

ПАЛЕОБОТАНИЧЕСКОЕ ЗАВЕЩАНИЕ С.В. МЕЙЕНА

Публикуемая ниже работа «Флорогенетика – интегративный подход в палеоботанических исследованиях» – последний труд С.В. Мейена (1935–1987), который он рассматривал как свое научное завещание поколениям будущих исследователей.

Трагические обстоятельства, в которых создавалась эта работа, позволяют рассматривать ее как своего рода научный подвиг, нерукотворный памятник своему творцу. Великий С.В. Мейен умер от рака в своей маленькой квартирке на ул. Ферсмана в Москве, распятый на постели, постепенно сжигаемый в огне невыносимых страданий, но все еще не верящий в свою скорую смерть и почти до конца пытавшийся работать.

«Флорогенетика» была надиктована им на магнитофон в феврале 1987 года, в редкие уже тогда часы, когда приступы боли ослабевали. Писать он уже не мог. Помню, как он с гордостью давал прослушивать эту запись друзьям и знакомым, приходившим его навестить. Затем фонограмма была расшифрована его лаборанткой – добрейшей, преданной К.А. Печниковой. В те дни Сергей Викторович верил, что сможет работать так и дальше, и даже испытывал в связи с этим определенный энтузиазм. Надиктованная рукопись виделась ему началом большого труда, охватывающего в едином синтезе географию, флористику, филогению и систематику ископаемых растений. Но вышло иначе...

Продолжить он уже не смог. Но пока позволяли силы, Сергей Викторович пытался улучшить текст «Флорогенетики», уточняя формулировки. Происходило это следующим образом. По утрам, по зову Учителя я входил в его спальню и садился с рукописью и ручкой в изножию кровати, на которой он лежал. Сергей Викторович пытался сосредоточиться. По его знаку я читал ему фразу или абзац, он думал над ними и говорил, что и как изменить. Я выполнял его указания и показывал ему, что получилось. Если результат его удовлетворял, мы переходили к следующей фразе или абзацу и так продвигались вперед, пока Сергею Викторовичу не изменяли силы.

Продолжительность наших совместных бдений над рукописью, вначале составлявшая час или полтора, быстро сокращалась. Заметно ухудшалось качество правки, о чем я не осмеливался сказать Учителю. Пока он не понял это сам. Он вдруг прервал работу, зажмурил глаза и отчетливо произнес: «Все, больше не могу, это конец». И после короткой паузы воскликнул: «Господи, не хочу жить идиотом!» И мне: «Иди, спасибо тебе за все!» Я молча вышел, в горле у меня стоял ком.

Впрочем, и после этого Сергей Викторович не забыл о рукописи. В один из серых мартовских дней 1987 года, незадолго до своего преставления, он вновь позвал меня к себе и попросил опубликовать «Флорогенетику» в существовавшем виде. Добавив к ней, как он выразился, «хотя бы через звездочки», текст его только что вышедшей статьи «География макроэволюции у высших растений» (Журн. общ. биол., 1987, Т. 48I, № 3, с. 291–309).

К сожалению, по условиям времени, это не могло быть сделано. «Флорогенетику» удалось опубликовать, причем отдельно от «Географии макроэволюции», только в 2001 году в сборнике материалов научной конференции, посвященной памяти С.В. Мейена¹. Публикуемый ниже текст, печатается по рукописи, хранящейся в научном архиве Мейена. При подготовке текста к печати в него была внесена лишь минимально необходимая стилистическая правка (смысловые вставки взяты в квадратные скобки). В результате текст во многом сохранил особенности устной речи с ее повторами, поисками более подходящих слов, громоздкими периодами и т.д.

В настоящем издании работа С.В. Мейена публикуется в соответствии с последней волей ее автора. Тем более что сборник материалов симпозиума, в котором первоначально была опубликована «Флорогенетика», давно стал библиографической редкостью. «География макроэволюции» печатается по последней публикации (см. выше) без русского и английского резюме.

