

1990
АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНСЬКОЇ РСР
НАУКОВО-ПРИРОДОЗНАВЧИЙ МУЗЕЙ

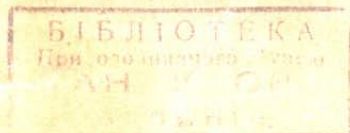
57
НЗЧ

НАУКОВІ ЗАПИСКИ

Том VI

7838

ВИДАВНИЦТВО АКАДЕМІЇ НАУК УКРАЇНСЬКОЇ РСР
КИЇВ — 1958



№ 7838

АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНСЬКОЇ РСР
НАУКОВО-ПРИРОДОЗНАВЧИЙ МУЗЕЙ

НАУКОВІ ЗАПИСКИ

Том VI

ВИДАВНИЦТВО АКАДЕМІЇ НАУК УКРАЇНСЬКОЇ РСР
КИЇВ — 1958

БОТАНІКА

МАТЕРІАЛИ ДО ПИТАННЯ ВИДОУТВОРЕННЯ
У ЛИСТЯНИХ МОХІВ

А. С. Лазаренко

Відповідальний редактор член-кореспондент АН УРСР А. С. Лазаренко, секретар редколегії кандидат біологічних наук К. А. Татаринцев, члени редакційної колегії: доктор біологічних наук Ф. І. Страутман, доктор біологічних наук П. П. Балабай, кандидат геолого-мінералогічних наук С. І. Пастернак, кандидат біологічних наук К. А. Малиновський.

Листяні мохи належать до групи рослин, розрізнення видів яких в багатьох випадках зв'язане з великими труднощами і нерідко є великою мірою суб'єктивним.

Основна морфологічна різноманітність у моховидних взагалі виступає в гаметофіті, і система моховидних базується головним чином на ній. Якщо будова спорофіта є характерною для великих систематичних одиниць, то для визначення дрібніших природних груп ознаки спорофіта, як правило, не мають скільки-небудь принципового значення.

Досить згадати одноманітність будови спорогона у Eubryales і наявність клейстокарпних форм в різноманітних систематичних групах листяних мохів, щоб зрозуміти, наскільки безуспішною була б спроба покласти в основу філогенетичної системи моховидних будову спорофіта.

Проте ознаками спорофіта користуються як єдиними ознаками для надійного розрізнення деяких відмін і видів ряду родів. Так, деталі будови перистома є ознаками для розрізнення родів *Orthotrichum*, *Bryum*, *Pottia*, *Tortula*, видів родів *Pterygoneurum*, *Cinclidotus*, *Orthotrichum*, *Grimmia*, *Neckera*, *Leucodon*, *Anomodon*, а також родів з зануреною коробочкою — *Phascum*, *Acaulon*, *Astomum*, *Hedwigia*. У формі коробочки також часто є ознаки, характерні для видів (*Dicranella cerviculata*, *Grimmia anodon*, *G. plagiopodia*), родів (*Ceratodon*, *Oncophorus*, *Trematodon*, *Catoscopium*) і родин (Meesiaceae). Проте форми і будова спорогона — це переважно допоміжні ознаки, на підставі яких не завжди можна з'ясувати спорідненість окремих таксономічних груп мохів.

Найкращою ознакою для розрізнення видів та об'єднання їх в систематичні одиниці вищого порядку є будова гаметофіта, проте і на підставі лише цієї ознаки не можна побудувати систему моховидних, а тим більше намітити напрями еволюції групи. Серед листяних мохів тільки у сфагнових (так само, як у антоцеротових серед печіночників) неповторна будова гаметофіта поєднується

Научные записки, том VI
(На украинском языке)

Редактор видавництва О. С. Сенченко

Технічний редактор Є. К. Сіваченко

Коректори Л. В. Тунік, Л. П. Заїка

БФ 03352. Зам. № 315. Вид. № 250. Тираж 500. Формат паперу 60×92¹/₁₆.
Друкарськ. аркушів 11,25. Обл.-видавн. аркушів 12,3. Паперових аркушів 5,625.
Підписано до друку 13. II 1958 р.

Друкарня Видавництва АН УРСР, Львів, вул. Стефаника, 11.

з своєрідністю спорофіта; так само у політрихових мохів (разом з даусонійовими) настільки оригінальна будова спорофіта і гаметофіта, що і досі не можуть визначити їх місце у філогенетичній системі листяних мохів: їх однаково легко ставлять як у самому її кінці (Бротерус, Флейшер), так і на самому початку (Діксон).

Андрееві мохи, які за будовою спорофіта наближаються до печіночників, мають настільки невиразний гаметофіт, що їх наближення до печіночників так само виправдане, як і до листяних мохів. Тетрафісові мохи також, маючи цілком унікальну будову перистома, будовою гаметофіта зовсім не відрізняються від звичайних верхоплідних мохів.

Взагалі у моховидних, як правило, нема координаційної залежності між будовою гаметофіта і спорофіта, особливо у листяних мохів, що підкреслюється також редукцією і спорофіта, і гаметофіта в різних систематичних групах. Спорофіт, як правило, значно менш пластичний за гаметофіт і змінюється в дуже вузьких межах, причому його мінливість проявляється головним чином у подробицях: у зміні довжини ніжки спорогона, кольору і розмірів коробочки, довжини дзюбика кришечки і рідше — розмірів і форми клітин. Перистом звичайно в межах не тільки виду, але і роду не виявляє значної мінливості; консервативність будови перистома і є причиною спроб покласти його будову в основу класифікації мохів.

Гаметофіт є основною життєвою стадією мохів, дуже чутливою до змін навколишнього середовища: вони зумовлюють відповідну мінливість усіх частин гаметофіта. Відомо, наскільки непевне розрізнення видів за розташуванням гаметангіїв; форма листків і характер їх розташування на стеблі, особливо їх положення відносно осі стебла в сухому і зволоженому стані, форма клітин листкової пластинки і особливо розмір клітин коливаються в широких межах залежно від умов місцевиростання. Повчальна доля багатьох видів гігрофільного роду *Drepanocladus* після опрацювання його Менкемейером, який звів до рангу сезонних форм численні «види», описані різними авторами. Менкемейер знайшов на одному стеблі листки *D. aduncus*, які чергувалися з листками *D. pseudofluitans* Wagnst. Це чергування відповідало коливанню рівня води місцевиростання.

