логикометодологические основы предложенных до сих пор геоботанических классификаций, а также наметить пути разработки малоизученных классификационных рядов, представляющих теоретический или практический интерес.

ЛИТЕРАТУРА

- Арманд Д. Л. 1952. Принципы физико-географического районирования. Изв. АН СССР, сер. геогр., 1.
- Арманд Д. Л. 1964. Логичность географических классификаций и схем районирования. Сб. Развитие и преобразование географической среды. «Наука».
- Ефремов Ю. К. 1960. Два логических этапа в процессе физико-географического районирования. Вестник МГУ, серия геогр., № 4.
- Исаченко А. Г. 1953. Основные вопросы физической географии. Изд. ЛГУ.
- Кузнецов Н. И. 1909. Принципы деления Кавказа на ботанико-географические провинции. Зап. Имп. Акад. Наук. По физ.-мат. отд. т. XXIV № 1.
- Липский В. И. 1899. Флора Кавказа. Тр. Тифл. Бот. Сада, IV
- Мазинг В. В. 1965. Об изучении мозаичности и комплексности растительного покрова. Изв. АН Эст. ССР сер. биол. № 1.
- Мазинг В. В. и Трасс Х. Х. 1963. Развитие некоторых теоретических проблем в работах эстонских геоботаников. Ботан. журнал, 48, 4.
- Погребняк П. С. и др. 1944. Основы лесной типологии. Киев.
- Раменский Л. Г. 1938. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. Сельхозгиз.
- Родоман Б. Б. 1956. Способы индивидуального и типологического районирования и их изображение на карте. Вопросы географии, 39.
- Braun Blanquet, J. 1928. Pflanzensoziologie. Berlin.
- Braun Blanquet, J. 1951. Pflanzensoziologie. 2. Aufl. Wien.

CLASSIFICATION SEQUENCES OF TERRITORIAL UNITS IN GEOBOTANY

V. Masing

Summary

1. The aim of the present paper is to discuss certain general principles connected with the classification of territorial units in geobotany (the theory of vegetation). All the classification units with a certain area which can be given in the scale of a map are called territorial units here.

The oldest and simplest way was to group objects as to their various marks separately without grasping all the objects and forming a unique logical system. Next, the union of all the objects as to a certain common mark has made it necessary that

the stages of taxonomy and the classification must have the single-top hierarchy form. The introduction of the genetic principle gave the classification the appearance of a "geneological tree"; this way which was practical with monophyletic systematic groups was introduced into geobotany, but it is not justified here. However, such single-top classifications which are based on various marks can be widely used as to their composition.

In the 20ies and 30ies two-dimensional coordinate systems were introduced into geobotany. Site conditions were placed in them on different axes. The forest type scheme by V. Sukachev and the so-called "edafic network" by the Ukrainian forest typologists are the most well-known examples of such classifications in the Soviet Union.

Nowadays the need to differentiate units on the basis of more marks is ever more sharply expressed. It must take us to the upspring of multi-dimensional classifications. There is an analogical trend in taxonomy where the analysis of new biochemical data and hybrid forms cannot only be expressed in the geneological tree-like schemes.

On each stage of scientific development classifications express the stage of knowledge in certain research objects and it depends on the amount and quality of information available, the methods used in its investigation and how complicated are the objects. Present-day technical aids have enlarged chances to elaborate information and they make it possible to create multi-dimensional classifications.

2. Plant sociologists have tried for long to create a unique hierarchic classification the basic unit of which is association (a type of plant community). Now it has turned out that a number of research objects must be differentiated in geobotany (synusiae, microcoenosis, complexes etc.) all of which can be classified as a hierarchic order with numerous taxonomic stages.

While differentiating geobotanic units two main principles must be considered first of all. Logically we can differentiate (1) the division of a whole into its constituents (dismembering) In territorial units regional or individual units are achieved each of which is characterized according to its peculiar marks. (2) the detailed approach to the volume of the notion (classification) In this case we get the typology of units, i. e. a division where all the units are similar as to certain common marks. Each territorial unit can be characterized on principle following one or other logical operation. In smaller units typological peculiarities are more essential, in larger units regional (individual) peculiarities are more essential.

In reducing the number of marks according to which units are compared to the minimum, i. e. to one, we get a territorial unit which is limited by the distribution of one of its marks,

thus we get an areal. The procedure of the differentiation of territorial units as to any single mark distribution is called arealization by the author. This single mark may be also the distribution of certain smaller territorial units in larger units. Regionalization according to individual marks, typology and arealization are three logic procedures by means of which it is possible to create various necessary territorial systems and analyse the logical foundations of existing systems.

ДЕТИЩЕ Н. И. КУЗНЕЦОВА — ОТДЕЛ ГЕОБОТАНИКИ ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ. В. Л. КОМАРОВА АН СССР И ЕГО ОСНОВНЫЕ ЗАДАЧИ

Б. А. Тихомиров

Среди огромного научного и научно-организационного наследства, которое оставил поколениям Н. И. Кузнецов, нельзя не отметить его детище — отдел Геоботаники БИН АН СССР. Н. И. в течение десяти лет руководил работой созданного им геоботанического отдела Главного ботанического сада. Последующий, более чем тридцатилетний период развития отдела геоботаники проходил после смерти Н. И. Кузнецова, но с постоянной опорой на его научное наследство, особенно в области географии и картографии растительного покрова.

Поэтому сегодня есть все основания вспомнить Н. И. Кузнецова как организатора и руководителя отдела Геоботаники БИНа, проследить путь развития этого геоботанического коллектива нашей страны после смерти Н. И. и определить основные задачи на современном этапе.

Первая часть доклада основана на литературных данных или материалах, сообщенных ботаниками, работающими в отделе Геоботаники БИНа с момента его основания (Е. В. Шифферс, Л. С. Соколова и др.).

а) Организация геоботанического отдела Главного Ботанического сада (в Ленинграде)

Поступив в 1921 году на работу в Гербарий Главного Ботанического сада на должность младшего консерватора, Н. И. Кузнецов с 1922 г. начал создавать геоботанический отдел.

Первые шаги в организации геоботанического отдела проходили в трудное для нашей страны время послевоенной разрухи. Но не только недостаток помещения, штатов и средств затрудняли организацию отдела; «Н. И. приходилось преодолевать не-

мало досадных препятствий внутри самого Ботанического Сада» (Ю. Д. Цинзерлинг, 1933, стр. 85) Однако, несмотря на все эти препятствия, Н. И. Кузнецов, благодаря его недюжинным организаторским способностям, огромному научному авторитету, умению сплотить вокруг себя сотрудников для выполнения общей задачи, создал геоботанический отдел в Главном Ботаническом саду, организовал его работу и руководил им в течение 10 лет, до своей кончины (1932 г.).

б) Направление работ геоботанического отдела в пору руководства им Н. И. Кузнецова

Теоретической доктриной научной программы геоботанического отдела в первые этапы его развития были идеи Н. И. Кузнецова, высказанные им в трудах: «Принципы деления Кавказа на ботанико-географические провинции» (1909) и «Опыт деления Сибири на ботанико-географические провинции» (1912). Без боязни впасть в ошибку можно сказать, что этими работами заложены теоретические основы познания (исторический и географический принципы) географии растительного покрова и его картографии.

В основу деятельности геоботанического отдела Н. И. Кузнецов положил составление «Геоботанической карты Европейской части СССР» в масштабе 1 : 1 050 000 (25-ти верстка). В этой работе он практически осуществил и конкретизировал свои теоретические положения. Для составления геоботанической карты был положен принцип показа современного растительного покрова на фоне восстановленного. Этот принцип, к сожалению, был в дальнейшем оставлен. В программу работы над картами растительного покрова входило составление внутренне связанного комплекса карт:

- а) карт ареалов ведущих растений-ценозообразователей,
- б) карт местонахождений ископаемых растений и исторических факторов, влияющих на развитие и распределение растительного покрова (границы морских трансгрессий, оледенений и т. п.),
- в) карт собственно растительного покрова (геоботаническая карта).

Затем в результате синтеза этих материалов должна быть составлена обобщающая карта ботанико-географического районирования. Эта программа работ по картографии растительного покрова нашей страны, не потерявшая своего значения и до настоящего времени, послужила основой широкого развития картографических работ, основоположником которых в нашей стране по праву может быть назван Николай Иванович Кузнецов. Н. И. глубоко понимал и практическое значение карт, как осно-

вы народно-хозяйственного использования растительного покрова, о чем он не раз высказывался как в устных выступлениях, так и в печати.

С самого начала организации геоботанического отдела Н. И. Кузнецов все свои силы устремил на составление геоботанической карты Европейской части СССР. Первым этапом было составление карты в масштабе 60 верст в дюйме, получившей на Всесоюзной с/х выставке в 1923 г. в Москве «Диплом признательности». Второй этап — составление карты в масштабе 25 верст в дюйме (1 : 1 050 000), к чему были привлечены значительные силы, в том числе и ботаники, не работающие в Ботаническом саду.

С выходом первых листов этой карты в свет (8 из составленных 18-ти) к картографическим работам геоботанического отдела было привлечено внимание ботанических и правительственных учреждений.

Впервые геоботаническая карта была поставлена на службу учета и распределения по территории природных ресурсов в связи с планированием народного хозяйства молодого советского государства. Признание картографических работ правительственными органами, планирующими народное хозяйство, создало необходимые материальные предпосылки для организации дальнейших работ геоботанического отдела (средства, штаты и т. д.)

Следует также отметить и международное признание геоботанического картирования в СССР проводившегося под руководством Н. И. Кузнецова. После того, как несколько листов карты вышло в свет, Н. И. Кузнецов получил приглашение принять участие в составлении 1 : 1 000 000 карты Европы. Однако эта работа по условиям того времени не могла осуществиться. В 1930 году на международном Ботаническом конгрессе в Кембридже Н. И. Кузнецов был заочно избран членом редакционного комитета по картированию растительности Европы; известный ботанико-географ Брокман-Ерош говорил, что «русские под руководством профессора Кузнецова сделали нечто исключительное». В этих словах, произнесенных три с половиной десятилетия тому назад, звучит высокая оценка картографическим работам геоботанического отдела, которые к настоящему времени достигли еще более широкой международной известности. Работы над картой были знаменем отдела, его трамплином для других исследований.

За первое десятилетие своего существования геоботанический отдел под руководством Н. И. Кузнецова широко организует маршрутные геоботанические исследования. Они связываются с составлением карты и проводятся в Европейской части СССР (Ленинградская область, Карелия, Северный край, Белоруссия, Средняя часть Европейской части СССР, Крым,

Украина, Кавказ (Дагестан, Армения, Северный Кавказ). Ведутся также работы по истории флоры и растительности (участие в Комиссии по Четвертичному периоду, составление Ю. Д. Цинзерлингом исторической ботанико-географической карты Европейской части СССР). Организуются стационарные исследования: в Павловске (под Ленинградом) и на озере Севан. Программы экспедиционных и стационарных исследований разрабатывались под непосредственным руководством Н. И. Кузнецова. Отчеты о полевых работах всегда заслушивались на научных семинарах отдела. За 10 лет работы Н. И. Кузнецова на посту заведующего отделом геоботаники он создал значительный коллектив ботаников как штатных сотрудников, так и привлекаемых на хозрасчетные средства. В его работе постоянными помощниками были Ю. Д. Цинзерлинг (зам. зав. отделом), А. П. Ильинский, Е. В. Шифферс, А. С. Порецкий и др. В организации и руководстве экспедиционными исследованиями на севере лесной зоны Европейской части СССР, а также в составлении соответствующих листов карт принимал активное участие А. П. Шенников.

На работе отдела Геоботаники и пополнения его кадров благоприятно отразилось соединение в 1931 г. Ботанического музея Академии наук СССР и Главного ботанического сада. В отдел из Музея перешли крупные геоботаники: В. Н. Городков, А. И. Лесков, Ф. В. Самбук.

Н. И. Кузнецов был крупнейшим систематиком высших растений — филогенетиком, историком флоры и выдающимся ботанико-географом, но он не был геоботаником-фитоценологом. В силу этого он не смог ставить и решать многие вопросы геоботаники-фитоценологии и экологии растений в их современном понимании. Но он создал в СССР геоботаническое картографирование, его теоретические основы и методические приемы; он создал геоботанический отдел, которому было суждено играть руководящую роль в развитии отечественной геоботаники. В этом его неопределимая заслуга перед нашей страной.

в) Дальнейшее развитие работ отдела геоботаники Ботанического института АН СССР

После смерти Н. И. Кузнецова отдел геоботаники БИНа некоторое время возглавляет В. Н. Сукачев (1932—1933 гг.), а в дальнейшем Ю. Д. Цинзерлинг (1933—1938). Эпизодически обязанности зав. отделом в эти годы выполняли также С. Я. Соловьев, А. П. Ильинский и др.

С 1938 года работами отдела геоботаники в течение 25 лет руководит Е. М. Лавренко. Последние годы (с 1963) эта обязанность возложена на автора этих строк. В кратком сообщении

невозможно даже в самых общих чертах отразить более чем тридцатилетний путь отдела, после смерти Н. И. Кузнецова. Приходится только напомнить самые существенные работы коллектива отдела геоботаники, выполненные за это время.

Работы по картографии и географии растительного покрова, начатые свыше 40 лет тому назад Н. И. Кузнецовым, за весь этот период занимали в работе отдела геоботаники видное место.

Под руководством Ю. Д. Цинзерлинга выполнено первое геоботаническое районирование СССР для Комиссии по сортоиспытанию Наркомата Земледелия. В дальнейшем были разработаны принципы геоботанического районирования и коллектив отдела под руководством Е. М. Лавренко составил и опубликовал «Геоботаническое районирование СССР» в серии работ по природному районированию, выполненных совместно с СОПС АН СССР

Всем известны изданные отделом Карты растительности СССР с пояснительным текстом в масштабах 1:5 000 000, 1:4 000 000, выполненные, первая под редакцией Ю. Д. Цинзерлинга и Е. М. Лавренко; автором под руководством Е. М. Лавренко и В. Б. Сочава, Карта растительности Европейской части СССР в масштабе 1:2 500 000, Карта растительности Средней Азии (под руководством Н. И. Рубцова и Л. Е. Родина), Карта растительности Дагестана (Е. В. Шифферс), Карта растительности Урала (К. Н. Игошина) и др., а также многочисленные карты для Большого атласа мира (А. П. Ильинский и др.) В настоящее время составлена серия карт для Географического атласа мира. Работы по картографии и географии растительного покрова, проведенные в Отделе геоботаники, получили мировую известность.

В отделе создана специальная Лаборатория географии и картографии растительного покрова, которую несколько лет возглавлял В. Б. Сочава, а теперь А. А. Юнатов. Ежегодно печатаются сборники «Геоботаническое картографирование» (редактор В. Б. Сочава). В настоящее время отдел (лаборатория картографии и географии растительности) взял на себя весьма почетную, но в тоже время ответственную и трудную задачу — составление Геоботанической карты в масштабе 1:2 500 000. Эта задача грандиозная по своему масштабу может быть выполнена при условии участия в ней всех учреждений и ботаников Советского Союза, ведущих работы по картографии растительного покрова. Завершение этой работы будет памятником Н. И. Кузнецову.

Весьма важным разделом работ отдела, начатых еще при жизни Н. И. Кузнецова, было составление программ и методических пособий. Достаточно упомянуть программы геоботанических исследований (2 издания, 1934, 1938) — коллективный

труд сотрудников отдела, немало способствовавших унификации методов и планомерной организации геоботанических исследований в СССР. Особо следует отметить коллективный труд «Полевая геоботаника» — фундаментальное пособие по теории и методическим вопросам современной геоботаники. Три тома, которые вышли, свидетельствуют о том, что этот труд является крайне важной настольной книгой геоботаники, желающего работать на уровне современной науки. Завершение труда — выпуск остальных 2 томов — предполагается в ближайшие годы.

Работы методического характера ведутся в Лаборатории общей и экспериментальной геоботаники под руководством Е. М. Лавренко. Отдел геоботаники уделяет постоянное внимание сводным работам по растительному покрову. В этой серии работ следует указать «Растительность СССР» (2 тома), «Растительность земного шара» (А. П. Ильинский), «Растительность тундровой зоны СССР» (Б. Н. Городков), «Растительный покров СССР» (под редакцией Е. М. Лавренко и В. Б. Сочава). В самое последнее время вышла крупная сводка по теории биогеоценологии «Основы лесной биогеоценологии», выполненная под руководством В. Н. Сукачева сотрудниками отдела геоботаники и лаборатории лесоводения АН СССР.

