

КОМБИНАТИВНЫЙ ПРИНЦИП В СИСТЕМАТИКЕ ПИРЕНОМИЦЕТОВ

ЛАР. Н. ВАСИЛЬЕВА

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР, г. Владивосток

Введение. В систематике любая практическая операция зависит от взглядов исследователя на общие положения современной ему науки. В работе «Учение о виде у растений» В. Л. Комаров (1944) подчеркивал желательность рассмотрения теоретических вопросов систематики на самом разнообразном материале. Еще Дарвин (1952) высказывал убеждение, что всякий вопрос лучше всего можно изучить на какой-нибудь конкретной группе. В ходе выявления видового состава пиреномицетов Дальнего Востока нам пришлось столкнуться с необходимостью решения ряда проблем, связанных с представлениями о видах и разновидностях.

Пиреномицеты в широком смысле представляют одну из самых больших групп грибов, содержащую около 8000 видов (Ainsworth, 1971), относящихся к двум классам: унитарным — *Pyrenomycetes* и битунитарным — *Loculoascomycetes*. Эти классы пока нельзя изучать отдельно друг от друга, так как в том и другом есть роды, содержащие смесь унитарных и битунитарных форм.

Несмотря на огромное количество видов в группе пиреномицетов, в настоящее время наблюдается, скорее, тенденция к описанию все новых таксонов и реже появляются работы, упорядочивающие это многообразие. Основная причина кроется в том, что и поныне центральной задачей в микологии остается инвентаризация форм отдельных флористических районов. Вариативность таких пластичных организмов, как грибы, выражается в широком спектре различий одних и тех же признаков в разных местностях. Во флористических работах наблюдаются две крайности: либо недооценка отмеченных различий, когда образец гриба относят к наиболее похожему виду, с указанием отличий в примечании, либо переоценка тех же различий и описание на их основе новых таксонов.

До сих пор в микологии нет общепринятого руководящего

принципа, в соответствии с которым систематики и флористы должны рассматривать новые формы. Эта проблема волнует не только микологов, но и систематиков всех направлений со времен Дарвина, который писал, что натуралисты не имеют «золотого правила», с помощью которого они могли бы различать виды и разновидности, и что единственным руководящим началом является мнение наиболее опытных специалистов (Дарвин, 1952).

Теоретически хорошо известно, что решающее значение при разграничении организмов имеет «не степень различия, как таковая, не легкость, с которой мы можем различить две формы друг от друга, а тот удельный вес, который имеет данный признак» (Полянский, 1936, с. 31). Один и тот же признак может иметь в различных случаях неодинаковое систематическое значение.

Практически же, встречаясь с резким различием, например, в размерах спор, систематик любой группы грибов признает его заслуживающим внимания для выделения нового таксона, тем более, если это различие постоянно. То же самое можно сказать и в отношении питающих растений: пестрота данных о специализации различных видов грибов и разном круге хозяев в каждой группе объясняет неуверенность микологов в отношении трактовки гриба на новом субстрате. Сказывается и вековая традиция, согласно которой субстрат считался признаком первостепенной важности у грибов как гетеротрофных организмов. Совсем недавно с критикой такого отношения выступили С. А. Симонян и В. И. Ульянищев (1983), указывая на неоправданно большое число новых таксонов, описанных «в ранге специализированных форм». Попадая под эту критику своей первой работой (Лар. Васильева, 1976), мы тем не менее полностью поддерживаем этих авторов в данном вопросе.

Пиреномицеты Дальнего Востока весьма плохо изучены. При обработке материала мы постоянно имеем дело с резкими отличиями образцов от диагнозов предполагаемых видов. К настоящему времени мы уже описали столько новых таксонов и в собранном материале находится столько кандидатов в таковые, что пора остановиться и подумать, что же реально мы имеем в каждом конкретном случае: новый вид, новую разновидность, результат влияния экологических условий или естественные границы изменчивости, не отраженные в диагнозе, основанном на случайном грибоном образце.

От частного вопроса к общим проблемам. В поставленную задачу входила проверка на практике теоретического положения о том, что в разных группах один и тот же признак имеет различный вес. Первым объектом подобного исследования был обнаруженный нами на Камчатке гриб из рода *Huroxylon*, часто встречающийся на отмерших ветвях *Alnus ssp.* и по внеш-

ним признакам не отличающийся от *H. multiforme*, весьма распространенного на *Betula* spp., реже на *Alnus* spp. и *Salix* spp.

Размеры спор типичных образцов *H. multiforme* 9—12×3—4 мкм, а собранного нами гриба 15—18×5—6 мкм. Важное ли это различие? Для ясности дальнейшего изложения повторим основные положения уже опубликованной работы (Лар. Васильева, 1983) по систематике рода *Huroxylon*. Анализируя признаки видов, указанных в монографической обработке этого рода (Miller, 1961) и имеющих в гербарном материале (LE, VLA), мы обнаружили, что: 1) в этом роде часто и меньшие различия в размерах спор служили для выделения видов или разновидностей; 2) многие виды образуют группы, внутри которых они отличаются лишь размерами спор при полном сходстве остальных признаков; 3) амплитуда колебаний размеров паразитально постоянно повторяется у разных видов, что служит источником путаницы при определении; 4) между размерами спор типичного *H. multiforme* и найденного нами гриба, которыми обладают два ряда форм (B и D), существует «переходная» группа (C), которая составляет самостоятельный ряд, т. е. образцы отличаются достаточно резко (табл. 1).

Таким образом, традиционно сложившиеся представления о видах в этом роде давали право описать новый таксон. Вид или разновидность? У Миллера один и тот же критерий использовался для выделения категорий того и другого ранга. Неправильность такого подхода нам казалась само собой разумеющейся: виды и разновидности не могут выделяться в одной группе на основании одних и тех же критериев. По классическим представлениям, вид и разновидность различаются размером «хитуса», степенью расхождения какого-либо признака. Было бы странно одну и ту же степень расхождения рассматривать на разных уровнях. Найденный гриб мы описали как вид, однако в некоторых современных работах (Whalley, Taligoola, 1978; Rogers, Candoussau, 1980) по роду *Huroxylon* те же вариации в размерах спор послужили основанием для выделения разновидностей. Очень важный вопрос о ранге новой формы оставался до сих пор нерешенным, а трактовка образцов в качестве вида была в значительной мере интуитивной.

В большей степени нас интересовали получившиеся параллельные ряды в роде *Huroxylon*, которые позволяли предсказывать существование форм с определенными признаками, что и требуется от хорошей естественной системы. Однако, хотя небольшие группы всегда легче классифицируются в виде решеток (Любищев, 1982), построенные нами ряды были получены чисто эмпирически, путем подбора пар видов, различающихся по одному критерию. Поэтому комбинативный принцип как метод упорядочения существующего многообразия не был об-

Сравнение видов рода *Huroxylon* (sensu Miller, 1961)

Ряд	A	B	C	D
I	<i>H. howeanum</i> 6—9×3—3,5	<i>H. rutilum</i> 7—10×3,3—4	<i>H. fragiforme</i> 11—15×5—7	<i>H. argillaceum</i> 15—20×8—11
II	<i>H. jecorinum</i> 7—9×3,5—4	<i>H. hipomiltum</i> 9—12×4—6	<i>H. crocopleum</i> 12—15×5—7,6	<i>H. haematostroma</i> 14—18×7—9
III	<i>H. rubiginosum</i> var. <i>dickmanni</i> 6—8×3—3,8	<i>H. rubiginosum</i> 9—12,8×4—6	<i>H. rubiginosum</i> var. <i>ferruginea</i> 12—17×5—9	<i>H. rubrostromaticum</i> 15—22,8×7—14
IV	—	+	<i>H. fuscum</i> 12—15×5—8	+
V	—	+	<i>H. vogesiacum</i> var. <i>microspora</i> 11—15×5,5—7,5	<i>H. vogesiacum</i> 15—22×6,4—10
VI	—	<i>H. sassafras</i> 9—12×3,5—4	<i>H. notatum</i> 12—15×6,5—7,5	<i>H. diatrypeoides</i> 15—24×8—10
VII	—	<i>H. multiforme</i> 9—12×3—4	—	<i>H. alnicolum</i> 15—17×5—6
VIII	<i>H. serpens</i> var. <i>effusum</i> 7—10×3,5—5	<i>H. caries</i> 8—12×3,5—5	<i>H. serpens</i> 12—15×5—7	<i>H. serpens</i> var. <i>macrospora</i> 13—22×5—8
IX	<i>H. stygium</i> 5—8×2,5—3	<i>H. acheri</i> 8—12×4—6,6	<i>H. michelianum</i> 11—15×5—6	—
X	—	<i>H. truncatum</i> 9—12×3—4	<i>H. truncatum</i> var. <i>pouceanum</i> 12—15×4—5	<i>H. thouarsianum</i> 17—22×5—8,7
XI	<i>H. bovei</i> var. <i>microspora</i> 8—10×3—4	—	<i>H. bovei</i> 11—15×6—7	<i>H. thouarsianum</i> var. <i>gilletianum</i> 17—22×5—8,7

сужден и раскрыт в полной мере, да этого и нельзя было сделать на примере одного рода.

Подобные решетки были получены и на других группах низших растений, например при изучении водорослей из рода *Pediastrum*. В своей работе по систематике этого рода Н. В. Морозова-Водяницкая (1925) сравнивает построенную ею решетку с гомологическими рядами Н. И. Вавилова и пишет, что закон гомологических рядов применим и к низшим организмам. Отождествление комбинативных решеток и гомологических рядов Н. И. Вавилова сохранилось до наших дней. Причиной этого является тот факт, что в обоих случаях наблюдается параллелизм, однако он относится к явлениям разного порядка.

А. А. Еленкин (1929б), проводя «обзор комбинативной идеи в систематике», писал, что Н. И. Вавилов в основу своих гомологических рядов положил комбинативный принцип. А. А. Лю-

Распределение признаков по рядам в роде *Huroxylon*

Признак	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	Xylaria
Форма остioлей												
<i>umbilicata</i>	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	+
<i>papillata</i>	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+
<i>annulata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+
Форма стромы												
полушаровидная	+	-	+	+	-	+	+	-	-	+	+	Другая жизнен- ная форма
распростертая	-	+	+	-	+	-	-	+	+	-	-	
Цвет стромы												
красный	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
пурпурный	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	+
темный	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+
Размеры спор												
группа А	+	+	+	-	-	-	-	+	+	-	+	+
В	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+
С	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+
Д	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+

бищев указывает, что мы «повсюду наталкиваемся на следы решетчатого закономерного распределения таксонов, что и получило выражение, например, в законе гомологических рядов Н. И. Вавилова» (Любищев, 1966, с. 694). И в самых последних работах (Мейен, 1982) проводится мысль, что гомологические ряды особенно хорошо показывают сетчатую комбинативную форму системы на низком таксономическом уровне.

Закону гомологических рядов Н. И. Вавилова не повезло ни в систематике, ни в эволюции. Как отмечает Б. М. Медников (1979), сторонников теории Дарвина смутил восторженный прием, оказанный закону гомологических рядов антидарвинистами, а систематики не спешили его использовать, так как это означало коренную перестройку всех традиций. Создается впечатление, что человек создал тонкий и точный инструмент, подходящий только для вполне определенного круга работ, а им неудачно пользовались в качестве оружия то против систематики, то против эволюции.

Кроме того факта, что в комбинативной решетке параллельные ряды составляют таксоны, т. е. «совокупности признаков», а в гомологических рядах параллелизм прослеживается на отдельных признаках, закон, открытый Н. И. Вавиловым, остается только законом: системой — комбинативной или какой-либо другой — его назвать нельзя. Чаще всего его используют при сравнении родственных таксонов для предсказания и отыскания видов с такими признаками, которые известны в относительно лучше изученных таксонах (Заренков, 1976). В двух родственных группах может проявляться полный параллелизм признаков, однако в одной из них ряд признаков может часто встречаться, а в другой — редко, вследствие чего они будут иметь разное значение при таксономическом анализе этих групп. Поэтому сожаление Н. А. Заренкова (1976) по поводу того, что работа Н. И. Вавилова не вызвала должного отклика у систематиков, нельзя поставить им в упрек, особенно систематикам, которые занимаются небольшими группами и не практикуют сравнение с близкими группами.

Чтобы проверить действие закона Н. И. Вавилова, нужно было не выявлять комбинации признаков у организмов данного рода, а сравнивать совокупности признаков, характеризующие каждый вид. Когда мы попробовали провести такую операцию для видов рода *Huroxylon*, никаких гомологических параллельных рядов не получилось. Наблюдался лишь слабый параллелизм при рассмотрении в качестве вида отдельного ряда (I, II и т. д.), но в конечном счете гомологичность проявилась наиболее полно только на уровне рода, в чем убедило нас изучение признаков родственного рода *Xylaria* (табл. 2).

Таким образом, выяснилось, что виды у грибов не представляют собой сложной морфологической системы, соответствующей линнеонам у высших растений, элементы которых (жор-

даноны) обнаруживают параллелизм признаков. Это позволило нам сделать вывод о том, что у грибов линнеону высших растений соответствует род с той оговоркой, что вид у грибов, являясь морфологическим «жорданом», может представлять физиологический линнеон, в чем выражается сущность грибов как гетеротрофных организмов и что доказывается существованием у них многочисленных рас и штаммов.

