

Классики биологической науки

Антон де Бари (Anton de Bary)



Антон де Бари (1831-1888) — основоположник учения о симбиозе (В.А. Парнес, 1972).

частный случай межвидовых отношений, который иногда возникает на основе паразитизма. Поэтому исследователи творчества А. де Бари либо вообще не упоминали о введенном им в биологию термине «симбиоз» (E.W. Smith, 1911; Л.И. Курсанов, 1940), либо упоминали о нем вскользь (В.А. Парнес, 1972).

Восстановление исторической справедливости в вопросе о приоритете А. де Бари как основателя симбиологии стало одним из стимулов для представления перевода его статьи «Явление симбиоза». Другой, не менее важный стимул — необходимость показать чрезвычайную актуальность научной методологии А. де Бари, который, выделив симбиоз из всего многообразия межорганизменных отношений, создал основу широкого использования симбиотических моделей, в которых фенотипические эффекты и генетические механизмы межвидовых взаимодействий проявляются наиболее четко. И наконец, в статье А. де Бари были впервые высказаны, хотя еще в очень осторожной форме, многие эвристические идеи о путях и движущих силах эволюции симбиоза, которые активно изучаются в настоящее время.

Представленную нами статью А. де Бари опубликовал более 130 лет назад. Используя весьма ограниченный и архаичный, с сегодняшней точки зрения, фактический материал, автор не только заложил основы изучения симбиоза как универсального биологического явления, но и сформулировал ряд ключевых проблем симбиологии, которые стали предметом изучения для многих поколений его последователей. Открытие и подробное изучение многочисленных симбиотических систем, которые не были упомянуты в статье А. де Бари (клубеньки бобовых растений, микориза, эндофитные и ризосферные ассоциации), показало необычайную прозорливость автора, поскольку такие, казалось бы, разнородные явления, как микотрофия, симбиотическая азотфиксация и биоконтроль патогенов, предстают перед нами как звенья единой цепи эволюционно связанных процессов. Пожалуй, только сейчас, в постгеномную эпоху развития биологии, мы можем в полной мере оценить смысл «придания вертикального положения Колумбову яйцу», с которым А. де Бари сравнил создание им учения о симбиозе.

Статья «Явление симбиоза» (в отличие от многих трудов А. де Бари по ботанике, микологии и фитопатологии) не переводилась на русский язык и является раритетом. Поскольку оригинальная статья не была снабжена иллюстративным материалом, мы взяли на себя смелость приложить к переводу изображения некоторых симбиотических систем, обсуждаемых автором (см. Приложение). Одни из этих иллюстраций были выполнены самим А. де Бари и опубликованы в его фитопатологических трудах (рис. 1), другие взяты из работ более поздних исследователей (рис. 2-4).

Использованная литература:

- Голубкова Н.С. Внешнее и внутренне строение лишайников. В кн.: Жизнь растений. Т. 3 /Под ред. М.М. Голлербаха. М., 1977: 390-419.
Грушвицкий И.В., Чавчавадзе Е.С. Класс саговниковые, или цикадопсиды (*Cycadopsida*). В кн.: Жизнь растений. Т. 4 /Под ред. И.В. Грушвицкого, С.Г. Жилина. М., 1978: 268-295.

Курсанов Л.И. Антон де Бари (1831-1888) и его значение в развитии микологии и фитопатологии. Уч. Зап. Моск. Гос. Университета, 1940, вып. 36 (Ботаника): 112-135.

Махлин М.Д., Сулова Т.Д. Семейство азолловые (*Azollaceae*). В кн.: Жизнь растений. Т. 4 /Под ред. И.В. Грушвицкого, С.Г. Жилина. М., 1978: 251-257.

Нгуен Хью Тхюк. Фотосинтез и азотфиксация в симбиотической системе *Azolla—Anabaena azollae*. М., 1988.

Парнес В.А. Антон де Бари. М., 1972.

Smith E.W. Anton de Bary. Phytopathology, 1911, 1(1): 1-2.

Перевод статьи с немецкого языка выполнила Л.П. Курьянова (под редакцией Н.А. Проворова) с фотоконии оригинала «de Bary A. Die Erscheinung der Symbiose. Strassburg: Verlag Von Karl J. Trübner, 1879, 30 s.», хранящегося в библиотеке Гамбургского университета (отдельный оттиск № 293М).

Н.А. Проворов

DIE ERSCHEINUNG DER SYMBIOSE

A. de BARY

Strassburg: Verlag VON Karl J. Trübner, 1879, 30 s.

ЯВЛЕНИЕ СИМБИОЗА

(доклад, сделанный на заседании Общества немецких натуралистов и врачей г. Касселя профессором ботаники университета г. Страсбурга Антоном де Бари)

Опубликованный доклад был сделан мною на общем заседании общества естествоиспытателей г. Касселя. Он предназначался для узкого круга слушателей — ученых и врачей — и должен был в доступной форме дать краткий обзор данных о широком круге явлений живой природы, а также заострить внимание аудитории на некоторых общих подходах для их оценки. Полагая, что обычный отчет, помещенный в ежедневной газете, будет достаточен для слушателей, а также и для тех, кто хотел бы ознакомиться с основными идеями доклада, я считал дополнительную публикацию излишней. Пожелание сделать доклад доступным для более широкого круга читателей у меня вряд ли бы возникло, если бы не критика, появившаяся в приложении к Аугсбургскому журналу № 296 от 23 октября со стороны А.W., которую нельзя назвать ничем иным, как провокацией. Высказывания корреспондента А.W. дают читателю совершенно превратное представление о содержании доклада, и кроме того в высказываниях этого корреспондента есть предложение, взятое в кавычки, как якобы дословное воспроизведение слов, которых в моем докладе не было и не могло быть. Читатели, которые далеки от естественнонаучной литературы, после прочтения статьи А.W. получают неправильное представление об изложенных мной вопросах, в чем я чувствую себя в определенной степени виноватым.

Вести какую-либо дискуссию с корреспондентом А.W., я полагаю, нет смысла. В то же время читателям, которые не вошли в круг слушателей моего доклада, я хочу предоставить некоторые замечания по существу вопроса, которые прилагаются в виде кратких заметок.

Страсбург, ноябрь 1878 года

Антон де Бари

Готовя материал для своего доклада, я занимался исследованием двух растений, которые находятся в своеобразном ассоциативном отношении друг к другу. Тот факт, что подобные сообщества изучаются уже не менее 10 лет, заставил меня обратиться к широкому рассмотрению явления совместной жизни разноименных [относящихся к разным видам — прим. ред. пер.] организмов — симбиозу. Вопрос о возможности рассмотрения нескольких частных явлений природы в рамках единой концепции вызвал у меня долгие размышления, связанные с общей методологией науки, и я пришел к выводу о том, что отчет о результатах конкретных исследований необходим для того, чтобы перейти к широким обобщениям.