В поле зрения отдела геоботаники, начиная с момента его организации, всегда были вопросы истории растительного покрова, которыми в разных аспектах занимались В. Н. Сукачев, Ю. Д. Цинзерлинг, Е. М. Лавренко, Б. Н. Городков, Н. Ф. Комаров, В. П. Малеев, К. Н. Солоневич, Т. А. Благовещенский, А. И. Лесков, А. И. Толмачев, Б. А. Тихомиров, Б. А. Юрцев. Многие из перечисленных исследователей принимали активное участие в Комиссии по истории флоры и растительности СССР при БИНе, а теперь при ВБО.

Как было отмечено, Н. И. Кузнецов в связи с составлением Карты растительности Европейской части СССР все внимание сотрудников отдела и привлеченных со стороны геоботаников направил именно на эту территорию нашей страны. Однако, в дальнейшем отдел геоботаники охватил своими исследованиями Урал, Сибирь, Дальний Восток, Среднюю Азию и Казахстан. Если сейчас взглянуть на густую сеть маршрутов сотрудников отдела, то можно себе представить размах геоботанических исследований, проведенных за последние 3 десятилетия.

Отдел продолжил исследования и в Европейской части СССР (Цинзерлинг, Шенников, Соколова, Полянская, Солоневич, Шифферс и др.), но развертывал их и в других районах.

Постоянно изучалась отделом и растительность Крайнего Севера (Городков, Самбук, Сочава, Андреев, Лесков и др.). В настоящее время изучением растительности Севера занимается специальная лаборатория (зав. лабораторией Б. А. Тихомиров), которая сосредоточила свое внимание на разработке био-

логических основ использования, преобразования и охраны растительных богатств Севера.

Изучается биология растений Крайнего Севера, их жизненные формы с учетом хромозомного набора, структура растительных сообществ, проблемы безлесья тундры и др. Издается специальная серия «Растительность Крайнего Севера и ее освоение» (вышло 5 выпусков). Часть коллектива Лаборатории под руководством А. И. Толмачева, Б. А. Тихомирова и Б. А. Юрцева составляет «Арктическую флору СССР» (4 выпуска вышли из печати, 1 находится в издательстве, остальные готовятся к печати). Этот труд основан на новом материале, собранном в последние годы советскими тундроведами. Международное значение этой сводки трудно переоценить в связи с тем, что «Арктической флорой СССР» восполняется пробел в мировой флоре Арктики.

Упомянем также вышедшую в 1963 году книгу «Очерки по биологии растений Арктики» (Б. А. Тихомиров), а также выполненную под руководством В. Д. Александровой и изданную под ее редакцией сводку «Кормовая характеристика растений Крайнего Севера».

Не меньшее внимание отдел геоботаники уделял и вопросам изучения растительности аридных областей. Крупными знатоками растительности южных районов были написаны разделы: «Растительность степей» (Е. М. Лавренко) и «Растительность пустынь» (А. В. Прозоровский) в книге «Растительность СССР». Большое значение имеет изучение растительности такыров (Л. Е. Родин). В настоящее время все работы по аридным областям сосредоточены в лаборатории растительности аридных стран (зав. лабораторией Л. Е. Родин). Наряду с исследованиями пустынных районов СССР проводятся работы и в зарубежных странах (ОАР, Сирия, Монгольская Республика, Китай, Индия). Эти работы дают возможность широких ботанико-географических сравнений и вместе с тем приносят несомненную пользу народному хозяйству дружественных нам стран. Не могу не отметить целого ряда монографий, посвященных растительности аридных стран, опубликованных отделом: «Растительность пустынь Западной Туркмении» (Л. Е. Родин); «Динамика растительности пустынь (на примере Западной Туркмении)» (Л. Е. Родин); «Растительность МНР» (А. А. Юнатов); «Растительность полупустыни Северного Прикаспия» (Ф. Я. Левина); работа Е. М. Лавренко «Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки», получившая премию им. В. Л. Комарова и др.

До последнего времени исследования по растительности лесной зоны в отделе Геоботаники не были организованы в специальной лаборатории. Несколько лет тому назад была создана

лаборатория растительности лесной зоны (зав. лабораторией А. А. Корчагин) и исследования разных типов растительности лесной зоны будут проводиться более продуктивно.

За последние десятилетия как у нас, так и за рубежом дифференцировалась новая ветвь комплексного познания природных явлений — биогеоценология* В настоящее время для развития этих исследований в СССР, в отделе Геоботаники организована лаборатория биогеоценологии. В этой связи следует отметить, что хотя в течение многих лет (с 1933 по 1962 г.) В. Н. Сукачев и не состоял сотрудником отдела геоботаники БИНа, однако его работы оказывали постоянное руководящее влияние на правление исследований отдела.

Наряду с широким развитием экспедиционных, маршрутных исследований, которые проводились и еще долго будут проводиться во многих малоизученных районах нашей страны, отдел уже давно взял твердый курс на развитие стационарных и экспериментальных работ комплексного (биогеоценологического) характера. Многие проблемы требуют форсированного развития именно этих методов работ. Чтобы составить себе представление об этой серии работ достаточно вспомнить стационарные исследования в Сувальском лесничестве Воронежской обл. (А. П. Ильинский с сотрудниками), исследования на Средней Волге А. П. Шенникова с сотрудниками, экспериментальные работы А. П. Шенникова с сотрудниками на стационаре АН СССР («Борок» Ярославский обл.), на стационаре БИН в «Отрадном» (Ленинградская обл.), В. Н. Сукачева и Н. В. Дылиса с сотрудниками на стационаре в зоне хвойно-широколиственных лесов (Московская обл.), В. Г. Карпова и Г. Б. Гортинского на южно-таежном стационаре в Ярославской области, работы на лесотундровом стационаре «Сивая Маска» (Б. Н. Норин с сотрудниками), исследования на Джаныбекском (И. В. Ларин, Т. К. Гордеева), и Курском (А. М. Семенова-Тян-Шанская) стационарах, биокомплексные исследования в Казахстане (под руководством А. А. Юнатова) и др. Материалы по этой серии работ в большей части еще не опубликованы, но нет сомнения, что опубликование их внесет много нового как в теорию геоботаники, так и в углубленное биологическое обоснование приемов использования освоения и охраны естественной растительности различных природных зон СССР Следует также отметить применение математических методов в изучении растительных сообществ (В. И. Василевич).

В какой-то степени отражением работ отдела могут быть труды БИНа серия «Геоботаника». Вышедшие 17 томов посвящены различным разделам теории, методике и региональным

* За рубежом она называется учением об экосистемах.

исследованиям. Несомненно, они представляют крупный вклад в развитие геоботаники в нашей стране.

Подводя итоги, можно сказать, что отдел геоботаники БИН АН СССР своими работами в значительной степени способствовал оформлению теоретических позиций нашей науки, разработке основных понятий и методов изучения растительных сообществ, выяснению географических закономерностей растительного покрова и раскрытию сущности растительного сообщества — наиболее распространенной формы существования растительных организмов на Земле.

Решая теоретические проблемы, отдел геоботаники, начиная с его основания и до настоящего времени, постоянно озабочен практическим применением геоботанических исследований. На протяжении многих лет отдел проводил свои работы, попутно, решая ряд практических задач. Укажу только на некоторые исследования сенокосов и пастбищ, изучение пастбищ тундрового и пустынно-степного скотоводства, разрешение проблем обводнения засушливых областей, осушения болот, изыскания новых земель, правильного использования лесного фонда, полезащитное лесоразведение, борьба с эрозией и т. д., и т. п. Не было ни одной сколько-либо крупной народнохозяйственной проблемы по использованию природных растительных ресурсов, в решении которой не участвовал бы отдел геоботаники или его сотрудники. Практическая направленность в работе отдела была сформулирована Н. И. Кузнецовым, и она была пронесена в течение всех четырех десятилетий его существования.

Другая особенность в работе отдела, которая также ведет свое начало от Н. И. Кузнецова — это коллективность в выполнении крупных тем. Только коллективным выполнением крупных тем достигается их монографичность, многогранность, учет и использование максимального количества фактического материала и полноценность выводов.

За это время отдел многие работы проводил в комплексе с научными и производственными организациями (институт географии, почвенный институт, институт кормов, институт с/х Крайнего Севера, биологические и ботанические институты филиалов АН и Академии Наук союзных республик и др.).

В последние годы многие симпозиумы и совещания отдел геоботаники проводит совместно с Всесоюзным Ботаническим обществом, и это дает хорошие результаты.

Я не могу здесь не упомянуть о некоторых факторах, задержавших развитие работ геоботанического отдела и в целом геоботаники в нашей стране. В период культа личности по необоснованным наветам были арестованы и умерли в заточении талантливые советские ботаники: зав. отделом геоботаники Ю. Д. Цинзерлинг, многолетний ученый секретарь отдела А. С. Порецкий, крупный советский тундровед Ф. В. Самбук.

Все эти товарищи посмертно реабилитированы и статьи о их жизни и научной деятельности были опубликованы в «Ботаническом журнале».

Война, блокада и связанная с ней эвакуация надолго задержала нормальное развитие работ отдела и унесла от нас многих крупных ботаников в расцвете их творческих сил: К. И. Солоневича, А. И. Лескова, А. В. Прозоровского, Я. Я. Васильева, Н. Ф. Комарова, В. П. Малеева, А. Г. Благовещенского.

Н. И. Кузнецов в своей статье «Ботаника и война» писал, что ботанику можно не держать оружие, но защищать свою родину своими знаниями — он выдвигал работы по лекарственным и дубильным растениям, которые были особенно важны во время Первой мировой войны. Так делали сотрудники отдела геоботаники и во Вторую Отечественную войну, применяя методы картографии для составления военно-стратегических карт, а также выполняя другие задания фронта, способствуя разгрому врага. Тяжелые потери, нанесенные войной, особенно в отношении кадров не могли быть сразу восстановлены. Отдел развернул активную работу по подготовке кадров через аспирантуру и таким образом пополнил свой состав молодыми научными силами.

г) Основные направления работ, проблемы и задачи отдела геоботаники БИН на современном этапе

Как нам представляется, отдел по-прежнему должен обращать внимание на разработку методических вопросов (окончание «Полевой геоботаники», разработку карманной полевой геоботаники, достаточно унифицированной для всех геоботаников СССР разработку объективных методов описания и систематизации геоботанических материалов, определения биологической продуктивности, эколого-физиологических экспериментальных исследований и др.) Самое важное — разработать также методы, которые бы могли быть приняты по всему Советскому Союзу, конечно, в соответствии с зональными особенностями; составить на новой основе общедоступное руководство по полевым геоботаническим исследованиям.

Крупным разделом работ должна быть работа по составлению Геоботанической карты в масштабе 1 : 2 500 000. На этой работе отдел должен доказать верность традициям основателя отдела Н. И. Кузнецова, а также всем дальнейшим после него крупным работам по картографии.

В дальнейшем мы должны разрабатывать биологические основы улучшения преобразования и охраны растительного покрова различных природных зон СССР. В этом разделе работ особое внимание отдел должен обратить на проблему биологической продуктивности растительных сообществ. Это одна из

кардинальных проблем геоботаники. Растение в процессе своей жизнедеятельности накапливает органическое вещество в определенных количествах и определенного качества. Человечество разводит растения или использует последние в естественных растительных сообществах также ради растительной продукции, ради накопленной ими органической массы. Вопросы динамики растительного покрова, обмена веществами и энергией также тесно связаны с биологической продуктивностью. Наконец, повышение биологической продуктивности естественных и культурных растительных сообществ может быть рационально организовано лишь на знании закономерностей накопления и расходования растительной продукции. Поэтому этим проблемам в работах отдела Геоботаники мы должны уделить особое место, а также принять меры к их разработке в нашей стране, содействуя тем самым выполнению Международной биологической программы.

Работы по эколого-физиологическому, синтетическому изучению жизненных форм должны интенсивно развиваться по всем зонам. Наконец, мы должны обратить особое внимание на работы по экспериментальному изучению сущности экологических, фитоценологических отношений, — и они должны стать во главе теоретических исследований отдела.

Отдел геоботаники БИН АН СССР — самый крупный геоботанический коллектив не только в СССР но и во всем мире, объединенный единой программой и едиными принципиальными установками. Это возлагает на него весьма высокую ответственность за направление исследований и их проблематику. От направления его работ, от правильно принятой проблематики в значительной степени зависят дальнейшие пути развития нашей отечественной геоботаники.

В связи с этим, в заключение следует отметить роль отдела геоботаники БИНа в координации исследований растительного покрова нашей страны. Отдел геоботаники всегда проявлял немалые усилия в организации геоботанических исследований: это выражалось в разработке и публикации методических работ, в организации коллективных исследований (геоботанические карты, работы по районированию, биокомплексные исследования и др.), в проведении совещаний и симпозиумов, подготовке кадров (кандидатов и докторов наук) для периферийных учреждений, во всестороннем содействии расширению геоботанических исследований на местах и т. д.

Однако, сейчас, когда создан Научный Совет по проблеме: «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира», на его геоботаническую секцию возложены большие и ответственные задачи в области координации и разработки направлений работ по изучению растительного покрова СССР

Бюро отделения Общей биологии АН СССР и Научный Совет по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» признали необходимым сосредоточить усилия в области геоботаники в предстоящем пятилетии (1966—1970 гг.) на исследовании в трех основных направлениях:

I. Изучение растительных сообществ и факторов, определяющих их продуктивность, состав и динамику:

1) синтетическое (комплексное) изучение жизненных форм (экобиоморф), в частности важнейших эдификаторов как основы познания структуры растительных сообществ;

2) изучение взаимоотношений между растениями в ценозе во взаимосвязи их со средой;

3) изучение состава, структуры и динамики фитоценозов;

4) изучение биологической продуктивности наземных растительных сообществ.

II. Изучение основных закономерностей географии и истории растительного покрова:

5) разработка типологии и классификации растительных сообществ как основы дифференцированного использования естественного растительного покрова;

6) картографирование растительности (мелкомасштабное и крупномасштабное);

7) разработка геоботанического районирования как основы для использования природных растительных ресурсов СССР в основных географических зонах;

8) география растительного покрова (составление региональных геоботанических монографий и др.);

9) изучение истории растительного покрова.

III. Разработка биологических основ улучшения и рационального использования естественного растительного покрова и создания искусственных посевов и посадок;

10) разработка биологических основ использования и улучшения естественных пастбищ и сенокосов;

11) изучение динамики растительности в связи с интенсивной хозяйственной деятельностью человека и разработка научных основ охраны растительного покрова;

12) разработка культурфитоценологии как теоретической основы для создания искусственных посевов и посадок.

Мы полагаем, что сосредоточение координированных усилий всех геоботаников нашей страны, работающих в системе Академии наук СССР, Академий наук союзных республик, в университетах и педагогических институтах, на выполнении этой проблематики — преумножит их вклад в развитие теории геоботаники, в познание закономерностей растительного покрова и разработку биологических основ его использования и охраны.

**THE DEPARTMENT OF GEOBOTANY OF THE
V. L. KOMAROV INSTITUTE OF BOTANY
OF THE ACADEMY OF SCIENCES OF THE U.S.S.R.
ORGANIZED BY N. I. KUZNETSOV AND ITS MAIN TASKS**

B. A. Tikhomirov

S u m m a r y

In 1922 N. I. Kuznetsov organized the Department of Geobotany at the then Main Botanical Gardens (now the V. L. Komarov Institute of Botany of the Academy of Sciences of the U. S. S. R.) Its main task was the compilation of the geobotanical map of the European part of the U. S. S. R. Besides the History of Vegetation was studied, the stationary centres for vegetation investigation were organized etc. These research trends have been developed at the Department, after N. I. Kuznetsov's death in 1932.

The article gives a survey of the achievements of the department and its further tasks.

ВОПРОСЫ ХИМИЧЕСКОЙ ТАКСОНОМИИ В СОВРЕМЕННОЙ ЛИХЕНОЛОГИИ

Х. Х. Трасс

Изучение биохимии лишайников продолжается уже около полутора столетий. В течение этого времени в лишайниках обнаружено большое количество различных химических соединений, объединенных под общим названием «лишайниковых веществ». Уже Цопф (Zopf, 1907) знал их 150, к настоящему времени их число, конечно, возросло. Но приводимые разными авторами цифры существенно различаются. Если, например, Клоза (Klosa, 1949) приводит их 230, то по Хейлу (Hale, 1961) их только 130. Как показали Асахина и Шибата (Asahina, Shibata, 1954), среди указанных у различных авторов веществ немало тождественных, синонимных, но в то же время в последнее время описаны многие новые вещества и их дериваты. Поэтому приводимое Хейлом число (130) является несомненно заниженным и действительное число находится где-то около двухсот.