В статье, посвященной систематике рода *Huroxylon*, было высказано три положения: 1) о разнокачественности критериев для видов и разновидностей; 2) о возможности предсказания форм с определенным сочетанием признаков; 3) о неравноценности видов у высших и низших растений. К последнему выводу уже неоднократно приходили различные исследователи (Розанова, 1928; Полянский, 1936; Заварзин, 1974), однако в чем конкретно состоит это различие, до сих пор не выяснено. К. М. Завадский пишет, что «явление вида у таких групп, как бактерии, несовершенные грибы, синезеленые водоросли и другие, своеобразно и обрисовывается с большим трудом» (Завадский, 1968, с. 17).

Исследование частной группы, имеющее одну практическую цель — выяснение вопроса о правомерности описания нового таксона, — вызвало размышления особенно при сопоставлении сделанных выводов с общепринятыми положениями современной биологии.

Например, разнокачественность критериев для видов и разновидностей находится в некотором противоречии с положе-

нием Дарвина о том, что разновидность представляет собой зарождающийся вид. Это убеждение разделяет большинство исследователей, считающих, что индивидуальные признаки в ходе эволюции становятся таксономическими (Заренков, 1976) и что никакой принципиальной разницы между признаками, разделяющими виды, и признаками, варьирующими внутри вида, нет (Скворцов, 1982).

Соответствие рода у грибов линнеону высших растений, естественность которого в настоящее время не оспаривается, подразумевает естественность родовых и более высоких таксономических категорий у грибов. Однако в микологии, как и вообще в ботанике, весьма распространено мнение об искусственности всех категорий выше вида и отсутствии объективных границ между ними (Скворцов, 1967).

При дальнейших исследованиях пришлось переосмыслить и вывод о том, что не вид, а род у грибов можно считать этапом эволюции, раз ни один вид не имеет перед другим преимуществ в виду свободного комбинирования признаков. В такой же мере и род может не быть этапом эволюции, так как существуют семейства (*Xylariaceae*, *Diatyraceae*), в которых роды имеют совершенно одинаковые наборы признаков, отличаясь лишь каким-нибудь адаптивным свойством, свидетельствующим о том, что роды образовались в результате адаптивной радиации. В понятие «этап эволюции» необходимо вкладывать совсем иной смысл и не рассматривать в качестве такового какой-либо таксон. Скорее, ему соответствует уровень эволюции, на котором происходит ароморфоз.

В самом критическом положении оказалась систематизация с помощью комбинативной решетки, так как «неравнозначность видов — основное явление, и попытки игнорировать его могут только усилить крайне нежелательный разрыв между теорией вида как синтезом всех современных знаний и стандартом практического вида как инструментом работы систематиков» (Завадский, 1968, с. 125).

Таким образом, прежде чем продолжать «раскладывать» таксоны по комбинативным решеткам, необходимо было выяснить, что же лежит в их основе, а также разрешить все указанные противоречия.

Еще раз о проблеме вида. С. В. Мейен отмечает, что «устойчивость основных таксономических проблем в биологии паразитична. Им посвящена огромная литература, но сдвига в решении не ощущается... Дилемма естественности—искусственности таксонов удерживается со времен Линнея и Жюссье, проблема взвешивания признаков — с Адансона, место историзма в таксономии — с Дарвина и даже Ламарка. Типология не раз объявлялась похороненной, но ее защитники находятся в каждом новом поколении исследователей» (Мейен, 1978, с. 495).

Во времена Линнея вера в постоянство видов и естественность этого понятия была общераспространенным убеждением. Именно отсюда пошла путаница — от знака равенства между естественностью и постоянством. С развитием эволюционной теории стало ясно, что виды переходят один в другой, значит, они непостоянны и, следовательно, неестественны. Все «отцы эволюционного учения» (Бюффон, Ламарк, Дарвин) были убеждены в искусственности систематических категорий и считали термины «вид» и «разновидность» произвольными и применяемыми только ради удобства (Дарвин, 1952). В таком случае было бы последовательно считать все систематические категории произвольными и искусственными.

Однако дальнейшее развитие эволюционного учения возело вид в совершенно особое положение, признав за ним реальное существование. Это привилегированное положение одного таксона и мнение об искусственности всех прочих вступают в противоречие с другой частью теории Дарвина, согласно которой в результате расхождения признаков из видов образуются роды, из родов — семейства и т. д. Становится непонятно, как из вполне естественной группы, с объективными границами, образуется нечто искусственное и лишнее этих самых границ. Поэтому и в настоящее время высказывается точка зрения, согласно которой роды возникают иначе, чем виды, на основе так называемой «макроэволюции», в отличие от видов, образующихся в процессе «микроэволюции».

В настоящее время сущность путаницы в понятии «вид» частично заключается в том, что оно применяется только к изменчивому содержанию этого явления, которое называется «биологическим видом». Если сравнить вид с рекой, как это делает А. К. Скворцов (1982), считая, что виды — это русла или потоки генов, текущие во времени и по ходу своего течения меняющиеся, то берега таких рек — это то, что называется «таксономическим видом». Поскольку нельзя отделить реку от берегов, постольку нельзя разделить понятия таксономического и биологического вида, так как это разные стороны одного и того же явления. Мы не можем уйти от «порочности типологической концепции вида» (Куллман, 1982, с. 47) и выделять виды только на основе изучения структуры популяций, так как в любом случае прежде всего необходим анализ признаков, и как бы популяции ни отличались, они не всегда могут рассматриваться в качестве отдельных видов.

К сожалению, понятие таксономического вида скомпрометировано тем, что с типологической концепцией, как правило, связывали все косное в систематике: частные ли ошибки, узость ли мышления отдельных исследователей. Так, Ф. Р. Шрам пишет, что «классическая концепция вида, ведущая к некоему типологическому пониманию вида, ...проявлялась в том, что незначительные индивидуальные различия в морфологии служили

основанием для конструирования видовых таксонов» (Шрам, 1980, с. 557). Это, конечно, серьезное обвинение, но если такое понятие типологии, то стремление выделять таксоны на основе изучения популяций в такой же мере порочно: хотя в данном случае основой для выделения таксонов служат не морфологические признаки, а какие-либо другие, например критерий нескрещиваемости популяций, все же последние — это тоже признаки, имеющие различный вес в разных группах; в одних случаях они могут служить основанием для выделения видов, а в других — нет.

Возведение «защищенного генофонда» в абсолютный критерий вида (Майр, 1971), может быть, и оправданное для определенных групп животного царства, стало тормозом для развития представлений о виде в других областях биологии. Отрицание настоящих видовых систем у организмов без полового размножения (Скворцов, 1982) или у свободно скрещивающихся организмов является «потрясающей бессмысленностью» (Кордюм, 1982). В некоторых микологических работах увлечение прогрессивной эволюционной концепцией вида и отмежевание от «косной» типологической концепции приводят к убеждению, что «формы с резко дизъюнктивными ареалами даже при их большой систематической близости с эволюционной точки зрения можно считать отдельными видами» (Хохрякова, 1980, с. 93). Такая точка зрения не только неоправданно увеличивает количество ничем не отличающихся видов, но и противоречит всей практике изучения арктоальпийских комплексов грибов с разорванными ареалами и удивительно стабильными признаками во всех частях этих ареалов.

К. М. Завадский (1968) считает, что систематика не в состоянии синтезировать множество данных, характеризующих вид с разных сторон, так как многие из них не способствуют его диагностике и поэтому не попадают в поле зрения систематики. Осуждение такого пренебрежительного отношения к систематике, которая, в сущности, является альфой и омегой науки, уже было высказано С. С. Шварцем (1969). К этому необходимо добавить, что все характеристики, рассматриваемые К. М. Завадским как присущие только виду (численность, тип организации, воспроизведение, дискретность, экологическая определенность, географическая определенность, многообразие форм, историчность, устойчивость, целостность), в такой же мере относятся и к другим естественным группам выше и ниже вида (Расницын, 1975). Обилие информации о виде касается в основном механизмов формообразования.

В целом виды могут содержать множество хорошо отличающихся популяций, географических или экологических, иметь разную историю и ареалы, возникать всевозможными способами (Красилов, 1976), но при сравнении их друг с другом имеют значение только признаки, отличающие их и определяющие их

объективные границы. Неравноценные природные виды совершенно одинаковы перед таксономическим анализом, так как «в систематике организмы описываются с помощью признаков, иного способа описания нет» (Заварзин, 1969, с. 33). При этом признаки используются самые разнообразные, а не только морфологические.

Таким образом, мы видим, что комбинативная решетка ничуть не посягает на неравноценность природных видов. Каждую «стандартную» ячейку занимает вид или разновидность, выделенные еще раньше на основании накопленного опыта и природных наблюдений. Для построения решетки не имеет значения, что *Huroxylon fuscum* распространен по всему Советскому Союзу на самых разнообразных древесных породах, что *H. fragiforme* отмечен только на *Fagus* в Европейской части, а *H. truncatum* — пока только на Дальнем Востоке на *Quercus*. Зато все это становится очень важным при выяснении вопросов становления флор и выяснении центров многообразия и видообразования. Комбинативная решетка только упорядочивает признаки и помогает найти новым формам соответствующее место в системе.

Уяснив соотношение между типологической и биологической концепциями вида, а также между таксономическим стандартом и природной неравноценностью, попытаемся рассмотреть вопрос о том, почему же так часто приходят к выводу о неравноценности видов высших и низших растений.

На основании сравнения самых различных точек зрения на природу вида мы все больше убеждаемся, что это понятие, столь неодинаковое в разных группах живого мира, обусловлено неравноценностью так называемых «точек отсчета». Объективно последние определяются пройденным филогенетическим путем и уровнем организации живых существ, субъективно — как современными общими биологическими теориями, так и представлениями о типах групп.

Например, вывод о том, что вид у грибов соответствует морфологическому жорданону у высших растений, определяется теоретическим (но не всегда осуществляемым на практике) представлением, что вид у высших растений — это линнеон, разложимый всегда на более мелкие морфологические единицы. Поскольку у грибов фиксируются мельчайшие морфологические различия для различения видов как количественные, так и качественные, постольку в таких жестких рамках они всегда будут морфологическими жорданонами. Кстати, у водорослей, хотя они также относятся к низшим растениям, с их традиционно выделяемым разнообразием морфологических разновидностей, виды также рассматриваются как линнеоны, хотя и менее богатые (Полянский, 1936). В то же время и ботаники в практической работе совершенно забывают о своем теоретическом определении вида и в качестве видов часто классифицируют

разновидности, в связи с чем Я. И. Старобогатов (1968) пишет, что ботаники часто видом называют ту единицу, которую зоологи зовут подвидом.

Теперь рассмотрим представление о типах. Если в комбинативной решетке рода *Nuroxylum* мы будем рассматривать каждую ячейку как разновидность, а видом считать ряд, то в таком случае каждый вид (-ряд) будет характеризоваться большей амплитудой размеров спор, чем каждая разновидность. Это не означает, что здесь виды и разновидности выделяются на основе «одного и того же признака» и у видов он достиг большей дивергенции. Просто при сравнении видов в роде *Nuroxylum* мы совершенно не будем учитывать размеры спор, так как у всех видов окажется одна и та же амплитуда размеров, а будем рассматривать сочетания окраски, формы стромы и остиолей. Размеры же спор останутся критерием разновидностей.

Почему же все-таки мы считаем видом каждый таксон в отдельной ячейке? Потому что типовой вид рода (*N. fragiforme*) имеет размеры спор, представляющие только небольшой отрезок в амплитуде размеров, характеризующих каждый горизонтальный ряд (табл. 1). Поэтому все аналогичные «отрезки», описанные впоследствии как виды, мы также вынуждены рассматривать в качестве последних. Разумеется, можно провести объединения, но, как показывает практика, описать новые виды легче, чем закрыть старые, особенно если это касается типовых видов.

Впрочем, что значит можно или нельзя при объединении и разведении видов? Именно за такой субъективизм часто упрекают систематиков. Совсем не праздный вопрос, считать ли размеры спор в роде *Nuroxylum* признаком видов или разновидностей: если это видовой признак, тогда таксономический объем рода будет в 4 раза больше, чем при другом подходе. А ведь по числу видов в родах и семействах судят о доле участия какой-либо группы в составе флоры любого региона.

Для того чтобы исследователь взял на себя смелость произвести такие радикальные систематические перестройки в настоящее время, он должен ясно представлять отношения между видами и разновидностями в изучаемой им группе. Б. М. Медников пишет: «Не боюсь впасть в преувеличение: 99% всех споров систематиков и случаев бессмысленного дробления видов происходят только из-за забвения феномена гомологической изменчивости» (Медников, 1979, с. 60).

Обсуждая проблему гомологических рядов в связи с изучением рода *Nuroxylum*, мы отмечали, что никакого параллелизма не наблюдается, если считать видом каждую ячейку. Если бы мы ввели еще один критерий для различения видов, то число мелких видов еще больше возросло бы, но мы снова получили бы только различные комбинации признаков. Ну, а если не дробить

виды, а объединять? Как уже указывалось, при последовательном объединении видов наблюдается все больший и больший параллелизм, пока он не начинает проявляться наиболее полно на уровне родов. Но не можем же мы признавать только роды или дробить виды бесконечно. С развитием науки и методов исследования используется все большее количество признаков, и некоторые исследователи полагают, что это поможет нам лучше различать виды. Разумеется, поможет, если мы будем точно знать их значение и вес в каждой группе. Однако новые признаки будут иметь столь же непостоянную таксономическую ценность (Заренков, 1976).