Оцінюючи значення таких форм для процесів видоутворення, Менкемейер (1926) посилається на те, що відомі з мамонтової глини Борна *D. Sendtneri capillifolius*, а з бурого вугілля біля Лейпцига *D. exannulatus* Rota є цілком ідентичні з сучасними. Можна погодитися з Менкемейером, коли він говорить: «Коли тисячоліття не спромоглися закріпити типовий *D. capillifolius* (s. l.) так, щоб він втратив переходи і виявив стійкі видові ознаки, то в таких випадках не можна говорити про «види, які становляться».

Найбільше уваги бріологи приділили закономірностям формоутворення під впливом змін зовнішнього середовища. Для вивчення цього питання особливо багато зроблено такими талановитими дослідниками, як Леске і Менкемейер. Було встановлено велику мін-

ливість гаметофіта, його чутливість до змін середовища і наявність великої кількості переходів між, здавалося б, різко виявленими формами. Для цього дослідження характерною була відсутність провідної ідеї — показати закономірності видоутворення у моховидних. Власне, і раніше не було такої ідеї.

Виходячи з формальних засад, Лімпріхт (1890) ще в кінці минулого століття немовби накреслював завдання систематики в бріології, кажучи: «Нашим завданням є розділити те, що розрізняється і що можна розпізнати. Якщо б ми захотіли злити в колективні види всі типи, що з'єднані переходами, то нам довелося б об'єднати добру третину виразних видів. Цим була б зроблена погана послуга систематиці і географії рослин» (стор. 80).

Один з перших бріологів-дарвіністів Молендо (Вальтер і Молендо, 1868) просто приймає концепцію Дарвіна про «погані види» для листяних мохів, не входячи в подробиці процесів видоутворення на конкретних прикладах моховидних. З того часу питаннями видоутворення у мохів ніхто по-справжньому не займався, вважаючи за можливе застосувати еволюційну теорію Дарвіна, не входячи в деталі і своєрідність процесів видоутворення у моховидних і цікавлячись переважно питаннями мінливості у моховидних, спостереженими в природі. Проте така своєрідність у моховидних, очевидно, є, і було б доцільно і своєчасно питання видоутворення і формоутворення у них висвітлити як експериментально, так і теоретично.

Нові види у моховидних, як в усіх організмів, можуть виникати: 1) внаслідок гібридизації, 2) стрибкоподібно (мутація) внаслідок безпосередньої реакції організму на значні зміни навколишнього середовища і 3) внаслідок прогресивного розвитку адаптивних ознак, закріплення їх природним добром і вимирання проміжних форм.

Гібридогенне виникнення видів у моховидних не відіграє істотної ролі, бо гібридизація веде до утворення лише гібридних спорогонів. Виникнення описаних досі гібридних гаметофітів не з'ясоване, і тільки Веттштейн (1924) зміг експериментально одержати надійні як видові (*Physcomitrium eurystomum* × *Ph. piriforme*), так і родові (*Physcomitrium* × *Funaria*; *Physcomitrella* × *Funaria*; *Physcomitrella* × *Physcomitrium*) гібриди. Одночасно виявилась марність спроб одержати гібриди між деякими видами роду *Bryum*; при гібридизації було встановлено, що в гібридних коробочках утворюються переважно стерильні спори, деякі ж проростки, одержані з гібридних спор, мали дуже низьку життєздатність. Тільки за допомогою регенерації ніжки спорогона пощастило довести регенерат до листостеблової стадії диплоїдного гібрида. Одночасно спробами Веттштейна була доведена належність описуваних перед тим гібридних спорогонів до родини фунарієвих та можливість їх виникнення в інших родинах.

Одночасно спроби Веттштейна показали, яка скромна роль належить гібридогенезу у видоутворенні у мохів. Хоч цілком можна припустити, що в природних умовах гібридизація має місце, так само як і те, що деякі пророслі спори з гібридної коробочки або

регенерати гібридного спорогона, які виникли апогамно, могли дати нові форми, проте ця можливість не стверджена ні знахідками таких форм в природі, ні експериментально.

Раптове стрибкоподібне з'явлення нового виду як безпосередню відповідь організму на коливання умов навколишнього середовища логічно можна припустити. Щодо виникнення деяких видів є такі припущення, але вони, на жаль, нічим не стверджені. Для гідрофільних мохів, як це показав Менкемейер, така безпосередня відповідь на коливання умов навколишнього середовища виявляється нерідко в значних видозмінах, які проте не успадковуються і не виходять за межі модифікаційної мінливості.

Раптове з'явлення виду в зв'язку із збільшенням кількості хромосом можна легко уявити на підставі спроб Веттштейна та інших дослідників з регенерацією спорогона і з'явлення поліплоїдних форм як гібридного, так і не гібридного характеру. Можна думати, що в природі таким способом виникли поліплоїдні види в родах *Encalypta*, *Syntrichia*, *Bryum*, *Orthotrichum* та ін. (Ваарама, 1950, 1953; Стір, 1954). Заслужує на увагу те, що *Syntrichia princeps*, незважаючи на наявність поліплоїдних рас ($n = 12, 24, 36$), зберігає видову специфіку (Штір, 1954). Ваарама відзначає поліплоїдні раси також у *Funaria hygrometrica* ($n = 14$ і 28) та вказує, що *Tortula muralis* в різних екологічних умовах має різну кількість хромосом ($n = 60$ і 66), з чим автор пов'язує і мінливість виду (Ваарама, 1953).

Закріплення адаптивних ознак природним добром у мохів, здається, є основним шляхом видоутворення, особливо в зв'язку з їх невичерпною пластичністю. Як кінцеві пункти еволюції гаметофіта в межах вузьких систематичних груп серед листяних мохів відомі такі різко відмежовані ригідні типи, як *Poludella*, *Dicranella squarrosa*, *Tomenthypnum*, *Rhytidium* та ін., з незначною амплітудою коливань морфологічних ознак і високим ступенем ізоляції. Переважний більшості листяних мохів властива велика морфологічна мінливість. Один з найкращих знавців бріофлори Європи Л. Леске багато працював над з'ясуванням залежності процесів формоутворення у мохів від навколишнього середовища. Леске (1935), відзначаючи велику мінливість листяних мохів, пише: «Те, що у листяних мохів йде під назвою сотень відмін, складається в дуже великій частині з модифікацій».