Известные к сегодняшнему дню лишайниковые вещества изучены очень неравномерно. Химическая структура выяснена у 80 веществ, в отношении такого же числа веществ выяснено распространение в различных видах лишайников, дериваты, физические и химические свойства. Многие вещества остаются до сего времени эмпирическими, выделенными только один раз и не изученными более детально. Можно сказать, что только одно вещество, а именно усниновая кислота изучена к настоящему времени удовлетворительно, комплексно, что и дало возможность ее широкого практического использования (см. Купревич и др., 1953, Моисеева, 1961, Dean, 1952, Takahashi, Miyashita, 1962 и др.).

В настоящее время изучение лишайниковых веществ развивается в нескольких направлениях. Главные из них следующие.

1. Уточняются методы биохимического изучения лишайниковых веществ, особенно их идентификации. Особый интерес представляет хроматография на бумаге. Для систематики лишайников большое значение имеют выработанные Асахиной (Asahina, 1936—1940) микрохимические методы определения

веществ, позволяющие быстро и на небольшом материале точно определить большинство чаще встречающихся веществ. По оценке известного американского лишенолога Томсона (Thomson, 1963) микрохимические методы имеют в лишенологии такое же модернизирующее значение как цитологические в систематике высших растений.

2. Устанавливаются сущность, структура, химические и физические свойства различных веществ.

3. Обнаруживаются новые вещества и определяется синонимность некоторых веществ, установленных в трудах различных авторов.

4. Ускоряются работы по синтезу лишайниковых веществ.

5. Изучаются возможности практического использования лишайников, их веществ. Эта проблема не новая. В народной медицине, например, использовались и используются многие виды лишайников (Llano, 1948, Иванов, 1947, Иванов и Иванова 1950, Купревич, Литвинов, Моисеева, Рассадина, Савич, 1953). Более углубленное изучение возможностей практического использования лишайниковых веществ в медицине началось все-таки недавно, в сороковых годах. Вначале было обнаружено антибактериальное действие многих видов лишайников без выделения из них определенных биологически активных веществ, вскоре же началась работа с отдельными веществами (особенно с усниновой кислотой) и были получены эффективные антибиотические препараты. Бросается в глаза, что в последние годы в литературе появляется сравнительно меньше работ по лишайникам как источникам антибиотических веществ. Отчасти это можно объяснить секретностью соответствующих исследований в некоторых странах. Большая часть лишайниковых веществ совсем не изучена с точки зрения их антибактериального влияния, и нет сомнения, что дальнейшие исследования в этой области могут дать немаловажные результаты. С другой стороны, это обязывает интенсифицировать многостороннее изучение лишайников, — не только их биохимии, что, конечно, особенно важно, но и систематики, географии, экологии, физиологии, ценологии и пр.

Как же отражается химизм лишайников и успехи изучения этого явления в систематике и таксономии?

До середины прошлого столетия систематическая лишенология использовала при выделении таксонов всех рангов исключительно морфологические и анатомические признаки в целом и отдельных компонентов (грибов и водорослей) лишайникового слоевища. В 1867 г. выдающийся финский лишенолог В. Нюландер (Nylander, 1867, 1867a) открыл, что некоторые виды лишайников различно реагируют на химические реактивы KOH (сокращение — К.) и $\text{Ca}(\text{ClO})_2(\text{C.})$ Обнаружив, что среди одного и того же вида имеются экземпляры, дающие различные

цветные реакции на вышеупомянутые химические соединения, он стал выделять виды лишайников на основе их цветной реакции на реактивы. Например, если слоевище *Parmelia cetrarioides* не изменяется под влиянием $\text{Ca}(\text{ClO})_2$, то описанный Нюландером вид *P. olivetorum* под влиянием этого реактива приобретает красный цвет. При этом оба вида анатомо-морфологически идентичны.

Реакцию слоевища лишайника (в основном корового слоя и сердцевины) на различные химические соединения (кроме КОН и $\text{Ca}(\text{ClO})_2$ еще и J, Fe, парафенилендиамин — P., бензидин — В. и др.) стали широко применять при определении лишайников и установлении новых таксонов. К настоящему времени в лихенологии описаны десятки т. н. «химических видов», а подробное изучение систематики некоторых родов (*Parmelia*, *Cladonia* и др.) немислимо без биохимического анализа.

С самого начала развития «биохимической таксономии» в лихенологии ученые стали различно оценивать это направление. Были ученые, и при этом крупные, которые категорически отрицали т. н. химические виды. Так, например, Мюллер (Müller-Argoviensis, 1891 : 38) писал, что если два лишайника отличаются только по реакции, причем остальные структуральные и внешние признаки сходные, то такие таксоны никакой систематической ценности не имеют.

Современный шведский лихенолог Г Дегелиус (Degelius, 1939 : 102) писал, что таксономические единицы должны устанавливаться в основном по морфологическим признакам, а химические могут быть только вспомогательными.

До 1936 г. реакция лишайникового слоевища на разные химические соединения использовалась в основном без сведения о том, какие именно лишайниковые вещества дают ту или иную цветную реакцию, т. к. биохимические анализы требовали больших затрат времени и больших количеств материала. Асахина (Asahina, 1936—1940) дал в руки лихенологов сравнительно несложную и требующую мало времени для проведения анализов микрохимическую методику, состоящую в кристаллизации под влиянием определенных химикатов лишайниковых веществ и микроскопическом изучении морфологии кристаллов. При этом анализ можно проводить даже на совсем небольших фрагментах слоевища (например, на гербарных образцах). Перед химической таксономией лишайников открылись новые и химически конкретные перспективы для установления биохимических различий. Теперь лихенолог, обнаруживший среди морфологически однородного материала реагирующие различно на КОН, P или др. реагенты образцы, мог сам без особых затрат энергии для биохимических анализов установить, по содержанию каких именно веществ эти лишайники различаются. Кроме этого, в помощь лихенологу пришли удобные методы хроматогра-

фии на бумаге (Wachtmeister, 1956). Всё это стимулировало развитие химической таксономии лишайников.

При изучении биохимии лишайников с точки зрения их таксономии встают следующие основные вопросы.

1. Константность веществ. В различных видах лишайников имеются вещества с различной «привязанностью». Есть вещества, которые всегда и везде на протяжении всего ареала вида встречаются в нем, и при этом часто более или менее в одинаковом количестве. Но наряду с такими «верными» веществами встречаются т. н. аксессуарные (добавочные) и акцидентные (случайные) вещества.* Даль (Dahl, 1950 : 24) приводит следующий пример. Среди *Cladonia coccifera* выделяют разновидности, отличающиеся морфологически — var. *pleurota* с зернистыми соредиями и var. *stematina* без них. Цопф (Zopf, 1907) нашел, что в европейском материале var. *stematina* содержит всегда барбаτιновую кислоту, а var. *pleurota* — цеорин. На основе этого он выделил последнюю разновидность в самостоятельный вид. Но вскоре картина осложнилась. Асахина (Asahina, 1939, 1940) нашел, что обе разновидности содержат цеорин. То же нашел в Гренландии Даль, а кроме этого var. *pleurota* содержала местами скваматовую кислоту и одно неизвестное вещество. Даль (op. cit.) приходит к заключению, что у *Cl. coccifera* «химические свойства ценны в Европе, но в Японии и Гренландии имеют малое значение».

Еще сложнее обстоит дело с морфологически более или менее однородным комплексом *Cladonia chlorophaea*, содержащим 5 различных веществ, на основе которого выделен ряд химических видов, (Asahina, 1940a), а именно —

- Cl. chlorophaea* s. str.: P + сильно краснеет, К. —, КС. — (фумарпроцетрариевая кислота);
Cl. cryptochlorophaea Asah.: P — или + слабо краснеет, К. + красное, КС. + пурпурнокрасное (криптохлорофеановая кислота);
Cl. merochlorophaea Asah.: P как у предыдущего, К. —, КС. + пурпурнокрасное (мэрохлорофеановая кислота);
Cl. grayi Merg.: P —, К. —, КС. —** (грайановая кислота).

Некоторые исследователи пытались найти различия в распространении этих таксонов. Но выяснилось совсем неожиданное: у одних и тех же номеров, одного и того же эксиккатного гербария *Cladonia chlorophaea* различными авторами были най-

* Добавочные вещества встречаются вместе с основным (константным) веществом на ограниченной части ареала определенного морфологически идентичного химического вида, случайные вещества обнаруживаются обыкновенно в малых количествах спорадически в различных пунктах ареала.

** По Далю Кс. + очень медленно краснеет!

дены различные кислоты. Например, в Sandstede, *Cladoniae essiccata* № 235 Асахина нашел грайановую кислоту, Даль в одном экземпляре мэррохлорофеановую, в другом криптохлорофеановую; то же самое случилось с номерами 238, 338, 975, 1387 и др. Очевидно, содержание кислот в комплексе *Cl. chlorophaea* крайне лабильный признак. Кроме того, Даль (Dahl, op. cit. p. 106) нашел в эксиккате Сандштеде (№ 238 и 975) новую кислоту, которую он назвал новохлорофеановой (КС. —). Не приходится особенно сомневаться, что более интенсивными исследованиями биохимического состава *Cl. chlorophaea* на его огромном ареале и в различных экотопах будут обнаружены еще новые кислоты или их комбинаций.

Среди лишайников имеется довольно много морфологически сходных видов, в которых исследователи обнаруживают акцессорные или акцидентные вещества. По Хейлу (Hale, 1961) в настоящее время известно примерно 40—50 видов с изменчивым биохимическим составом. Он приводит следующие примеры: *Lobaria pulmonaria* — стиктовая или норстиктовая кислота, *Parmelia borrieri* — леканоровая или гирофоровая к., *P. conspersa* — салациновая, стиктовая или фумарпротоцетрариевая к., *P. laevigata* — леканоровая или барбатовая к., *Stereocaulon tomentosum* — лобаровая или стиктовая к., *Thamnolia vermicularis* — скваматовая или тамнолиевая к., *Usnea longissima* — салациновая или барбатовая к. Бывают и более сложные случаи, как например *Cladonia mitis*, который может содержать усниновую, рангиформовую, псевдорангиформовую, псоромовую (редко) и неопределенные кислоты А и В. Виды с изменчивым биохимическим составом представляют для систематики лишайников нередко большие трудности. Нередко исследователи «преодолевают» их просто, описывая содержащие различные кислоты образцы как самостоятельные виды, не обращая внимания на то, насколько постоянны эти вещества, связаны ли они с другими признаками и обособлены ли географически.

2. География химических таксонов. Расширение в последние десятилетия биохимического изучения лишайников позволило обнаружить у некоторых веществ географические закономерности их распространения. Хейл (Hale, 1956, 1961, стр. 81, рис. 50) показал, что *Evernia furfuracea* содержит в Северной Америке леканоровую кислоту, в Европе — физодовую или оливеторовую кислоту. При этом в Южной Европе господствует первая кислота, в северном направлении ее количество уменьшается, а в Англии и в Скандинавии ее меньше, чем оливеторовой кислоты. Здесь мы имеем дело с постепенным изменением химического состава лишайника. Имеются и примеры, когда один морфологический вид имеет на разных континентах различный химический состав, например, *Haematomma ventosum* содержит в Европе фумарпротоцетрариевую кислоту,

а в материале из Северной Азии и Северной Америки эта кислота отсутствует [первый тип описан как *H. ventosum* (L.) Mass. s. str. или *H. ventosum* ssp. *ventosum*, второй — *H. lapponicum* Räs. или *H. ventosum* ssp. *lapponicum* (Räs.) Laund. (Culberson, 1963)]. Хейл (Hale, op. cit.) приводит примеры в отношении *Cetraria ciliaris*, который встречается в различных частях континента Северной Америки в виде различных химических рас (протолихестериновая, оливеторовая и алектороновая расы).

Много внимания уделяли лихенологи вопросам кемотаксономии и географии *Thamnolia vermicularis*. Асахина (Asahina, 1937) нашел среди морфологически однообразного материала, что часть его содержит тамнолиевую кислоту и приобретает при длительном сохранении в гербарии розоватый цвет (*Th. vermicularis* Schaeg. em. Asah.), часть — скваматовую и бэомицетовую кислоту и в гербарии окраску не меняет (*Th. subvermicularis* Asah. = *Th. subuliformis* (Ehrh.) Culb.). Сато (Sato, 1963, 1965) и Кальберсон (Culberson, 1963) утверждают, что, несмотря на обнаруженное перекрытие ареалов этих химических рас, они все же являются самостоятельными видами, т. к. процентное соотношение их в различных географических пунктах различное (например, в Скандинавии три третьих принадлежит к *Th. subuliformis*) Стадится необъясненным, как поступать, если в одном и том же «пятне» («вегетативном клоне») этого лишайника одни слоевищные ветки дают реакцию характерную для *Th. vermicularis*, другие — для *Th. subuliformis*, как это обнаружилось среди материала, собранного нами в Хибинах в 1958 г.

Нам кажется, что в отношении многих видов лишайников еще рано говорить об установленных закономерностях распространения их химических рас. Для этого еще слишком мало материала, виды изучены биохимически в различных точках их ареала недостаточно. В различных видах можно легко обнаружить новые вещества и установленные географические закономерности теряют тотчас свое значение. Например, недавно в материале из Эстонии *Usnea dasypoga* была найдена салациновая кислота, ранее не установленная в европейском материале и считающаяся типичной только для американских рас этого вида (Nilson, 1965). Для установления фактически подтвержденных закономерностей химических рас лишайников необходима совместная работа лихенологов и биохимиков различных стран и континентов. В этом случае возможно получить материал определенного вида более или менее равномерно собранный на всем ареале вида и позволяющий из анализов сделать строгие и действительные выводы.

3. Зависимость от возраста. Для кемотаксономии лишайников очень важно установить, изменяется ли химический состав в связи с возрастом лишайника одного и того же вида.

Соответствующих исследований в лихенологии очень мало. Можно указать на небольшую работу Чикиты и Уильяма Кальберсон (Culberson, 1958), в которой показано, что химический состав *Lasallia papulosa* (Ach.) Llano (*Umbilicaria pustulata*) не меняется с возрастом. К сожалению, этот лишайник имеет сравнительно простой химический состав (в основном гирофоровая кислота и некоторые другие неизвестные вещества), и поэтому в обоснованности вывода Кальберсонов, что химический состав *Lasallia papulosa* качественно константен и имеет поэтому таксономически первоочередное значение, сомневаться не следует. Но дело несомненно существенно усложняется у видов с более сложным химическим составом, имеющих химические расы, аксессуарные и акцидентные вещества. К сожалению, возрастная динамика веществ в таких видах совсем не изучена. Это очень затрудняет правильную оценку таксономических значений различных лишайниковых веществ.

4. Таксономическое значение лишайниковых веществ. Приведем некоторые высказывания лихенологов по вопросам таксономического значения химических признаков у лишайников.

Асахина (Asahina, 1937 и др.) неоднократно утверждал, что если два морфологически идентичных лишайника различаются химически, то это разные виды. Этого принципа Асахина придерживался во многих своих работах, выделяя новые химические виды. Все же, в некоторых работах он выделяет и химические подвиды (Asahina, 1956).

Взгляды Лэмба по этому вопросу проделали некоторые изменения. В 1939 г. он писал (Lamb, 1939 : 204): «Отсутствие характерной лишайниковой кислоты у морфологически сходных образцах нельзя считать важным таксономическим различием. В настоящей работе такие образцы без кислот рассматриваются как стоящие на уровне форм, или, если прибавляются слабые морфологические различия, как разновидности».

В работе о роде *Placopsis* (Lamb, 1947 : 165) сказано: «Я считаю морфологически сходные образцы различными видами, если они содержат совсем различные лишайниковые кислоты (например, *Parmelia salazina* содержащий салациновую кислоту и *P stenophylla* с фумарпротоцетрариевой кислотой), но не делаю это, если различие заключается только в присутствии или отсутствии определенной лишайниковой кислоты. В последнем случае содержащая кислоту раса является таксономической формой, или, если обнаруживаются и определенные морфологические различия — разновидностью.» В 1948 г., в работе о роде *Neurogogon*, Лэмб писал (Lamb, 1948 : 140): «Стало очевидным, что в роде *Neurogogon* отсутствие кислоты в виде, нормально содержащем кислоту или, наоборот, присутствие кислоты в виде, который обыкновенно кислоты не содержит, имеет преимущест-

венно экологическое и географическое, а не таксономическое значение .». Такие отклонения Лэмб в этой работе предлагает называть «фазами» вида. В 1951 г. Лэмб (Lamb, 1951) сформулировал свою концепцию о «химических расах» (chemical strains) лишайников. Лэмб предложил называть химически различные образцы среди морфологически однообразного материала расами и обозначать их просто буквами или номерами (strain A, strain B) Позже это направление было названо экстраноменклатурным.