Для того чтобы избежать субъективизма в отношении ранга таксона, мы предлагаем использовать закон гомологических рядов следующим образом: пока при сравнении признаков таксонов мы получаем лишь комбинации и никакого параллелизма, значит мы все еще имеем дело с внутривидовыми подразделениями. Как только начинает проявляться параллелизм, этот первый уровень у грибов и будет считаться видовым, а повторяющийся признак будет характеризовать разновидности. Таким образом, оказываются правы те современные исследователи, которые совершенно интуитивно описывают вариации в размерах спор в роде *Nuroxylum* как разновидности; мы же описали новый вид *N. alnicolum* (табл. 1) напрасно.

Б. М. Медников (1979) считает, что нужно сосредоточить внимание на поисках видового радикала, который можно вынести за скобки гомологической изменчивости и который должен из себя представлять единообразный, мономорфный признак, характерный для всех особей. Очень может быть, что бывают и такие случаи, но в роде *Nuroxylum* к видоному радикалу относится не один признак, а совокупность трех признаков, которые, характеризуя видовой уровень в этой группе, отличая виды друг от друга и комбинируясь между собой, все-таки не проявляют полного параллелизма. Характерно, что и в роде *Pediastrum* каждая ячейка решетки занята также разновидностью (Морозова-Водяницкая, 1925).

О возникновении параллельных рядов. Комбинативная решетка не будет удобным и понятным методом исследования, пока не разрешится вопрос о возникновении параллельных рядов форм, уже давно сбивающихся с толку строителей филогенетических схем, вызывающих мысль о независимом возникновении признаков в разных таксонах и являющихся причиной бурного спора о моно- и полифилетическом происхождении различных групп организмов.

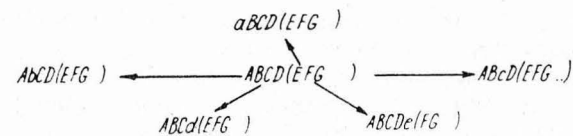
«И никто даже не задает вопроса, — восклицает В. А. Кордюм, — а как у разных особей... предкового вида могли сразу, вдруг одновременно появиться, а затем синхронно и тоже если не у всех, то обязательно у большинства появляться вновь и

вновь все те признаки, которые отличают один вид от другого?» (Кордюм, 1982, с. 185).

Попробуем задать себе этот вопрос: как же можно представить возникновение этих видов (или разновидностей), так стройно располагающихся параллельными рядами? Прежде всего нужно найти «исходный тип». В микологии, как и в других областях биологии, очень распространено совершенно спекулятивное суждение по поводу примитивности или эволюционной развитости какого-либо признака. Например, в филогенетических схемах аскококулярных грибов (Müller, Arx, 1950; Arx, 1979) исходным типом почему-то считается род *Wettsteinina*, хотя его виды морфологически имеют мало общего с выводимыми из него родами и даже экологически приурочены к сравнительно молодым арктоальпийским комплексам, а многие «производные» роды (в том числе *Amphisphaeria*) связаны с древесными породами, бывшими еще в составе арктотретичных флор.

В поисках исходного типа будем опираться на достижения современной теории видообразования. Прежде всего согласно популяционной концепции производные формы имеют меньший ареал, чем исходная. То же самое можно сказать и в отношении признаков: виды с крайними значениями (модальностями) признака обычно малочисленны и вторичны, поэтому виды, близкие к исходным типам, нужно искать среди тех, которые имеют наибольший ареал и наиболее банальные признаки. Тот факт, что в природе мы обнаруживаем все мыслимые сочетания признаков, характерных для рода *Huroxylon*, говорит о том, что вымирание обошло этот род и исходная форма также могла сохраниться.

Предположим, что *Huroxylon fuscum* со всеми его современными признаками (ABCDEF... LMN...) является самым древним. В ходе эволюции — неважно как: быстро или медленно, в результате естественного отбора или выщепления рецессивного гена, в ответ на прямое влияние среды или на проникновение «экзогенной информации» (Кордюм, 1982) — он мог дать форму, ничем не отличающуюся от него, кроме одного признака. Например, возникла распростертая форма, и мы говорим, что произошло расхождение по признаку формы строны (см. рисунок). В другом случае (может быть, на другом субстрате или в другом конце ареала) возникла форма, отличающаяся окраской. Будем считать их видами, как и положено современному систематику, для которого резкие отличия служат показателем сформировавшегося таксономического признака (Заренков, 1976). В третьем случае появилась устойчивая форма с мелкими спорами, в четвертом — столь же устойчивая, но с крупными, в пятом изменился какой-либо физиологический признак, связанный с ферментативной системой и обусловленный поселением на необычном субстрате, в результате чего возник новый «физиологический» вид и т. д.



		D		d	
		C	c	C	c
A	B	ABC <i>D</i>	AB <i>cD</i>	AB <i>Cd</i>	AB <i>cd</i>
	b	Ab <i>CD</i>	Ab <i>cD</i>	Ab <i>Cd</i>	Ab <i>cd</i>
a	B	aBC <i>D</i>	ab <i>cD</i>	aB <i>Cd</i>	aB <i>cd</i>
	b	ab <i>CD</i>	ab <i>cD</i>	ab <i>Cd</i>	ab <i>cd</i>

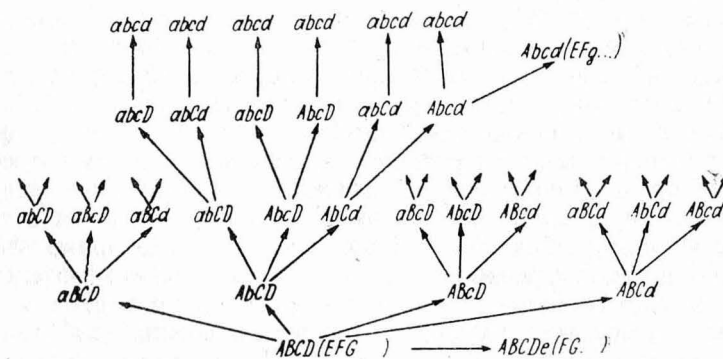


Схема дивергенции признаков, приводящей к возникновению параллельных рядов форм

Любой признак из имеющихся у данного организма практически может измениться, и в этом состоит сущность положения Дарвина об изменчивости признаков во всех направлениях, с чем обычно не согласны сторонники определенного направления эволюции. Мы считаем, что противоречия здесь все же нет, так как изменяются во всех направлениях только признаки, характеризующие данный организм. Уже достигнутое состояние обуславливает дальнейшее развитие (Либберт, 1982).

Б. М. Медников (1979) считает, что попытку усмотреть противоречия между определенной направленностью эволюции (выражением которой являются гомологические ряды Н. И. Вавилова) и дарвиновской неопределенной изменчивостью основаны на грубейшей ошибке — отождествлении гена с признаком. Мы полагаем, однако, что суть всех противоречий заключается в излишней абстрактности схемы видо- и родообразования Дарвина, который не рассматривал судьбу всей совокупности признаков предкового организма. Это настолько повредило принципу дивергенции, что Ю. Филиппенко (1926) признает его слабой частью теории Дарвина. Конкретизация схемы Дарвина

в отношении признаков и их совокупностей по-иному расставляют акценты на многих понятиях.

В итоге расхождения по разным признакам мы получаем веер форм, каждая из которых отличается от исходной только одним качеством (см. рисунок). Рассмотрим самый простой случай, когда изменение одного признака не влияет на фенотипическое проявление других. Что же может происходить далее? Эта одинаковая наследственность проявляется сходным образом. Поэтому вполне закономерно, что пурпурная распростертая форма может дать те же вариации размеров спор, окраски, остиолей, что и сходная полушаровидная форма. То же самое может произойти с любой другой производной формой. В результате образуются почти все сочетания признаков, по которым произошло расхождение от исходного вида. Таким образом, структура получающегося таксона определяется числом признаков, изменившихся у предка, и дальнейшая эволюция внутри рода как бы «задана» изменчивостью предковой формы.

Сочетания признаков, возникшие в процессе дивергенции на основе параллельного мутирования, как раз и занимают совершенно определенное место в комбинативной решетке, построенной по этим признакам (многомерной, если признаков много); в том числе подобающее ей место занимает и исходная форма. Подобная схема видообразования имеет ряд важных следствий.

1. Можно говорить только о дивергенции признаков, а организмы как носители их совокупности совершенно свободно располагаются параллельными рядами. Поэтому нам кажется неправомерным противопоставление дивергенции и параллельного развития. Широкое распространение параллелизмов на всех ступенях организации живого приходится констатировать не наряду с дивергенцией (Воробьева, 1980), а как следствие дивергенции.

2. Исходная форма, дав начало множеству других форм, в какой-то мере остается постоянной, так как остаются постоянными (разумеется, в зависимости от уровня развития наших знаний) критерии, на которых выделяются формы в данной группе, как раз и определяющие границы между таксонами. Следовательно, признание постоянства видов вовсе не противоречит эволюционной идее. Поэтому понятие о линнеевском виде и не было до сих пор разрушено.

3. Исходной форме, как и промежуточным, дающим следующее расхождение, вовсе не обязательно вымирать для того, чтобы таксоны были четко очерченными, как этого требует теория видообразования даже в настоящее время (Татаринов, 1977). Поэтому древние типы могут сосуществовать одновременно с молодыми, и современные виды не являются срезом через филогенетическое дерево в плоскости определенного момента (Терентьев, 1968).

Что же получается, если какая-нибудь форма после первого

расхождения не дает сходного веера, а остается единичным, хотя и резким отклонением от исходного типа? Например, как рассматривать переход гриба на новый субстрат? В микологии этот вопрос имеет первостепенное значение, так как немало споров ведется о «субстратных формах», «физиологических видах» и т. п. В сущности, если физиологический признак должен рассматриваться наравне с морфологическими, то законы сочетания этого признака с остальными должны быть те же самые: если гриб дал новую физиологическую форму на новом питающем растении, а изменение фермента произошло без влияния на остальную наследственность, то естественно ожидать на этом растении все разнообразие морфологических признаков, которое наблюдалось в прежних экологических условиях. Однако, как правило, на одном виде растений этого не наблюдается, редко бывает это и на одном роде. Чем больше круг питающих растений, тем более возможен такой параллелизм в морфологии. Поэтому нам кажется близкой к истине концепция Фишера и Шоу (Fischer, Shaw, 1953), предложивших, хотя и стихийно, считать видами только те формы головневых грибов, которые при одинаковой морфологии развиваются на представителях разных семейств.

Интересно сравнить теперь в свете изложенных представлений критику концепции Фишера и Шоу, которые обвиняются в попытке создания некоего шаблона или стандарта вида и в том, что их трактовка проблемы вида «противоречит одному из основных положений современной теории вида — их неравноценности» (Каратыгин, 1981, с. 20). Однако поскольку мы выяснили, в чем заключается стандарт и неравноценность видов, то Фишер и Шоу заслуживают упрека только в том, что они считают виды и роды созданиями исследователей. Кроме того, интересно замечание И. В. Каратыгина, что недостатком рассматриваемой концепции является определенная зависимость микологов от систематиков высших растений, так как изменения объема семейств, подсемейств и родов у высших растений автоматически повлечет за собой изменения в таксономии паразитов. Такое опасение уже высказывали Фишер и Шоу, однако их «семейство» нужно понимать как просто достаточно большой круг растений, чтобы на нем проявилось все ожидаемое морфологическое разнообразие, а его таксономический статус не имеет значения.

В физиологических признаках часто наблюдается параллелизм. Хорошо известны примеры приуроченности целых родов грибов к определенным семействам питающих растений или другим субстратам (например, разнообразие совершенно особых копрофильных родов). Род *Phaeosphaeria* приурочен преимущественно к злакам, род *Gibbera* — к сем. *Ericaceae*, род *Podosphaera* — к сем. *Rosaceae* и т. д. Целые семейства пиреномицетов (*Diatrypaceae*, *Xylariaceae*, *Valsaceae*) развиваются

на деревянистых покрытосемянных. Указание видов из этих семейств на злаках, например, сразу наводит на мысль о пересмотре их таксономического положения и влечет тщательное исследование, которое чаще всего подтверждает первоначальную догадку. Эту связь систематики и экологии давно уже отметил Мунк (Munk, 1957b).

К единичным, ярким особенностям необходимо относиться очень осторожно и не рассматривать их как меру оригинальности таксона. В ходе дифференциации рода (см. рисунок) на любом уровне могут быть единичные отклонения по разным признакам. Например, *Huroxylon masgocarpum* отличается от *H. vogesiacum* var. *microcarpum* (sensu Miller, 1961) в основном немногим более крупными перитециями (Pouzar, 1978), а *H. moravicum* от *H. ferrugineum* — звездчатостью стромы (Pouzar, 1972). При классификации по видовым признакам в роде *Huroxylon* как первые два вида, так и два других будут все время попадать в одну ячейку. Этот факт не означает, таким образом, что формы, попавшие в одну ячейку, должны быть идентичны, однако говорит о том, что все они могут быть внутривидовыми подразделениями, если признаки ячейки характеризуют вид.

Если же возникают изменения, касающиеся видовых признаков, то любой редкий признак должен рассматриваться на видовом уровне. Точно так же надо рассматривать признак, широко распространенный в соседней родственной группе и служащей там для различения видов, но очень редкий в изучаемой. Например, в роде *Huroxylon*, если исключить из него секцию *Applanata* (sensu Miller, 1961) и поместить ее в другой род, как это делает Мартин (Martin, 1969), остаются виды, имеющие преимущественно гладкие оболочки спор. Однако для различения видов в секции *Apylanata* орнаментация спор имеет большое значение (Rogers, 1979). Поэтому и в роде *Huroxylon* s. str. правомерно описание вида *H. chestersii* на основании наличия орнаментированных спор (Rogers, Whalley, 1978).