Мой доклад был посвящен явлениям, взятым, главным образом, из растительного мира. Это позволяет весьма наглядно представить взаимоотношения, которые заслуживают общего обсуждения. Сходные явления, наблюдаемые в животном мире, станут для большинства слушателей понятными и легко запоминаемыми, если они обратятся к богатому обзору фактов, который Ван Бенеден недавно предоставил в своей прекрасной книге по паразитологии¹.

Одной ссылки на это издание достаточно для того, чтобы показать, что речь идет о чрезвычайно обширном материале, а значит, пришло время для его творческого обобщения. Позвольте мне теперь отметить наиболее важные положения доклада и дать им объяснения на конкретных примерах.

Самый важный и широко распространенный пример симбиоза — это *полный паразитизм*, то есть такое взаимодействие, при котором животное или растение проходит все свое развитие на поверхности или внутри организма другого, неродственного вида. Последний служит паразиту как исключительное место для проживания и поставляет ему весь необходимый питательный материал, то есть является, в полном смысле этого слова, *хозяином*, и паразит живет за счет хозяина, конечно лишь в том случае, если его питательный материал является приемлемым для паразита.

Конкретные случаи отношений между паразитом и хозяином могут быть чрезвычайно разнообразными. Это касается, в первую очередь, зависимости паразита от хозяина. В экстремальных случаях паразит *фактически*² нежизнеспособен без хозяина либо без разных видов хозяев, меняющихся на определенных стадиях развития паразита, как это показано для цестод, а также для ржавчинных грибов на барбарисе, огуречной траве и других растениях³. Другой экстремальный случай представляют паразиты, которые отыскивают разные виды хозяев, но только в строго определенные периоды своей жизни, а в остальное время могут существовать и без хозяина, как многие кровососущие *Epizoen* или некоторые грибы-убийцы насекомых. Например, мускардиновый гриб⁴ едва ли пощадит насекомое, если он найдет его в подходящее для себя время; однако гриб в состоянии

¹ P.J. van Beneden. Паразиты животного мира. Международная научная библиотека, т. XVIII. 1876.

² То, что паразиты, в большинстве случаев нежизнеспособны вне хозяина, есть *факт*, существующий в природе как проявление глубокой «адаптации», однако при этом нельзя утверждать, что хозяин *абсолютно необходим* при любых условиях. Можно себе представить, что в питательной жидкости (среде) природного химического состава и нужной температуры, в темноте и т.д. нам удалось бы вырастить ленточного червя из яйца до взрослого состояния. И если пока этого не сделали (или не пытались сделать), то на грибах подобные опыты могли иметь место, чему имеются примеры. Как отмечает Hallier, из зародыша (споры) картофельного гриба *Phytophthora infestans* удалось на особой питательной среде вырастить этот организм до полностью жизнеспособного спорообразующего состояния. Однако из этого факта не следует, что при условиях, существующих в природе и на наших полях, *Phytophthora infestans* не является специфическим паразитом, живущем только на живом растении картофеля и на некоторых близких видах.

³ Развитие цестод, то есть ленточных червей, и их зависимость от переселения от одного вида хозяина к другому — например, от свиньи и крупного рогатого скота к человеку — в общем, известно читателю из книги Ван Бенедена. С упомянутыми ржавчинными грибами происходит то же самое. *Puccinia graminis*, например, является грибом, вызывающим ржавчину у многих злаковых трав, но при этом он должен пройти для своего полного развития три, а иногда и четыре стадии. Это развитие возможно только на листьях барбариса (*Berberis vulgaris*), после чего гриб переселяется на листья трав, культивируемых или дикорастущих. Упомянутая четвертая стадия необходима для повторного заселения барбариса.

⁴ *Botrytis Bassii* — это гриб, который под названием *Muscardine* вызывает известное заболевание гусеницы-шелкопряда. На местных насекомых, в особенности, обитающих в лесах, он нападает очень часто. В дополнение к экземплярам, развивающимся в теле животных или на них, культуру гриба можно легко получить, если его высеять на воду или на влажную, свободную от питательных веществ почву. См. Ботаническая газета. 1867. 1.

также свободно расти и без хозяина, образовывать споры и при этом неустанно разыскивать новые жертвы.

Между двумя крайностями имеются все возможные переходы.

Другая сторона отношений между паразитом и хозяином состоит в том, что когда последний, как и паразит, активно развивается, то ему причиняется вред, то есть хозяин подвергается отрицательному воздействию. Между партнерами при условии питания паразита должны существовать отношения антагонизма, борьбы; ее исход может быть различен: с одной стороны, отсутствие видимых нарушений жизнеспособности хозяина при большом числе паразитов, как, например, по Ван Бенедену, у некоторых рыб; с другой стороны, немедленное заболевание или смерть из-за развития паразита, как это бывает при трихинозе человека, или же отмирание отдельных частей растения картофеля, пораженного фитофторой⁵.

Однако существуют и другие взаимоотношения между организмами разных видов, которые приближаются к явлению паразитизма, часто смешиваются с последним, но по своей сущности довольно сильно от него отличаются.

Например, многие мелкие животные поселяются на более крупных животных и живут за счет отходов (отбросов) последних, питаясь отторгнутыми частицами эпидермиса, перьями, волосками и так далее, как это делают многочисленные виды *Trichodecten* и *Philcpteris*; некоторые организмы используют слизистые секреты кожи рыб, как *Arguli* и др. Это, по Ван Бенедену *мутуалисты*, так как они приносят пользу хозяину, с которым сожительствуют, питаясь остатками, отходами хозяина, они «обеспечивают ему своего рода туалет, уборку».

Другие мелкие животные поселяются на более крупных или рядом с ними, питаясь за счет остатков (излишков) материала, которые поедают крупные животные. Это, по Ван Бенедену, так называемые *комменсалы*, а такой вид отношений называется «нахлебничество».

Ясно, что между всеми этими явлениями и строгим паразитизмом имеется сходство, но есть и принципиальное различие.

В растительном мире явления последних двух категорий встречаются редко. Однако понимание мутуализма по Ван Бенедену, по крайней мере, показывает близость к строению проживающих ныне форм, которое называется эпифитным, оно хорошо представлено в тропическом лесу множеством орхидей, ароидных и других растений.