Норвежский лишенолог Даль (Dahl, 1950) отмечает, что химические свойства лишайников нередко коррелируются с другими систематическими, экологическими или фитогеографическими признаками и в этом случае они могут быть использованы при выделении систематических единиц. Но их значение (или незначенение) должно быть оценено в каждом отдельном случае. Даль (Dahl, 1952, 1953) — один из лишенологов, который использовал химические критерии при выделении внутривидовых единиц. Например, он различает в подсемии *Chasmariæ* секции *Ochrophaea* рода *Cladonia* серии *Squamosae* Dahl и *Furcatae* Dahl. Кроме некоторых морфологических различий, эти серии существенно различаются химически — для видов первой серии характерны фумарпротоцетрариевая кислота и атранории, для второй — скваматовая и тамнолиевая кислоты.

Рунемарк (Runemark, 1956 : 37—38) отмечает, что химические реакции имеют несомненно большое таксономическое значение. Они особенно помогают определять лишайники и составлять удобные ключи. Но в последнее время их значение нередко преувеличивают. Если между химическими и анатомо-морфологическими свойствами нет корреляций, то такие образцы следует считать стоящими таксономически ниже ранга вида.

В своих более ранних работах Хейл (например, Hale, 1956, 1961) был сторонником выделения химических рас. Позже (Hale, 1963, 1965) он пришел к заключению, что химические расы, если они географически обособлены, являются видами. В качестве видов их и лучше изучать, они не теряются среди экстраноменклатурных или внутривидовых единиц, которых многие лишенологи в последнее время не выделяют или делают это очень сдержанно.

Горячим сторонником выделения химических видов является Кальберсон (Culberson, 1958, 1960, Culberson, Culberson, 1956), хотя и в некоторых (более ранних) работах он стоит за выделение химических рас и внутривидовых единиц.

Финский лишенолог Аhti, специалист рода *Cladonia* (Ahti, 1961, 1964) считает химические расы главным образом разновидностями (например *Cladonia alpestris* var. *aberrans* (des Abb.) Ahti)

В короткой статье о концепции вида в систематике лишайников шведский лихенолог Алмборн (Almborn, 1965) приходит к заключению, что более правильным является выделение химических рас, а не таксономических единиц. Данные о химизме лишайников могут быть полезными для систематики, если они имеют корреляции с постоянными морфологическими свойствами.

В советской лихенологической литературе проблемам химической таксономии уделено очень мало внимания (см. все же Окснер, 1956, стр. 63—65)

Таким образом, по вопросу о таксономической ценности лишайниковых веществ взгляды лихенологов существенно различаются. Попытаемся рассмотреть возможности разрешения этого вопроса.

Во-первых, нам кажется, что химические таксоны, будь то виды, подвиды, разновидности, формы или экстраноменклатурные расы, должны всегда особо отмечаться [chemospecies, chem. sp.; например — *Parmelia pseudoborreri* Asah. (chem. sp.)]. Так они будут отделены от видов, которые описаны на основе морфологических и анатомических признаков (morphospecies) и видов, при разграничении которых учтены как анатомо-морфологические, так и химические и другие признаки (conspecies).

Вариации химических признаков можно сгруппировать следующим образом (римские цифры — условные лишайниковые вещества):

1. Вид не содержит особых лишайниковых веществ.
2. Одно постоянное вещество I.
3. Два постоянных вещества I и II.
4. Три постоянных вещества I, II и III.
5. Вид содержит чередующиеся, но не добавочные вещества; возможности — I или II, I и II или I и III, I, II и III или I, II и IV, I и II или I, II и III, I или I и II.
6. Добавочные вещества — I (II), при этом II мало.
7. Количественные и случайные вариации — I и II или I и II, I + местами, случайно и мало II.

Ясно, что с точки зрения химической таксономии первоочередное значение имеют случаи 2—4. Если они сопровождаются какими-нибудь морфологическими изменениями, то, на наш взгляд, нет сомнения, что их можно рассматривать как самостоятельные виды. Но как поступать в случаях, когда химические расы не отличаются морфологически, но обособлены географически? Как известно, географические расы в систематике высших растений берутся как подвиды (в лихенологии так поступает, например, Лаундон, Laundon, 1965) или же как самостоятельные виды. Нам кажется, что географически обособлен-

ные химические расы лишайников следует считать самостоятельными видами. Территориальное обособление биохимического состава лишайника, приобретение константных отличительных биохимических признаков на определенной части своего ареала не может быть случайным или переходным признаком. Такие признаки возникли в эволюционном процессе в течение длительного времени как «ответ» аппарата метаболизма определенного вида на определенные экологические макрофакторы. Едва ли можно считать многие анатомо-морфологические признаки лишайников, которые считаются достаточными для выделения новых видов (форма лопастей или изидиев, септация спор и др.), эволюционно и систематически более существенными, чем постоянные биохимические признаки. Можно также, но только а priori, предполагать, что измененный биохимический состав лишайника рано или поздно привлечет за собой и анатомо-морфологические изменения, которые могут быть настолько малозаметными для исследователя (целлюлярные), что просто не улавливаются обычными методами работы систематиков, и только когда эти изменения накапливаются и становятся очевидными, мы устанавливаем корреляцию между измененными биохимическими и другими признаками и смело беремся за выделение нового вида.

Если же у морфологически более или менее единого вида обнаруживаются химические расы, не обособленные географически или отличающиеся только по количественному содержанию различных веществ («mixture ratio» по Сато, Sato, 1959, 1962, 1963, 1965), то такие химические отклонения, по нашему мнению, следует считать внутривидовыми единицами — химическими разновидностями (chem. var.), если вещества встречаются более или менее постоянно, или просто химическими расами, не давая им таксономических названий, если химические отклонения случайные или выражаются только в колебании количественных соотношений веществ.

До сего времени данные о химизме имеются в отношении немногих родов (некоторые библиографические данные: *Parmelia* — Asahina, 1952, Dahl, 1952, Krog, 1951, Culberson, 1958, 1960, 1961, Culberson, Culberson, 1956, Hale, 1965 и др., *Cladonia* — Asahina, 1941, 1950, Evans, 1943, Dahl, 1952 и др., *Cetraria* — Dahl, 1952, Hale, 1963, Culberson, 1964 и др.), *Hypogymnia* — Nuno, 1964, *Thamnolia* — Asahina, 1937 Sato, 1962, Culberson, 1963^a, *Rinodina* — Hale, 1952, *Placopsis* — Lamb, 1947, *Neuropogon* — Lamb, 1939, 1948, *Stereocaulon* — Lamb, 1951, *Evernia* — Hale, 1956, Ramaut, 1965, Chicita Culberson, 1963, 1965). Многие роды, которые химически несомненно очень сложны и изменчивы, изучены крайне слабо (*Lecanora*, *Buellia*, *Pertusaria*, *Ramalina* и др.). Можно надеяться, что более интенсивное химическое изучение лишайниковых веществ

позволит в ближайшее время разрешить и сложную проблему таксономического значения химических признаков у лишайников.

ЛИТЕРАТУРА

- Иванов В. В., 1947. Пармелия в народной медицине. Природа, 6.
- Иванов В. В., С. Е. Иванова. 1950. Новое о лечебных свойствах пармелии. Природа, 2.
- Купревич В. Ф., Литвинов М. А., Моисеева Е. Н., Рассадина К. А., Савич В. П. 1953. Лишайники как источник антибиотиков. Спорыые растения, 8.
- Моисеева Е. Н. 1961. Биохимические свойства лишайников и их практическое значение. М.—Л.
- Окснер А. М. 1956. Флора лишайников Украины. I. Київ.
- Ahti T. 1961. Taxonomic studies on reindeer lichens (*Cladonia*, subgenus *Cladina*). Ann. Bot. Soc. 'Vanamo', 32, 1.
- Ahti T. 1964. Macrolichens and their zonal distribution in boreal and arctic Ontario, Canada. Ann. Bot. Fenn., 1.
- Almborn O. 1965. The species concept in lichen taxonomy. Bot. Not., 1965, 4.
- Asahina Y. 1936—1940. Microchemischer Nachweis der Flechtenstoffe, I—XI. Journal Jap. Bot., 12, 13, 14, 15, 16.
- Asahina Y. 1937. Über den taxonomischen Wert der Flechtenstoffe. Bot. Mag., 51.
- Asahina Y. 1939. Über den Chemismus der Flechten der Cocciferae (*Cladonia* subg. *Cenomyce*). Journ. Jap. Bot., 15 (10—11).
- Asahina Y. 1940. Japanese Arten der Cocciferae (*Cladonia*-*Cenomyce*). Journ. Jap. Bot., 15.
- Asahina Y. 1940a. Chemismus der Cladonien unter besonderer Berücksichtigung der japanischen Arten, 1. *Cladonia chlorophaea* und verwandte Arten. Journ. Jap. Bot., 16.
- Asahina Y. 1950. Lichens of Japan I. Genus *Cladonia*. Tokyo.
- Asahina Y. 1952. Lichens of Japan. II. Genus *Parmelia*. Tokyo.
- Asahina Y. 1956. Lichens of Japan III. Genus *Usnea*. Tokyo.
- Asahina Y., S. Shibata 1954. Chemistry of lichen substances. Tokyo.
- Culberson, Chicita. 1963. The lichen substances of the Genus *Evernia*. Phytochemistry, 2, 4.
- Culberson, Chicita. 1965. A note on the chemical strains of *Parmelia furfuracea*. The Bryologist, 68, 4.
- Culberson, W. L. 1958. The chemical strains of the lichen *Parmelia cetrarioides* Del. in North America. Phytion, 11, Buenos Aires.
- Culberson W. L. 1960. *Parmelia pseudoborreri* Asahina, lichen nouveau pour la flore d'Europe et remarques sur les "espèces chimiques" en lichénologie. Rev. Bryol. et Lichénol., 29.
- Culberson W. L. 1961. Proposed changes in the International Code governing the nomenclature of lichens. Taxon, 10, 6.
- Culberson W. L. 1963. A summary of the lichen Genus *Haematomma* in North America. The Bryologist, 66, 4.
- Culberson W. L. 1963a. The lichen genus *Thamnotia*. Brittonia, 15.
- Culberson W. L. 1964. A monographic study of the lichen genus *Cetraria* sens. lat. Tenth Intern. Bot. Congr., Abstracts of Papers. Edinburgh.
- Culberson W. L., Chicita F. Culberson. 1956. The systematics of the *Parmelia dubia* group in North America. Amer. Journ. Bot., 43.
- Culberson, Chicita F., W. L. Culberson. 1958. Age and chemical constituents of individuals of the lichen *Lasallia papulosa*. Lloydia, 21, 3.

- Dahl E. 1950. Studies in the macrolichen flora of South West Greenland. Medd. Grönland, **150**, 2.
- Dahl E. 1952. On the use of lichen chemistry in lichen systematics. Rev. Bryol. et Lichénol., **21**, 1—2.
- Dahl, E. 1953. On the Use of Lichen Chemistry in Lichen Systematics. Proc. 7th Int. Bot. Congr. Stockholm 1950. Stockholm.
- Dean F. M. 1952. Uronic acid. Sci. Progr., **40**.
- Degelius G. 1939. Die Flechten von Norra Skåftön. Uppsala Univ. Årsskr., **11**.
- Evans A. W. 1943. Microchemical studies on the genus *Cladonia*. Subgenus *Cladina*. Rhodora, **45**.
- Hale M. E. Jr. 1952. Studies on the lichen *Rinodina oreina* in North America. Bull. Torrey Bot. Club, **79**, 3.
- Hale M. E. Jr., 1956. Chemical strains of the lichen *Parmelia furfuracea*. Amer. Journ. Bot., **43**.
- Hale M. E. Jr. 1961. Lichen handbook. A guide to the lichen of eastern North America. Washington, D. C.
- Hale M. E. Jr. 1963. Populations of Chemical strains in the lichen *Cetraria ciliaris*. Brittonia **15** (2).
- Hale M. E. Jr. 1965. A monograph of *Parmelia* subgenus *Amphigymnia*. Contrib. U. S. Nation. Herb., **36**, 5.
- Klosa J. 1949. Antibiotische Stoffe aus Flechten. Pharm. Zentralhalle, **6**.
- Krog, Hildur. 1951. Microchemical studies on *Parmelia*. Nytt. Mag. f. Naturvidensk., **88**.
- Lamb I. M. 1939. A review of the genus *Neuropogon* (Nees, Flot.) Nyl., with special reference to the Antarctic species. The Linnean Society's Journal, Botany, III, 342.
- Lamb I. M. 1947. A monograph of the lichen genus *Placopsis* Nyl. Lilloa, **13**. Tucuman.
- Lamb I. M. 1948. Further data on the genus *Neuropogon*. Lilloa, **14**.
- Lamb I. M. 1951. On the morphology, phylogeny, and taxonomy of the lichen genus *Stereocaulon*. Canad. Journ. Bot., **29**.
- Laundon J. R. 1965. Lichens new to the British flora 3. The Lichenologist, **3**, 1.
- Llano G. A. 1948. Economic uses of lichens. Econ. Bot., **2**, 1.
- Müller-Argoviensis J. 1891. Kritik über Dr. Wainio's "Étude" Flora, **74**.
- Nilson, Eva. 1965. Samblike biokeemiast ja keemilistest taksonoomiast. [О биохимии и химической таксономии лишайников]. Рукопись при кафедре систематики растений и геоботаники ТГУ
- Nuno M. 1964. Chemism of *Parmelia* subgenus *Hypogymnia* Nyl. Journ. Jap. Bot., **39**, 4.
- Nylander W. 1867. Circa novum in studio Lichenum criterium chemicum. Flora, **1866**.
- Nylander W. 1867a. Quaedam addenda ad nova criteria chemica in studio Lichenum. Flora, **1866**.
- Ramaut J. L. 1965. Réflexions sur la valeur chimiotaxonomique des substances lichéniques à basses concentrations: le cas de l'acide usnique chez *Evernia prunastri* (L.) Ach. Phytochemistry, **1965**, **4**, 1.
- Runemark H. 1956. Studies on *Rhizocarpon* 1. Opera Botanica, **2**, 1.
- Sato M. 1959. Mixture ratio of the lichen genus *Thamnolia* collected in Japan and the adjacent regions. Mjisc. Bryol. Lichenol., **22**.
- Sato M. 1962. Additional notes to "mixture ratio" of the lichen genus *Thamnolia* collected in Japan and the adjacent regions. Misc. Bryol. et Lichenol., **2**. Tokyo.
- Sato M. 1963. Mixture ratio of the lichen genus *Thamnolia*. Nova Hedwigia, **5**.

- Sato M. 1965. The mixture ratio of the lichen genus *Thamnolia* in New Zealand. *The Bryologist*, **68**, 3.
- Takahashi K., S. Miyashita. 1962. Usnic acid I. Methyl-dihydrousnic acid. *Chem. Pharm. Bull. (Japan)*, **10**, 7.
- Thomson J. W. 1963. Modern species concepts: Lichens. *The Bryologist*, **66**, 3.
- Wachtmeister C. A. 1956. Identification of lichen acids by paper chromatography. *Bot. Not.*, **109**.
- Zopf W. 1907. *Die Flechtenstoffe in chemischer, pharmakologischer und technischer Beziehung*. Jena.

CHEMICAL TAXONOMY IN PRESENTDAY LICHENOLOGY

H. Trass

Summary

The recent trends and achievements in the researches into lichen chemistry and the taxonomical value of lichen substances are discussed in greater detail in the present paper.