Таким образом, виды и разновидности всегда выделяются на разных критериях, и в этом смысле справедливо утверждение Виганда, что виды и разновидности «отличаются друг от друга не только количественно, но и качественно, не по степени, а абсолютно» (цит. по: Филипченко, 1926, с. 116).

Один и тот же организм мы можем поместить на любой уровень иерархии, но на каждом уровне будем рассматривать другие признаки. Например, в роде *Huroxylon* любой индивид имеет не только остиолы, особую окраску, распростертую или полушаровидную строму, которые отличают его от других индивидов на видовом уровне, но и многие другие признаки, характеризующие как более высокие, так и более низкие таксоны. Рассматривая тип стромы — отсутствие клавариоидной формы, характерной для рода *Xylaria*, или концентрической зональности внутри стромы, как в роде *Daldinia*, — мы описываем обра-

зец на родовом уровне. Строение апикального аппарата позволит нам отнести его к определенному семейству или порядку, а унитарный тип сумок — к классу *Pyrenomycetes*.

Тот факт, что один и тот же организм можно отнести к разным систематическим категориям, служит сторонникам ответственности последних в качестве доказательства того, что они являются просто удобными логическими понятиями. В современной литературе очень часто можно встретить противопоставление «систематических категорий» как абстрактных наименований и «таксонов», относящихся к этим категориям в качестве конкретных, реально существующих объектов классификации (Майр, 1971). Нам это противопоставление кажется казуистическим. Каждое природное явление выражается вполне определенным понятием, степень точности которого зависит от уровня наших знаний. По мере выделения все более естественных группировок в природе возрастает и «естественность» наших представлений о них.

А. И. Шаталкин (1983) считает, что проблема качественной специфичности систематических групп является узловой в современной систематике и без ее решения не могут быть осмыслены и такие вопросы, как сравнимость и эквивалентность таксонов, их реальный статус, природа монотипических групп и понятие монофилии.

Как же в таком случае определить вид, если ему отказано в особом положении по сравнению с другими таксонами? Ф. Р. Шрам (1980) предлагает понятие «событийного комплекса», функционирующего на различных уровнях, и в этом смысле также высказывается против уникальности вида, лежащего в основе современной теории эволюции, однако существование доктрины качественного своеобразия вида он вменяет в вину типологической концепции. Здесь необходимо внести ясность: в типологии уникальность вида касается только признаков, характеризующих видовой уровень, но во всем остальном (механизмах возникновения, законах распределения этих признаков) вид похож на другие таксоны. В эволюционной же теории виды уникальны именно процессами возникновения.

О единстве эволюционного процесса. Признание разнокачественности критериев для каждого уровня иерархии имеет несколько важных следствий. Виганд (Wigand, 1874; цит. по: Филипченко, 1926) использовал данное положение против теории Дарвина, считая, что на этом основании вид никогда не сможет превратиться в род, род — в семейство и т. д. Значит ли это, что роды возникают иначе, чем виды, как думают многие исследователи, признающие роды естественными, или что роды — категории искусственные? И в какой тогда мере справедливо положение Дарвина о том, что разновидность — это зарождающийся вид?

Против последнего утверждения нечего возразить, кроме того, что необходимо точно выяснить условия, при которых разновидности превращаются в виды. Как уже отмечалось, ни достаточное различие, ни достаточное постоянство форм не говорят об их принадлежности к виду или разновидности. Частично в абсолютизации этого положения виновато представление о том, что усиление признака ведет к видообразованию. К. М. Завадский (1968) правильно отмечает ошибочность отождествления процессов наследственной изменчивости и видообразования, критикуя воззрения Де Фриза о внезапном возникновении видов без прохождения стадии разновидности и без естественного отбора. Однако критика эта не совсем справедлива, тем более, что в такой же мере неверно отождествление процесса естественного отбора и видообразования.

Для обсуждения вопросов о возникновении родов обратимся к нашей схеме видообразования (см. рисунок). Из множества признаков, характеризующих исходную форму, один является признаком рода, например, Е. Изменение этого признака даст новый род, причем при единичном отклонении — монотипный. Однако при своем возникновении род ничуть не отличается от других категорий.

Нет никаких препятствий для предположения, что тот же *H. fuscum* мог дать крупную полушаровидную форму, но с концентрической зональностью в строме; в данном случае образовался вид *Daldinia concentrica*. Это предположение подтверждается нумерическим анализом (Whalley, Greenhalgh, 1973, 1975), показавшим, что *D. concentrica* ближе к *H. fuscum*, чем другие виды рода *Huroxylon*. В этом нет ничего удивительного, если помнить о законе гомологических рядов и о том, что в двух родственных группах есть виды, более близкие друг другу, чем видам собственных групп. Образование формы, характерной для рода *Daldinia*, не ставит ее в особое положение по отношению к другим формам, возникшим из *H. fuscum*, так как она тоже отличается только одним признаком. В другом случае с тем же успехом могла возникнуть клавариоидная строма рода *Xylaria*. Сходная наследственность с породившей их формой дает те же вариации и сочетания признаков: в роде *Daldinia* мы наблюдаем такие же умбиликатные и сосочковидные остиоли, пурпурные, кирпичные и черные стромы, те же вариации в размерах спор, что и в роде *Huroxylon* (Martin, 1969).

Первый веер форм, отличающихся от исходной только одним признаком, может состоять из разновидностей, видов и монотипных родов в зависимости от того, по какому признаку произошло расхождение. На этом первом этапе все признаки, хотя и резкие, характеризуются единичностью, и все первые формы могут быть отнесены к породившему их виду как разновидности. Только дальнейший процесс эволюции, различный для каждой из них и обусловленный характером дивергентного

признака, может превратить их в неравноценные таксономические категории: одни так и останутся на положении разновидностей, другие станут высшими таксонами.

Характер изменяющегося признака определяет всю дальнейшую судьбу таксона. Например, когда произошло разделение первичных организмов по признаку питания, грибам был закрыт путь к сильной морфологической дифференциации, так как адсорбтивный тип питания вынуждал только к увеличению всасывающей поверхности клеток и преимущественному развитию вегетативного мицелия. И, несмотря на то что грибы вместе с растениями и животными подвергались влиянию одних и тех же условий, тем же сменам климата и различным коллизиям в истории Земли, они развивались совершенно особым эволюционным путем.

В ходе эволюции расхождение происходило во всех направлениях по множеству признаков, но преимущество имели очень немногие расхождения, которые не закрывали пути для дальнейшей эволюции. Как правило, они были связаны с признаками высокой адаптивной ценности и это обеспечило им статус признаков высших таксонов; поэтому высшие таксономические единицы и кажутся более естественными, чем низшие (Красилов, 1973), которые чаще всего классифицируются по «неадаптивным» признакам, не имеющим большого значения для существования организма.

Возникнув как простая разновидность в недрах исходной формы, таксон более высокого ранга становится таковым в ходе дальнейшего расхождения. При этом превращение разновидностей в виды происходит только при изменении ранга признаков. Эволюция представляет собой не только приобретение признаков, как пишет Г. А. Заварзин (1969), но и постепенное повышение в ранге ряда признаков, возникших первыми.

Тот факт, что разновидности превращаются в виды только в процессе длительной эволюции, объясняет загадку искусственного отбора, который происходит на основе тех же закономерностей, что и естественный, но не приводит к образованию новых видов. Каких только объяснений не придумывалось этому явлению, но разница между естественным и искусственным отбором состоит лишь в одном: в первом случае вид — конечный продукт эволюции, а во втором — исходный. При искусственном отборе, какое бы обилие резких изменений ни наблюдалось, у исследователя всегда есть возможность удостовериться, в какой степени они затрагивают признаки исходного вида. К. М. Завадский (1968) высказал замечательную мысль о том, что микроэволюционный процесс, как правило, не ведет к видообразованию, а лишь изменяет уже существующий вид, хотя за эту идею его и критикует С. С. Шварц (1969), считая, что к данной проблеме нужен диалектический подход и что микроэволюция, проявляющаяся как процесс развития в недрах старого ви-

да, при определенных условиях приводит к появлению нового вида. Эти определенные условия наступают только тогда, когда расхождение затрагивает видовые признаки, или в том случае, когда прежний видовой признак повышается в ранге.

Точно так же можно объяснить и тот факт, что при искусственном отборе не образуются новые роды, хотя и наблюдается соответствующая резкость выражения различий. Дарвин писал: «Когда мы выясним, как образуются роды в естественном состоянии, станет ясно, что мы не имеем основания и ожидать, чтобы наши домашние породы могли часто представлять степени различия, равные родовым» (Дарвин, 1952, с. 96). Именно не имеем основания ожидать, так как все различия возникают внутри таксономических границ уже существующего вида. Ни о каком возникновении нового рода не может быть и речи. Из голубя не сделаешь орла, а роза в культуре, дав изумительное разнообразие форм, не превратится в рябину.

Понятие о разных критериях для видов и разновидностей несколько не противоречит положению, что между таксономическими единицами различного ранга по существу нет различия (Еленевский, 1980; Скворцов, 1982), ведь разновидность легко может стать видом при изменении ранга видовых признаков. При изменении последних виды образуются сразу, минуя стадию разновидности. Если признак, по которому происходит расхождение, обнаруживает тенденцию к нарастанию, так что можно проследить непрерывное развитие, то при дискретности этого признака можно выделить несколько новых видов, различающихся по степени выраженности его. Например, так можно рассматривать ряды форм в родах *Leprosphaeria* и *Pleospora*, различающиеся по числу перегородок в спорах.

Если же изменчивость клинальная, то выделяется один вид. Однако в любом случае оказывается несостоятельной точка зрения, согласно которой «любой филогенетический ряд, который мы изучили бы с достаточной полнотой, в начале состоял бы из таксономической единицы наинизшего ранга, а в конце — из достаточно высокой по рангу единицы» (Старобогатов, 1968, с. 876). В основе ее хотя и лежит верная мысль о превращении таксонов друг в друга, однако здесь в концентрированном виде выражены недостатки отрыва эволюции от систематики. Биологический «реальный» вид оказывается чистой абстракцией вне рамок «условных» систематических категорий.

Во-первых, нужно знать, по какому признаку составлен филогенетический ряд: как бы полон он ни был, он может целиком уложиться в рамки разновидности и не дать в конце никакой высокой по рангу единицы. Во-вторых, нужно помнить, что ряд можно составить только в отношении отдельно взятых признаков. Поскольку организмы представляют их совокупности, постольку вовлечение в анализ других признаков сразу сворачивает линейное пространство, в результате чего и ка-

жется, будто эволюционный процесс нарушается, выражаясь в дискретных таксономических категориях. В-третьих, если бы мы действительно захотели иллюстрировать, как из низших таксономических единиц возникают высшие на примере ряда, то подобная картина напоминала бы проследивание роста целого дерева со множеством ветвей из одного семени: в начале ряда — семя, в конце — все филогенетическое древо.

Непрерывно только развитие отдельных признаков, таксоны возникают скачкообразно. Интересно отметить, что Л. П. Татаринов (1977) считал возможным построение единственно верной классификации только в том случае, если бы все таксоны возникали скачкообразно, без переходов от одного к другому. Однако необходимо подчеркнуть, что и здесь противопоставление неправомерно: скачкообразное возникновение таксонов не нарушает представления об органическом мире как сложно ветвящемся и изменяющемся во времени континууме (Татаринов, 1977). Единственное, с чем трудно согласиться, это с представлением о том, что перерывы в этом континууме возникают вследствие неполноты палеонтологической летописи и что границы между таксонами определяются этими разрывами, так как границы между таксонами определяются признаками и могут быть четкими и ясно очерченными. Кроме того, на палеонтологическом материале «не известно ни одного достоверного примера постепенного эволюционного перехода одного палеонтологического вида в другой» (Красилов, 1976, с. 513).

Л. С. Берг (1977) отмечал, что сколько бы мы ни углублялись в историю какой-либо группы, отличие ее от соседней не делается меньше. Это еще раз подтверждает вывод о том, что разновидности превращаются в виды не в результате постепенного усиления какого-либо сначала незначительного признака, который становится все более и более резким, и сам по себе этот процесс не имеет решающего значения. Понятие «хиатуса» как степени расхождения между видом и разновидностью в таком случае лишается своего классического значения.

Излишне говорить, что в таком аспекте результаты аллопатрического формообразования не всегда будут видами: для оценки реального статуса новых форм необходим таксономический анализ всей группы и даже родственных той, куда помещаются рассматриваемые формы.

Таксономический анализ. Все вышеизложенные соображения исключают принадлежность к какой-либо из трех существующих систематических школ: фенетической, филогенетической или эволюционной, но в какой-то мере объединяют их, хотя и не принижают их основные принципы.

Классификация остается, в сущности, фенетической, но данное направление, нашедшее себе выражение преимущественно в нумерической систематике (Заренков, 1976), не может

нам импонировать, так как либо вообще не взвешивает признаки, либо признает их равный вес. Последнее положение хотя и правильно для признаков, взятых в отдельности, так как любой признак можно использовать в систематике, однако в организмах эти признаки утрачивают одинаковый вес. Все же в узких пределах нумерический анализ может иметь большое значение особенно при отыскании наиболее близких форм по фенетическому сходству: хотя они могут относиться к разным группам, это сравнение полезно для установления исходного типа.