И.А. Игнатьев

¹ Мейен С.В. Флорогенетика – интегративный подход в палеоботанических исследованиях // Материалы симпозиума, посвященного памяти Сергея Викторовича Мейена (1935–1987). Москва, 25–26 декабря 2000 г. – М.: ГЕОС, 2001. – С. 280–298.

Флорогенетика – интегративный подход в палеоботанических исследованиях

С.В. Мейен

Применение палеоботанических и вообще палеонтологических исследований всегда видится по трем основным линиям: это стратиграфические исследования, то есть применение растительных остатков для стратиграфии. Во-вторых, это индикаторная роль, когда с помощью ископаемых растений мы восстанавливаем какие-то признаки той среды, в которой они произрастали. И третье направление – это связь палеоботаники с таксономией в целом [и] с таксономией ископаемых растений, что не совсем одно и то же, через таксономию с филогенетикой, [а] отсюда – к эволюции.

Конечно, когда мы говорим об эволюционных вопросах, мы привлекаем сюда и стратиграфические, и индикаторные [данные]. В общем, хотя индикаторную сторону палеоботаники уменьшать не надо, благодаря находкам ископаемых растений было сделано достаточно много интересных выводов, но все же основное, рутинное направление палеоботанических исследований и их применение – это остальные два случая – стратиграфия и систематика с филогенетикой.

Систематика, разумеется, тесно связано с морфологией, но для решения собственно морфологических задач палеоботаника используется, в общем, недостаточно интенсивно.

В геологии безраздельно господствует стратиграфическое использование ископаемых растений, то есть в системе наук о Земле палеоботаника – это, несомненно, обслуживающая дисциплина. В этом обслуживании палеоботаникой стратиграфии часто видят ее самый глубокий смысл, но при этом как-то забывают, а может ли глубокий смысл, цель существования заключаться в обслуживании самой стратиграфии как таковой?

Что такое стратиграфия как дисциплина в системе наук о Земле? Является ли она достаточно самостоятельной, самодовлеющей и настолько значимой в плане самодовления, чтобы можно было отдавать ей, так сказать, на службу целые науки? Мне кажется, что здесь существует

очень серьезная ошибка. И хотя стратиграфия играет колоссальную роль в геологии, без стратиграфии просто немислимо познание Земли, и, тем не менее, стратиграфия, в отличие от других областей геологии, с моей точки зрения, это *сугубо подсобная дисциплина*. Она достаточно развита, обладает мощными интеллектуальными методическими средствами, она сделала вообще очень много и много полезного. И тем не менее, если бы дело заключалось только в разработке стратиграфических проблем, от которых бы никуда наука не шла дальше, то об [этом] может быть и не стоило так волноваться.

Почему я так говорю? Я не считаю стратиграфию синонимом исторической геологии. С моей точки зрения, стратиграфия – это наука, которая устанавливает пространственно-временные отношения геологических тел. Она очень много дала геологии для распознавания этих соотношений геологических тел и того, что в этих телах содержится¹. Но как только она эту задачу решала и это решение принималось «потребителем», так стратиграфия свою роль выполняла и могла приниматься или за детализацию этого своего решения или за какую-то другую проблему. Других целей у стратиграфии, с моей точки зрения, нет. В этом смысле стратиграфия – *служанка остальных частей геологии*.

Тогда, если вспомнить то, что я говорил про палеоботанику (о том, что она воспринимается в системе наук о Земле как служанка стратиграфии), тогда получается, что палеоботаника (кстати, все это можно сказать и про палеозоологию) является как бы *служанкой служанки*. Это положение в общем униженное, но дело здесь не в каком-то самолюбии и стремлении от этой униженности избавиться, а в том, что когда науки находятся в таком двойном подчинении (то есть служанка служанки), то [возникает и соответствующее] отношение к ней. Отсюда, вполне естественно, и достаточно пренебрежительное отно-

¹ Имеются в виду, прежде всего, ископаемые органические остатки (*Ред.*).

шение к палеонтологии со стороны очень многих геологов и особенно, конечно, руководства геологической службы разных стран.