Але глибоке знання явищ формоутворення у листяних мохів не привело Леске до уявлення про реальність виду і видоутворення, бо він вважає, що збагнути можна лише індивіди, а вид є поняттям, введеним з метою класифікації індивідуумів, численність яких примушує нас розміщати їх в певні групи. Вид, за Леске, — уявна річ для однієї частини біологів і реальність — для другої. Розглянувши мінливість видів роду *Anotobryum*, Леске (1932) приходять до висновку, що всі досі відомі європейські і північноамериканські види *Anotobryum* повинні бути віднесені до одного виду *A. filiforme*. Тільки для тих, хто має більш строге уявлення про вид, з практичних цілей можна зберегти як особливі європейські види *A. filiforme*,

A. juliforme, *A. cuspidatum*, *A. sericeum* і *A. lusitanicum*. Леске розглядає численні приклади поліморфізму у листяних мохів, викликаного умовами місцевиростання, і доводить, наскільки поняття виду і навіть роду суб'єктивне не тільки у різних авторів, але нерідко навіть у одного і того самого автора.

У багатьох видів мінливість адаптивних ознак може бути доведена як експериментальним шляхом, так і спостереженням в природі. Разом з тим виразне спадкове закріплення адаптивних властивостей і ознак спостерігається у багатьох видів, зв'язаних з умовами середовища, що майже не варіюють. Таке спадкове закріплення адаптивних ознак виразне у вузько спеціалізованих ригідних видів, як наприклад *Tetraphis pellucida*, що селиться на гнилій деревині, *Helodium* і *Tomenthypnum* — на болоті, *Schistostega* — в напівтемряві печер і т. д.

Види з широкою екологічною амплітудою мають, як правило, і широкий розмах модифікаційної мінливості. Це можна покласти в основу висновку, що морфологічно і екологічно фіксовані види утворюються внаслідок вимирання проміжних форм, які не устояли в боротьбі за існування. Невелика кількість форм із зменшеною пластичністю вижила в локальних умовах як вузько пристосовані форми. При порівнянні стабільних видів з пластичними нема іншого пояснення.

Дискусія з проблеми виду в радянській біологічній науці показала, що основні положення Дарвіна про походження видів залишилися непохитними і завдання сучасної біології полягає як у розвитку матеріалістичних положень Дарвіна, так і в боротьбі з іdealістичними, вульгарно-механістичними і ламаркістськими викривленнями дарвінівської теорії еволюції.

Серйозні спроби з'ясувати процеси видоутворення у листяних мохів нам не відомі з біологічної літератури, а тому ми вважали доцільним на прикладі показати, що у листяних мохів види виникають тими самими шляхами, що і в інших організмів, а також на фактичному матеріалі виявити наявність закріплення адаптивних ознак як істотний момент видоутворення.

Велика модифікаційна мінливість гаметофіта у листяних мохів виявляється на протязі всього ареалу пластичного виду з утворенням аналогічних форм при аналогічних змінах зовнішнього середовища. При цьому ми можемо часто точно установити характер реакції гаметофіта на певні комплекси факторів середовища, але, як це бачимо на прикладах родів *Philonotis*, *Drepanocladus* та ін., модифікаційна мінливість може мати пульсаційний характер. Пульсаційний характер мінливості властивий, очевидно, не тільки водним організмам. В той же час відомі численні приклади видів, морфологічно дуже близьких, але разом з тим стабільних. Можна прийняти, що в цих випадках пульсація мінливості перейшла певний поріг і привела до утворення близьких, але добре відмежованих видів, які можуть існувати поруч у зв'язку з відсутністю для мохів небезпеки нівелювання видових відмін в результаті гібридизації.

Нам здається методично важливим розглянути процеси видо-

утворення в групі видів, близьких не тільки морфологічно, а й екологічно і географічно. Це дозволило б нам установити не тільки спорідненість видів, а й напрям і характер закріплення адаптивних ознак нащадків. Вивчення виду з широким ареалом, який охоплює ареали похідних видів, і з широкою екологічною амплітудою дозволило б зрозуміти ряд деталей механізму видоутворення.

З цією метою були переглянуті види роду *Syntrichia*, що належать до секції «*ruralia*». Види, що належать до цієї секції, характеризуються дводомністю, наявністю жилки листка, яка переходить в довгий безбарвний волосок, і рядом спільних ознак в будові листка та спорогона. Це були такі види: *S. ruralis* (Hedw.) Brid., *S. montana* Nees, *S. Handellii* (Schiffn.) Bach., *S. desertorum* (Broth.) Amann і *S. papillosissima* (Correy) Moenke. Види цієї групи виявляють виразну генетичну спорідненість. Вихідним видом цієї групи видів є *S. ruralis* з широким ареалом, палеонтологічно доведеним старим віком і великим багатством форм. *S. ruralis* є дуже поширеним видом в Європі, Північній і Середній Азії і в Північній Америці. Його ареал простягається від арктичних широт і високогір'їв до степів і напівпустинь, охоплюючи різноманітні субстрати: ґрунт, скелі, кору дерев, черепичні дахи, солом'яні стріхи і т. д. *S. ruralis* має безперервний ареал і є одним з найзвичайніших видів. В лісових областях цей вид займає тільки освітлені місця, де не зазнає пригнічення. Поширення виду в різноманітних екологічних умовах зв'язане з великою його пластичністю, яка виявлена у великій морфологічній мінливості виду. Щільна дернинка, характерна для вологих умов, перетворюється на пісках в нещільну, а в південних степах і на плоских скелях та каменях зв'язана дернинка зовсім зникає і килим *S. ruralis* складається з ізольованих стебел, які при збиранні розсипаються (fo. *stepposa*). Крім значних коливань розмірів листостеблових пагонів і листків та форми листової пластинки (особливо її верхівки), спостерігаються значні відмінності в довжині кінцевого волоска і характері папілозності спинки жилки.