Мы солидарны с филогенетической школой в отношении того, что «идеалом системы» может служить родословное древо, так как оно отражает и иерархию таксонов, однако во всем остальном мы считаем позиции этой школы очень спорными. Именно эта школа вывела концепцию вида за рамки систематики. Признание репродуктивной изоляции основным критерием вида стало тормозить развитие представлений о виде. Ориентация на хронологическую последовательность ветвлений и оценка ранга таксона в зависимости от времени его появления, а не в результате анализа признаков вела к таким же неверным выводам, как и положение о том, что в начале любого филогенетического ряда должна стоять разновидность, а в конце — таксон высокого ранга. При оценке категориального статуса таксонов по времени их появления группы, которые появились позже, должны иметь меньший ранг (Шаталкин, 1978), а при одновременном появлении — одинаковый ранг. Однако мы уже отмечали, что в результате расхождения по разным признакам, согласно дарвиновской изменчивости во всех направлениях, одновременно могут возникнуть формы разного ранга.

Принципы филогенетической систематики приводят к отрицанию возможности создания общей классификации для вымерших и современных форм и к существованию ложной проблемы монотипических групп: род и семейство, включающие один и тот же вид в качестве своего единственного элемента, ничем в рамках этого направления не отличаются. «В типологии этот последний вопрос не вызывает серьезных затруднений. Таксоны разного ранга отличаются в первую очередь... типом выделяющихся признаков и распределением последних. При таком подходе соподчиненные монотипические группы являются разными таксонами» (Шаталкин, 1983, с. 185). Именно так и решается проблема, если признавать разнокачественность критериев для каждого уровня иерархии.

Ближе всего нам позиция эволюционных систематиков, в понимании которых таксон есть множество, объем и положение которого в рамках иерархической системы определяются в зависимости от положения и объема других систематических групп (Шаталкин, 1978). Однако тот факт, что «эволюционная школа придает основное значение не столько последовательности ветвлений, сколько скорости дивергенции, от которой зави-

сит генетическая дистанция между группами» (Красилов, 1977, с. 134), не позволяет нам примкнуть и к этому направлению, так как скорость дивергенции нам кажется столь же несущественной для установления статуса таксона, сколь и хронологическая последовательность. Таким же абстрактным выглядит утверждение, что если два сестринских таксона, имеющих общую точку дивергенции, эволюционировали с разной скоростью, то более быстрый таксон по отношению к сестринскому получит и более высокий ранг в иерархии систематических категорий (Белогуров, 1981), так как мы не знаем конкретно, по каким признакам произошло расхождение.

В целом мы придерживаемся классических типологических воззрений и считаем, что типологическую концепцию нельзя оторвать от биологической. В нашей интерпретации «освобожденная» типология выглядит, вероятно, уже несколько иначе, тем более что нам чужда та типологическая концепция вида, согласно которой наблюдаемое во Вселенной разнообразие отражает существование ограниченного числа основных типов, а изменчивость представляет собой результат несовершенных проявлений идеи, заложенной в каждом виде (Майр, 1971). Это представление может иметь такой же исторический интерес по отношению к современной науке, как лестница существ Аристотеля по отношению к современным воззрениям о развитии органического мира. Оно в такой же мере не соответствует действительности и вместе с тем в нем также есть доля истины, так что правомерно рассматривать его в качестве примера зарождения верных представлений в наивной форме.

К методам классических типологов у нас также несколько иное отношение. Например, мы полностью согласны с некоторыми идеями Е. С. Смирнова (1967), в частности, относительно того, что на каждой ступени систематической иерархии фигурируют свои особые различительные признаки. Поддерживаем также и то положение, что существует только одно понятие вида, тогда как два определения — морфологическое и биологическое — отражают всего лишь два подхода в изучении этой проблемы. Однако расходимся с ним во взглядах на процедуру взвешивания признаков: основным отличием является оценка банальных и редких признаков.

Е. С. Смирнов (1969) считает, например, что признаки, общие для всех видов рода, не могут характеризовать виды, хотя могут оказаться очень ценными для характеристики рода или таксона более высокого ранга. Это верно, но точно так же эти признаки могут характеризовать разновидности соответственно закону гомологической изменчивости. В то же время редкие признаки чаще всего являются единичными отклонениями и не могут служить для различения видов, так что положение о том, что чем реже встречается видовой признак, тем лучше он характеризует вид, и что предельным можно считать тот слу-

чай, когда данным признаком обладает только один вид, стоит в противоречии со всем опытом систематиков.

Со времен Дарвина (1952) высказывалось мнение, что классификация, основанная на отдельных признаках, является искусственной, а на основании суммы признаков — естественной. В. Л. Комаров (1944) подчеркивал необходимость всестороннего анализа признаков и писал, что даже самые резкие признаки должны приниматься в расчет только в соотношении с остальными.

Математическая оценка сходств и различий, по Е. С. Смирнову (1969), полностью соответствует тому подходу, согласно которому признаки определяют род. Мы же следуем правилу Линнея, по которому род определяет признаки.

Как практически осуществляется в таком случае анализ? Предположим, нам необходимо навести порядок в роде пиреномицетов, в котором описано 300 видов. В данном случае мы имеем в начале исследования 300 гипотез относительно существования определенных видов. Хотя виды и существуют независимо от исследователей, но выделяют их все-таки люди, поэтому первоначально мы должны быть внимательны к каждому высказанному мнению: первый этап работы заключается во вскрытии логических ошибок разных систематиков. Для этого непременно нужно иметь все оригинальные диагнозы этих 300 видов и, кроме того, необходимо по возможности собрать не только примечания к этим диагнозам, но и мнения других исследователей.

Например, *Diatrypella intermedia* описан как «промежуточный» вид между *D. quercina* и *D. pulvinata* (Karsten, 1873): от первого он отличается меньшими размерами спор (6—7 мкм против 8—12 мкм), а от второго — более крупными бороздчатыми остиолями при тех же размерах спор. Отсюда можно заключить, что *D. pulvinata* отличается от *D. quercina* двумя признаками: мелкими спорами и мелкими остиолями. В таком случае указание, что *D. irregularis* родствен *D. quercina*, но отличается мелкими остиолями при том условии, что в диагнозе приводятся некрупные споры, не дает этому виду права на самостоятельное существование, так как уже существует *D. pulvinata* с таким же отличием от *D. quercina*.

Чаще всего, однако, авторы видов ухитряются провести сравнение с разными видами, так что их не уличишь в логических ошибках, а еще чаще виды описываются без всякого указания на отличительные признаки. Например, к настоящему времени под родовым названием *Diatrypella* описано 80 видов (не считая разновидностей). Изучение их оригинальных диагнозов показало, что более 60 видов описано без всякого сравнения. Здесь начинается второй этап анализа: рассмотрение признаков, послуживших критериями для выделения двух десятков остальных видов. При этом обязательной является про-

верка на наличие или отсутствие этого признака, а также на степень его изменчивости у всех видов рода. Например, в литературе мы не нашли никаких указаний на отличительные особенности *D. aspera*, зато изучение гербарного материала показало, что внешне стромы этого гриба не отличаются от стром *D. quercina*, но споры он имеет мелкие (6—7 мкм). Таким образом, по этим признакам (остиолей и спор) *D. aspera* полностью совпадает с *D. intermedia*.

Постоянная проверка всех образцов (по мере возможности, конечно) на каждый критерий позволяет перейти уже от логических соображений к реальным различиям между формами, существующими в природе. Если оказывается, что 2 вида описаны на основании таких различий в размерах спор, которые у всех других входят в амплитуду индивидуальной изменчивости, то выделение этих двух видов неправомерно. Часто какой-нибудь найденный образец нарушает представление о дискретности признака, будучи действительно переходной формой по этому признаку, изменяются и наши представления о характере изменчивости видов. В целом же изучение половины рода уже дает представление о пределах изменчивости его видов и позволяет предсказывать положение других видов.

В ходе исследования различных родов постепенно вырисовывался особый метод взвешивания признаков: признак имеет тем больший вес в данной группе, чем больше видов было описано при использовании его в качестве разграничивающего критерия. Однако поскольку на единичном признаке может быть основано множество пар видов, отличающихся или не отличающихся между собой, то этот признак должен образовывать наибольшее количество комбинаций с другими критериями. Здесь предельным случаем является равная частота встречаемости каждого отличительного критерия, но вследствие сцепленности признаков, наличия рецессивных генов или различного рода запрещений (Заварзин, 1969, 1974) не все комбинации будут осуществляться. Тем не менее их можно предсказывать, и мы полагаем, что именно таким образом можно разрешить вопрос, поставленный наукой XX века — о рассмотрении не только реально известного многообразия живых существ, но и многообразия, «мыслимого с точки зрения фундаментальных законов данной науки» (Мейен и др., 1977, с. 120).

Такой дифференцированный подход к каждому роду освобождает и представление о типе группы от очень узкой трактовки, так как оно чаще всего основано на случайном природном образце. Основываясь на закономерностях, обнаруживаемых в изменчивости представителей данного рода, мы можем предсказать и амплитуду изменчивости типового вида. В данном случае типом группы перестает быть какой-то один таксон, а в качестве такового выступает совокупность найденных видовых критериев.

Сравнение видов рода *Scutellinia* (по Куллман, 1982)

Волоски	Индекс К	Орнаментация спор		
		бугорчатая	бородавчатая	сетчатая
Недифференцированные	1,3	<i>S. arenosa</i>	<i>S. superba</i>	—
	1,5	<i>S. parvispora</i>	<i>S. ampullacea</i>	—
	1,6	<i>S. umbrarum</i> <i>S. pseudoumbrarum</i>	<i>S. subhirtella</i>	—
	1,7—1,8	<i>S. heterosculpturata</i>	<i>S. vitreola</i>	<i>S. pseudomargaritacea</i>
	2,0	<i>S. verrucipolaris</i>	<i>S. caucasica</i> <i>S. minutella</i>	—
	2,2	—	<i>S. hirta</i>	—
Дифференцированные	1,5—1,6	<i>S. scutellata</i> var. <i>discreta</i>	<i>S. scutellata</i> var. <i>scutellata</i> var. <i>macrosculpturata</i>	<i>S. pennsylvanica</i>
	1,8	—	<i>S. badio-berbis</i>	<i>S. asperrima</i>
	2,0	—	<i>S. hirtella</i>	—

Комбинативный принцип на видовом уровне. Практическим следствием размещения видов рода *Nuroxylum* в комбинативной решетке явилось применение данного принципа к систематизации других родов, так как уже и на первом примере видны реальные достоинства этого метода: 1) предсказание форм с определенными сочетаниями признаков; 2) взвешивание признаков по количеству образуемых ими сочетаний; 3) четкое выделение таксонов для сравнения: при обнаружении новой формы сразу видно, с каким видом его надо сравнивать и по каким признакам; на практике же до сих пор любой найденный новый вид при описании сравнивают только с типовым видом; 4) верное размещение таксонов, переносимых из других родов.

Как правило, при тщательной обработке материала какой-либо группы опытный систематик приходит к верным представлениям о видах без всяких решеток и не нуждается в них. Комбинативная решетка является инструментом, предназначенным только для целей сравнения и предсказания. В этом смысле она в какой-то мере похожа на закон гомологических рядов Н. И. Вавилова. Этот инструмент тем надежнее и тоньше, чем более тщательно проведена предварительная систематическая работа. В сущности его можно применить только к хорошо изученным группам, так как неточное знание признаков может привести к неверному размещению таксонов.

Длительность и трудоемкость этой предварительной систематической работы по сравнению признаков еще мешает обобщению результатов, полученных для разных родов, и сравнению веса одного и того же признака в разных группах. Для выяснения того факта, что в роде *Nuroxylum* имеют вес абсолютные размеры спор, потребовалось изучить около 1500 образцов. Поэтому для нас просто находкой оказалась работа Б. Б. Куллман (1982) по систематике рода *Scutellinia*, блестяще выполненная с применением новейших методов — использованием электронно-сканирующего микроскопа и математического анализа. Оказалось, что в этом роде размеры спор также имеют большой вес, и на основании этого критерия описано большое количество видов. Однако, в отличие от рода *Nuroxylum*, здесь имеют значение не абсолютные размеры, а отношение длины к ширине, которое регулярно повторяется у разных видов.

Вывод автора о том, что виды в этом роде определяются по комбинациям трех основных признаков — типу орнаментации спор, строению краевых волосков на апотециях и форме аскоспор (обусловленной соотношением длины и ширины), побудил нас к построению трехмерной решетки, развернутой на плоскости соответственно этим признакам (табл. 3).

Тот факт, что в комбинативной решетке расположились виды, установленные на основании «изучения строения популя-

ций», автором, активно выступающим против «типологического подхода», еще раз подтверждается, что решетка не стандартизирует «природные неравноценные виды». В то же время таблица позволяет по-иному взглянуть на систематические и эволюционные отношения в данной группе.

В плане систематики сразу бросается в глаза, что *Scutellinia scutellata* var. *discreta* отличается от двух других разновидностей *S. scutellata* на тех же основаниях, на которых отличается ряд пар видов с бугорчатой и бородавчатой орнаментацией спор. Поэтому эта разновидность также может заслуживать видового статуса. Зато выделение *S. pseudoumbrarum* в самостоятельный вид может вызвать сомнение, так как единственным его четким отличием является наличие волосков с одним «корнем», тогда как все другие виды не отличаются по признаку «корней» волосков.