Растения, которые поселяются на стволах деревьев, используют частицы, возникающие при выветривании или шелушении коры; их можно встретить и у нас на стволах, поросших мхами. Мелкие растения, которые используют для обитания и питания выветренные чешуйки коры или пробки, часто не делая больших различий между отдельными видами древесной растительности, хотя иногда проявляют явное предпочтение к определенному хозяину. Как содержащая хлорофилл древесная растительность, все упомянутые формы в процессе своего питания в значительной степени независимы от хозяина, который их поддерживает. По крайней мере, их можно было бы назвать комменсалами последних; но это обозначение пригодно для всех непаразитирующих растений, обитающих в той же местности, поскольку они все время должны с кем-то делиться имеющимися запасами углерода, воды и питательными веществами, получаемыми из почвы. Строгий комменсализм, соответствующий пониманию

⁵ *Phytophthora infestans*, или *Peronospora infestans*, — гриб, развитие которого в дождливые годы вызывает гибельную «болезнь картофеля», а именно почернение листьев (ботвы), а также отмирание клубней.

этого термина Ван Бенеденом, может и не существовать в растительном мире. Если мы не можем констатировать полный параллелизм между явлениями в растительном и животном мире, то у растений имеются другие случаи содружества форм разных видов, которые трудно разместить по разным категориям.

Примером для этого может служить упомянутый в начале случай, который стал стимулом для моего доклада: ассоциация *Azolla* и *Anabaena*.

Azolla — это род папоротникообразных растений, которые выглядят как большие облиственные мхи и растут, плавая на водной поверхности, подобно многокореннику или ряске (*Lemnaceen*). Стебель, пускающий вниз сильно разветвленные корни, унизан двурядно расположенными листьями, которые расположены параллельно зеркалу воды. Каждый лист имеет две лопасти, из которых нижняя находится непосредственно в воде, а другая, верхняя — на ее поверхности.

По своему строению эти растения, если не принимать во внимание некоторые специфические особенности, не обнаруживают существенных отличий от других растений с аналогичным образом жизни, однако они имеют одно исключительно интересное свойство. На нижней поверхности каждой верхней доли листа, обращенной к воде, имеется узкое отверстие, которое ведет в нишу, являющуюся как бы продолжением поверхности листа и покрытую особыми волосками. В этой нише живет маленькая синезеленая водоросль, представленная четкообразными рядами продолговато-округлых клеток, окруженных желеобразной массой, что характерно для многих представителей *Nostocaceen* — ностоковых, особенно для группы анабеновых (*Anabaena*)⁶.

При закономерном отмирании старых листьев азоллы погибает и находящаяся в них анабена. Другие водоросли ее место не занимают. Каким образом и откуда попадает этот организм в каждый без исключения лист? Ведь его не удастся обнаружить вне взрослых растений, а также на выросшем листе или у входа в нишу.

Водоросль удастся найти только в одном месте, а именно внутри почки на каждой ветви, которая постоянно растет в длину и последовательно образует новые листья и ветви. Кончик почки имеет крючкообразную форму и загнут вверх, а позади него имеется выпуклость, которая окружена молодыми ветвями и листьями. Это пространство и обживается

⁶ Ностоковые — богатая формами группа простых водорослей. Они представляют собой клетки, соединенные друг с другом в нити. Клетки имеют гомогенные голубовато-зеленые протоплазменные тела с желатиновыми стенками. У форм, подлежащих нашему рассмотрению, клетки круглые или эллипсоидной формы с закругленными концами, а нити имеют форму четок. Формы, названные в тексте, или роды *Anabaena* и *Nostoc*, отличаются друг от друга определенными, здесь не обсуждаемыми особенностями размножения. Под первыми я понимаю совокупность форм, которые сходны с другими родами: *Anabaena*, *Cylindrospermum*, *Sphaerozoga*. Некоторые виды *Nostoc* и *Anabaena* живут свободно, на сырых скалах, влажной земле или плавая в воде, отчасти как микроскопические растения, отчасти в виде скоплений, связанных желеобразной массой, которые достигают значительной величины и видны невооруженным глазом. Некоторые виды анабены предпочитают водную среду обитания. К ним присоединяются в соответствии с образом жизни упомянутые симбиотические формы. Анабена обладает особым способом размножения, который характерен только для нее, но у вида, обитающего в азолле, этот способ не выявлен. И если они относятся к анабеновым, а не к ностоковым, то об этом говорит форма таллома, которая больше сближает их с анабенами. Упомянутый ниже сожитель *Cycadeenwurzeln* относится к настоящим представителям ностоковых. Встречаются ли у *Cycadeenwurzeln* другие симбиотические формы ностоковых, о чем могли бы свидетельствовать публикации в литературе, я не знаю. Для объяснения того факта, что водоросли, о которых идет речь, попадают при благоприятных условиях в особую экологическую нишу, следует подчеркнуть, что они имеют пассивный способ передвижения. На определенных стадиях жизни они медленно передвигаются челночным способом, хотя сам механизм движения еще не выяснен.

анабеной. В него входит позади кончика каждый появляющийся зачаток ветви, чтобы затем занять свое законное место. Здесь же закладываются молодые листья, у которых верхние лопасти сначала плоские, направленные на нижнюю сторону в виде утолщения, которое затем быстро увеличивается, образуя углубление. Именно в этот момент часть водорослей входит в оболочку, чтобы затем продолжать расти в полости листа. Далее растяжение стебля удаляет и изолирует новые листья от места своего первоначального возникновения. Как ранее отмечали Меттениус и Страсбургер⁷, которым мы благодарны за точное описание этих отношений, лист не может существовать без ниши, а ниша без анабены.

Не менее важно и следующее. У азоллы известны четыре вида, внешне очень похожие друг на друга, но резко различающиеся по характеру размножения. Два из них распространены в Америке и Австралии; третий вид — в Австралии, Азии и Африке, четвертый вид — в области реки Нил. Все их формы и экземпляры, которые были исследованы, обнаруживали сходное развитие и содержали анабены, причем различие анабен из разных форм азоллы не представляется существенным.

Существует целый ряд случаев, в которых близкие родственники анабены, описываемые обычно как *Nostoc*, сожительствуют с наземными растениями только в определенных условиях, хотя и с высокой регулярностью, как и в случае азоллы. В некоторых случаях носток может отсутствовать и попадает в растение извне только на определенных стадиях его развития. Подобное явление мы рассмотрим на примере *Cycadeen*⁸.

