

ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Академик В. Н. СУКАЧЕВ

О ПОЗДНЕПОЙМЕННЫХ ЭКОТИПАХ ИВ

Идеи широко применяемых ныне географо-морфологического⁽¹⁻³⁾ и эколого-морфологического^(4, 5) методов систематики растений, а также учение об экотипах растений основаны на признании непосредственной зависимости процесса видообразования от условий среды. Разница между названными методами и учением об экотипах, в сущности, сводится к тому, что первые имеют дело с видами, а вторые — с его подразделениями. Однако эта разница теряет свое принципиальное значение, если учесть, что большинство современных систематиков растений (например, авторы «Флоры») пользуются узким объемом понятия вида. Тюрресон⁽⁷⁾, однако, стоял на неверных методологических позициях в трактовке процесса образования экотипов. Но само это учение, правильно понятое с позиций мичуринского направления в биологической науке, имеет исключительно важное значение для выяснения конкретных путей и этапов формирования новых видов в зависимости от среды их существования. Это, между прочим, хорошо показано в книге Е. Н. Синской⁽⁸⁾, и в этом большое значение ее труда, несмотря на то, что в нем имеются и весьма дискуссионные положения.

С этой точки зрения очень интересны экотипы, связанные с теми частями пойм нижних течений рек, где очень долго, часто до середины лета, задерживаются весенние полые воды, создающие совершенно своеобразный водный, термический, газовый и минеральный режим этих местообитаний^(9, 11). Осенью 1930 г. мною были посажены в Ленинграде черенки ив *Salix rossica* Nas. (S. Gmelni auct.) и *S. triandra* L., взятые с поймы Волги у Черного яра. Развившиеся из этих черенков экземпляры ив не трогались в рост почти до середины лета. Таким образом, выяснилось, что эти ивы настолько приспособились к пойменному режиму нижней Волги, что, будучи перенесены в условия, где нет вовсе затопления, продолжали свой прежний ритм развития. Опыты показали, что не только при размножении черенками в течение нескольких лет, но и при размножении семенами это свойство их сохранялось. А. Д. Фурсаев⁽¹⁰⁾ отметил, что в условиях поймы нижнего течения Волги, где весенние воды задерживаются до середины лета, названные выше ивы зацветают действительно лишь в июне и июле. Приведенные выше мои опыты показали, что эти формы ив представляют собой своеобразные экотипы, названные мною⁽¹¹⁾ позднепойменными (oes. *tardiinundati*).

Далее выяснилось, что срезание побегов, скусывание зайцами, а нередко также повреждение их морозом снимает у этих экотипов ив способность задерживать свое развитие до середины лета, и они тогда трогаются в рост весной. Поэтому черенки этих ив, посаженные осенью или весной, начинают развиваться одновременно с черенками других ив.

За истекшие 18 лет со времени опубликования статьи о позднепойменных экотипах ив мною продолжалось изучение их в природе и в опыте, которое позволило выяснить следующее:

1. Позднепойменные экотипы у *S. rossica* и *S. triandra* существуют не только в низовьях Волги. Они установлены для следующих пунктов: Ульяновск, Саратов, Камышин, Сталинград, Зубовка и Черный яр.

2. Обнаружен позднепойменный экотип у третьего вида ивы *S. dasycladus* Wimm. у Сталинграда. Однако *S. alba* L. ни у Черного яра, ни у Зу-

бовки, ни у Сталинграда таких экотипов не дает. Черенки ее, собранные на пойме рядом с *S. gossica* и посаженные в Москве, дали особи, распускающиеся раннею весною. Повидимому, причина этого та, что кустарниковые ивы обычно полыми водами на длительное время покрываются либо полностью, либо в большей своей части. Вершины же *S. alba* даже при особенно высокой полой воде поднимаются над нею. Возможно, играет еще роль то, что, как известно, части стволов *S. alba*, находящиеся длительно под водой, очень обильно покрываются придаточными корнями, которые после спада воды придают стволам крайне оригинальный вид, вследствие чего эта ива получила местное название «моховичной ветлы»⁽¹²⁻¹⁴⁾. Образование таких придаточных корней у кустарниковых ив я не наблюдал. Хотя А. С. Барабанщиков (по письменному сообщению) * у *S. triandra*, а Л. Ф. Правдин⁽¹³⁾ у *S. gossica* и *S. triandra* и отмечают случаи слабого развития придаточных корней, но вообще это редкое явление.

3. Развитие листьев и сережек с цветками идет обычно у этих экотипов очень недружно. Поэтому можно наблюдать в конце июня или в июле на протяжении одного побега одновременно и почти зрелые плоды, и цветки, и бутоны, и почки, едва тронувшиеся в рост. Независимо от этого наблюдается, что позднепойменные экотипы в культуре (Ленинград, Москва, юг Курской обл.) тем позднее трогаются в рост, чем обычно дольше задерживаются полые воды на пойме, с которой они происходят. Так, в культуре в Ленинграде и в Москве *S. gossica*, происходящая из окрестностей Ульяновска, трогается в рост в последних числах мая, из окрестностей Саратова — между 1—8 VI, из окрестностей Камышина — 13—15 VI, из окрестностей Сталинграда — 18—21 VI, из окрестностей Зубовки и Черного яра — в конце июня.