Такі види, як *S. montana*, *S. calcicola*, *S. norvegica* і *S. ruraliformis*, є більш або менш виразно відмежованими формами, що зберігають тісне споріднення з *S. ruralis*. З них *S. calcicola* розглядається то як вид (Бротерус, 1923), то як відміна (Менкемейер, 1927; Граут, 1936—1939). *S. norvegica* і *S. ruraliformis*, *S. calcicola*, *S. norvegica* і *S. ruraliformis* так само зв'язані переходами з основною формою, і якщо форми з різко виявленими видовими ознаками розрізняти не важко, то здебільшого визначення цих видів дуже клопітне і непевне.

Верхівка листка у *S. ruralis* то тупа, іноді серцевидно-виїмчаста, то більш або менш гостра і видовжена; краї листків то відгорнені, то до однієї третини і глибше вниз плоскі; довжина кінцевого волоска то дорівнює довжині пластинки, то становить лише $\frac{1}{5}$ — $\frac{1}{6}$ її довжини, він безбарвний або в основі, а то й до половини чи майже до верхівки червонокоричневий; спинка жилки то гладенька, то з тупими або гострими високими чи низькими папілами, іноді на

вершечку зірчастими; облямівка основи листка то широка і золотистожовта, то вузька і майже безбарвна. І це іноді можна знайти в одній дернинці і навіть на одному стеблі.

S. montana дуже поширена в Голарктиці на кам'янистому субстраті і від інших видів роду відрізняється щільною дернинкою, формою листка, майже гладкою спинкою жилки і дрібнішими клітинами пластинки листка, яка місцями буває двошаровою. Тенденція до двошаровості листка, яку бачимо у *S. montana*, дістає свого завершення у аридного виду *S. Handellii*.

Описуючи *S. Handellii*, Шифнер (1913) порівнює цей вид з *S. desertorum* саме через двошаровість пластинки, але коли ми розглянули наведені Шифнером малюнки *S. Handellii* і порівняли з ними зразки цього виду з України, то зрозуміли, що *S. Handellii* як за формою листка, так і за характером жилки стоїть дуже близько до *S. montana*, а не до *S. desertorum*, як це вважав автор виду. Від *S. montana* цей вид відрізняється тільки дрібнішими плоскостями листками, двошаровими на всій ширині пластинки. За двошаровістю пластинки листка *S. Handellii* стоїть у такому ж відношенні до *S. montana*, як *S. desertorum* до *S. ruralis*. Двошаровість пластинки у *S. Handellii*, так само як у *S. desertorum*, треба розглядати як ознаку адаптації до аридного клімату, зокрема до прямої сонячної радіації. *S. Handellii* відома з аридних областей Північної Сирії, Південної Туреччини, острова Крит і Південно-Східної України (Сталінська і Ворошиловградська області).

S. montana, з одного боку, зв'язана переходами з *S. ruralis*, з другого, — безсумнівно, споріднена з *S. Handellii*, причому останній вид можна розглядати як кінцевий етап пристосування до аридних умов шляхом розвитку двошаровості пластинки. Серед модифікаційних форм *S. ruralis* можна знайти вихідні форми, які лягли в основу природного добору. Вони мають слабобородавчасту жилку, плоскокраю верхівку і характерний поперечний розріз листка, плоскокраї половинки якого розходяться під більш або менш гострим кутом до жилки. Такі форми можна прийняти за вихідні для еволюційної лінії *S. ruralis* → *S. montana* → *S. Handellii*.

Серед форм *S. ruralis* можна знайти деякі з сильно папілозною спинкою жилки, сильно зазубленим кінцевим волоском і увігнутою пластинкою з сильно відгорненими краями. Ці форми звичайно виділяються кращим ростом, блакитнуватою забарвленням дернинки і сильно виявленою папілозністю клітин. Діаметр клітин варіює від 7—8 до 18—20 μ . Такі форми зустрічаються особливо часто в південних районах СРСР: в Північному Тянь-Шані, Азербайджані і Вірменії, де вони ростуть на ґрунті між камінням і скелями на сонячних схилах. В таких самих умовах і нерідко в близькому суспільстві з такими формами ростуть також *S. desertorum* і *S. papillosissima*. Нам раніше здавалось, що обидва останні види легко відрізнити від видів секції «*ruralia*» за рабітусом: *S. desertorum* привертає увагу сріблястосірим забарвленням і густим розташуванням листків, *S. papillosissima* — сильним розвитком і блакитнозеленим забарвленням дернинки. Згодом виявилось, що тільки анато-

мічні і морфологічні особливості, видимі при мікроскопічному дослідженні, а не зовнішній вигляд можуть бути надійними ознаками для розпізнавання цих видів.

S. desertorum характеризується двошаровістю (так само, як і *S. Handellii*), дуже поширена, причому її поширення зв'язане переважно з аридними областями Старого Світу (Середня і Мала Азія, Пакистан, Азербайджан, Вірменія, Поволжя, південь України, Піренейський півострів); зрідка зустрічається *S. desertorum* і в більш гумідних районах. Так, вона вказана Подперою для Чехословаччини, відкрита нами в товтрових вапняках поблизу Кам'янця-Подільського Хмельницької області УРСР. Описана для Швейцарії *S. spuria* A m a n n, відома нам за надісланими автором зразками, є формою, тісно спорідненою з *S. desertorum*.

Типовим біотопом *S. desertorum* в Середній Азії є барханні піски Кара-Кум, де вона росте густими килимами в міжбарханних заглибинах, займаючи величезні простори в безплідній пустині. Нерідко *S. desertorum* зустрічається на гірських схилах Тянь-Шаню (Заїлійський Алатау, Ферганський хребет), переважно на вапняках.

S. papillosissima — один із найоригінальніших видів секції. На поперечному розрізі листка вражають своїм оригінальним виглядом клітини пластинки з мамілозно випнутими стінками, вузькі верхівки яких несуть зірчасто розташовані папіли. *S. papillosissima* автор виду розглядав як мутанта *S. ruralis*, проте нам пощастило знайти форму *S. ruralis*, яка дала нам підставу припустити, що *S. papillosissima* виникла шляхом поступового розвитку адаптивних ознак. У цієї форми *S. ruralis*, яку ми назвали fo. *mamillata*, в центрі верхньої і нижньої стінок клітини листка мають куполоподібні випини, які на верхівці несуть коронку великих папіл; це звичайна форма клітин у *S. ruralis*.