Проросток этого медленно растущего растения образует толстый, похожий на свеклу, стержневой корень, который, как и другие корни, разветвляется в почве или вблизи ее поверхности. Затем на них образуются одна или две пары прикорневых ветвей (*Wurzeläste*), которые поднимаются перпендикулярно и один-два раза ветвятся, образуя колбообразные набухающие концы; такие же вилкообразные ветви возникают затем друг от друга, часто образуя плотные комочки на ответвлениях стержневых корней, которые распространены вблизи поверхности почвы. В эти вилкообразные ответвления ностоковые водоросли часто (хотя и не всегда) проникают через межклеточные пространства, что вызывает характерное структурное изменение прикорневой ветви. Внутри коры у цикадовых образуется специальный паренхиматозный слой, в котором нет ностоковых; этот слой корней остается пустым пространством с узкими тяжами и перегородками, которое не отличается от остальной паренхимы.

Перегородки представляют собой клетки паренхиматозного слоя, сильно вытянутые в одну сторону. Образуемые межклеточные пространства заполняются водорослями, которые здесь растут в большом количестве.

Эти и некоторые аналогичные явления⁹ представляют собой достойные внимания ассоциации, характерные для совершенно разных видов растений. Однако имеется большая группа растений, включающая не-

⁷ Подробно все упомянутые явления представлены в монографии E. Strassburger «Über Azolla». Jena, 1873.

⁸ *Cycadeen*: в наших оранжереях известен под названием «*Sagopalmen*» — саговая пальма, саговник (*Cycadales*). Корневые ветви этого растения, если они не обживаются ностоковыми, имеют обычное для корня строение: аксиллярный сосудистый пучок окружен толстой корой, состоящей из слоев круглых угловатых клеток (паренхимы). Микроскопически мелкие неравномерные трещины на их поверхности могут служить ностоковым для проникновения внутрь корня.

⁹ Виды ностоковых сожительствуют с некоторыми мхами (*Anthoceros*, *Blasia pusilla*) или с цветковыми (*Gunnera*), поселяясь в нишах с особым строением: штаммы этих видов были исследованы фон Райнке. Сравни: Янчевский. Ботанический журнал. 1872. Т. XVI. С. 73; Кон. Статьи по биологии. I. 87; Райнке. Морфологическое исследование. Лейпциг, 1873.

скольких тысяч видов, все представители которой не только образуют ассоциацию из двух или трех дифференциальных видов, но и существуют исключительно в составе этой ассоциации: я имею в виду формы, известные как лишайники, *Lichenen*, например олений мох, исландский мох и другие. Их можно встретить в самых разнообразных местах, в том числе и там, где другие растения не поселяются (например, на каменистых осыпях или на голых скалах).

Многие из нас помнят еще со школьной скамьи, что лишайники — это криптогамные растения, которые по своему размножению сходны с грибами, известными как *Ascomyceten* (сумчатые грибы). По строению вегетативного тела они также похожи на грибы, за исключением наличия хлорофилл-образующей клеточной массы, никогда не формируемой грибами. В результате такого своеобразного строения гриб, входящий в лишайник, в отличие от свободных от хлорофилла форм, получает органические соединения, используемые как источники питания; этим и объясняется его рост на голых камнях.

Природа зеленых клеточных масс, характерных для лишайников, долгое время оставалась неясной, и лишь 10 лет тому назад удалось показать, что они являются не собственными частями гриба, а водорослями, которые живут и растут в грибах и на грибах, хотя и встречаются в других условиях, вне ассоциации¹⁰.

Определенный вид грибов и определенный вид водорослей образуют каждый раз в соединении друг с другом тело лишайника, и без тако-

¹⁰ Тело лишайника (таллом) состоит из ряда ветвистых, нитевидных, не содержащих хлорофилла клеток, «гиф», которые переплетены и объединены в более крупные комплексы, растут в определенном соединении друг с другом и образуют сформированное лишайниковое тело. Из этого комплекса нитей возникают плоды и споры, которые производят зародыши. Во всех этих явлениях лишайники сходны с грибами *Ascomyceten*, *Schlauchpilzen* (сумчатые грибы, аскомицеты). В отличие от сумчатых грибов, лишайники содержат между своими гифами клетки, образующие хлорофилл. Эти хлорофилл-образующие элементы, называемые гонидиями лишайника, имеют очень разное строение и распределение в талломе. Исходя из их постоянного наличия в каждом лишайнике ученые долгое время несколько не сомневались в том, что они являются органами этого же растения, похожего на грибы; их сходство с водорослями было налицо, и лишайники поэтому рассматривались как группа организмов, промежуточная между водорослями и грибами. Такая точка зрения подкреплялась исследованием Швенденера о строении слоевища лишайника, откуда вытекало, что гонидии возникают как маленькие ветки или концы веток, которые отделяются от лишенных хлорофилла нитей. И все же многое еще оставалось неясным; в частности, первичное возникновение гонидий из типичных органов размножения, спор; так как если производить посев спор под контролем, то при их прорастании появлялись всегда только нестабильные грибковые проростки, лишенные гонидиального слоя, характерного для таллома лишайника. В редких случаях, когда таковой получали при посеве, было неясно, откуда появились гонидии. На основании таких и аналогичных фактов в 1866 году я впервые высказал предположение о том, что *некоторые* лишайники, вероятно, могли появляться в результате регулярно происходящего объединения гриба и водоросли. Перенос этого предположения на *все* лишайники я не мог сделать из-за исследований, опубликованных в то время, в особенности из-за работ Швенденера. Однако позднее, благодаря исследованиям Фаминцына и Баранецкого появлялась уверенность в том, что так называемые гонидии идентичны самостоятельно существующим водорослям, на основании чего Швенденер после своих новых исследований предложил обобщающую теорию. Это все наконец устранило имевшиеся неясности и сомнения. Появилась и необходимость в прямом доказательстве двойственной природы лишайника путем синтеза, то есть соединения определенных самостоятельно растущих водорослей и грибов. Ресс и Шталь показали, что при определенных условиях это удается относительно легко.

В заключение следует добавить, что далеко не каждый находящийся в природе экземпляр лишайника может быть получен в результате объединения свободноживущих водорослей и грибов. От тела многих лишайников отделяются маленькие кусочки, которые содержат оба компонента последних, маленькие почки, сравнимые по составу с более старым талломом. Благодаря образованию этих почек увеличивается число индивидуальных лишайников.

См. дальнейший обзор, учебник по ботанике, где дана литература (в цитатах), Е. Шталь. Статьи. Лейпциг, 1877.