The following items are considered: (1) the constancy of occurrence of lichen substances (constant, accessory and accidental substances and quantitative modifications are differentiated). (2) the geography of chemical taxa (there are too few facts to determine the geography of lichen substances and their taxa), (3) the dependence of lichen substances on the age of thallus (as referred to the papers by Chacita and W. L. Culberson), (4) the taxonomic importance of lichen substances. The author has drawn the following conclusions: (a) chemical taxa must be always denoted (species, varieties, forms and strains as chemospecies, chemo-varieties, etc.), (b) in species constant chemical notions are correlated with certain anatomical-morphological changed notions, (c) a chemical strain with constant substances which are geographically separate, must be considered as a species (chemospecies), (d) the chemical composition of lichens being territorially separate cannot be regarded as an accidental or transiting notion, but as a reaction of lichen metabolism which has developed during a long period of time to certain ecological macrofactors, (e) the chemical strains of a morphologically identical species, which have no definitely separate area or differ only in the amount of substances, must be considered by the author's opinion as intraspecific units (chemovarietas, chemoforma).

ВОПРОСЫ ОРГАНИЗАЦИИ УЧЕБНОЙ ПРАКТИКИ ПО БОТАНИКЕ

А. А. Калда

Согласно действующим учебным планам практика по ботанике проводится на первых двух курсах в течение шести недель. Типовые программы по учебной практике 1956 года определяют общие задания практики, предоставляя при этом каждому вузу возможность выработать несколько измененную программу, при составлении которой учитывается специфика данного вуза, а также природные условия республики. Исходя из этого, ниже приводятся некоторые данные об организации учебной практики на биологическом отделении Тартуского государственного университета.

Как известно, учебная практика является общей практикой, которая проводится после окончания теоретического курса и лабораторных работ. На учебной практике студенты знакомятся с растительным миром, изучая флору и растительность определенного района. Эта практика оправдывается только в том случае, если студенты параллельно с конкретными знаниями приобретают и навыки изучения природы, умение находить причины и взаимосвязи природных явлений, умение обобщать отдельные явления, а также видеть природу в постоянном движении. Одновременно учебная практика вырабатывает навыки, необходимые для полевых экспедиционных работ.

Наряду с учебными заданиями эта практика имеет также существенное воспитательное значение. Кроме того, учебная практика является местом, где педагог-руководитель входит в более тесный контакт со студентами, и где он лучше знакомится с коллективом студентов.

Как организационная форма, так и содержание учебной практики подчиняются общей цели практики. Основные формы учебной работы — экскурсии и лабораторные работы; последние проводятся на базе. В качестве базы используются обычно

деревенские школы, в некоторых случаях был использован также полевой палаточный лагерь, однако проведение лабораторных работ в таких условиях является затруднительным, так как для сушки растений и подготовки гербария необходимы отапливаемые помещения. База в виде лагеря имеет и воспитательное значение — работа в полевых условиях закаляет студентов, воспитывает в них чувство дисциплины и создает естественную экспедиционную обстановку.

Во время экскурсии полевой практики студенты работают или группами, или каждый отдельно. Обработка собранных материалов и другие лабораторные работы проводятся каждым студентом-практикантом отдельно.

Опыт учебной практики показал, что особое внимание на индивидуальную работу студентов надо обращать на первом курсе. На этом курсе студенты усваивают основы техники определения растений. При этом существенно, чтобы студенты не изучали бы растения механически во время их демонстрации, а определяли бы их самостоятельно.

Целесообразными оказались даваемые студентам различные индивидуальные задания, например собрать известное количество растений какого-нибудь сообщества, собрать и сравнить несколько представителей из семейства мотыльковых в различных сообществах, собрать определенное количество ксерофитов, гигрофитов, древесных и кустарниковых пород и т. д.

При рассмотрении некоторых тем, как например изучение водорослей и методов геоботанических исследований, а также при картировании растительного покрова, работа проводится небольшими группами студентов (по 2—3 человека в группе).

Кроме вышеуказанных форм, на втором курсе в конце учебной практики в течение нескольких дней проводится учебная экспедиция, во время которой студенты знакомятся с различными типами растительного покрова. Учебная практика на I курсе проводится в основном в восточной части Эстонии, а на II курсе — в западной части республики. Маршрут учебной экскурсии планируется таким образом, чтобы практиканты могли познакомиться как характерными, так и сравнительно редкими для Западной Эстонии растительными сообществами.

По содержанию учебная практика на I курсе является флористико-экологической, где главное внимание обращается на изучение растений в различных местообитаниях, а также на выяснение различных экологических и биологических особенностей растений.

В связи с тем, что на первом курсе учебная практика следует после чтения курса низших растений, то в программе практики предусматриваются особые дни для изучения низших растений, когда под руководством соответствующих специалистов-альголога, лишенолога, миколога — происходит сбор и

изучение водорослей, лишайников и грибов. В эти дни организуются экскурсии к водоемам и к богатым лишайниками сообществам. Ввиду того, что во время учебной практики (июнь—июль) плодовых тел высших грибов сравнительно мало, проведение микологической части практики переносится на конец августа. В это время организуются экскурсии для ознакомления с грибами и проводится выставка собранных материалов.

Учебная практика на втором курсе является в основном геоботанической практикой, во время которой студенты усваивают методику полевых работ, а также приобретают основные знания по картированию растительного покрова.

Учебная практика на втором курсе подразделяется на следующие этапы:

1) флористическая часть; 2) изучение методики исследования растительного покрова и определения типов сообществ; 3) картирование растительного покрова; 4) двух-трехдневная учебная экскурсия.

Во время флористической части практики студенты знакомятся с новыми растениями, в основном с осоками, злаками и мхами, и кроме того, повторяют пройденные в предыдущем году виды растений.

Затем следует изучение методов геоботанических исследований. Первые геоботанические описания студенты составляют в луговых сообществах. Далее они знакомятся с методикой исследования лесных и болотных сообществ. При изучении отдельных таксационных показателей леса (сомкнутости, полноты, возраста, высоты деревьев и др.); студенты проводят работу небольшими группами.

Наряду с описанием растительного покрова студенты повторяют также основные требования по описанию почвенного разреза (курс почвоведения читается вместе с основами земледелия) Для исследования почвы необходимо выделить кроме того один день практики — так называемый «день почвы».

Для изучения различных типов растительности следует проводить такие экскурсии, во время которых студенты могли бы различать и определять отдельные типы растительности. При планировании маршрута учитываются возможности прослеживания динамики растительного покрова. Поэтому конечным пунктом одного из маршрутов выбирается верховое болото. С целью наблюдения обусловленных антропогенными факторами изменений другой маршрут организуется в осушенный лес и на вырубке леса.

При крупномасштабном картировании студенты применяют приобретенные ими ранее знания. Это — самая важная и ответственная часть практики. Группа студентов из трех человек в течение двух-трех дней самостоятельно картируют раститель-

ность определенного участка (около 100 га). Описания растительных сообществ, записываются на специальных бланках, а выделенные единицы растительного покрова наносятся на карты-схемы составленные по материалам земле- или лесоустройства. Неизвестные или трудноопределяемые растения студенты берут с собою и определяют на базе. Консультации с руководителем практики проводятся в конце рабочего дня на участках картирования.

В виде примера ниже приведен план организации учебной практики на втором курсе.

Рабочие дни	Содержание работы	Формы работы
1.	Введение; подготовка к полевым работам	Лабораторная работа; знакомство с приборами
2.	Выезд на базу практики	
3.	«Флористический день»; изучение растений; повторение	Общая экскурсия и упражнения по определению
4.	«Флористический день»; изучение растений	Индивидуальные или групповые экскурсии (по 2—3 человека).
5.	«День почвы». Описание почвенного разреза в различных местообитаниях	Описание первого разреза проводится всей группой, описание следующих разрезов небольшими группами.
6. и 7.	Изучение отдельных методов описания растительности: а) в луговых и болотных сообществах б) в лесных сообществах	После общей инструкции работу проводят небольшими группами
8. 9. и 10.	Изучение различных типов растительности: а) различные типы леса и песчаные дюны; б) низинное и верховое болото в) изучение антропогенных сукцессий.	Общая экскурсия; повторение методов геоботанического исследования небольшими группами.
11. и 12.	Детально-крупномасштабное картирование растительности	Группами по 3 студента

13.	Учебная экскурсия по западной Эстонии. Ознакомление с региональными особенностями флоры и растительности	Общая экскурсия; на местах общий инструктаж и работа группами
14. и 15.	Оформление собранных материалов, гербария и карты	Лабораторная работа.
18.	Подготовка к зачету. Зачет.	

По окончании обеих частей практики предусмотрен зачёт. На первом курсе в конце учебной практики студенты вместе с дневником практики обязаны представить хорошо смонтированный гербарий (объемом 100 видов) высших растений и 25 видов лишайников, а также эколого-морфологическое описание пяти видов растений. Бумагу для гербария студенты приобретают сами, а этикетки получают от кафедры. Особое внимание обращается на правильность данных на этикетках и на оформление этикеток.

Таким образом кафедра может пополнить свой гербарий за счёт собранных студентами наиболее интересных материалов; все остальные растения возвращаются студентам.

На втором курсе по окончании практики студенты оформляют карту растительного покрова картируемого участка, причем каждая группа представляет ещё отчёт и бланки описаний. Студентам предъявляются требования свободно ориентироваться в тех теоретических вопросах, которые рассматривались на практике. Кроме того, каждый студент представляет 100 видов цветковых растений и 25 видов мхов. Мхи вкладываются в специальные конверты, а другие растения представляются неприклеенными, но с точно заполненными этикетками.

Во время практики после окончания какой-либо темы проводятся так называемые «промежуточные зачёты». Так, например, в конце дня исследования лишайников проводится зачёт, на котором от студентов требуется знание по крайней мере 20 видов лишайников. По окончании микологической части студенты организуют выставку грибов. После флористической части практики студентам на втором курсе предъявляется требование узнавать минимум ранее изученных ими растений.

Учебная практика является разноосторонней формой учебного процесса, в ходе которой постоянно возникают различные вопросы. Изложенные в настоящей статье некоторые общие положения о проведении учебной практики выкристаллизовались в течение ряда лет и, несомненно, будут меняться и в дальнейшем, потому что преподаватели постоянно ищут новые формы и методы для реализации заданий учебной практики.

ON THE TEACHING PRACTICE OF BOTANY

A. Kalda

Summary

Problems connected with the teaching practice of botany with the 1st and 2nd-year students of the Department of Biology of Tartu State University are discussed in the article. The teaching spell lasts for 6 weeks altogether. The 1st-year teaching practice is floristic-ecological in its essence. Plants are studied in different sites. Morphological and biological peculiarities of plants, their collecting identification and herbarisation essentials are assimilated by the students. A number of days are spent on lower plants (lichens, algae and fungi).

The 2nd-year teaching practice is geobotanical. The students study the field work methods and the large-scale mapping of vegetation. The most decisive part of this spell is the 2—3-day mapping of vegetation in small groups (3 members). Excursions and laboratory work are the main forms of work. Excursions fall into common, group and individual excursions. The plan of the 2nd-year teaching practice is given as an example in the article. Work is presented in days, the form of work is indicated. At the end of the practice period there is a preliminary examination, at the end of a certain topic there is a colloquium.

К МЕТОДИКЕ ЛЕКЦИЙ ПО ИСТОРИЧЕСКОМУ ОБЗОРУ ОТДЕЛЬНЫХ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

В. В. Мазинг

На вводных лекциях принято давать краткий исторический очерк развития данной науки. Из-за недостатка времени этот обзор сводится часто к скучному перечню фактов, имен и дат. На лекциях вообще не целесообразно приводить такой материал в «сухом виде», так как списывание с доски фамилий занимает много времени и все-таки в конспекты студентов вкрадываются ошибки. Главное — такой подход не дает материала для мышления, не раскрывает динамику развития науки.

Наш опыт чтения ряда курсов по ботанике показывает целесообразность следующих методических установок и приемов.

1. Важнейшие даты и фамилии надо давать студентам в напечатанном виде — как хронологическую таблицу (с периодизацией развития науки), размноженную на машинке или в виде напечатанного на ротапринте текста. (К сожалению, учебники на русском языке обычно не дают транскрипций имен в латинском шрифте).

2. На лекции сначала раскрываются исторические предпосылки зарождения данной науки. Возникновение данной отрасли науки рассматривается как необходимое для своего времени явление, подготовленное предшествующим развитием производственных сил и различных наук; указывается, какую роль сыграли при этом новые методы исследования, запросы практической деятельности и работы гениальных, опередивших свой век ученых, которые пришли к новым обобщениям на более высоком уровне. Существенно разъяснить, что наука не может быть создана «гениальным творением» на пустом месте; возникновение науки — исторический процесс. (К сожалению, в средней школы нередко создается такое неверное понимание.)

3. Полезно дать графически «родословную науки» — схему, показывающую, как происходила дифференциация дисциплин и интеграция близких наук, когда (приблизительно) образовались и развились в самостоятельные науки отдельные отрасли, какие новые направления зарождаются в настоящее время в

недрах данной науки (где её «точки роста») При этом следует обращать внимание студентов на возможное изменение названия и предмета рассматриваемой науки и подразделений ее в процессе ее исторического развития.

4. Большое воспитательное значение имеет ознакомление студентов со славным прошлым отечественной науки. Многие существенные открытия в биологии (напр. открытие кариокинеза) делались почти одновременно несколькими учеными в различных научных центрах, в том числе и в России, а иногда даже и у нас (напр. описание кариокинеза у хвоща Э. Руссовым). Приоритет русской науки в ряде таких случаев мало известен и не учитывался авторами зарубежных учебников; показать это на лекциях совершенно необходимо.

Непременно здесь нужна демонстрация оригинальных трудов и наглядных материалов, характеризующих условия экспедиционной и лабораторной работы в прошлом.

Как создавались научные школы, какое значение имеет традиция в науке, что такое приоритет — это все мы можем к счастью проследить на местном материале.

5. Развитие некоторых биологических наук (особенно цитологии и генетики) хорошо иллюстрирует закон диалектики о переходе количества в новое качество. Накопление фактического материала и усовершенствование методов приводило в определенные периоды к переходу на новый, более совершенный уровень с последующим новым этапом накопления материала. Если некоторые биологические науки вызывают в настоящее время живой интерес тем, что они недавно перешли на более совершенный уровень (напр. цитология и микробиология в связи с широким применением электронной микроскопии), то другие науки заманчивы именно тем, что в них можно ожидать в ближайшее время новых крупных обобщений, что в них еще предстоят интересные открытия (напр. биофизика или новые направления в самой основной дисциплине — филогенетической систематике).

6. Особый интерес вызывает всегда разбор на лекциях дискуссий, борьбы мнений в науке. Здесь очень существенно не смешивать два вида борьбы в науке. Во-первых, борьба науки с различными псевдонауками, верованиями и просто вымыслом, оценка которой должна быть принципиальной и идеологической выдержанной, не позволяющей компромисса. С другой стороны, история науки дает ряд поучительных примеров и таких дискуссий, где обе стороны стояли на материалистических обоснованных определенных фактами позициях и где, как оказалось впоследствии, обе стороны были в чем-то правы. Научная истина рождалась в борьбе противоположностей, которые часто во время споров казались совершенно непримиримыми. Примерами таких положительных споров в нашей науке могут слу-

жить: дискуссия в фитоценологии в 1934 г. или дискуссия по лесной типологии в 1952 г. Для наглядности можно показать сравнительную таблицу. Некоторые из таких продвигающих науку дискуссий продолжаются и в настоящее время; здесь полезно студентам также дать представление о спорных проблемах и о мнении лектора.

7 Разбор исторического развития науки на вводных лекциях надо непременно довести до наших дней, показывая все возрастающие темпы и масштабы исследовательских работ, передовую роль советской науки.

По возможности мы указываем также, какие вопросы изучаются в настоящее время в нашей республике, в нашем городе, в нашем университете.

Изложение истории науки во всей её внутренней динамике и диалектике дает студентам более правдивое и живое представление о научном творчестве, оно имеет несомненно большое идейно-воспитательное значение и развивает у студентов интерес к частным проблемам науки и к прогрессу наук вообще.

THE DISCUSSION METHODS OF THE HISTORIC DEVELOPMENT OF CERTAIN BIOLOGICAL SUBJECTS AT LECTURES

V. Masing

Summary

Lectures on various botanical subjects show us the expediency of the following methodical standpoints:

1. The more essential names of scientists and dates must have been printed out beforehand, preferably in the form of a chronological table.

2. At first scientific-historic preconditions which caused and enabled the development of the given subject must be given.

3. It is useful to give the branching off of science in the form of a genealogical tree. Attention has to be drawn to the changes of names of scientific specifications and subdivisions in the course of time.

4. The acquaintance with earlier scientists, their activities and scientific traditions of our native country is of great educational value.

5. The periods of slow accumulation of data alternate with sudden changes in the development of science and take it to a higher level. There are such recent changes in a number of biological subjects, sudden changes are coming soon in others.