В плане эволюции вызывает сомнение тот факт, что формы с низкими значениями индекса К (=1,3) считаются самыми примитивными. В данном вопросе автор следует Зингеру (Singer, 1962), однако последний занимался базидиальными грибами, т. е. очень неродственной группой, и вес этого признака там был иным. Вряд ли можно считать и один тип орнаментации примитивнее другого, так как различия в орнаментации обо-

лочки спор могут быть обусловлены только аллелями одного гена, как, например, морщинистость или гладкость семян у цветковых растений.

В то же время, отмечая, что формы с крайними модальностями индекса *K* характеризуются редкой встречаемостью, низкой численностью и меньшим ареалом, автор близко подходит к идее «центрального вида» в схеме филогенеза, каковым является *S. rarispora*, от которого предполагается происхождение видов с дифференцированными волосками. В такой же мере от него могли произойти виды с остальными комбинациями признаков.

Род *Wettsteinina*, который нам пришлось рассмотреть в связи с дальнейшими интересными находками, практически полностью исключил возможность применения комбинативного принципа для его классификации.

На Камчатке мы обнаружили гриб, который по числу перегородок и их расположению в спорах соответствовал *W. mirabilis*, но длину спор имел на 25—30 мкм больше. Здесь речь идет не о разнице в 3—5 мкм, которая в роде *Huroxylon* позволяет описать новый таксон. Тут уж непременно любой систематик без изучения изменчивости рода в целом описал бы новый вид. Однако дальнейшее изучение материала показало большую изменчивость размеров спор у всех видов рода *Wettsteinina*, причем без какой-либо закономерности. Так, мы нашли *W. niesslii* со спорами на 8—10 мкм длиннее, чем указывается в диагнозах, а споры *W. gigaspora* были на 20—30 мкм меньше. Как будто *W. mirabilis* и *W. gigaspora* в камчатском материале поменялись размерами, что сразу наводит на мысль о комбинативности. Однако тогда нам пришлось бы описать два новых вида.

Изучение литературных данных показало также пестроту в отношении размеров и большой диапазон изменчивости размеров у одного и того же вида (Bagg, 1972). Таким образом, в роде *Wettsteinina* размеры спор не имеют значения для различения видов, и в нем виды отличаются только по числу и расположению перегородок в спорах. По расположению перегородок виды образуют два ряда — асимметричный и симметричный. У спор асимметричного ряда центральная перегородка закладывается выше середины и в верхней части клетки перегородок меньше.

Первым в асимметричном ряду может стоять вид, недавно описанный И. В. Степановой (1980), *W. polygonogum* со спорами, у которых в верхней части нет перетяжек или перегородок, а в нижней имеются две перетяжки. У следующего вида — *W. mirabilis* — в нижней части также имеются две кольцевидные перетяжки, на месте которых очень поздно появляются перегородки, и в верхней — одна. У *W. engadinensis* прибавляется одна перетяжка снизу, т. е. имеется одна сверху и три

снизу, а у *W. rachyasca* прибавляется одна сверху, но сохраняется три снизу. Таким образом, при максимальном числе перегородок или перетяжек (6) эти виды представляют почти все возможные сочетания расположения последних в спорах. Теоретически в этом ряду возможно существование еще двух видов: с 1 перегородкой сверху и 4 снизу и без перегородок сверху и 1 снизу.

Итак, некоторая «комбинативность» все же прослеживается: мы имеем все варианты расположения перегородок; сохраняется и предсказательная функция размещения форм. Однако на самом деле данный ряд является филогенетическим, когда один вид предшествует другому по степени сложности и отражается постепенное развитие одной формы из другой. В систематическом отношении он представляет «периодическую» систему, когда прибавление одного и того же элемента (вроде электрона в периодической таблице химических элементов) дает новое качество. Это еще раз говорит в пользу того, что все «отрезки» непрерывных филогенетических рядов, если они дискретны, имеют один ранг и в начале ряда не может стоять разнородность, а в конце — высшая таксономическая категория.

Таким образом, система рода не обязательно должна иметь вид решетки. Последняя чаще всего встречается в тех родах, где виды разделяются на независимых друг от друга и свободно комбинирующихся критериях. Если же в основе разделения видов лежит ступенчато изменяющийся признак, возникает «периодическая система». Ступенчатый признак чаще всего сравнительно ограничен в своей амплитуде, и поэтому в таких родах бывает сравнительно мало видов. Однако при сочетании «комбинативных» и «периодических» признаков, как, например, в роде *Pleospora*, объем рода значительно увеличивается, тем более что в данной группе «периодические» ряды, в которые располагаются виды по числу поперечных перегородок, являющемуся важным критерием для различения видов, довольно длинные, так как и число перегородок бывает велико (до 15—19), и «ступени» очень сглаженные: например, рассматриваются в качестве видов формы с постоянным количеством перегородок, равным 5, с постоянным количеством перегородок, равным 7, а также с изменчивым числом перегородок, равным 5—7 или 7—9. И это не произвол систематиков, так как такие варианты очень часто и дискретно встречаются в природе. Сама по себе эта дискретность, как и единичный признак, еще ни о чем не говорит: все дело в том, что эти дискретные модальности признака «число перегородок» часто образуют комбинации с другими признаками.

Как же быть, если род моно- или олиготипный? Здесь каждая новая находка с уклоняющимися признаками и резкими отличиями может поставить в тупик систематиков. Например, мы обнаружили на Чукотке гриб из рода *Linospora*, у которого

в сумках находится по 2 очень крупные споры. Обычно в сумках этого рода спор по 8, соответственно они имеют и меньшую ширину. Узнать значение размеров спор в этом случае нам поможет только изучение всего сем. Gnomoniaceae, куда относится род *Linospora*. Оказывается, что в этом семействе сокращение числа спор в сумках — весьма обычное явление. При этом 8-споровые, 4-споровые и 2-споровые сумки могут встречаться в одном и том же образце, что мы наблюдали, например, у *Gnomoniella tubaeformis*; чаще всего встречаются образцы с 4-споровыми сумками. Соответственно споры отличаются и размерами. На основании только числа спор в сумках в этой группе нельзя описывать новые виды, но так как не известно еще 8-спорового варианта собранного нами гриба, который характеризуется резко отличающимся числом перегородок в спорах, то все же мы предполагаем описать новый вид, так как последний признак имеет большое значение для различения немногих видов рода *Linospora*.

Количественное распределение видов по родам представляет предмет специального изучения (Заренков, 1976), но к настоящему времени выявленные математические закономерности представляются загадочными и не имеющими биологического смысла (Мейен, 1978; Кафанов, Суханов, 1981). Последние авторы считают даже, что объем надвидовых таксонов определяется соображениями удобства, следуя в этом Э. Майру (1971), который писал, что все, что можно сказать о роде, — это то, что он не должен быть ни слишком большим, ни слишком маленьким.

Уже все вышеизложенное говорит о том, что объем рода не может быть произвольным. Во-первых, он определяется способностью предковой формы к изменчивости и числом признаков, по которым происходит дивергенция. Во-вторых, не каждое расхождение дает именно виды (вспомним единичные отклонения и гомологическую изменчивость) и поэтому нам кажется, что ближе всех к истине Л. Л. Численко (1977), считающий, что число видов в роде зависит от своеобразия закономерностей становления и дифференциации отдельных таксономических групп. Мнение М. Э. Кирпичникова (1948) о том, что количество видов зависит от филогенетического пути, пройденного родом, не совсем верно.

Мы полагаем, что в целом различия в количественном составе родов зависят от критериев, положенных в основу разделения таксонов и реально разделяющих последние. Итак, объем рода определяет: 1) число признаков, изменившихся у предка, за исключением единичных отклонений и признаков, проявляющих гомологическую изменчивость; 2) число модальностей каждого признака; 3) наличие сцепленности признаков и их запрещений, так как теоретически возможное число комбинаций не всегда осуществляется (Заварзин, 1969, 1974); 4) «качество»

видовых критериев (свободное комбинирование или ступенчатое изменение); 5) и лишь в последнюю очередь темпы дифференциации и вымирания, так как обычно виды не вымирают поодиночке, занимая сходные экологические ниши, а исчезают группами при резком изменении условий, оставляя отдельных представителей в каких-нибудь укрытых местообитаниях. Отметим, что в тех случаях, когда понятие о типе в роде сохраняется, даже если обнаружится, что под типовым видом описана разновидность, тогда объем рода зависит и от критериев, характеризующих типовой вид.

Комбинативный принцип на родовом уровне

С переходом на родовый уровень появляется множество оговорок относительно применения комбинативного принципа. Считается, что сетчатая (комбинативная) форма системы проявляется в основном на низком таксономическом уровне (Любищев, 1982) и что не только низкий таксономический уровень, но и низкая организация живых существ является сферой его применения. Так, С. В. Мейен пишет: «Если у низших групп система имеет вид решетки свободно комбинирующихся признаков, то с усложнением организмов решетка начинает вырождаться. Это представление о системе организмов как о решетке, вырождающейся в иерархию, казалось А. А. Любищеву очень правдоподобным» (Мейен, 1982, с. 44). Существует также мнение, что чем меньше признаков, тем свободнее они комбинируются.

Однако на примере грибов, характеризующихся ограниченным числом морфологических признаков, видно, что и небольшое их количество не обеспечивает свободного комбинирования. Комбинативность или периодичность системы зависят от критериев, лежащих в основе разделения таксонов. В некоторых группах комбинативный принцип действует и на родовом уровне.

Это особенно хорошо видно на примере порядка *Diarorthales*. В системе этого порядка, предлагаемой Барр (Barr, 1978), представлена схема, отражающая параллельное развитие в данной группе. Она весьма походит на комбинативную решетку, составленную по признакам спор, степени развития строматической ткани в плодовых телах и по расположению (центральному или боковому) шеек перитециев.

Как уже было отмечено, подобная решетка имеет значение только для целей сравнения, а для этого она должна быть построена очень строго и так, чтобы каждая ячейка отличалась от соседней только по одному признаку. Тогда попадание нескольких таксонов в одну ячейку сразу вызывает мысль об их идентичности или о наличии дополнительных отличительных признаков, свидетельствующих о другом уровне иерархии. Для

подобных целей схемой, предложенной Барр, пользоваться нельзя.

Обзор всех родов растянул бы наше изложение еще на многие страницы, поэтому ограничимся рассмотрением лишь части этой группы. В основу разделения порядка Diaporthales на соподчиненные группы Барр положила совершенно произвольно выбранный признак — центральное или боковое положение шейки перитециев. В результате такие близкие роды, как *Gnomonia* и *Plagiostoma*, оказываются в разных семействах (*Gnomoniaceae* и *Valsaceae* соответственно), хотя их представители настолько похожи, что большинство видов второго было описано в роде *Gnomonia*. Исходя из наблюдений проявления гомологической изменчивости в близких родах грибов (вот когда вступает в действие закон Н. И. Вавилова, и теперь ясно, что к комбинативному размещению он имеет довольно отдаленное отношение), мы проанализировали признаки родов *Gnomonia* и *Plagiostoma* и получили почти полный параллелизм (наличие спор с одинаковыми соотношениями длины и ширины; встречаемость одних и тех же форм спор как с закругленными, так и с заостренными концами; одинаково изменчивое расположение перегородки в спорах выше середины, ниже и в середине; два типа придатков — округлые и в виде щетинок и т. п.). Поэтому мы полагаем, что они должны относиться к одному семейству *Gnomoniaceae*, в котором они являются самыми большими по числу видов. Очевидно, это обусловлено самым большим набором признаков, комбинирующихся между собой.

Роду *Gnomonia* наиболее близки *Gnomoniella*, *Apiognomonia* и *Ophiognomonia*, каждый из которых отличается от другого только типом спор (табл. 4). Характерно, что и для *Plagiostoma* приводятся три близких рода, входящих вместе с ним в одну трибу, из которых *Apioplagiostoma* представляет собой такую же параллель роду *Apiognomonia*, как *Plagiostoma* роду *Gnomonia*. Однако для *Gnomoniella* параллельного рода не найдено, а у *Ophiognomonia* их оказывается два — *Plagiosphaera* и *Pleuroceras*. Значит, характеристика этих родов недостаточно четкая или объем их гетерогенен. Единственно, что можно сказать сразу; все они родственны между собой и должны относиться к одному семейству.

Интересно, что гомологичность проявляется только в парах родов. Это объясняется тем, что в основу разделения родов в этом семействе положены критерии, исключаящие этот параллелизм. Так, *Apiognomonia* и *Apioplagiostoma* характеризуются спорами, у которых перегородка расположена у нижнего

Сравнение некоторых родов семейства *Gnomoniaceae*

Тип спор				
amerospores	apiospores	didymospores	scolecospores	
<i>Gnomoniella</i>	<i>Apiognomonia</i>	<i>Gnomonia</i>	<i>Gaeumannomyces</i>	<i>Ophiognomonia</i>
<i>Sphaerognomonia</i>	<i>Stegophora</i>	<i>Clypeoporthe</i>	<i>Linocarpon</i>	—
—	<i>Apioplagiostoma</i>	<i>Plagiostoma</i>	<i>Plagiosphaera</i>	<i>Pleuroceras Bioporthe</i>
<i>Clypeoporthe</i>	<i>Hypospilina</i>	<i>Plagiostigma</i>	<i>Linospora</i>	<i>Diatractium</i>

конца (апиоспоры). Такое расположение перегородки совершенно исключает три модальности признака (выше середины, ниже и в середине), поэтому количество сочетаний резко уменьшается. Если же для рода не характерна встречаемость придатков, то снимается и этот признак в двух его модальностях (округлые придатки или в виде щетинок), вследствие чего число видов еще более уменьшается. Таким образом, различный объем родов зависит не только от видовых критериев, но и от тех, что лежат в основе родового разделения. Могут существовать и монотипные роды, но это несколько не ограничивает применение комбинативного принципа в систематике в противоположность мнению А. А. Любищева (1982).