Ще сильніше таке випинання клітин виражене у *S. ruralis* fo. *subhirsuta*, яка зустрічається на Україні, в Азербайджані і Казахстані. Ця форма є перехідною до *S. papillosissima*, яка утворюється шляхом дальшого видовження цих мамілозних випинів у маміли, кожна з яких несе на верхівці по три-чотири папіли. При цьому збільшується і верхньо-нижній діаметр клітин пластинки з 24 μ у *S. ruralis* до 40—44 μ у *S. papillosissima*.

S. papillosissima відома з аридних країн Європи (Корсика, Сардинія), Північної Африки, Малої Азії (Сирія, Ліван, Палестина), Кавказу (Азербайджан, Вірменія), Середньої Азії і Північної Америки (штати Юта і Айдахо). В Середній Азії *S. papillosissima* селиться то на сонячних вапняках, то на силікатних скелях і на схилах нерідко поруч з формами *S. ruralis*, від яких її за габітусом відрізнити з певністю не можна.

У *S. ruralis*, так само як у *S. montana*, хоч і не так часто, можна бачити на поперечному розрізі спорадичне подвоєння клітин, що веде до часткової двошаровості пластинки. Ця тенденція до двошаровості у *S. ruralis* дістала своє завершення у *S. desertorum*.

При уважному перегляді матеріалу *S. ruralis* в ряді місць Казах-

ської, Узбецької, Таджикиської і Туркменської республік було виявлено форму, яка будовою листка нагадує *S. ruralis*, а двошаровістю пластинки листка — *S. desertorum*. Ми цю форму назвали *S. subdesertorum*, щоб підкреслити її проміжне положення.

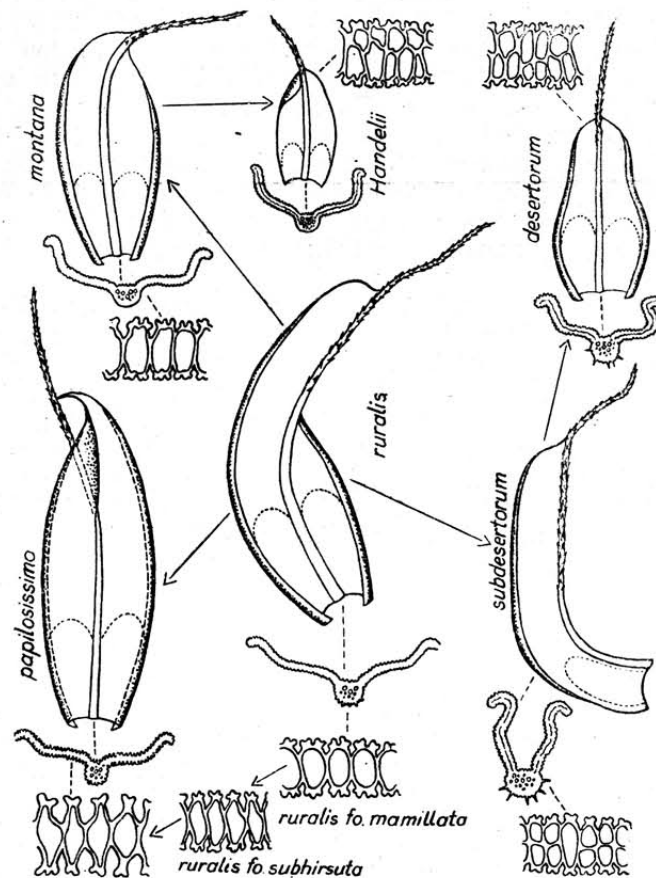


Рис. 1. Схема взаємовідношення між видами роду *Syntrichia* секції *ruralia*. Стрілками показана послідовність виникнення від центрального виду *S. ruralis* морфологічних видових ознак через проміжні форми; пунктирними лініями об'єднані рисунки, що стосуються одного виду (листок, поперечний розріз листка і клітин листкової пластинки на ньому).

На рис. 1 ми наводимо поперечні розрізи і форми листків ряду видів групи *ruralia*, щоб показати шляхи, якими йшло утворення адаптивних видів з основного виду — *Syntrichia ruralis*.

Ми (Лазаренко, 1929) вже звертали увагу на те, що з просуванням на захід двошаровість листка у *S. desertorum* поволі зникає і в південно-східній Україні зберігається тільки в крайній верхівці листка; це саме спостерігається і у зразків з Хмельницької області УРСР, які майже зовсім не виявляють двошаровості. Чи викликано

це збільшенням вологості повітря, чи зниженням інтенсивності сонячної радіації, без експериментальної перевірки сказати неможливо. Незважаючи на редукцію двошаровості листка, видова специфіка (особливо форма листка, велика кількість зірчастих папіл на спинці жилки і зубчастість кінцевого волоска) залишається і дає можливість безпомилково впізнати вид. Таким чином, редукція важливої діагностичної ознаки — двошаровості листка — не супроводиться зникненням комплексу видових ознак, і вид не вертається до вихідної форми.

Еволюція лишається необоротною. Уявлення про так звану «еволюційну карусель», коли один вид, «породжений» другим, може знову «породити» батька, суперечить самому розумінню еволюції як поступового руху живої матерії і може збагатити тільки арсенал міфології.

Якщо *S. papillosissima* і *S. desertorum* не являють собою кардинальних відхилень від вихідного типу *S. ruralis* за характером дернинки, розмірами листка і його формою, так само як за характером папілозності жилки і відгорненістю країв листка, то у *S. Handelii* бачимо значні відхилення від вихідної форми, виявлені в невеличких розмірах дернинки, здрібнелих листках з невідгорненими краями і гладкою спинкою жилки. Але *S. montana* являє собою проміжну форму між двома дуже відмінними формами: *S. ruralis* і *S. Handelii*. Наскільки виразно відрізняються між собою *S. ruralis* і *S. Handelii*, настільки невиразні відміни між певними зразками *S. ruralis* з гладкою спинкою жилки і *S. montana*; *S. montana* і *S. Handelii* також є виразно спорідненими типами.