го соединения оно, как таковое, не существует. Если при благоприятных условиях посеять споры, хорошо развивающиеся в плодах лишайника, то из них вырастают только маленькие, быстро погибающие грибковые организмы, которые только тогда могут стать лишайниками, когда они находят подходящие водоросли и вступают с ними в ассоциацию. Каждый вид лишайникового гриба объединяется лишь с определенными формами водорослей или с одной из таковых. Хотя число видов водорослей, вступающих в связь с лишайником, велико, они относятся к узкому кругу родственных форм. Во всяком случае, их гораздо меньше, чем число грибковых видов, образующих лишайники, так как, благодаря открытию синтеза Шталем, следует, что один и тот же вид водорослей может сопутствовать многим видам грибов, обеспечивая образование разнообразных и дифференцированных форм лишайников.

Теперь следует вернуться к вопросу о форме ассоциации и о поведении ее отдельно взятых компонентов.

Если рассматривать описанные явления несколько подробнее, то как у азоллы и цикаса, так и у лишайников существует не только тесное сожительство разных видов, но и нигде не отмеченное строение, которое обеспечивает такое сожительство.

По упомянутым причинам, строго говоря, уже не может быть и речи о комменсализме; и еще менее о паразитизме. Анабена в азолле, как и носток в *Cycaswurzeln* обживают строго определенные места, но они не существуют за счет своего «квартиродателя», и у нас нет основания предполагать, что они вообще его чего-то лишают. Ностоковые, которые сожительствуют с *Cycaswurzeln*, могут свободно развиваться и расти в воде и без его помощи. Анабены, выделенные из азоллы, по всей видимости (что, однако, точно не доказано), если их искусственно изолировать, могут развиваться без живого хозяина в воде. Для них, как и для ностоковых форм, это можно было бы предположить *a priori*, и не только потому, что они имеют строение содержащих хлорофилл растений, способных существовать без органического субстрата, но и потому, что мы знаем многочисленные родственные им и очень похожие формы, так как большое количество видов ностоковых — анабены, которые растут (вегетируют) не в живом «квартиродателе», а свободно в воде или на почве.

Формы, о которых идет речь, можно было бы назвать мутуалистами, если признать, что, как и у некоторых животных, гость и хозяин («квартиродатель») оказывают друг другу взаимные услуги. Однако мы не всегда можем быть уверены в том, что подобная взаимность имеет место. То, что партнеры серьезно не вредят друг другу, это мы можем сказать, конечно, с определенностью, так как если бы это случалось, то соответствующие ассоциации не могли бы существовать долго. Тот факт, что «квартиродатель» полезен для мелких водорослей как защитник в общем смысле слова, представляется очевидным. Что же касается природы взаимной услуги, оказываемой хозяину, то здесь мы пока еще ничего не знаем [цианобактерии *Anabaena* и *Nostoc*, вступающие в симбиоз с *Azolla* и с цикадовыми, фиксируют молекулярный азот — *прим. ред. пер.*].

С другой стороны, отношения, наблюдаемые у животных, отличаются от отношений, характерных для лишайников, по крайней мере, в большинстве случаев.

Конечно, можно с некоторой степенью вероятности говорить об истинном паразитизме, особенно когда гриб находит местожительство на теле или в теле водорослей и большей частью питается за их счет, однако для наиболее распространенных случаев это не всегда соответствует дейст-

вительности. Более того, для большинства лишайников дело обстоит прямо противоположным образом: здесь водоросли способны существовать самостоятельно. Их далеко не всегда удается искусственно изолировать и активно выращивать, наблюдая, как они размножаются, однако формы водорослей, заселяющих лишайники, часто находят растущими спонтанно, вне тела лишайника.

Лишайниковый гриб ведет себя совершенно иначе. Он, как уже говорилось, не способен к самостоятельному развитию без водорослей и быстро погибает, если их не находит, так как он рассчитывает на ассимиляцию углекислоты для своего роста. Однако гриб поселяется не просто на водорослях или внутри их, а растет вокруг водорослей, принимает их в свое собственное тело, а затем, как и большинство лишайников, увеличивается в своей массе так, что образует основную составную часть всего тела, а водоросли — незначительную часть, а именно $\frac{1}{10}$ или еще меньше. Поэтому по соотношению компонентов гриб является «квартиродателем», хозяином, а водоросли — его гостем. При этом хозяин для того, чтобы существовать, связан с гостем, который поэтому весьма тщательно обслуживается; его росту и развитию, не только не причиняется вред, а наоборот, как мы увидим, по сравнению со свободноживущим состоянием он часто получает не меньшую выгоду, чем «квартиродатель». Последний со своей стороны заботится не только об укреплении связи тела с субстратом, проникая глубоко в твердую породу (например, в камень), но он также поставляет для совместного хозяйства необходимые минеральные элементы.

Мы, однако, не будем увлекаться интересными подробностями жизни (строением и экономикой) лишайников, а ограничимся уже сказанным, чтобы показать, что существует целый ряд явлений, которые примыкают к паразитизму и мутуализму. Ассоциации организмов разных видов столь разнообразны, что их трудно классифицировать по категориям. Паразитизм, мутуализм, лишайнизм и так далее представляют собой те частные случаи общего ассоциативного устройства, для которого термин «симбиоз» может служить как общее, коллективное обозначение. Если вы хотите провести различие среди этих основных категорий, то их следует разделить на *антагонистические* со взаимной борьбой и на *мутуалистические* (в широком смысле этого слова) со взаимным содействием симбионтов. Однако при более подробном рассмотрении такого резкого разграничения часто не удается получить.

Нет такого резкого разграничения также и с другой стороны, а именно для случаев симбиоза организмов, связанных общим хозяйством и таким разнообразием отношений, которые можно назвать «*Geselligkeit*» (то есть общественность, коллективность). Например, птица командор (*Commandeur-Vogel*), обитающая в Мексике, садится на вытянутый нос копающегося в иле буйвола и караулит комаров, которые пытаются заползти в его нос¹¹.

В горах Бразилии (*Orgel-Gebirge*)¹² живет хлорофилл-содержащее цветковое растение-гидрофит *Utricularia nelumbifolia*, возможно, поедающее

¹¹ Буйволы закапываются в ил, чтобы спрятаться от нападения комаров и не оставляют снаружи ничего, кроме кончиков ноздрей; на них садится замечательная птица — командор; в этом месте она подстерегает *Maringouin* (комаров), которые пытаются проникнуть в ноздри животного. Ван Бенеден. Т. 1. С. 125.

¹² Согласно реферату Дарвина «*Insectivorous plants*» (Насекомоядные растения), с. 442, *Bromeliaceae* (ананасные, бромелиевые) называются *Tillandsia* (тилландсия). В наших оранжереях можно увидеть скопление воды в розетках листьев таких растений, особенно у форм *Nidularium*.