6. The audience is interested first of all in the discussion of debatable problems, because scientific truth often comes from debates.

7. A historic survey of the development of science must be continued up to the present day, indicating the contribution of local scientists nowadays.

МОНОГРАФИЯ О РОДЕ RHIZOCARPON.

Runemark. H. Studies in *Rhizocarpon* I II Op Bot. a Soc. Bot. Lundensi in Supp. Ser. «Bot. Not.» Edita 2(1), 1—152, 2(2) 1—150.

Монография шведского лишенолога Х. Рунемарка «Studies in *Rhizocarpon*» основана на большом гербарном материале. Им использовано 30 000 образцов желтых видов рода *Rhizocarpon*, собранных главным образом самим автором.

Впервые в литературе род *Rhizocarpon* был выделен Рамоном (1805). В течение XIX века этот род был включен в род *Lecidea*, а иногда часть из него или целый род к *Buellia* и *Diplotomma*. Арнольд (1871) разделил род на два — *Rhizocarpon* и *Catocarpus*. Т. М. Фриз последовал примеру Арнольда, но описывал его роды как секции. Желтые виды встречались в обеих секциях. До 1940 года было описано 30 желтых видов рода *Rhizocarpon*. В 1942 году Рязянен опубликовал обширную работу по *Rhizocarpon*. В его более поздних работах описано 45 видов, 60 разновидностей и форм. Большинство из них описано без критического анализа анатомических и химических признаков.

Значительное место в работе Рунемарка отведено рассмотрению лишайниковых веществ и их распространению в желтых видах *Rhizocarpon*. Анализ состава лишайниковых веществ был проведен у 300 образцов методом хроматографии на бумаге.

В результате биохимического анализа автор получил следующие три группы ароматных лишайниковых веществ, которые встречались в желтых видах: дериваты пульвиковой кислоты, депсиды и депсидоны. Из первой группы найдена ризокарповая кислота, которая встречается во всех видах и является причиной желтого цвета слоевища. Из депсидов найдены гирофоровая и барбатовая кислоты, из депсидонов найдена группа β -орцинолов, псоромовая кислота, стиктовая и норстиктовая кислоты. В вопросе биогенезиса ароматных лишайниковых веществ автор придерживается мнения, что они возникают из глюкозы и продуцентом является грибной компонент в лишайниковой консорции. О значении лишайниковых веществ имеются различные предположения. Считают, что они остаточные продукты метаболизма, что они служат средством защиты от напа-

дения животных и микроорганизмов. Не редки случаи, когда лишайники вытесняют мхи или же другие лишайники и таким образом являются средством межвидовой борьбы.

При константности, химические реакции на ароматные вещества имеют большее таксономическое значение. С другой стороны многие виды содержат одно, два или три альтернативных вещества, дающие совершенно разные реакции, в каком случае химические признаки имеют меньшее таксономическое значение.

Рунемарк придерживается мнения, что реакции на лишайниковые вещества имеют в таксономии такое же значение как морфологические и анатомические и могут варьироваться наравне с ними у разных видов и у видов одного рода.

У «химических» видов не учтена корреляция между химическими, морфологическими и анатомическими признаками. Поэтому автор предлагает рассматривать их как таксонов более низкого ранга. Обстоятельство, что некоторые виды в различных частях ареала содержат «викарирующие» вещества и ареалы некоторых химических рас («chemical strains») покрываются, не может быть причиной разделения их в два или большее количество «викарирующих» видов.

В работе не рассматриваются таксономические единицы выше вида и о внутривидовых единицах идет речь лишь в некоторых случаях. В трактовке последних, автор ориентируется на Дю Рие (1930).

По систематическому положению род *Rhizocarpon* расположен между родами *Catillaria* и *Buellia* (*Lecideaceae*).

Желтые виды рода *Rhizocarpon* трактуются автором как подрод, который разделяется им в четыре подгруппы.

До Рунемарка только Рязанен (1943) попытался разделить желтые виды рода *Rhizocarpon*. Он предложил две секции *Lepidoma* и *Catocarpus*. В обеих секциях было выделено по одной подсекции, соответственно подсекция *Viridicrustae* (объединяющая Рунемарковские группы *Viridiatrum* и *Geographicum*) и подсекция *Sulphurellae* (объединяющая группы *Superficiale* и *Alpicola*).

Рунемарком описано 29 видов и 10 подвидов, из которых 7 новых видов, 3 новых подвида и 7 новых комбинаций (1 вид и 6 подвида).

Недостатком работы нужно считать статичность систематизации, вызванную отсутствием филогенетического анализа. Особенно это касается отказа от выделенного Рязаненом секции *Catocarpus*, который с филогенетической точки зрения (строение спор) может быть выделен как самостоятельный род.

В вводной части работы (стр. 47) Рунемарк пишет, что *Rhizocarpon geographicum* (L.) DC. является *nomen ambiguum* и типовым видом рода он считает *R. tinei* (Tornab.) Rup.

В статье 53 «Международного кодекса ботанической номенклатуры» сказано: «Если вид разделяется на два или более видов, то видовой эпитет должен быть сохранен за одним из них, или (в случае, если он не был сохранен) должен быть восстановлен. Если определенный экземпляр был первоначально указан как тип, то видовой эпитет должен быть сохранен за видом, заключающим в себе этот экземпляр. Если тип не был указан, то он должен быть выбран». Судя по этому, *R. tinei* (Tornab.) Rup. должен быть переименован в *R. geographicum* s. str.

Ю. Л. Мартин

КОНСПЕКТ СЕМЕЙСТВА АФИЛЛОФОРОВЫХ ГРИБОВ.

M. A. Donk. A Conspectus of the Families of Aphyllorphales. *Persoonia* 3 (2) : 199—324. 1964.

Изучение флоры грибов Советского Союза совершается очень неравномерно. Наряду с более или менее хорошо обследованными территориями имеются огромные пространства, по которым не имеются почти никаких данных (север и восток Сибири, север Дальнего Востока и др.); наряду с некоторыми лучше известными группами грибов (мучнисто-росяные, ржавчинные, головневые и др.) имеются другие, о существовании которых даже не упоминается или из которых известны лишь некоторые представители. В этом нетрудно убедиться, познакомившись с работами регионального характера (многие диссертации и др.).

В первую очередь сказанное касается многих семейств афиллофоровых грибов. Благодаря монографиям А. С. Бондарцева (1953) и Т. Л. Николаевой (1961) в региональных «флорах» и списках приводятся трутовые и ежовиковые грибы. Но этими грибами не исчерпывается обилие и разнообразие афиллофоровых грибов, многие из которых имеют немаловажное значение в жизни биоценозов (особенно лесных)

Микологам хорошо известно, что классическая система Э. Фриза, несмотря на большое историческое значение, давно устарела как вследствие накопления множества новых данных, так и искусственности этой системы. Несмотря на это, несколько «модернизированные» разновидности ее еще до сих пор применяются, особенно у североамериканских авторов, но нередко и в трудах наших микологов.

Большое влияние на развитие эволюционной систематики афиллофоровых грибов имели работы Н. Патуйяра (N. Patouillard, 1900 и др.). В несколько усовершенствованном виде его система применена в известном руководстве Х. Бурдо и А. Гальзена (H. Bourdot, A. Galzin. *Hyménomycètes de France*, 1928), которое до сих пор служит настольной книгой для многих наших микологов.

С выхода из печати этой работы минуло 40 лет. Описаны многие новые виды, роды и семейства. Многие виды оказались синонимами. Международный кодекс ботанической номенклатуры требует изменения многих названий. Особенно в течение последних 10 лет проводится сложная и многосторонняя перестройка систематики *Aphyllorphogales*. Изменилась трактовка основных систематических единиц; как уже раньше в систематике цветковых растений, так сейчас и в систематике этих грибов объем видов и семейств, а особенно родов рассматривается значительно уже, чем у более ранних авторов (напр., у Бурдо и Гальзена). Основное внимание современных систематиков афиллофоровых (J. Boidin, M. P. Christiansen, E. J. H. Corner, St. Domański, M. A. Donk, J. Eriksson, R. L. Gilbertson, F. Kotlaba, P. A. Lemke, A. E. Liberta, R. A. Maas Geesteranus, Z. Pouzar, D. Reid и др.) обращено на «перераспределение» видов по небольшим, естественным родам, которых часто приходилось описать совсем заново. Вместо явного предпочтения макроскопических признаков плодовых тел более ранними исследователями, все больше и больше учитываются признаки микроскопического строения, более надежные для установления филогенетических связей, чем макроскопические, очень часто подвергнутые явлению конвергенции.

К сожалению, такой процесс «перерождения» систематики афиллофоровых грибов остался у нас почти незамеченным и не отражается еще должным образом в флористических работах и в разных справочниках («определители» и др.).

Основоположителем нового направления в систематике афиллофоровых следует считать голландского миколога М. А. Донка, который еще в 1931 и 1933 гг. опубликовал интересный обзор афиллофоровых Нидерландов. Влияние этой как будто узко региональной работы чувствуется во многих трудах исследований афиллофоровых грибов, в том числе и в системе трутовых грибов А. С. Бондарцева и Р. Зингера (1941, 1943, 1953). После некоторого перерыва Донк опубликовал целую серию работ по систематике отдельных родов и особенно — о номенклатуре грибов и международных правилах ботанической номенклатуры. Особенно следует упомянуть статьи о названиях родов гименомицетов,¹ ознакомление с которыми очень желательно нашим микологам и редакторам их работ. Ведь не секрет, что особенно в периферических научных учреждениях у нас наблю-

¹ М. А. Донк. The Generic Names Proposed for Hymenomycetes I—XIV. *Reinwardtia* 1: 199—220 (1951); 2: 435—440 (1954); 2: 441—493 (1954); 3: 275—313 (1955); *Taxon* 5: 69—80, 95—115 (1956); *Reinwardtia* 4: 113—118 (1956); *Taxon* 6: 17—28, 68—85, 106—123 (1957); 7: 164—178, 193—207, 236—250 (1958); *Fungus* 28: 7—15 (1958); *Persoonia* 1: 173—302 (1960); *Beih. Nova Hedwigia* 5 (1962); *Taxon* 11: 75—104 (1962); 12: 113—123, 153—168 (1963); *Persoonia* 2: 201—210 (1962).

дается неопределенное пренебрежение к «Международному кодексу» и вопросам номенклатуры вообще.

Рассматриваемая работа о семействах *Aphyllorphorales* — обзор, в которой М. А. Донк сконцентрировал итоги своих многолетних исследований и обобщил многочисленные труды современных систематиков этой группы грибов.

В первой части работы «Общие соображения» рассматриваются принципы, применяемые в систематике афиллофоровых грибов. Как и в своих предыдущих работах, Донк подчеркивает приемлемость только индуктивного метода: соединения близких видов в естественные роды, родов — в семейства. Дальше он подробно рассматривает признаки, применяемые в систематике и дает оценки их значения (строение плодового тела и в частности гименофора, микроскопическое строение «ткани» плодовых тел, гимения и его элементов, цитологические и химические признаки — влияние реактивов — и др.) Особое внимание уделено развитию и форме базидия — признаку, чуть не наиболее важному в систематике рассматриваемой группы грибов. Дано объяснение многих терминов, применяемых в описании микроскопического строения плодового тела.

В специальной части работы описано 21 семейство афиллофоровых грибов. Для каждого приводится синонимика, описание и обзор родов, входящих в семейство. В примечаниях разъясняются многие частные вопросы систематики. Семейства расположены в алфавитном порядке; по мнению Донка (стр. 201), взаимоотношения большинства семейств еще неясны.

В конце работы приведен список родов (за исключением трутовых грибов) с указанием работ, в которых имеются их хорошие описания; приведены и синонимы.

Как указал автор, изложенная в этой работе система еще не окончательно разработана; много здесь еще спорного и нередко в конспекте отражается недостаточная изученность отдельных родов и даже семейств.

Характерно для выделенных Донком семейств, что они сравнительно невелики и гомогенны. Читатель, который привык пользоваться, напр., прекрасной монографией Т. Л. Николаевой «Ежовиковые грибы» (1961), вероятно несколько удивится, находя, что грибы «семейства» *Hudnaseae* s. l. разбросаны у Донка в 7 семействах и в одной группе «остаточных» грибов, а в семействе *Hudnaseae* s. str. остался из обнаруженных в СССР видов только один!

Сводка Донка отражает современные знания об афиллофоровых грибах и если в ней немало спорных и еще не вполне доказанных положений, то это не вина автора, а обусловлено недостаточной изученностью многих проблем. Но в общем соглашаясь с положениями Донка, следует все же делать некоторые частные критические замечания.

Совершенно оправдано предпочтение в систематике *Aphyllorhogales* использования микроскопических признаков, но Донк иногда доходит до крайней их абсолютизации. Напр., нет сомнения в том, что сем. *Polypogaceae* даже в таком объеме, в котором оно приводится в рассматриваемой работе, не является еще филогенетически однородной группой. Но нет основания считать его и просто вместилищем (*container*) «трутовых грибов». В сем. *Hymenochaetaceae* включены (в одно подсемейство!) роды *Asterodon*, *Hymenochaete*, а также и *Inopotus*, *Phellinus* (и некоторые другие «трутовые грибы»). Эти роды совершенно различны по типу плодового тела и несмотря на близость родов едва ли целесообразно игнорировать этот важный признак. Недооценка даже крупных макроскопических признаков проявляется и в том, что самостоятельные семейства иногда описаны на основе сравнительно небольших микроскопических различий (напр., *Punctulariaceae* Donk, *Bankeraceae* Donk). Трудно согласиться и с помещением рода *Vararia* в сем. *Hymenochaetaceae*, а *Scytinostroma* — в *Corticaceae*; отличия между этими родами весьма небольшие.

В своей работе Донк почти не пытается дать какую-нибудь общую схему филогении *Aphyllorhogales*; даже заметки о родственных связях семейств довольно скудны. Донк считает построение естественной системы почти безнадежным. "Gradually the naturalness of classification will be increased, but never more than that" (стр. 204).

Едва ли можно согласиться с такой пессимистической оценкой; работы самого же Донка являются большим шагом вперед в построении филогенетической системы афиллофоровых грибов. Другими словами: несмотря на некоторые его теоретические концепции, в работе его как систематика отражается филогенетический подход, — несмотря на то, что этого слова он сам, по-видимому, особенно не любит.

Как уже сказано, в «конспекте» Донка еще немало недоработанного и ожидающих разрешения проблем. Система Донка может нравиться или не нравиться, но не учесть его работы и его положений нельзя. И ясно одно: после появления этой работы использование старой или модернизированных разновидностей системы гименомицетов Э. Фриза является уже анахронизмом. Это следует иметь в виду и всем нашим микологам, работающим над изучением афиллофоровых грибов, над составлением учебников и «определителей», или даже только составлением региональных флористических списков грибов.

Э. Х. Пармасто

ЭКСПЕДИЦИОННЫЕ РАБОТЫ КАФЕДРЫ СИСТЕМАТИКИ РАСТЕНИЙ И ГЕОБОТАНИКИ ТГУ

В 1962—1965 гг.

В 1962—1965 гг. члены кафедры систематики растений и геоботаники проводили полевые работы в Эстонской ССР и приняли участие в 12 экспедициях за пределы республики. Места более длительных полевых работ в Эстонии показаны на карте 1. Условные обозначения: о — геоботанические, F — микологические, L — лишенологические, В — бриологические, Δ — флористические (высш. раст.) работы.

В других республиках проводились работы в следующих местах (нижеследующие номера соответствуют номерам на карте 2):

1. Каранганда (1962, 1964). Доц. X. Трасс вместе с 13 студентами изучал растительность 4 целинных совхозов. Было собрано более 1000 листов высших растений и 3000 экз. лишайников, составлялись карты растительности.

2. Узбекская ССР (1962) Доц. В. Мазинг собирал геоботанический и флористический материал вблизи Ташкента, в Паркентском горно-лесном заповеднике и на Бостандынском стационаре (Зап. Тяньшань)

3. Доц. X. Трасс совершил поездку в Латвийскую ССР (1963). с целью сбора геоботанического и лишенологического материалов.

4. Сибирь (1963). Доц. В. Мазинг вместе со студентами М. Рейталу и Т. Тамм собирал флористический и геоботанический материал в следующих районах: Плотниково (Томская обл.), гос. заповедник 'Столбы' около Енисейска; на Хамар-Дабане; на Ушканьих островах на Байкале, около Аршана (Восточные Саяны) Собрано около 600 листов гербария.