Взагалі *S. ruralis* є евритопним і еврифільним видом; з екологічною амплітудою виду зв'язана його велика модифікаційна мінливість, при якій, крім змін, що не мають істотного еволюційного значення, спостерігаємо такі зміни, які закріплюються в еволюційному розвитку як важливі адекватні середовищу пристосування і приводять до виникнення нових видів. Таке пристосування у *S. ruralis*, як подвоєння клітин пластинки, у *S. desertorum* і *S. Handelii* є характерною видовою властивістю. Інше пристосування, яке спостерігаємо у *S. ruralis* fo. *mamillata*, є видовою ознакою у *S. papillosissima*.

На підставі використаного нами фактичного матеріалу можна поставити ряд питань щодо механізму видоутворення у листяних мохів.

1. Чи виникає вид у листяних мохів монотопно, утворюючи широкий ареал шляхом наступної міграції?

На це питання, виходячи з теоретичних міркувань, треба відповісти ствердно. Навіть припустивши, що вид виникав політопно в межах ареалу вихідної форми, ми, переносячи це питання на вихідні форми, неминуче зрештою прийшли б до висновку про монотопне виникнення праформи. Проте відомі численні приклади розірваних ареалів видів, які лежать в межах ареалу вихідного виду. Такі приклади стали матеріалом для теорії політопного виникнення видів. Якщо умови середовища в різних місцях ареалу пла-

стичного виду змінюються в однаковому напрямі, то можна вважати ймовірним, що вид в аналогічних умовах в різних, навіть віддалених пунктах може змінюватись аналогічно, адекватно змінам середовища.

В нашому прикладі ми приймаємо, що вихідний вид (*S. ruralis*) зберігається. Модифікація *S. ruralis* fo. *mamillata* приймається нами як ініціальна модифікація в переході до *S. papillosissima*. Наявність модифікації *subhirsuta* в різних пунктах (кілька місць в Зайлійському Алатау; Флауерс (1953) також говорить про наявність подібних до *S. ruralis* fo. *subhirsuta* в Північній Америці) може привести до висновку про можливість незалежного виникнення *S. papillosissima* з *S. ruralis* у Старому і Новому Світі.

Описана для аридних штатів США *S. bistratosa* S. Flowers, очевидно, дуже близька до *S. desertorum*, якщо не ідентична їй. Стає можливим поставити питання про політопне походження і *S. desertorum* в Євразії і Північній Америці.

2. Чи може вид виникати поліхронно? Чи є наявність проміжних форм, подібних до *mamillata*, потенційною можливістю нового видоутворення, і чи може сучасна fo. *mamillata* в майбутньому ще раз утворити *S. papillosissima*?

Якщо приймати, що вид виникає на досить великих просторах, то не буде нелогічним прийняти, що вид може виникнути повторно.

Якщо це справді так, то як уявляти еволюційний процес, при якому модифікації, що виникли з одного виду, перманентно підносяться, як на сходах ескалатора, тільки до певної еволюційної висоти одного і того ж виду?

Якщо на це питання не можемо дати задовільної відповіді, то треба зважати і на безперервну необоротну еволюцію протоплазми, яка лежить в основі еволюції органічного світу.

3. Вид виникає раптово, стрибкоподібно чи шляхом поступового кількісного нагромадження ознак і властивостей з наступним відокремленням внаслідок вимирання проміжних форм, як це прийняв Дарвін?

Протиставлення цих двох шляхів видоутворення здається нам зайвим, бо поступові зміни в морфології і фізіології організму відбуваються стрибкоподібно з перервами в поступовості, і прийняття поступовості в утворенні видів не позбавляє їх реальності в природі, як це вважали Дарвін і в біології Леске. Для виникнення виду важлива не стільки відстань стрибка, скільки його необоротність.

В обговорених нами прикладах відстань між *S. ruralis* і *S. papillosissima* заповнена в певній мірі формою *mamillata*. Треба думати, що або ми виявили не всі наявні в природі переходи між формою *mamillata* і *S. papillosissima*, або вони вимерли. Чи, може, fo. *mamillata* є тим трампліном, з якого відбувся стрибок (або стрибки) в напрямі виникнення *S. papillosissima*?

Наскільки *S. ruralis* і *S. Handelii* як крайні форми є цілком реальними видами і наявність проміжної *S. montana* не зменшує

реальності їх видової самостійності, настільки і наявність fo. *subhirsuta* не викликає сумніву в реальності *S. papillosissima*.

Крім *S. subdesertorum*, у *S. desertorum* поки що не виявлено поступових переходів до *S. ruralis*; з другого боку, втрата двошаровості листової пластинки не веде до зникнення видової самостійності. Треба сподіватися, що відстань між *S. desertorum* і *S. ruralis* буде заповнена не тільки *S. subdesertorum*, а ще рядом проміжних форм, хоч можливо, що вони і вимерли.

В сучасний період розвитку аридного клімату в Середній Азії відбувається жваве видоутворення в ксероморфних циклах листяних мохів. Середня і Мала Азія є відомими областями утворення багатьох видів рослин, які проникали в Європу і поширились в кварталі. Можна прийняти, що колись таких видів, як *S. desertorum* і *S. papillosissima*, принаймні для Старого Світу, слід шукати в горах Середньої Азії, де вони виникли з *S. ruralis* — виду з широкою екологічною амплітудою і модифікаційною мінливістю. Тут *S. ruralis* під впливом прогресивної аридизації дала пристосованих до аридних умов нащадків. *S. Handelii*, очевидно, має аналогічну історію.

S. papillosissima, *S. desertorum* і *S. Handelii* — виразні кінцеві етапи (в сучасний період) еволюційного процесу, зумовленого впливом аридного клімату. Ксероморфні адаптивні ознаки цих видів розвинулись на підставі наявних *S. ruralis* ознак; з цими ознаками зв'язані ще певні комплекси ознак, хоч і не виявлених різко, але не менш важливих для видової специфіки, а також властивостей, які ми можемо уявити на підставі аналізу ареалів і екологічної спеціалізації видів. Більша частина цих властивостей нам ще не відома, хоч можна думати, що саме вона є найважливішою і визначає специфіку видів (властивості протоплазми, тип обміну речовин).