насекомых. Оно обитает исключительно в скоплениях воды, которые заполняют воронкообразную сердцевину листовых розеток другого довольно распространенного там же растения *Bromeliaceae* (бромелиевого), и образует, подобно землянике, тонкие побеги (усы), концы которых вырастают в виде цветущих колоний, дающих побеги, если они попадают в новую розетку. Это отношения приближаются к тому, что мы привели в качестве примеров симбиоза, но могут быть также объединены и с теми отношениями, которые существуют между растениями и насекомыми, их опыляющими, а также между животными, которые ищут пищу или место для проживания, и другими животными или растениями, на которых они такое место находят, короче говоря, между взаимодействующими организмами разных видов, более или менее близкими или далекими. Я бы не возражал, в принципе, против такого широкого обобщения, по крайней мере, в данном случае, для того, чтобы доказать единство всех этих явлений.

Доказывая такое единство, мы сначала сможем отказаться от крайней точки зрения, которая рассматривает специфичных паразитов вне этой связи и примыкает к старой теории о том, что паразиты могут возникать из испорченных соков или из отмирающих тканей своего хозяина. Далее отпадает еще одна крайняя точка зрения о природе лишайников, исходя из которой лишенологи выступают против нового взгляда на строение этих организмов, возмущаясь якобы ошибочной деградацией своих любимцев, которые оказались не самостоятельными существами, а продуктами непозволительного, незаконного, союза между грибом и водорослями. Это возмущение должно исчезнуть, если исходить из того, что здесь речь идет не о каких-то аномальных процессах, а о разнообразных формах симбиоза, повторяющихся в живой природе повсюду.

Доказательство принадлежности обсуждаемых явлений к определенному типу взаимоотношений между разными организмами само по себе не ведет к их объяснению, если не понимать под последним обобщение изолированных фактов.

Однако правильное объяснение может быть найдено путем сопоставления аналогичных точек зрения либо путем проведения аналогичных границ для явлений, относящихся к совокупной категории; или же, наоборот, изучение отдельных явлений позволяет дать хорошее объяснение для всей совокупности.

Первое из этих объяснений — само собой разумеющееся, и едва ли здесь еще что-то можно добавить, принимая во внимание эволюционную теорию в том виде, в каком ее обосновал Дарвин, то есть с включением принципа отбора. Использование этого принципа вполне пригодно для описания явлений симбиоза, о которых идет речь, и может положить начало для их научного объяснения. Конечно, здесь сохраняются некоторые ограничения, поскольку сам принцип отбора *пока* что не находит объяснения в известных свойствах органического вещества и еще существует неопределенность по вопросу о физиологических основах процессов, обобщенных под названием «адаптация». В то же время именно в рамках понятия об адаптации нам становятся понятными (с привлечением теории отбора) привычки птицы-командора, поведение насекомых, которые ищут цветы¹³, отношения между азолой и анабеной, развитие лишайниковых грибов и паразитов, а также своеобразие форм и строения как историче-

¹³ Для ознакомления с вопросом об отношениях между насекомыми и цветами есть достаточное количество новой литературы (Герман Мюллер. Оплодотворение цветов насекомыми и их взаимная адаптация. Лейпциг, 1873).

ски возникшие, последовательные, ставшие наследственными явления.

Если бы эти явления удалось классифицировать согласно их эволюционному происхождению, то они могли бы усилить доводы в пользу теории отбора. При более тщательном изучении симбиоза эволюционное учение могло бы приобрести дополнительное, весьма существенное обоснование. Мы должны быть благодарны Дарвину, показавшему, что постепенные адаптации, коррелятивные изменения форм и трансформации организмов имеют место в результате внешних воздействий, с одной стороны, и способности самих организмов к трансформации, с другой стороны. Взаимодействиями этих главных факторов мы объясняем все те процессы и формы, которые существуют в настоящее время.

Большинство из них фиксировано; трансформации, благодаря которым они возникли, происходили не у нас на глазах, и мы не в состоянии вызывать их произвольно. В значительной степени это относится и к симбиозу. Для азоллы, например, обживаемая анабенами листовая ниша должна была появиться перед дивергенцией четырех имеющихся на сегодня видов. О ходе возникновения нынешнего состояния мы получаем представление частично благодаря наблюдению вариабельности, способности к трансформации видов вообще, а также благодаря результатам искусственного отбора либо благодаря сравнению друг с другом встречающихся, наследственно фиксированных форм во взрослом и в эмбриональном состояниях.

В то же время очевидно, что среди многих факторов, которые можно понимать как воздействие внешней среды, влияние *срганизмов разных видов* друг на друга имеет особое значение; определяющим фактором является взаимная адаптация и возникающие на ее основе новые формы и поведение. Форма и устройство цветков, которые посещают пчелы, как и строение тел их посетителей, отношения азоллы и анабены и тысячи похожих отношений становятся понятными из взаимной адаптации и только из нее. И здесь речь идет часто о готовых, наследственно фиксированных состояниях. Но вероятно и то, что чем теснее взаимоотношения, определяющие форму, тем скорее можно предполагать совершение направленной трансформации путем изменения этих отношений, и многие случаи симбиоза, определяющие форму, подтверждают это предположение. Понадобилось бы много времени для того, чтобы могла исчезнуть листовая ниша азоллы, занимаемая анабеной; но для этого сначала потребовалось бы убрать маленького гостя с нежных веток без повреждения последних, что представляет большую трудность.

Однако имеются и более доступные для изучения случаи. Многие строгие паразиты влияют на своего хозяина, определяя его форму. Например, если паразитический гриб проникает в почки пихты (*Abies pectinata*), то зараженная ветка вместо того, чтобы располагаться горизонтально, образуя двусторонние вечнозеленые листья и ответвления, поднимается вертикально, разветвляется мутовчато, в конце года сбрасывает свою листву, а следующей весной она появляется вновь на старых ветках в форме маленького вечнозеленого пихтового деревца, которое может достигать возраста десяти лет и более¹⁴.

Эти изменения формы, которые непосредственно вызываются па-

¹⁴ Такое явление хорошо описано в литературе, его можно наблюдать в каждой пихтовой популяции. Оно известно под названием «Hexenbesen» (ведьмины метлы) или «Donnerbusch» (молодило) и вызывает опасение из-за значительных повреждений, которые обусловлены паразитическим грибом *Aecidium elatinum*. См. Ботаническая газета. 1867. С. 257.

разитами, могут намеренно вызываться и предотвращаться. Однако такие примеры не являются показательными, так как они граничат с областью патологии и могут быть связаны с образованием вредных веществ или опухолей, из-за чего их наглядность ослабевает (хотя мы и не можем однозначно определить, где проходит грань между патологической и не болезненной трансформацией).