Для каждого рода, расположенного в верхнем горизонтальном ряду табл. 4, существует парный род, характеризующийся тем же типом спор и центральным положением шейки, но отличающийся наличием некоторого развития строматической ткани в виде клипеуса. Этот второй горизонтальный ряд составляют роды *Sphaerognomonia*, *Stegophora* и *Linocarpon*. Для *Gnomonia* в системе Барр здесь нет пары, и ячейка в ее схеме осталась пустой, однако в одной из триб сем. *Gnomoniaceae* мы обнаружили род *Clypeoporthe*, представители которого в основном были описаны в роде *Gnomonia*, что свидетельствует об их близости, а потом выделены Хенелем (Hoehnel, 1919) в самостоятельный род на основании наличия клипеуса.

Однако помещение *Clypeoporthe* в один ряд (т. е. в одну трибу, по Барр) с родами *Sphaerognomonia*, *Stegophora* и *Linocarpon* неизбежно влечет за собой и пересмотр положения *Gaeumannomyces*, который находится в таких же отношениях с родом *Clypeoporthe*, как и *Ophiognomonia* с родом *Gnomonia*: *Gaeumannomyces* и *Ophiognomonia* оказываются в одной ячейке и теперь уже два рода с центральными шейками и нитевид-

ными спорами (scoleospores) в первом ряду соответствуют двум родам с боковыми шейками и нитевидными спорами (*Plagiosphaera* и *Pleuroceras*) в третьем ряду.

Род *Gaeumannomyces* неоднократно объединяли с родом *Linocarpon* (Petraк, 1952; Munk, 1957; Kobayashi, 1970). Однако последний, в отличие от *Gaeumannomyces*, характеризуется наличием клипеуса, а это признак, имеющий значение на уровне родов в данной группе, поэтому *Gaeumannomyces* можно сравнивать только с *Orhiognomonia*, который также является «неклипеальным» двойником *Linocarpon*. Оказывается, что роды *Gaeumannomyces* и *Orhiognomonia* отличаются тем, что у первого споры нитевидные, а у второго — булавовидные «с эллипсоидной верхней и длинной нижней нитевидной клеткой» (Wehmeyer, 1975, p. 145).

Интересно, что и соответствующая им пара родов с латеральными шейками, которую мы не знали, как разделить, представляет им параллель в признаках спор: типовой вид рода *Pleuroceras* (*P. pleurostyla*) характеризуется такими же булавовидными спорами, как и род *Orhiognomonia*, к тому же и описан он был как представитель последнего рода. Таким образом, группа «сколекоспоровых» родов в смысле Барр должна быть раздвинута, чтобы точно разместить их по признакам спор, иначе гетерогенность правого крайнего вертикального ряда решетки затемняла бы истинное соотношение родов.

Таким образом, *Orhiognomonia* составляет пару роду *Pleuroceras*, а *Gaeumannomyces* — роду *Plagiosphaera*. Этот вывод подтверждает и мнение Мюллера и Аркса (Müller, Arx, 1973), которые отличают два последних рода именно на основании того, что при общности спор и отсутствии клипеуса у первого шейки перитециев центральные, а у второго — латеральные.

В трактовке Барр род *Pleuroceras* остается гетерогенным, так как в него входят виды еще с одним типом спор — длинными и расширяющимися к концам («dumbbell-shaped»). Этот тип спор не редок в порядке *Diarportheales* (роды *Orhiovalsa*, *Diatractium*, *Bioporthe*), так что возможны существование еще одного вертикального ряда по типам спор и дальнейшее разделение рода *Pleuroceras*. Мы уже отмечали, что если единичные признаки касаются родовых критериев, то они заслуживают внимания при выделении родов. Поскольку тип спор имеет такое большое значение в порядке *Diarportheales*, все различия в спорах нужно учитывать особенно тщательно.

О гетерогенности рода *Pleuroceras* свидетельствует и тот факт, что признаки рода *Diatractium*, указанного в качестве клипеального двойника первого (Barг, 1978), соответствуют ему только частично. Однако его размещение рядом с *Pleuroceras* естественнее, чем у Барр, которая относит его совсем к другому семейству (*Melanconidaceae*) и рассматривает в одной трибе

с родами *Plagiostigme*, *Plagiophiale* и *Bioporthe*. Последний отличается от *Diatractium* отсутствием клипеуса и по этому признаку соответствует *Pleuroceras*. Таким образом, вероятно, виды с гантелевидными спорами нужно вынести из рода *Pleuroceras* и поместить в род *Bioporthe*.

«Клипеальный» ряд родов с боковыми шейками (4-й) в точности соответствует «клипеальному» ряду с центральными шейками, и каждый из них имеет неклипеальную параллель. По Барр, в 4-м горизонтальном ряду в одной ячейке с *Plagiostigme* оказывается род *Plagiophiale*. В нашем материале из северных районов Дальнего Востока есть образцы этого монотипного рода, и их изучение вызывает сомнение в принадлежности данного рода к порядку *Diarportheales*. Скорее, он близок роду *Cainiella* с плодовыми телами, похожими на таковые у представителей диапортовых грибов.

Мы полагаем, что в порядке *Diarportheales* выделено излишне много родов. Например, Веме́йер (Wehmeyer, 1975) отличает как *Mamianiella*, так и *Mamiania* и *Lambro* от *Hypospiliella* только на том основании, что у первых трех родов шейки центральные, а у последнего — латеральные. Однако наша таблица показывает, что такое же различие наблюдается между *Stegophora* и *Hypospiliella*. Соответствий оказывается больше, чем нужно. Чем же тогда отличаются *Stegophora* и *Mamiania*? Оба рода монотипны, первый — на *Ulnus*, второй — на *Carpinus*. Их самостоятельность ставится под сомнение и тем фактом, что в системе Веме́йера от рода *Mamiania* едва отличим (по окраске внутренней части стромы) род *Lambro*, который Мюллер и Аркс (Müller, Arx, 1973) считают синонимом рода *Stegophora*.

В других семействах пиреномицетов комбинативный принцип не имеет значения на родовом уровне, так как в основу различения родов положен уникальный критерий. Так, в сем. *Diatrypaceae* таким критерием является форма стромы, обусловленная характером развития в различных древесных тканях: развитие стромы между корой и древесиной с последующим отпадением коры приводит к возникновению типичных распростертых форм *Diatrype*. Развитие в тех же тканях и прорываемость в виде вальсоидных пустул обуславливают характер дискретных представителей рода *Diatrype*. Такие же вальсоидные стромы, но с другим типом выхода на поверхность — скученными шейками перитециев — дает род *Eutypella*. Развитие в коре приводит к возникновению форм рода *Cryptosphaeria*, а развитие в древесине — рода *Eutypa*. При этом каждый род обладает совершенно идентичным набором видовых признаков. Создается впечатление, что один и тот же набор признаков существует в нескольких состояниях.

В сем. *Diatrypaceae* существует и некоторая комбинативность на уровне родов, так как есть параллельный ряд форм, отлича-

ющийся от указанных полиспоровыми сумками на родовом уровне, а последние образуют те же «сочетания» с субстратом.

То, что на родовом уровне сохраняются те же возможности применения и те же ограничения комбинативного принципа, связанные с критериями, положенными в основу разграничения таксонов, свидетельствует в пользу равнозначности всех систематических категорий. Да это и понятно, если учесть, что все крупные систематические единицы были когда-то видами. Если бы мы взглянули на Землю в пору возникновения жизни, то отметили бы бедное видовое разнообразие, однако впоследствии эти виды разрослись в типы. Откуда же взялось мнение, что с переходом на надвидовой уровень комбинативная система «вырождается» в иерархическую?

В какой-то мере это вызвано путаницей в понятиях. Совершенно упускается из виду то обстоятельство, что иерархия — это просто соподчинение таксонов (разновидность, вид, род и т. д.). Все же другие «формы» системы, которая, по мнению А. А. Любищева (1982), может быть представлена в виде лестницы, сети, периодической таблицы, а не только в виде филогенетического древа, представляют собой просто схемы различного взаимоотношения таксонов одного ранга, и в них нет никакой иерархии.

Необходимо также помнить, что изображение иерархии таксонов в виде древа часто не имеет ничего общего с филогенетическими построениями систематиков, стремящихся увенчать свои исследования «естественной генеалогической системой», которая также оказывается построенной из единиц одного ранга. Во избежание путаницы лучше всего использовать не выражения «комбинативная система» или «филогенетическая система», а «комбинативный принцип расположения таксонов» или «схема филогенетических взаимоотношений таксонов».

Таким образом, не может быть никакого «вырождения» одной системы в другую: система всегда остается иерархической, а комбинативный принцип может действовать и иметь ограничения на всех уровнях иерархии.

В заключение необходимо отметить, что А. А. Еленкин (1929а, б), пропагандировавший «комбинативную идею», пытался построить на ее основе естественную систему лишайников, но потерпел неудачу, что уже отмечали некоторые исследователи (Смирнов, 1967; Окснер, 1974). Не будучи специалистом в лихенологии, трудно судить о системе А. А. Еленкина в целом, однако использованные им принципы построения системы во многом ошибочны. Поэтому, наверное, было потеряно в данном случае рациональное зерно комбинативного принципа.

Прежде всего он взял совершенно произвольно два признака с несколькими модальностями — тип слоевища и тип плодового тела — и сочетания этих признаков назвал «теоретиче-

скими семействами». На заблуждение его повлиял и тот факт, что в группе лишайников оказалось несколько семейств, характеризующихся подобными сочетаниями. Это все равно, что у грибов взять тип плодовых тел (перитеции в стромах или без строма) и характер спор для построения комбинативной решетки. В результате этого, как, например, в системе Саккардо, которая явно искусственна, получились бы почти все сочетания, а некоторые семейства даже соответствовали бы естественным группам.

Однако, чтобы построить решетку на уровне семейств, необходимо не навязывать им извне признаки, проявляющие в группе большой параллелизм, а последовательно сравнивать критерии, на основании которых одно семейство отличается от другого, а другое от третьего, вскрывая как логические ошибки авторов этих семейств, так и сочетания признаков, характеризующие их. Иначе в решетке окажутся таксоны разного ранга.

А. А. Еленкин полагал, что каждое «теоретическое семейство» при дальнейшей детализации, т. е. разложении, будет давать единицы одинакового объема и число этих единиц будет возрастать в геометрической прогрессии. Таким образом он надеялся получить роды и, наверное, виды, но реально оказалось, что те виды, которые «имеют обращение» у лихенологов, не соответствуют его теоретическим предположениям. Поэтому он сделал парадоксальный вывод, что «значение комбинативного принципа постепенно падает по мере детализации системы, т. е. при переходе от высших таксономических единиц к низшим» (Еленкин, 1929в, с. 157). Этот вывод совершенно противоположен взглядам современных исследователей, которые считают, что комбинативный принцип, наоборот, действует только на уровне низших таксономических единиц. В нем отразилось непонимание того факта, что с переходом на иной уровень в действие вступают другие признаки, единицы одинакового объема не получаются, число таксонов может быть разным, а вместо комбинативной системы появляется вдруг периодическая или «радирующая» (в случае «жизненных форм») система.

Основным же недостатком теоретических положений А. А. Еленкина является попытка «превратить» генеалогическую систему Дарвина в «чисто комбинативную». Он считал, что «чисто дивергентный принцип, на котором Дарвин строил свою генеалогическую систему, представляет... такую же одностороннюю концепцию, как и чисто комбинативные построения некоторых биологов, например, Лотси и Вавилова» (Еленкин, 1929а, с. 238). В этом высказывании содержится вся вековая путаница по поводу соотношения генеалогической и комбинативной «систем», связи закона гомологических рядов Н. И. Вавилова с комбинативным принципом, различия между сетчатостью

эволюции в теории Лотси, обязанной в основном процессам гибридизации, и сетчатостью комбинативных решеток, образующейся в результате дивергенции независимых признаков у организмов со сходной наследственностью.

Выводы. Попытка выяснить причины возникновения параллельных рядов форм в некоторых группах пиреномицетов позволила нам уяснить свое отношение к некоторым общим биологическим положениям, вокруг которых до сих пор не утихают споры.

1. Типологическая и биологическая концепции вида не могут противостоять одна другой или заменять друг друга, так как это две стороны одного явления и одна без другой оказывается чистойшей абстракцией. Поэтому понятие о линнеевском виде и не было разрушено победой эволюционной идеи. Виды являются естественными, имеют постоянные границы (в той мере, в какой это возможно в вечно меняющемся мире), определяемые характеризующими их критериями, и изменчивое содержание, определяемое характеристиками популяций.

2. Видовая организация свойственна всему живому, в том числе апомиктам и организмам с большой свободой скрещивания. Различия видов в разных группах обусловлены как объективными причинами, лежащими в основе неодинакового числа расхождений неравноценных признаков, приведших к современному уровню, на котором и выбирается «точка отсчета» — типовой вид, так и субъективными — в зависимости от понятия типового вида.

3. Вид не имеет привилегированного положения среди остальных таксонов. В систематическом отношении он представляет собой один из уровней иерархии, характеризующийся своим, особым и отличным от других уровней набором признаков. Биологические свойства, считающиеся признаками вида (численность, морфологическая определенность, географическая определенность и т. п.), в той же мере характеризуют и другие естественные таксоны.