Все це, проте, не повинно нам перешкоджати намагатися розв'язати проблему еволюції органічного світу на підставі наявних даних про ознаки і властивості видів, удосконалюючи методику дослідження і розвиваючи матеріалістичне ядро вчення Дарвіна.

ЛІТЕРАТУРА

- Дарвін Ч., Происхождение видов, Гос. изд-во с.-х. литературы, 1952.
Лазаренко А. С., Відомості про найцікавіших представників української бріофлори, Праці фіз.-мат. від. ВУАН, т. XV, в. 1, 1929.
Лазаренко А. С., Матеріали до бріофлори Середньої Азії, Журн. Бот. ін-ту АН УРСР, № 26—27, 1938.
Bizot M., Remarques sur *Tortula papillosissima* (Cop.) Broth., Revue bryol. et lichen., N. S., t. 23, fasc. 3—4, 1954.
Brotherus V. F., Die Laubmoose Fennoscandias, Helsinki, 1923.
Flowers S., *Tortula papillosissima* new to North America, Bryologist, v. 56, № 3, 1953.
Grout A. J., Moss-Flora of North America, vol. I, 1936—1939.
Lazarenko A. S., Beiträge zur Artbildung bei den Laubmoosen, Mitt. d. Thüring. Bot. Gesellsch. Th.-Herzog-Festschr., 1955.
Limpricht G., Die Laubmoose in Rabenhorsts, Kryptogamenflora, Bd. IV, Abt. 1, 1890.
Loeske L., Kritik der europäischen Anomobryen, Revue Bryol. et Lichen., V, 1932.

- Loeske L., Bemerkungen zur Systematik der Laubmoose, Ann. bryolog., Vol. VIII, 1935.
Moenkemyer W., Die Laubmoose Europas, Leipzig, 1927.
Molendo L., Moostudien aus Allgäuer Alpen, Leipzig, 1865.
Schiffner V., Bryophyta aus Mesopotamien und Kurdistan, Ann. d. k.k. naturhist. Hofmuseums, Bd. XXVII, Nr. 4, 1913.
Steere W. C., Chromosome Studies of Wild Population of American Mosses, Rapp. et commun. huitième congrès intern. de Bot. Paris, Sect. 14, 15, et 16, 1954.
Vaarama A., Studies on chromosome numbers and certain meiotic features of several Finnish moss species, Bot. Notiser, 1950.
Vaarama A., Some Chromosome Numbers in Californian and Finland moss species, Bryologist, v. 56, № 3, 1953.
Walter und Molendo, Die Laubmoose Oberfrankens, Leipzig, 1868.
Wettstein R., Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage, I, Zeitschr. f. indukt. Abstam.- und Vererb., Bd. XXXIII, 1924.

МАТЕРИАЛЫ ПО ВОПРОСУ ВИДООБРАЗОВАНИЯ У ЛИСТВЕННЫХ МХОВ

А. С. Лазаренко

Резюме

Особенностью строения моховидных является объединение в одном организме гаметофита и спорофита с доминированием гаметофита. Оба поколения имеют морфологические признаки, важные для построения системы. Обычно система строится на основании малоизменчивых, консервативных признаков. У моховидных таким консерватизмом отличается спорофит, однако построение системы как печеночных, так и листовых мхов только на основании признаков спорофита не увенчалось успехом. Гаметофит, являющийся основной жизненной стадией моховидных, отличается большой отзывчивостью на изменения условий внешней среды, отвечая модификационной изменчивостью на их колебания. Модификационной изменчивости листовых мхов была посвящена плодотворная деятельность таких крупных знатоков листовых мхов, как Леске и Менкемейер. Однако большие знания названных авторов в области изменчивости мхов не привели их к представлению о реальности вида у листовых мхов. Вид, по Леске, является понятием, введенным для целей классификации индивидуумов ввиду их множества. Индивидуум Леске считает единственно познаваемым, а вид в зависимости от представлений исследователей может быть абстракцией для одних и реальностью для других. Из бриологической литературы автору неизвестны сколько-нибудь серьезные исследования по вопросам видообразования.

Автор считает целесообразным для выяснения процессов видообразования обратиться к родственным видам с тем, чтобы ареалы производных видов были включены в ареал исходного вида, обладающего большой пластичностью и широкой экологической амплитудой.

В статье рассмотрены виды рода *Syntrichia*, именно секции «turalia». Центральный вид секции *Syntrichia ruralis* обладает широ-

ким ареалом и большой экологической амплитудой. Среди форм *S. ruralis* имеются некоторые, принимаемые то как разновидности, то как виды (*S. montana*, *S. norvegica*, *S. ruraliformis*), вместе с тем имеются и хорошо выраженные родственные виды, как *S. desertorum*, *S. papillosissima* и *S. Handelii*. Среди модификаций *S. ruralis* автор находит переходные к *S. papillosissima* (*S. ruralis* fo. *mamillata*) и к *S. desertorum*. *S. Handelii* автор выводит из *S. ruralis* через *S. montana*. Для иллюстрации способов перехода от *S. ruralis* к производным видам на рис. 1 изображены листья, поперечные их разрезы и форма клеток пластинки листа на его поперечном разрезе.

В статье отмечается, что из трех возможных способов возникновения новых видов у листовых мхов: 1) гибридизации, 2) резкого скачка (мутации) как непосредственной реакции организма на изменение окружающей среды и 3) постепенного накопления передаваемых потомкам приспособительных признаков — наиболее вероятным является третий способ. У автора на основании рассмотренного им материала возникает три вопроса по механизму видообразования:

1. Возникает ли вид монотопно или политопно?

На основании материала по *S. papillosissima* автор не считает возможным отрицать вероятность возникновения *S. papillosissima* в аналогичных условиях Старого (Средняя Азия) и Нового (штаты Юта и Айдахо США) Света, где встречаются аналогичные переходные к *S. papillosissima* модификации.

2. Может ли вид возникать полихронно?