Если ностоковые проникают в вилкообразный корень *Cyadeenwurzeln*, то, как было ранее упомянуто, существенно изменяется его строение. В плотной паренхиме корня появляются пространства, которые занимает гость; их образование определяет собственные направления роста без проникновения гостя в ткань. Аналогичное развитие в еще более выраженной форме мы видели у лишайников, образуемых водорослями и грибами. О последних самое характерное уже говорилось. Очень важно отметить, что водоросли сами в большинстве случаев сильно изменяются в результате воздействия их «партнеров». Направления роста, от которых зависит форма, идут не так, как прежде. Плоская или круглая студенистая колония, которую обычно образуют ностоковые, в составе лишайника принимает форму регулярно разветвленного тела. Круглые или продолговатые содержащие хлорофилл клетки *Pleurococcus* и *Stichococcus*, охваченные лишайниковым грибом, тотчас изменяют свою форму, а направление их деления может тоже стать другим в зависимости от того, какие лишайниковые грибы принимают в нем участие. О патологических изменениях здесь не может быть и речи, как и в случае с цикасом (*Cycadeen*), и не только потому, что отсутствует общепринятое понятие о том, что нужно называть больным, а что здоровым, но и потому, что не снижается жизненная энергия, не наблюдается ускоренного регулярного отмирания клеток и аналогичных критериев болезненных состояний. Данные Шталя о синтезе лишайников говорят о том, что клетки водорослей с их вхождением в лишайниковый союз становятся во много раз крупнее и богаче хлорофиллом, чем прежде, то есть во всех отношениях сильнее; и это состояние сохраняется в течение всей жизни, благодаря лишайниковому сообществу, часто существующему десятки лет.

Здесь и в некоторых других случаях (число примеров я мог бы увеличить) видны, благодаря тесным взаимоотношениям симбионтов разных видов, изменения формы, которые происходят непосредственно и которые ни в коем случае не имеют патологического значения, и более того, экспериментатор может предотвращать или вызывать их путем разделения или объединения симбионтов. Но поскольку эти явления, которые мы обобщили как симбиоз, представляют лишь отдельные случаи в большом ряду взаимоотношений организмов, то такое обобщение вносит свой вклад в оценку отдельных случаев. Кому-то такой подход покажется излишне сложным, даже не заслуживающим внимания, однако подобные сомнения отпадают тогда, когда дело касается новой экспериментальной области.

Часто эволюционное учение упрекают в отсутствии надежной экспериментальной основы. Ознакомившись с явлениями симбиоза, мы видим, насколько это несправедливо, так как при естественном развитии многих животных и растений, как мы показали, происходит великолепный природный эксперимент по возникновению новых форм. Этот эксперимент полностью оправдывает основные принципы эволюционного учения, вне зависимости от того, какое значение мы будем придавать естественному отбору и его роли в постепенном образовании видов. Искусственный эксперимент по объединению или разъединению разных форм

также очень желателен, особенно если его можно будет использовать для объяснения наблюдаемых в природе явлений.

И, наконец, последнее, на что я хотел бы обратить внимание. Тот материал, который я здесь представил, не содержит новых наблюдений, это в целом уже хорошо известные факты. Однако теперь эти факты предстают перед нами как подтверждения фундаментальных принципов общего учения, о котором шла речь. В действительности такие подтверждения встречаются нам повсюду, и учение о симбиозе призвано сыграть роль Колумбова яйца, которое наконец-то удалось поставить вертикально. Для этого необходимо только внимательно оглядеться вокруг.

Приложение

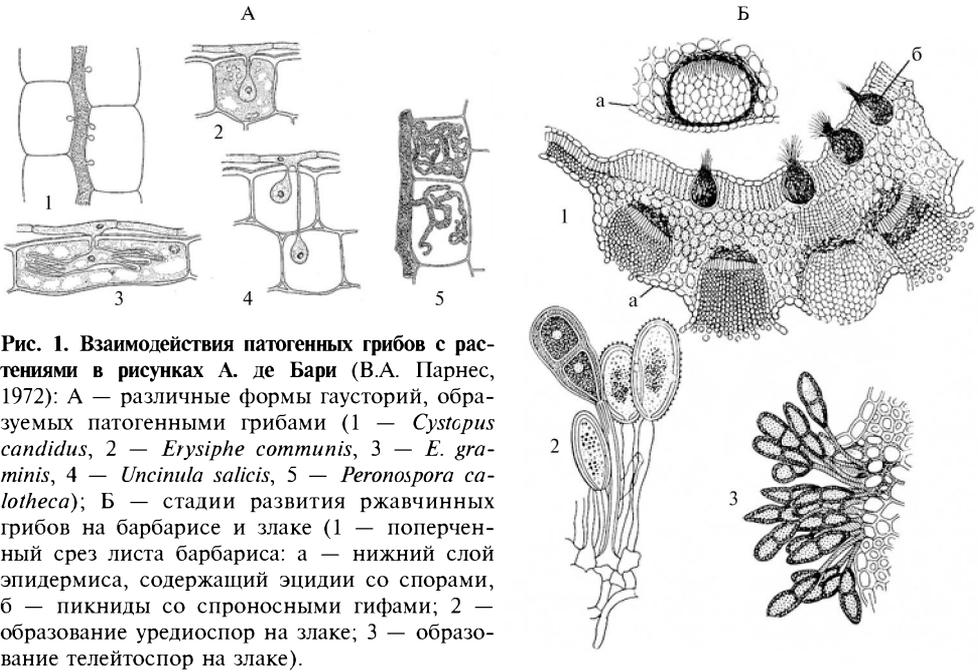


Рис. 1. Взаимодействия патогенных грибов с растениями в рисунках А. де Бари (В.А. Парнес, 1972): А — различные формы гаусторий, образуемых патогенными грибами (1 — *Cystopus candidus*, 2 — *Erysiphe communis*, 3 — *E. graminis*, 4 — *Uncinula salicis*, 5 — *Peronospora calotheca*); Б — стадии развития ржавчинных грибов на барбарисе и злаке (1 — поперечный срез листа барбариса: а — нижний слой эпидермиса, содержащий эцидии со спорами, б — пикниды со спороносными гифами; 2 — образование уредиоспор на злаке; 3 — образование телейтоспор на злаке).