5. Центральный Урал (1964). Доц. X. Трасс совершил поездку в окрестности Свердловска, где собирал лишенологический материал.

6. Доц. X. Трасс, доц. В. Мазинг и др. участвовали в традиционной ботанической экспедиции в Вост. Литве (1964)

Аспирант Ж. М. Лаздаускайте работала в течение 3 месяцев в различных частях Литвы в 1964 и 1965 гг.

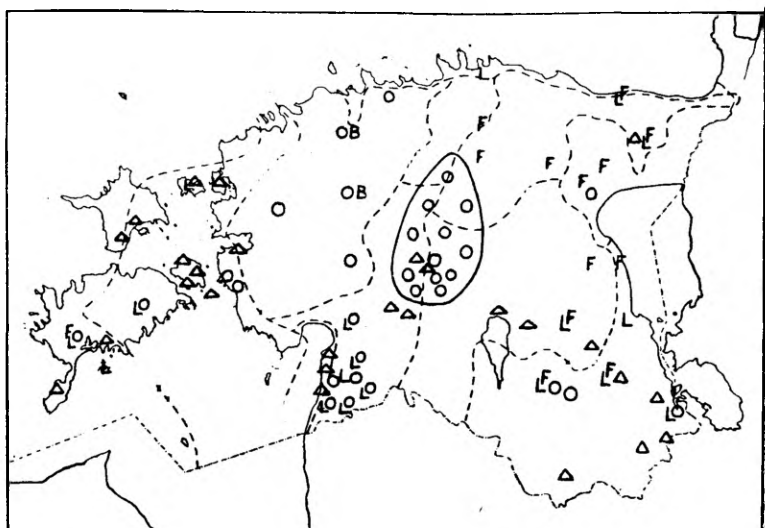


Рис. 1. Экспедиционные работы в пределах ЭССР.



Рис. 2. Экспедиционные работы в других частях СССР.

7 и 8. Доц. Э. Кукк собирал со студентами альгологический материал в Заилийском Ала-Тау (7) и на Алтае (8) в 1964 году. Собраны также высшие растения. В окрестностях Алма-Аты собирал высшие растения также В. Мазинг в 1963 г

9. Латвийская ССР (1964). Доц. В. Мазинг и студ. А. Элнас проводили геоботанические работы на стационаре геоботанического факультета Латв. гос. университета в Веява.

10. Южный Урал (1965) Асс. К. Каламээс участвовал в экспедиции на Урал.

11. Киргизская ССР (1965) Доц. Э. Кукк собрал богатый альгологический материал на экскурсиях Совещания по высокогорной растительности и совершил поездку в Центральный Тянь-Шань.

12. Карелия (1965). Ст.-лаб. Э. Таммемяги собирала флористический материал на экскурсии через Карельский перешеек и в Карело-Финскую АССР

А.-Л. А. Сымермаа

EXPEDITIONAL WORK OF THE DEPARTMENT OF PLANT TAXONOMY AND ECOLOGY OF TARTU STATE UNIVERSITY IN 1962—1965

A.-L. Sõmermaa

Summary

A survey of the expeditional work of the department in the years of 1962—1965 is given in the present article. Map 1 indicates expeditions in Estonia (marks: O — ecological, F — mycological, L — lichenological, B — bryological, Δ — floristical expeditions). Map 2 indicates expeditions outside Estonia.

УЧЕННЫЕ ЗАПИСКИ ТАРТУСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

ТРУДЫ ПО БОТАНИКЕ

I (Уч. зап. ТГУ № 64). Х. Трасс. Ботанические исследования кафедры систематики растений и геоботаники Тартуского государственного университета (резюме). — А. Вага. К биографии профессора Михаила Семеновича Цвета. — К. Эйхвальд. Современное состояние флористического и фитогеографического изучения Эстонской ССР и его дальнейшие задачи (резюме). — Х. Трасс. Проблемы теории геоботаники в связи с классификацией растительности низинных болот (резюме). — В. Мазинг. Принципы и единицы классификации растительности верховых болот (резюме). — А. Калда. Современное распространение широколиственных лесов в Эстонской ССР (резюме). — А. Мильян. Растительность бедных питательными веществами озер Эстонской ССР (резюме). — В. Мазинг. О понятии «жизненная форма» в экологии высших растений (резюме). — Э. Леллеп. О распространении полыни приморской (*Artemisia maritima* L. s. l.) на северной границе ее ареала (резюме). — А. Реммель. Об адвентивной флоре железнодорожной станции Тарту (резюме). — Х. Трасс. Об антибиотических веществах в лишайниках и о задачах изучения лишенофлоры Эстонской ССР (резюме). — Э. Кукк. Некоторые новые для СССР виды и формы синезеленых водорослей (резюме). — В. Вески. О размножении корнесобственных роз вегетативным способом (резюме). — О. Михайлов. Проблема детерминации и патологической морфогенез растений. — А. Тоомсалу. Регенерационная и репродукционная способность гипокотыля некоторых растений. (резюме).

II (Уч. зап. ТГУ № 81). К. Эйхвальд. Подрод ежевик *Sylactis Rafin.* Исследование филогенеза одной бореальной растительной группы.

III (Уч. зап. ТГУ № 82). Труды по физиологии растений. А. Перк. Исследования по физиологии растений, проводимые на кафедре физиологии растений Тартуского государственного университета. — А. Перк. Некоторые вопросы периода покоя у растений. — А. Перк. О причинах вступления почек древесных пород в состояние покоя. — Л. Сарапуу. Стимуляция физиологических процессов у растений и ее значение при предпосевном намачивании семян в растворах микроэлементов. — Л. Вийлеберг. О физиологических и биохимических изменениях у картофеля, обусловленных переменной места его выращивания, и их влиянии на семенные качества клубней (резюме). — Х. Мийдла. О процессах вызревания побегов винограда в климатических условиях Эстонской ССР (резюме).

IV (Уч. зап. ТГУ № 93). К. Эйхвальд, Х. Трасс. Ботанические коллекции кафедры систематики растений и геоботаники Тартуского государственного университета (резюме). — А. Вага. О разделении высших растений на типы (резюме). — К. Эйхвальд. Погренок эзельский, *Rhinanthus osiliensis* (Ronn. et Saars.) Eichw. (резюме). — Х. Трасс. Анализ флоры низинных болот Западной Эстонии (резюме). — В. Мазинг. Пожары на верховых болотах и смены растительности на болотных гарях

(резюме). — А. Калда. Растительность широколиственных лесов Эстонской ССР (резюме). — Э. Леллеп. Полюны Эстонии и возможности их использования (резюме). — Э. Кукк. О флоре синезеленых водорослей в почвах северной части Эстонской ССР (резюме). — Э. Пармасто. О некоторых редких видах грибов порядка *Aphyllphorales*. — Л. Ару. О роли семядолей в росте и развитии подсолнечника (резюме). — Л. Вийлеберг. О влиянии удобрений на физиолого-биохимические процессы и семенные качества картофеля на торфяной почве низинного типа (резюме).

V (Уч. зап. ТГУ № 101). Труды по физиологии растений. А. Перк и Р. Пийр. К характеристике фаз периода покоя у древесных пород. — А. Перк. Особенности водного режима древесных пород в связи с их морозостойкостью. — Ю. Вийль. Динамика запасных веществ в побегах у яблонь (резюме). — Х. Мийдла. Динамика запасных веществ в однолетних побегах виноградных (*Vitaceae Lindl.*) (резюме). — Х. Мийдла. О некоторых физиологических показателях винограда, выращиваемого в Эстонской ССР (резюме). — Л. Вийлеберг. О морфологических и анатомических изменениях клубней картофеля в связи с чередованием условий его выращивания (резюме). — Л. Саралуу. О взаимовлиянии между растровами намачивания и зерниковками пшеницы при их предпосевной обработке (резюме).

VI (Уч. зап. № 136). Мемориальный сборник посвященный проф. А. Я. Вага 1893—1960. К. Эйхвальд, Х. Трасс. Профессор А. Вага, его жизнь и творчество (резюме). — Э. Леллеп. Внутривидовые таксоны встречающихся в Эстонской ССР видов полевой (резюме). — А. Реммель. Новые пришельцы во флоре Эстонии (резюме). — К. Каламезс. О систематике и распространении видов семейства *Cantharellaceae* в Эстонии (резюме). — Э. Пармасто. К микологической флоре Коми АССР. — Х. Трасс, Ю. Мяги, С. Пярн. Макролишайники Хибинского горного массива. — Л. Ару. О влиянии повреждения при трансплантации части семени на морфогенез подсолнечника (резюме). — Х. Каллак. Некоторые данные по гистологии регенерационных процессов у кораллового томата и одуванчика (резюме). — Э. Кукк. Массовые культуры одноклеточных водорослей и их использование (резюме). — Х. Трасс. *Glossodium jaropicum* — новый лишайник в СССР. — А. Райтвийр. Обзор *Tremellales* и *Dacrymycetales* Коми АССР — А. Саар. Гистохимические данные процессов регенерации в клубнях цикламена (резюме). — В. Мазинг. О теоретических и методических вопросах крупномасштабного картирования растительности (резюме). — Х. Трасс. Доминанты и их типы (По поводу монографии Б. А. Быкова «Доминанты растительного покрова Советского Союза») (резюме). — В. Мазинг. Б. Йогансен. Основы экологии. Изд. Томского университета. Томск. 390 стр. — В. Мазинг. Н. Камышев. Основы географии растений. Изд. Воронежского университета. Воронеж 1961. 190 стр. — Х. Трасс. А. Адоян. Луговодство в Эстонии. Эстонское государственное издательство, Таллин 1961, 592 стр. 194 рис. — В. Мазинг. Экспедиционные работы кафедры систематики растений и геоботаники ТГУ в 1961 г.

VII (Уч. зап. № 145). Доклады совещания по геоботаническому исследованию болот Северо-Запада СССР. [А. Я. Вага.] Вступительное слово. — Е. М. Брадис. Принципы и основные единицы классификации болотной растительности. — Р. П. Козлова. Большие и малые эколого-фитоценологические ряды. — К. Т. Кильдема. О принципах и методах выделения болотных ландшафтов (резюме). — Е. А. Галкина. Черты сходства и отличия между классификацией торфяных месторождений и классификаций болотных урочищ. — В. Д. Лопатин. К вопросу об установлении объема ассоциации и фитоценоза (резюме). — В. В. Мазинг. Некоторые актуальные проблемы обработки геоботанических описаний. — Х. Х. Трасс. Некоторые вопросы классификации растительности безлесных низинных и

переходных болот Эстонии. — Н. Я. Кац. О типах выпуклых болот на побережьях западных морей СССР (резюме). — Л. Р. Лаасимер. О распространении основных типов болот в Эстонской ССР на основе данных картирования растительного покрова. — А. Ю. Труу. Исследование болот Эстонской ССР и краткая их характеристика. — М. К. Каск. Стационарные и полустационарные исследования болот Эстонии. — К. Ю. Вебер. К стратиграфии торфяных залежей Пандиверской возвышенности Эстонской ССР. — К. И. Брундза. Вопросы ландшафтной классификации и районирования растительности верховых болот Литвы. — Э. М. Пурвинас. Фитоценотическая характеристика некоторых торфов Литовской ССР. — В. С. Гельтман. Коренные березовые леса на низинных болотах Белорусского Полесья. — Н. Н. Соловей. Растительность и торфяные почвы Птичьего болотного массива Минской области Белорусской ССР. — Е. А. Романова. Ландшафты верховых болот Северо-Запада и их гидрологические особенности. — Ц. И. Минкина. Материалы к определению возраста торфяных отложений Карельской АССР и некоторые особенности их стратиграфии. — Т. Г. Абрамова. Типология и районирование болот Карельского перешейка. — Н. В. Лебедева. Особенности развития болотных массивов Прибеломорской низменности Карельской АССР — В. И. Орлов. Некоторые закономерности размещения и формирования торфяников и болот Западной Сибири. — В. И. Орлов. Некоторые особенности бугристых торфяников в районе Игарки (резюме). — Н. И. Пьявченко. Особенности растительного покрова и строения некоторых болот Красноярского края. — Н. В. Властова. Болотные ценозы и некоторые вопросы их структуры на примере растительности болот Сахалина. — В. В. Мазинг. К классификации элементов гидрографической сети верховых болот. М. А. Конойко. Опыт изучения процессов развития вторичных и первичных озер на верховых болотах Белорусской ССР. — Л. А. Метс. Всплывание дна в озерах грядово-озеркового комплекса. — Н. С. Боч. Индикаторная роль растительных сообществ болот по отношению к строению торфяной залежи. — В. В. Янушевский. Особенности изучения стратиграфии торфяных залежей с использованием материалов азросъемки. — В. Д. Лопатин. О постановке исследований по мелиорации болот без удаления воды и перспективы практического использования этой идеи. — А. Д. Гузлена. Изменение растительного покрова низинного болота Бейбежи под влиянием осушения и освоения. — Г. Е. Пятецкий. О росте и формировании древостоев на осушенных низинных болотах южной Карелии. — Н. Н. Купчинов. Изменение прироста в сосняках на мелиорированных торфяно-болотных почвах в Белорусской ССР. — Л. П. Смоляк. Влияние уровня грунтовых вод на жизнедеятельность сосны на верховом болоте. — Г. К. Юрковская. Изменение растительного покрова переходных болот южной Карелии под влиянием осушения.

СОДЕРЖАНИЕ. CONTENTS

Клемент Ф. Д. Вступительное слово 3

I Персоналия. Personalia

Трасс Х. Н. И. Кузнецов и Тартуский университет Trass H. N. I. Kuznetsov and Tartu University (Summary).	5 11
Рубцов Н. И. Крымский период жизни и научной деятельности профессора Н. И. Кузнецова. Rubtsov N. I. Prof. N. I. Kuznetsov's Life and Activities during the Crimean Period (Summary).	12 18
Бахтеев Ф. Х. Некоторые общие проблемы в исследованиях Н. И. Кузнецова и Н. И. Вавилова. Bakhteyev F. H. Common Problems in Researches by N. I. Kuznetsov and N. I. Vavilov (Summary).	20 25
Советова-Кузнецова Е. Н. Воспоминания об отце (Николае Ивановиче Кузнецове).	26

II Статьи. Articles

Тооминг Х. Связь геометрической структуры листвы с радиационным режимом, фотосинтезом и свойствами растительного покрова в географическом разрезе. Tooming H. Influence of Foliage Geometrical Structure on the Radiation Regime, Photosynthesis and Growth of Plants in Geographical Connection (Summary).	30 58
Фрей Т.-Э. Некоторые математические и фитоценологические аспекты изучения характера размещения в фитоценозе. Frey T. E. Some Mathematical and Phytocoenological Aspects in the Study of Spatial Pattern (Summary).	59 70
Мяник М. О влиянии концентрации питательной среды на размеры клеток хлореллы. Männik M. On the Effect of the Concentration of the Nutrient Medium on the Sizes of <i>Chlorella</i> Cells (Summary).	71 77
Тоом Я. О типах метаболизма и трофики у водорослей. Toom J. Types of Algae Metabolism and Trophics (Summary)	78 84
Пармасто Э. Род <i>Oidium</i> Fr. (<i>Deuteromycetes</i>) в Закавказье. Pärmasto E. Genus <i>Oidium</i> Fr. (<i>Deuteromycetes</i>) in Transcaucasia (Summary).	85 93
Райтвийр А. Гетеробазидиальные грибы Закавказья. Raitviir A. The <i>Heterobasidiomycetae</i> from the Transcaucasia (Summary).	94 100
Трасс Х. Род <i>Peltigera</i> в Эстонии. Trass H. Genus <i>Peltigera</i> in Estonia (Summary).	101 113

Мартин Ю. О закономерностях высотного распространения лишайников в высокогорьях.	115
Martin J. Vertical Distribution of Lichens in High Mountains (Summary).	128
Мартин Ю. О применении перфокарт при определении лишайников.	130
Martin J. Punchcards on the Identification of Lichens (Summary)	135

III По поводу актуальных вопросов ботаники. Topical Problems of Botany

Василевич В. И. Естественная классификация в фитоценологии.	136
Vasilevich V. I. Natural Classification in Phytocoenology Summary.	146
Мазинг В. Классификационные ряды территориальных единиц в геоботанике.	148
Masing V. Classification Sequences of Territorial Units in Geobotany (Summary).	156

IV Обзорные статьи. Survey Articles

Тихомиров Б. А. Детище Н. И. Кузнецова — отдел Геоботаники Ордена Трудового Красного Знамени Ботанического Института им. В. Л. Комарова АН СССР и его основные задачи.	159
Tikhomirov B. A. The Department of Geobotany of the V. L. Komarov Institute of Botany of the Academy of Sciences of the U.S.S.R. Organized by N. I. Kuznetsov and Its Main Tasks (Summary).	171
Трасс Х. Вопросы химической таксономии в современной лихенологии.	172
Trass H. Chemical Taxonomy in Presentday Lichenology (Summary).	184

V Учебно-методические вопросы. Methodical Problems

Калда А. Вопросы организации учебной практики по ботанике	185
Kalda A. On the Teaching Practice of Botany (Summary).	190
Мазинг В. К методике лекций по историческому обзору отдельных биологических наук.	191
Masing V. The Discussion Methods of the Historic Development of Certain Biological Subjects at Lectures (Summary).	193

VI Рецензии. Reviews.