На этот вопрос автор затрудняется дать ответ. Если после возникновения нового вида исходный не вымирает, а сохраняет свою пластичность, то логически невозможно отрицать возможность повторения видообразовательного процесса. Однако необходимо помнить, что в основе эволюции органического мира лежит необратимая эволюция живого вещества — протоплазмы, непрерывно изменяющейся во времени. Это, по-видимому, делает невозможным повторения стереотипного видообразования.

3. Возникает ли вид скачкообразно или путем накопления приспособительных изменений с последующим вымиранием промежуточных форм, как это принимал Дарвин?

Противопоставление этих двух путей видообразования кажется излишним, так как и последовательные изменения происходят скачками. Важен не размер скачка, а его необратимость.

CONTRIBUTIONS TO THE PROBLEM OF SPECIATION IN MOSSES

A. S. Lazarenko

Summary

The constitution of Bryophyta is discussed in connection with the significance of the two components: gametophyte and sporophyte in speciation and evolution in Mosses. Formerly stress was laid

mainly on the study of variability within the species, without giving much consideration to their importance in the origin of species. Some eminent bryologists, therefore, denied that the concept of species deals with a reality.

The author thinks that the distribution of related species might yield some evidence for tracing the origin of each of them. In the case of a species wide-spread over the world and plastic in nature, when enclosing the ranges of some related specialized species, there is a certainty that the wide-spread species may be regarded as the ancestral one, and the other as the offspring. This is the case with *Syntrichia ruralis*, which being wide-spread gave birth to some xeromorphic species (*S. papillosissima*, *S. Handelii* and *S. desertorum*) in some places of its range, without becoming extinct, even, on the contrary, enriching itself in variability during elaboration over the area.

S. papillosissima, *S. Handelii* and *S. desertorum* are considered distinct species which have arisen through the steadying of adaptive modifications, as shown in the diagram (table 1). The author admits that *S. papillosissima* and *S. desertorum* originated from *S. ruralis* independently in distant parts of its area in the Old and New World (*Tortula bisratosa* S. Flowers being very near, if not identical to *S. desertorum*).

M. Bizot believes *S. papillosissima* to be a result of convergent development in diverse species of *Syntrichia* due to the influence of similar climates.

There are four possibilities to explain the broken up areas of the species under consideration:

1. Polytopic arising of species, in distant parts of their areas spontaneously.

2. Convergent development according to Bizot.

3. Breaking up of an ancient continuous range.

4. Accidental carrying over of the germs.

The first explanation is assumed to be the most probable in the cases in question; all the others are improbable. The second possibility, according to Bizot, being plausible in the case of a single species, grows quite incredible in a series of closely related species, as above. The third explanation seems unsuitable because a direct continental bridge between the now isolated parts of the ranges seems quite doubtful in the recent past; whereas the species investigated are, to all appearances, of rather recent origin. The carrying over of the germs may be neglected, as shown by Th. Herzog.

The possibility of a polychronic origin of species is questioned, being quite doubtful in general, but is to be reckoned with in the case when the ancestral species does not become extinct. How a species arises, whether gradually or by jumps (mutation), is a matter of expression only, because all processes in living Nature are more or less distinctly discontinuous; the distance of the jump is not of so great an importance as its irreversibility.

ЗМІСТ

Ботаніка

А. С. Лазаренко, Матеріали до питання видоутворення у листовних мохів	3
К. А. Малиновський, Про кількість насіння в ґрунті трав'янистих угруповань Чорногір у Карпатах	18
В. Г. Колишук, Природне поновлення і ріст ялини у високогір'ї Українських Карпат	29
Г. Ф. Трубицький, Вміст CO ₂ в повітрі у Східних Карпатах	45
К. О. Улична, Мохові синузиї Буковинських Карпат	50
В. М. Мельничук, Огляд родів <i>Coscinodon</i> і <i>Schistidium</i> бріофлори УРСР	73
А. С. Лазаренко, К. А. Малиновський, Перші результати стаціонарного вивчення високогірної рослинності Карпат	87

Палеозоологія

С. І. Пастернак, Нові дані про фауну журавненського пісковику	107
Л. М. Кудрін, Ервілійовий горизонт нижнього тортона південно-західної окраїни Російської платформи і умови його утворення	114

Зоологія

К. А. Татаринов, Особливості коливання чисельності деяких ссавців західних областей УРСР	126
Н. А. Полушина, Господарське значення деяких дрібних хижаків з родини кунячих у західних областях УРСР	139
В. І. Абеленцев, Матеріали до живлення кам'яної куниці	147
М. П. Рудышин, Про залежність будови нір сірої полівки від ґрунтово-кліматичних умов	159
К. А. Татаринов, Бібліографія по фауні хребетних тварин західних областей УРСР за 1939—1956 рр.	170

СОДЕРЖАНИЕ

Ботаника

А. С. Лазаренко, Материалы по вопросу видообразования у листовных мхов	15
К. А. Малиновский, О количестве семян в почве травянистых группировок Черногоры в Карпатах	27
В. Г. Колишук, Естественное возобновление и рост ели в высокогорье Украинских Карпат	43
Г. Ф. Трубицкий, Содержание CO ₂ в воздухе в Восточных Карпатах	48
К. О. Улычна, Моховые синузии Буковинских Карпат	71
В. М. Мельничук, Обзор родов <i>Coscinodon</i> и <i>Schistidium</i> бриофлоры СССР	86
А. С. Лазаренко, К. А. Малиновский, Некоторые результаты стационарного изучения высокогорной растительности Карпат	105

Палеозоология

С. И. Пастернак, Новые данные о фауне журавненского песчаника	111
Л. Н. Кудрин, Эрвильевый горизонт нижнего тортона юго-западной окраины Русской платформы и условия его образования	124

Зоология

К. А. Татаринов, Особенности колебания численности некоторых млекопитающих западных областей СССР	136
Н. А. Полушина, Хозяйственное значение некоторых мелких хищников из семейства куньих в западных областях СССР	146
В. И. Абеленцев, Материалы к питанию каменной куницы	157
М. П. Рудышин, О зависимости строения нор серой полевки от почвенно-климатических условий	168
К. А. Татаринов, Библиография по фауне позвоночных животных западных областей СССР за 1939—1956 гг.	177