Та же последовательность развития наблюдается и у *S. triandra* с той лишь разницей, что эта ива из всех пунктов начинает развиваться примерно дней на 10 раньше, чем *S. gossica*. *S. dasyclados*, повидимому, занимает в этом отношении промежуточное положение. Так, сталинградские позднепойменные экотипы в Москве начинают развиваться и цвести в такой последовательности: *S. triandra* 10—12 VI, *S. dasyclados* 14—15 VI, *S. gossica* 18—21 VI. Эта последовательность очень интересна тем, что особи этих трех видов, происходящие с поймы р. Москвы, развиваются в Московской обл. как на пойме, так и в культуре вне ее в иной последовательности, а именно: первой зацветает *S. dasyclados*, затем вскоре *S. gossica* и лишь дней через 10—12 зацветает *S. triandra*. Так например, в 1953 г. в ивовой плантации при произрастании в одних и тех же условиях *S. dasyclados* зацвела в самых последних числах апреля, *S. gossica* 1 V была в цвету, а *S. triandra* начала зацвевать лишь 10 V. Все это показывает, насколько глубоко изменена природа этих позднепойменных экотипов по сравнению с обычными формами.

О степени стойкости унаследования этими экотипами способности поздно развиваться говорит еще следующий опыт. От экземпляров *S. gossica* и *S. triandra*, взятых в 1937 г. с поймы Волги у Ульяновска и Камышина и развившихся в Ленинграде, были срезаны и посажены черенки в 1939 г. в южной части Курской обл., близ с. Борисовка на возвышенном месте, на темносером лесном суглинке. Черенки от этих экземпляров были затем посажены в 1948 г. в окрестностях Москвы на песчаной почве из-под соснового леса. Таким образом, эти экотипы, вегетативно размножаемые в течение 16 лет, произрастали последовательно в резко различных почвенных и климатических условиях, которые также очень сильно отличались от условий пойменных прибрежных песков Волги. Тем не менее, они везде полностью сохраняли особенности своего ритма развития. Следовательно, резко отличные климатические и почвенные условия, которые действовали на эти экотипы, не смогли нарушить наследственно за-

* Пользуясь случаем выразить А. С. Барабанщикову искреннюю благодарность за сообщение сведений об ивах в окрестностях Саратова и за присылку черенков их.

крепленную способность поздно начинать свое развитие, выработавшуюся в условиях длительного покрытия их пойменными водами.

4. Неожиданной особенностью этих экотипов оказалось то, что их свойство задерживать свое развитие на 1—2 и более месяцев мало зависит от общего климатического режима местности, где они культивируются. Они трогаются в рост как в Ленинграде и в Москве, так и на юге Курской обл.— и при этом в разные годы, сильно отличающиеся весенними температурными условиями,— почти в одно и то же время. Свойство задерживать свое развитие у них мало зависит от общего температурного режима первой половины вегетационного периода. Поздно тронувшись в рост, экземпляры этих экотипов в культуре потом развиваются очень быстро. Этому способствуют, видимо, высокие температуры, свойственные времени их развития. Благодаря этому они успешно используют свой укороченный вегетационный период и уже к началу августа дают зрелые плоды.

5. У этих экотипов культивируемых на внепойменных местах, первые появляющиеся из почек листья резко отличаются по форме от обычных для этих видов листьев (рис. 1 и 2). Они характеризуются большей шириной, обратно-яйцевидно-ланцетной формой, меньшей заостренностью, а у *S. rossica*, кроме того, и значительно меньшей опушенностью. Это явление можно было бы объяснить тем, что эти экотипы трогаются в рост тогда, когда на непоймённых местах при уже хорошо прогретой почве корневые системы усиленно питают новые побеги. Однако это мало вероятно, так как оказалось, что при развитии побегов из черенков этих экотипов при еще слабых у них корневых системах первые листья также имеют указанные выше особенности, чего нет на побегах, развивающихся из черенков типичных, не позднепойменных форм этих видов ив. Следовательно, описываемая форма первых листьев этих экотипов в данных условиях является их специфической особенностью.