4. Виды и разновидности не могут отличаться степенью выраженности одного признака, и разница между ними не количественная, а качественная. Положение о том, что «разновидность есть зарождающийся вид», в целом справедливо, но превращение разновидности в вид происходит только при повышении ранга бывшего видового признака в процессе эволюции и дальнейшей дивергенции признаков; в противном случае она навсегда остается разновидностью. Понятие «хиатуса» как степени расхождения между видом и разновидностью в таком случае лишается своего классического значения.

5. Представление о том, что разновидности никогда не превратились бы в виды, если бы не вымирали промежуточные

формы, также нуждается в пересмотре: промежуточные и исходные формы могут сосуществовать одновременно с производными, так как границы между таксонами определяются не разрывами в геологической летописи, а разделяющими их критериями.

6. Современные виды не представляют собой срез через филогенетическое древо в плоскости настоящего момента, а рассеяны по этому древу, так что общая классификация, включающая как современные, так и вымершие формы, не представляет ничего противоземного. Непрерывность эволюционного процесса касается только отдельных признаков, таксоны возникают скачкообразно.

7. Все таксоны возникают одинаково, а не в результате двух различных процессов — микро- и макроэволюции. Различия касаются признаков, по которым происходит расхождение. Ранг таксона зависит от сравнения с признаками других групп.

8. Параллельные ряды форм не противоречат монофилии и принципу дивергенции, так как дивергируют признаки, а организмы как носители их совокупности могут располагаться параллельными рядами.

9. Комбинативный принцип представляет собой такой же надежный инструмент при построении системы для целей сравнения и предсказания форм с определенными признаками, как и гомологические ряды Н. И. Вавилова. Первый имеет отношение к сочетаниям признаков у организмов одной группы, второй объясняет существование одних и тех же признаков в родственных группах. Применение гомологических рядов на одном уровне (при анализе признаков видов или родов) способствует правильному построению решетки более высокого уровня (родов или семейств соответственно).

10. Объем таксонов зависит преимущественно от критериев, лежащих в основе их различения. Эти же критерии определяют «форму системы» — комбинативную или периодическую. Закон гомологических рядов может быть использован для пересмотра слишком больших родов, в которых видовой ранг чаще всего придается разновидностям.

ЛИТЕРАТУРА

Белогуров О. И. К методологии систематики. — Ж. общ. биол., 1981, т. 42, № 3, с. 335—344.

Берг Л. С. Номогенез, или эволюция на основе закономерностей. — В кн.: Труды по теории эволюции/Берг Л. С. Л.: Наука, 1977, с. 95—311.

Васильева Лар. Н. Новые и редкие формы мучнисто-росяных грибов из Магаданской области. — Новости систематики низших растений, Л.: Наука, 1976, т. 13, с. 75—77.

Васильева Лар. Н. К систематике рода *Nuroxolon* Fr. I. — Микол. и фитопатол., 1983, т. 17, вып. 1, с. 21—27.

Воробьева Э. И. К вопросу о филогенетических параллелизмах и конвергенциях. — Ж. общ. биол., 1980, т. 41, № 1, с. 19—30.

Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение избранных пород в борьбе за жизнь. М.: Сельхозгиз, 1952. 483 с.

Еленевский А. Г. О внутривидовой изменчивости и таксономии. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1980, т. 85, вып. 6, с. 87—99.

Еленкин А. А. О взаимоотношениях генеалогической и комбинативной систем на основе классификации лишайников. — Ж. Рус. ботан. о-ва, 1929а, т. 14, № 3, с. 233—254.

Еленкин А. А. Фактические обоснования комбинативной системы лишайников. — Там же, 1929б, т. 14, № 2, с. 133—164.

Завадский К. М. Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968. 404 с.

Заварзин Г. А. Несовместимость признаков и теория биологической системы. — Ж. общ. биол., 1969, т. 30, № 1, с. 33—41.

Заварзин Г. А. Фенотипическая систематика бактерий. М.: Наука, 1974. 141 с.

Заренков Н. А. Лекции по теории систематики. М.: Изд-во МГУ, 1976. 140 с.

Каратыгин И. В. Головные грибы. Онтогенез и филогенез. Л.: Наука, 1981. 213 с.

Кафанов А. И., Суханов В. В. О зависимости между числом и объемом таксонов. — Ж. общ. биол., 1981, т. 42, № 3, с. 345—351.

Кирличников М. Э. К вопросу о количественном анализе в систематике растений. — Бот. ж., 1948, т. 33, № 3, с. 333—344.

Комаров В. Л. Учение о виде у растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1944. 244 с.

Кордюм В. А. Эволюция и биосфера. Киев: Наук. думка, 1982. 260 с.

Красилов В. А. Адаптивные типы как единицы естественной классификации. — В кн.: Материалы эволюционного семинара. I. Владивосток, 1973, с. 50—60.

Красилов В. А. Популяция, вид, дем и демогенез. — Ж. общ. биол., 1976, т. 37, № 4, с. 506—516.

Красилов В. А. Эволюция и биостратиграфия. М.: Наука, 1977. 254 с.

Куллман Б. Б. Критический обзор рода *Scutellinia* (Pezizales) в Советском Союзе. Таллин: Валгус, 1982. 158 с.

Либберт Э. Основы общей биологии. М.: Мир, 1982. 437 с.

Любищев А. А. О некоторых направлениях в математической таксономии. — Ж. общ. биол., 1966, т. 27, № 6, с. 688—696.

Любищев А. А. О форме естественной системы организмов. — В кн.: Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука, 1982, с. 24—36.

Майр Э. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с.

Медников Б. М. Закон гомологических рядов в наши дни. — Наука и жизнь, 1979, № 2, с. 33—37; № 3, с. 125—129; № 4, с. 58—65.

Мейен С. В., Соколов Б. С., Шрейдер Ю. А. Классическая и неклассическая биология. Феномен Любищева. — Вестн. АН СССР, 1977, № 10, с. 112—124.

Мейен С. В. Основные аспекты типологии организмов. — Ж. общ. биол., 1978, т. 39, № 4, с. 495—508.

Мейен С. В. Работы по проблемам системы, эволюции и формы организмов. — В кн.: Александр Александрович Любищев. Л.: Наука, 1982, с. 38—52.

Морозова-Водяницкая Н. В. Гомологические ряды как основа классификации рода *Pediastrum*. — Арх. Рус. протистол. о-ва, 1925, т. 4, вып. 1—2, с. 1—14.

Оксер А. Н. Определитель лишайников СССР. Вып. 2. Морфология, систематика и географическое распространение. Л.: Наука, 1974. 283 с.

Полянский В. И. К вопросу о значении таксономических единиц у низших водорослей. — Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 2. Споровые растения, 1936, вып. 3, с. 7—97.

Расницын А. П. К вопросу о виде и видообразовании. — В кн.: Проблемы эволюции. Т. 4. Новосибирск: Наука, 1975, с. 221—230.

Розанова М. А. О низших таксономических единицах. — Ж. Рус. ботан. о-ва, 1928, т. 15, № 3—4, с. 329—342.

Симоноян С. А., Ульяничев В. И. Некоторые аспекты систематики мучнисторосяных грибов. — Микол. и фитопатол., 1983, т. 17, вып. 2, с. 151—157.

Скворцов А. К. Основные этапы развития представлений о виде. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1967, т. 72, вып. 5, с. 11—27.

Скворцов А. К. Микроэволюция и пути видообразования. М.: Знание, 1982. 58 с.

Смирнов Е. С. Систематика живого. — В кн.: Структура и формы материи. М.: Наука, 1967, с. 401—431.

Смирнов Е. С. Таксономический анализ. М.: Изд-во МГУ, 1969. 186 с.

Старобогатов Я. И. Практические приемы систематики и вопрос о критерии вида. — Зоол. ж., 1968, т. 47, № 6, с. 875—886.

Степанова И. В. Новый вид рода *Wettsteinina* Hoehn., обнаруженный на Таймыре. — Новости систематики низших растений, Л.: Наука, 1980, т. 17, с. 74—80.

Татаринов Л. П. Классификация и филогения. — Ж. общ. биол., 1977, т. 38, № 5, с. 676—689.

Терентьев П. В. В защиту вида как конечного таксона. — Зоол. ж., 1968, т. 47, вып. 6, с. 887—900.

Филиппченко Ю. А. Эволюционная идея в биологии. М., 1926. 244 с.

Хохрякова Т. М. Значение ареалов для таксономии грибов — возбудителей заболеваний плодовых культур. — Новости систематики низших растений, 1980, т. 17, с. 86—100.

Численко Л. Л. О структуре таксонов и таксономическом разнообразии. — Ж. общ. биол., 1977, т. 38, № 3, с. 348—358.

Шаталкин А. И. Теория систем и таксономия. — Там же, 1978, т. 39, № 6, с. 829—839.

Шаталкин А. И. К вопросу о таксономическом виде. — Там же, 1983, т. 44, № 2, с. 172—186.

Шварц С. С. Рецензия на книгу К. М. Завадского «Вид и видообразование». Л., 1968. — Там же, 1969, т. 30, № 1, с. 111—114.

Шрам Ф. Р. О релятивистско-квантово-механическом подходе к эволюции. — Там же, 1980, т. 41, № 4, с. 557—573.

Ainsworth G. C. Ainsworth et Bisby's. Dictionary of the fungi. 6th ed., CMI, Kew, 1971. 663 p.

Arx J. A. Ascomycetes as Fungi Imperfecti. — In: The Whole Fungus/Ed. Kendrick B., 1979, v. 1, p. 201—213.

Barr M. E. Preliminary studies on the Dothideales in temperate North America. — Contr. Univ. Mich. Herb., 1972, v. 9, N 8, p. 523—638.

Barr M. E. The Diaporthales in North America with emphasis on *Gnomonia* and its segregates. 1978. 232 p. (Mycologia Memoir; N 7).

Fischer G. W., Shaw C. G. A proposed species concept in the smut fungi, with application to North American species. — Phytopathology, 1953, v. 43, N 4, p. 181—188.

Hoehnel F. Fragmente zur Mykologie. — Sitz. Akad. Wiss. Wien, Math. — Nat. Kl., I. Abt., 1919, Bd 128, S. 535—625.

Karsten P. A. Mycologia fennica. II. Pyrenomycetes. 1873. 250 p. (Bidr. Känn. Finl. Nat. Folk.; V. 23).

Kobayashi T. Taxonomic studies of Japanese Diaporthaceae with special reference to their life-histories. 1970. 242 p. Bull. (Gov. Forest Exp. Sta.; V. 226).

Martin P. Studies in the Xylariaceae: VI. *Daldinia*, *Nummulariola* and their allies. — J. S. Afr. Bot., 1969, v. 35, N 5, p. 267—320.

Miller J. H. A monograph of the world species of *Hypoxylon*. Athens: Univ. Ga. Press, 1961. 158 p.

Müller E., Arx J. A. Einige Aspekte zur Systematik pseudosphaerialer Ascomyceten. — Ber. Schweiz. Bot. Ges., 1950, Bd 60, S. 329—397.

- Müller E., Arx J. A.** Pyrenomycetes: Meliolales, Coronophorales, Sphaeriales. — In: *The Fungi/Ainsworth G. C. et al.*, v. 4, A, 1973, p. 87—132.
- Munk A.** Danish Pyrenomycetes. A preliminary flora. Copenhagen, 1957a. 491 p.
- Munk A.** On relation between ecologic and taxonomic aspects in the pyrenomycetes. — *Sydowia Beih.* 1, 1957b, p. 9—13.
- Petrak F.** Über die Gattungen *Gaeumannomyces* v. *Arx* et *Olivier*, *Halo-phiobolus* *Linder* und *Linocarpon* *Syd.* — *Sydowia*, 1952, v. 6, N 5—6, S. 383—388.
- Použar Z.** *Hypoxylon fraxinophilium* spec. nov. and *H. moravicum* spec. nov., two interesting species found on *Fraxinus angustifolia*. — *Ceská Mykol.*, 1972, roc. 26, cis. 2, p. 129—137.
- Použar Z.** *Hypoxylon macrocarpum* *Pouz.* spec. nov., a new fragrant pyrenomycete. — *Ibid.*, 1978, roc. 32, cis 1, p. 19—21.
- Rogers J. D., Whalley A. J. S.** A new *Hypoxylon* species from Wales. — *Can. J. Bot.*, 1978, v. 56, N 11, p. 1346—1348.
- Rogers J. D.** The Xylariaceae: systematic, biological and evolutionary aspects. — *Mycologia*, 1979, v. 71, N 1, p. 1—42.
- Rogers J. D., Candoussau F.** A new variety of *Hypoxylon cohaerens* from France. — *Ibid.*, 1980, v. 72, N 4, p. 825—832.
- Singer R.** The Agaricales in modern taxonomy. 2-nd ed., Weinheim, 1962. 915 p.
- Wehmeyer L. E.** The pyrenomycetous fungi. 1975. 250 p. (*Mycologia Memoir*; N 6).
- Whalley A. J. S., Greenhalgh G. N.** Numerical taxonomy of *Hypoxylon*. I. Comparison of classifications of the cultural and perfect states. — *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, 1973, v. 61, p. 435—454.
- Whalley A. J. S., Greenhalgh G. N.** Numerical taxonomy of *Hypoxylon*. IV. Comparison of the cultural states of some applanate species of *Hypoxylon* with other members of the genus. — *Ibid.*, 1975, v. 64, p. 369—373.
- Whalley A. J. S., Taligoola H. K.** Species of *Hypoxylon* from Uganda. — *Trans. Bot. Soc. Edinburg*, 1978, v. 42, p. 93—98.