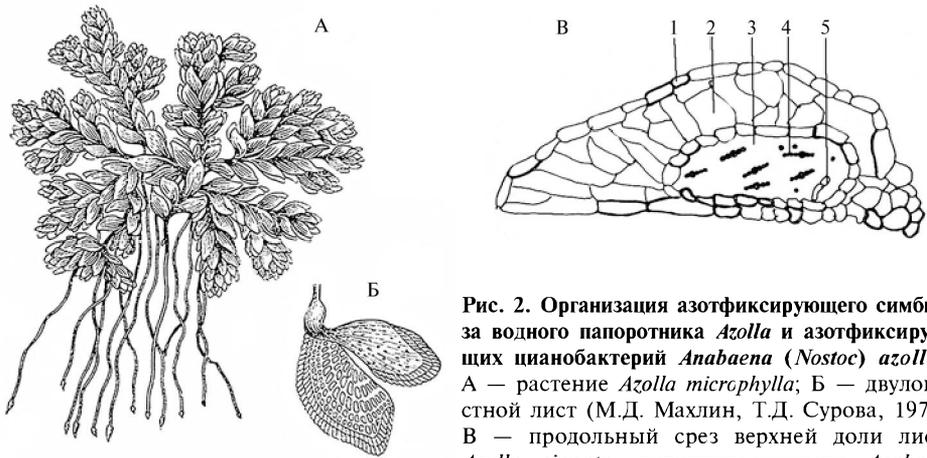


Рис. 2. Организация азотфиксирующего симбиоза водного папоротника *Azolla* и азотфиксирующих цианобактерий *Anabaena (Nostoc) azollae*: А — растение *Azolla microphylla*; Б — двудоплатный лист (М.Д. Махлин, Т.Д. Сулова, 1978); В — продольный срез верхней доли листа *Azolla pinnata*, колонизированного *Anabaena (Nostoc) azollae* (1 — эпидермис, 2 — паренхима, 3 — полость на вентральной стороне листа, 4 — филаменты цианобактерий, состоящие из вегетативных клеток и увеличенных гетероцист, 5 — многоклеточный волосок) (Нгуен Хью Тхьюк, 1988).

4 — филаменты цианобактерий, состоящие из вегетативных клеток и увеличенных гетероцист, 5 — многоклеточный волосок) (Нгуен Хью Тхьюк, 1988).

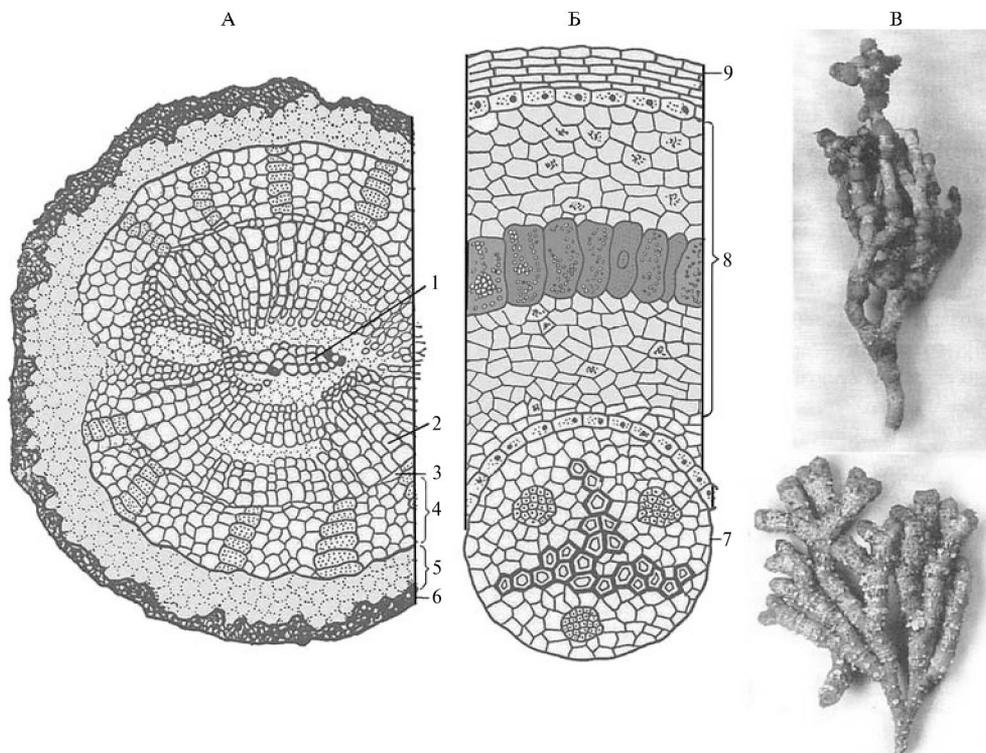


Рис. 3. Симбиозы цикадовых растений с цианобактериями (И.В. Грушвицкий, Е.С. Чавчавадзе, 1978): А — центральный корень саговника поникающего, *Sycas revoluta* (1 — первичная ксилема, 2 — вторичная ксилема, 3 — камбий, 4 — вторичная флоэма, 5 — первичная кора, 6 — перидерма); Б — коралловидный корень этого же растения (7 — центральный цилиндр с проводящим пучком, 8 — первичная кора со слоем клеток, содержащих цианобактерии, 9 — перидерма); В — внешний вид коралловидных корней.

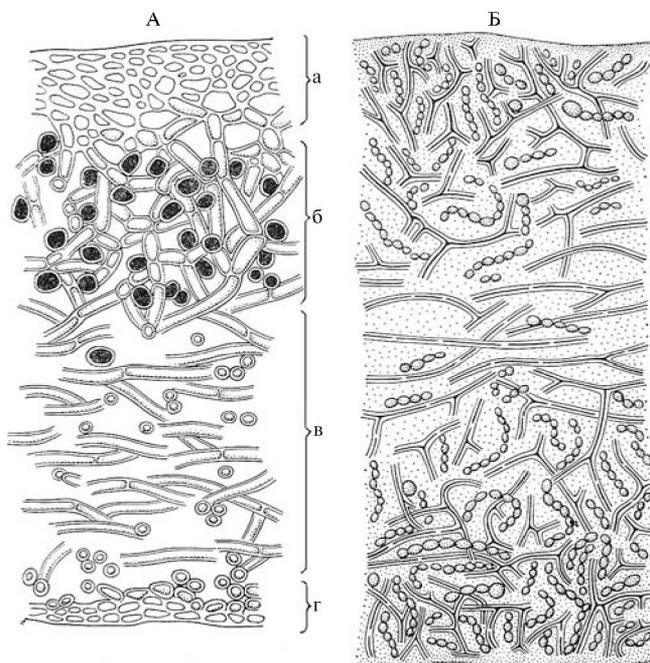


Рис. 4. Анатомическое строение лишайников (Н.С. Голубкова, 1977): А — гетероталличное слоевище (а — наружный коровый слой, б — слой водорослей, в — сердцевина, г — нижний коровый слой); Б — гомоталличное слоевище (локализация водорослей неспецифична).