Думается, что здесь кроется очень серьезная, коренная ошибка. Она в том, что хотя палеонтология [в целом] и палеоботаника [в частности] действительно обслуживают стратиграфию, но не в этом их основная роль – фундаментальная роль в науках геологического цикла, по крайней мере сейчас. На ранних этапах истории палеоботаники ее роль в геологии, действительно, была преимущественно служебной и долго оставалась таковой, но сейчас времена начинают меняться. Чем дальше, тем [более самостоятельным будет] положение палеоботаники.

Частенько говорят, что геология нуждается в общей теории Земли. Мне это выражение не нравится, поскольку я в принципе считаю невозможным употреблять слово «теория» по отношению к каким-то единичным объектам. Теория [касается] всегда множества объектов. Поскольку множества Земель нет, [то] нет и общей теории Земли. А вот слово «модель» более подходяще. Модель включает в себя временную инвариантность, она может описывать не моментальные временные срезы существования какого-то объекта, в данном случае Земли, а диахронные срезы. Она показывает инвариантность и, следовательно, фундаментальность каких-то свойств Земли во времени, выдержанность определенных процессов во времени. Иными словами, модель – это гораздо более емкое и содержательное понятие, чем, скажем, широко распространенные в англоязычной литературе понятия *сценария* и *панорамы*.

Если мы действительно поставим перед геологией задачу построения общей модели Земли, тогда мы не сможем ее создавать сразу, в виде единого целого. Нам придется создавать [ее] частями, как частями мы строим крупное здание, где каждый специалист выполняет какую-то свою работу. В создании общей модели Земли (ОМЗ) я вижу три главных компонента, которым соответствуют агломерации дисциплин. [При этом] две агломерации принадлежат только наукам о Земле. Это, во-первых, дисциплины, относящиеся к тектоно-магматическому [циклу], и, во-вторых, дисциплины, изучающие седиментогенез и все, что дальше происходит с осадками.

Второй компонент общей модели Земли мы условно назовем лито-седиментологическим, что не очень точно.

Наконец, третий важный компонент – биосферный. Уже прошло то время, когда геологи,

рассматривая Землю в целом, отводили биосфере роль пленки плесени на поверхности планеты, живущую по своим прихотям. Законам планеты в целом на эту пленку в общем-то «наплевать». Теперь очевидно, что ни о каком седиментогенезе без мобилизации, переработки и отложения материала в другом месте при огромной роли ряда биосферных факторов не может быть речи. Жизнь – это существование почвенного покрова, закрепление поверхности, это приостановка эрозии или, наоборот, уничтожение растительного покрова, это возможность очень широкой эрозии и быстрой пенеппенизации рельефа. Когда осадок образовался, начинаются многочисленные биотурбации, растет бактериальная активность, пиритизация, разложение органических остатков с выделением определенных минералов и т.д. Таким образом, ясно, что вся эта литологическая компонента общей модели Земли тесно связана с биосферой. Мы просто не можем понять одно без другого.

В то же время, когда речь идет о тектоно-магматических процессах, мы сталкиваемся с большими породами и их комплексами, имеющими определенную типизацию. Тектоника в общем-то работает с формациями, а понятие формации стоит на грани литологии и тектоники. Тем самым оказывается, что биосферная компонента через формационный анализ достигает тектоно-магматического компонента модели Земли.

Взаимосвязи, о которых я говорю, существенны и на стадиях [идуших] процессов, которые мы хотели бы познать, но они не менее существенны [для] исследования того, что происходило. Здесь [важное значение] для тектоно-магматических процессов приобретает индикаторная роль той же палеоботаники. Не будь палеоботаники, неизвестно, когда бы наука дошла до идеи движения континентов. Присутствие сходных [ископаемых растений] на гондванских материках стало важнейшим аргументом и в пользу существования Гондваны, и в пользу ее раскола на движущиеся фрагменты.