Мартин Ю. Монография о роде <i>Rhizocarpon</i> .	195
Пармасто Э. Конспект семейства афиллофоровых грибов.	197

VII Хроника. Chronicle

Сымермаа А.-Л. Экспедиционные работы кафедры систематики растений и геоботаники в 1962—1965 гг.	201
Sõmermaa A.-L. Expeditional Work of the Department of Plant Taxonomy and Ecology of Tartu State University in 1962—1965 (Summary).	203

РЕФЕРАТЫ

Трасс Х. Х. Кузнецов и Тартуский университет — Ученые записки Тартуского государственного университета, вып. 204, Труды по ботанике, 8, стр. 5—11. 1968.

Выдающийся ботаник Н. И. Кузнецов работал в течение 20 лет (1895—1914) в Тартуском университете. У него большие заслуги в деле развития ботаники в Тартуском университете, в консолидации ботанических сил для разрешения крупных научных работ («*Floa Saucasi ca Critica*») и т. д. Из эстонских ботаников развивали фитогеографические и филогенетические идеи профессора Н. И. Кузнецова проф. К. Эйхвальд и проф. А. Я. Вага. Рис. 3.

Рубцов Н. И. Крымский период жизни и научной деятельности профессора и Н. И. Вавилова. — Ученые записки Тартуского государственного университета, вып. 204, Труды по ботанике, 8, стр. 20—25. 1968.

В статье дается обзор деятельности Н. И. Кузнецова в Крыму, где он работал (1915—1921) директором Никитского ботанического сада, ректором Таврического университета, деканом физико-математического факультета и заведующим кафедры ботаники. В Крыму Н. И. Кузнецов начал активно изучать флору и растительные ресурсы этой области, написал ряд крупных научных работ, издавал журнал «Вестник русской флоры» и т. д.

Бахтеев Ф. Х. Некоторые общие проблемы в исследованиях Н. И. Кузнецова в научно-исследовательской деятельности и в научных трудах Н. И. Вавилова и Н. И. Кузнецова есть некоторые интересные общие черты. Оба начали научную деятельность как географы. Хотя в дальнейшем их интересы и стали развиваться в различных направлениях (первый приобрел мировую известность как генетик и исследователь культурных растений, второй — как систематик и географ растений), оба они уделяли много внимания изучению растительных ресурсов Кавказа и других областей.

Тооминг Х. Г. Связь геометрической структуры листы с радиационным режимом фотосинтезом и свойствами растительного покрова в географическом разрезе. — Ученые записки Тартуского государственного университета, вып. 204, Труды по ботанике, 8, стр. 30—38. 1968.

Статья является теоретической работой, в которой при помощи математической модели анализируется влияние ориентации и площади листы (L) на продуктивность фотосинтеза (F) растительного покрова ($РП$) на разных географических широтах ($\varphi=0,23 \cdot 4, 50, 66^{\circ}6.$).

Оказывается, что влияние ориентации листьев на F наиболее заметно в тропических широтах. При больших $L > 4$ наивысшей F обладают $РП$ с вертикальными листьями и $РП$ с типом листы, у которого в верхних ярусах листы расположены вертикально, но с глубиной угол их наклона постепенно уменьшается до горизонтального в нижних ярусах (оптимальный тип листы). При меньших $L < 3$ наивысшей F обладает $РП$ с горизонтальными листьями. В верхних ярусах $РП$ оптимального типа в

дневном ходе F максимум наблюдается около 9 и 15 часов. В полдень в верхних ярусах наблюдается небольшой минимум F . В более нижних ярусах, начиная с $L > 2$ наблюдается дневной ход F с максимумом в полдень. Максимальная разность продуктивности РП в зависимости от ориентации листьев не превышает 30%. В направлении высоких широт влияние ориентации на F уменьшается. При помощи уравнения роста Давидсона и Филиппа проанализированы кривые роста, прироста и чистой продуктивности. Найдено, что в первую половину лета прирост и чистая продуктивность на северных широтах выше чем в тропиках. Во вторую половину лета картина противоположная, и в конечном итоге в тропиках биомассы больше. Показано, что важное значение для продуктивности РП имеет длина дня и связанный с ней характер изменения высоты Солнца в течение дня. Илл. 14, библ. 48.

УДК 581.087.1 + 581.9 : 001.8

Фрей Т. Э.-А. Некоторые математические и фитоценологические аспекты изучения характера размещения в фитоценозе.

Ученые записки Тартуского государственного университета, вып. 204, Труды по ботанике, 8, стр. 59—70. Тарту. 1968.

В статье рассматриваются некоторые вопросы, связанные с применением методики определения характера размещения вида на площади фитоценоза по «полю размещения», предложенной автором ранее. Подчеркивается, что биологические совокупности отличаются от рассматриваемых при обычных статистических исследованиях биологических объектов по ряду свойств, и поэтому неизбежно описание первых при помощи не трех (X, s, N), а пяти параметров:

- \hat{x} — максимально возможная плотность населения,
- p — фактическая плотность, выраженная как доля от максимально возможной,
- r — фактическая плотность, выраженная как доля,
- V — фактическая изменчивость, выраженная как доля от максимально возможной,
- a — величина учетной единицы,
- n — число учетных единиц (повторностей).

Делается вывод, что в первом приближении тип размещения можно определить при помощи ассиметрии и эксцесса, во втором приближении при помощи приведенных формул (приводится детальный пример), и лишь при специальных задачах неизбежно привлечение разных математических функций распределения.

Рис. 3, табл. 2, библ. 3 назв.

УДК 582.26

Мянник М. В. О влиянии концентрации питательной среды на размеры клеток хлореллы. — Ученые записки Тартуского государственного университета, 204, Труды по ботанике, 8, стр. 71—77, 1968.

Исследованные штаммы хлореллы выращивались в 50, 100, 200 и 300%-ном растворе Тамия. Выносимость больших концентраций питательного раствора у разных штаммов *Chlorella* sp. индивидуальная. При повышении концентрации среды рост численности клеток хлореллы уменьшается, а средние размеры возрастают. Варьирование диаметра клеток хлореллы особенно большое в медленно или совсем не развивающихся культурах. При интенсивном росте клетки по размерам более однородны. Табл. 6, рис. 2, биол. 12.

Тоом Я. В. О типах метаболизма и трофики у водорослей. — Ученые записки Тартуского государственного университета, 204, Труды по ботанике, 8, стр. 78—84. 1968.

Характеристика типов питания и метаболизма имеет большое значение в расшировке наследственных возможностей организмов. Поэтому изучение эволюции типов трофики и метаболизма имеет первостепенное значение. В статье рассматривается эволюция типов трофики и соответствующих типов обмена бактерий и водорослей. Оказывается, что водоросли могут получать материал и энергию для конструктивных процессов следующими путями: фотосинтезом, фоторедукцией, фотогетеротрофией, хеморедукцией, гетероавто- автогетеротрофией, гетеротрофной ассимиляцией CO_2 и первичной гетеротрофией. Из приведенных выше типов фоторедукция, хеморедукция и гетеротрофная ассимиляция CO_2 не являются главными способами питания. Первичная гетеротрофия обычно не является характерной из-за недостатка подсобных источников органического азота, калия и фосфора в среде. Из типов трофики водорослей самым главным можно считать фотосинтез. Остальные часто (в соответствующих условиях) заменяются более примитивными типами (особенно часто — фотогетеро- и гетероавтотрофией). Табл. 1, библ. 32.

Пармасто Э. Х. Род *Oidium* Fr. (Deuteromycetes) в Закавказье — Ученые записки Тартуского государственного университета, вып. 204, Труды по ботанике, 8, стр. 85—93. 1968.

Род *Oidium* содержит 30 видов, из них в СССР найдено 6 видов, в Закавказье 5 видов — *Oidium aureum* Fr., *O. conspersum* (Fr.) Linder, *O. candicans* (Sacc.) Linder, *O. rubiginosum* (Fr.) Linder, *O. Curtisii* (Berk.) Linder. Только у 4 видов *Oidium* отмечена связь с видами секции *Brevibasidium* (John Erikss.) Parm. рода *Botryobasidium* Donk. Виды этой секции, по всей вероятности, наиболее примитивные грибы порядка *Arhylophorales* (и базидиальных грибов вообще). Совместное растение обеих стадий (базидиальной и конидиальной) — явление редкое даже в тех случаях, когда обе стадии самостоятельно встречаются часто.

Райтвийр А. Г. Гетеробазидиальные грибы Закавказья. — Ученые записки Тартуского государственного университета, вып. 204, Труды по ботанике, 8, стр. 94—100. 1968.

В Закавказье встречается 30 видов гетеробазидиальных грибов. Флора этих грибов Закавказья очень схожа с флорой Европы, но последняя более богата видами. В Закавказье, кроме этого, встречаются некоторые тропические виды — *Exidiopsis mucedinea*, *Dacryopinax parmastoensis*. Рис. 3.

Трасс Х. Х. Род *Peltigera* в Эстонии. — Ученые записки Тартуского государственного университета, вып. 204, Труды по ботанике, 8, стр. 101—114. 1968.

В Эстонии встречается 15 видов рода *Peltigera*. Приводится ключ для их определения и описание распространения в Эстонии. Описаны некоторые новые таксоны — *P. canina* var. *subcanina* f. *nitidula* f. n., *P. horizontalis* var. *horizontalis* f. *rubescens* f. n., *P. malacea* var. *scabrioides* var. n., *P. rufescens* var. *rufescens* f. *obscura* f. n., и установлены новые комбинации — *P. scutata* var. *subscutata* (Gyeln.) c. n., *P. spuria* var. *haszliinszkyi* (Gyeln.) c. n., *P. polydactyla* var. *microphylla* (Anders) c. n., *P. aphthosa* var. *tinkoi* (Gyeln.) c. n.

Мартин Ю. Л. О закономерностях высотного распространения лишайников в высокогорьях. — Ученые записки Тартуского государственного университета, вып. 204, Труды по ботанике, 8, стр. 115—129. 1968.

Материал для статьи собран на Тянь-Шане, в Заилийском Алатау и на Кавказе. Лихенофлора изученных областей высокогорий состоит из 128 таксонов. Выделены зоны лишайников: 1) зона *Cetraria-Cladonia-Peltigera* (1800—3000 м), 2) зона *Lecanora-Lecidea* (2800—3800 м), 3) зона *Umbilicaria* (3800—4800 м). Физико-химические свойства субстрата сильно влияют на распространение лишайников, 68,8% из видов являются стенотопными. Экспозиционные условия влияют на образование микросреды. Крутизна субстрата является второстепенным фактором, оказывающим значительное влияние лишь при крайних показателях. Рис. 6, табл. 2.

Мартин Ю. Л. О применении перфокарт при определении лишайников. — Ученые записки Тартуского государственного университета, вып. 204, Труды по ботанике, 8, стр. 130—135. 1968.

Метод перфорированных карт является одним из наиболее распространенных методов, позволяющих просто и быстро разыскать необходимую информацию и проанализировать объемистый материал. На примере видов рода *Rhizocarpon* показано, какие возможности имеются для применения перфокарт при определении лишайников. Приводится пример заполненной перфорационной карты и кодированная таблица признаков желтых видов рода *Rhizocarpon*. Рис. 1, табл. 1.

Василевич В. И. Естественная классификация в фитоценологии. — Ученые записки Тартуского государственного университета, вып. 204, Труды по ботанике, 8, стр. 136—147. 1968.

Естественная классификация должна быть филогенетической. Число признаков, использованных для выделения классов не является достаточно надежным критерием, отделяющим естественные классификации от искусственных. Естественная классификация не обязательно должна быть иерархической. При классификации растительных сообществ признаками могут служить не только свойства самих сообществ, но и внешней среды, влияющие на развитие, строение и состав сообществ.

Мазинг В. В. Классификационные ряды территориальных единиц в геоботанике. — Ученые записки Тартуского государственного университета, вып. 211, Труды по ботанике, 8, стр. 148—158.

Территориальные единицы (классификационные отдельности, имеющие определенную площадь) могут быть сгруппированы раздельно по различным признакам, представлены в виде моноиерархической схемы, в виде двух- или трехмерной схемы (таблицы) и, наконец, в виде многомерной схемы. Эта последовательность развития класси-

фикации исторически обусловлена и связана со способами сбора и обработки информации. Одним из самых существенных логических приемов при систематизации территориальных единиц является их деление на типологические и региональные; уменьшая количество признаков деления до одного, как типологическое так и региональное деление превращается в ареализацию, то есть установление ареала данного признака. Все эти логико-методологические приемы классификации теоретически могут быть применены на всех уровнях (рангах) классификации, но практически интерес представляют только некоторые их сочетания.

УДК 580

Тихомиров Б. А. Детище Н. И. Кузнецова — отдел геоботаники ордена Трудового Красного Знамени Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР и его основные задачи. — Ученые записки Тартуского государственного университета, 204. Труды по ботанике, 8, стр. 159—171. 1968.

В 1922 г. Н. И. Кузнецов организовал геоботанический отдел Главного ботанического сада (сейчас Ботанического института АН СССР), Главной задачей отдела было составление геоботанической карты европейской части СССР. Кроме этого изучалась история растительного покрова, были организованы центры для стационарных исследований и т. д. Эти направления исследования были в дальнейшем развиты и расширены. В статье дается обзор задач, стоящих перед отделом геоботаники Ботанического института.

УДК 582.29

Трасс Х. Х. Вопросы химической таксономии в современной лихенологии. — Ученые записки Тартуского государственного университета, 204, Труды по ботанике, 8, стр. 172—184. 1968.

Среди лишайниковых веществ можно выделить константные, аксессуарные и акцидентные. В распространении этих веществ наблюдаются некоторые закономерности. Химические таксоны всегда должны быть особо выделены (химический вид, подвид, разновидность, химическая раса и пр.). Если изменившиеся химические признаки связаны с определенными анатомо-морфологическими признаками, или если раса с константными изменившимися признаками четко географически обособлена, то мы имеем дело с видом (*Cryptospecies*). Территориальное обособление биохимического состава лишайника, приобретения постоянных отличительных биохимических признаков на определенной части своего ареала не может быть случайным или быстро переходным признаком. Такие признаки возникли в эволюционном процессе в течение длительного времени как «ответ» аппарата метаболизма определенного вида на определенные экологические макрофакты

УДК 57.07.07

Калда А. А. Вопросы организации учебной практики по ботанике. — Ученые записки Тартуского государственного университета, 204, Труды по ботанике, 8, стр. 185—190. 1968.

Дается обзор организации и методов учебной практики по ботанике на I и II курсах биолого-географического факультета Тартуского государственного университета. Основные формы учебной практики — экскурсии и лабораторные работы. По содержанию учебная практика на I курсе является флористико-экологической, на II курсе — геоботанической. В виде примера приведен план учебной практики на втором курсе. Табл. 1.

М а з и н г В. В. К методике лекций по историческому обзору отдельных биологических наук. — Ученые записки Тартуского государственного университета, вып. 211. Труды по ботанике. 8 стр. 191—194.

На вводных лекциях рассматривая возникновение и развитие данной науки следует: 1) давать важнейшие даты и фамилии в виде напечатанной хронологической таблицы; 2) раскрывать причины и условия возникновения данной отрасли науки; 3) давать графическую схему дифференциации науки во времени; 4) освещать открытия и работу научных школ страны и своего университета; 5) указывать на периоды медленного накопления фактов и периоды быстрого развития данной науки; 6) освещать основные дискуссионные проблемы в прошлом и в настоящее время; 7) доводить исторический обзор до настоящего времени.

В рефератах номер выпуска Ученых записок Тартуского государственного университета везде должен быть **211** (не 204)

Заказ № 6046