6. Итак, более чем 20-летнее изучение этих позднепойменных экотипов не только подтвердило наличие у них наследственно закрепленного свойства трогаться в рост лишь к середине лета, но и обнаружило присутствие у них также некоторых морфологических отличий в листьях. А. Д. Фурсаев (15) убедительно развил мысль о том, что поймы рек являются ареной особого видообразования, благодаря чему в флоре пойм встречаются молодые эндемические виды. Некоторые из приводимых им видов, имея незначительные отличия, скорее заслуживали бы название пойменных экотипов. Для выяснения наследственной стойкости этих пойменных форм и их таксономического значения необходимы еще специально поставленные опыты. Позднепойменные экотипы дают возможность как бы видеть самый процесс видообразования. На протяжении от Ульяновска до Черного яра степень обособленности этих экотипов постепенно увеличивается в соответствии с возрастающими длительностью затопления пойм и своеобразностью условий среды существования на них. Эти экотипы у Черного



Рис. 1. Побег позднепойменного экотипа ивы *S. rossica* с листьями различной формы

яра можно считать уже почти за особые виды, по крайней мере в том их узком объеме, который принят во «Флоре СССР».

Учение об экотипах, правильно понимаемое, ясно иллюстрирует, с одной стороны, основное положение мичуринского направления в биологической науке об единстве организма и среды, а с другой, постепенность

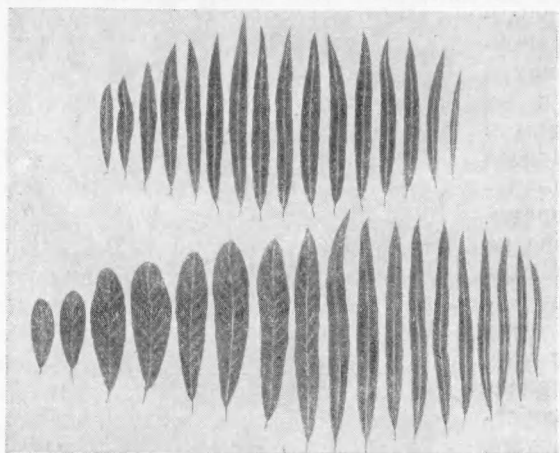


Рис. 2. Последовательное изменение формы листьев на побеге ивы *S. gossica*. Вверху — обычная форма; внизу — позднепойменный экотип

процесса видообразования в дарвиновском смысле. Позднепойменные экотипы же в этом отношении особенно показательны. Слова В. Л. Комарова (3), что учение об экотипах «трудно включить в теорию Дарвина» (стр. 122), будут только тогда верными, если в этом учении стоять на метафизических теоретических позициях Тюрессона. Но самый факт существования экотипов Комаров (3) не отрицал. Однако он, придерживаясь очень узкого понимания видов, склонен был считать многие из экотипов за виды (стр. 121). Советские ученые, освободив учение об экотипах от порочных тюрессоновских установок, сделали его действенным направлением в изучении процесса видообразования. В 1935 г., когда я писал свою работу об экотипах ив, точка зрения Тюрессона на происхождение экотипов, считающая, что отбор лишь выделяет из существующего в видовой популяции набора неизменных биотипов те из них, которые отвечают условиям среды, была господствующей в литературе. Однако я (11), как и некоторые другие авторы, высказал мысль, что биотипы, входящие в состав этих экотипов, могли возникать как новые мутации среди биотипов, составляющих популяции этих видов, т. е. отрицал неизменность биотипов. Но в 1938 г. я (16) отметил возможность и иного объяснения происхождения экотипов, а именно — как результат изменения всего комплекса биотипов под влиянием новых условий среды. Однако независимо от того, происходит ли при образовании экотипов изменение всех биотипов, попавших в новые условия среды, или части их, роль экотипов как определенных этапов одного, вероятно, наиболее частого способа формирования видов очень велика, и их возможно более широкое и углубленное изучение крайне необходимо.

Поступило
28 VII 1953

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ С. И. Коржинский, Флора востока европейской России в ее систематических и географических отношениях, 1892. ² В. Л. Комаров, Флора Манчжурии. 1, 1901. ³ В. Л. Комаров, Учение о виде растений, 1944. ⁴ И. К. Пачоский, Херсонская флора, 1914. ⁵ Б. А. Келлер, Тр. Об-ва естеств. Казанск. ун-та (1912). ⁶ Ч. Дарвин, Происхождение видов путем естественного отбора, 1935. ⁷ G. Turgesson, Hereditas, 1925. ⁸ Е. Н. Синская, Динамика вида, 1948. ⁹ В. Н. Сукачев, Журн. Русск. бот. общ. (1919). ¹⁰ А. Д. Фурсаев, Тр. по прикл. бот., ген. и сел., сер. X, 1 (1933). ¹¹ В. Н. Сукачев, Тр. Ленингр. об-ва естествоисп., 14, 2 (1935). ¹² Н. С. Шингарева-Попова, Пойменные осокоревые и ветловые леса, 1935. ¹³ Л. Ф. Правдин, Ива, ее культура и использование, 1952. ¹⁴ И. Р. Морозов, Ивы СССР, их использование и применение в защитном лесоразведении, 1950. ¹⁵ А. Д. Фурсаев, Сов. бот., № 3 (1937). ¹⁶ В. Н. Сукачев, Дендрология с основами лесной геоботаники, 1938.