Таким образом, в методологическом плане степень взаимодействия дисциплин-компонентов общей модели Земли очень сложна. Думаю, что именно с этой точки зрения мы должны рассматривать место палеоботаники в системе наук о Земле. *Мы должны расстаться с представлением [о том], что для наук о Земле палеоботаника играет такую всецело обслуживающую роль. [Обслуживание геолого-поисковых и стратиграфических работ, конечно, будет продолжаться].*

В некоторых районах геологи не проживут без палеоботаники буквально ни одного года – они тут же запутаются в своих разрезах. Но в *фундаментальной геологии палеоботаника и палеонтология приобретают основную роль в построении «биосферного» компонента модели Земли*. В [построении такой модели принимают равное] участие тектоника, литология и палеонтология (включая палеоботанику).

Это обстоятельство очень часто плохо осознается. В литературе много написано о том, как влияет рельеф на растительность и растительность на рельеф, есть порядочное количество спекулятивных работ (конкретных исследований выполнялось мало), где рассказывалось о том, как эволюция растительного покрова влияет на режим осадконакопления на планете. Достаточно детальные фундаментальные исследования здесь выполнялись исключительно редко. Я говорю об этом в данной статье, поскольку в ней намечаются новые направления, пути развития палеоботаники, [включающиеся] в интеграции старых подходов. То, что я условно буду называть дальше *флорогенезом*, будет как бы ботанической частью той биосферной компоненты модели Земли, о которой я говорил.

* * *

Иными словами, мы можем сейчас приступить к построению биосферной части общей модели Земли, но, как и всюду, надо выделить подчиненные задачи, [то есть] куски, которые могут исследоваться самостоятельно, понимая, конечно, где и какие связи мы оборвали. После какой-то стадии исследования эти связи, несомненно, придется восстанавливать.

По таким связям сейчас уже есть достаточно палеоботанических данных, чтобы посмотреть на них целиком, [под флорогенетическим углом зрения], имея в виду в дальнейшей перспективе интерпретировать полученное на языке общей модели Земли.

* * *

Такова поставленная задача в самом широком смысле. Как ее реализовать? Я думаю, что мы должны разобраться в некоторых компонентах всеобщей эволюции растительности. Я бы выделил здесь такие компоненты:

1. Прежде всего, мы должны разобраться в фитогеографическом районировании, но не просто в том, как располагались фитохории прошлого (царства, области, провинции и т.д.), а в их преемственности в истории Земли. [Обычно] фи-

тогеографические схемы² просто заполняются списками растений и говорится, что для такой-то фитохории в такое-то время характерны следующие роды и виды, дается список. Этот подход кажется мне сейчас сугубо недостаточным. Он хорош, когда мы хотим знать состав флор и провести границы для определенного времени, но совершенно недостаточен, если мы хотим ко всему подходить *флорогенетически*. [В этом случае] мы должны [понять], откуда взялись определенные компоненты флор, то есть имеют ли они автохтонное происхождение (произошли в этой же фитохории), или может быть какие-то [из них] явились сюда со стороны. Тогда надо разобраться во временах и условиях миграций, вообще почему они происходят. Надо разобраться в связи с этими же вопросами с центрами происхождения основных групп растений. Речь не идет о том, чтобы восстановить центры происхождения абсолютно всех таксонов. Эту совершенно нереальную задачу нет смысла ставить. Но установить место происхождения в крупном географическом плане основных таксонов, в особенности, определявших облик флор в течение долгого времени, я думаю, можно.

2. Теперь надо разобраться в пространственно-временной динамике самих флор: как они мигрируют, как ведут себя растения на их границах, что [представляют собой эти] границы во временном [аспекте], какова мера их экотонности. С первым и вторым вопросами связаны вопросы географии отдельных таксонов. При этом мы вынуждены ограничиться какими-то выборочными таксонами.

Дальше надо проследить, как филогения отдельных таксонов проецируется на флорогенетическое древо, то есть, как мигрируют [их] представители и каков таксономический результат этих миграций.

Хотя, строго терминологически, понятие флорогенеза не включает в себя экосистемную составляющую растительного покрова (то есть эволюцию экосистем), но практически для палеоботаники не надо разводить эти две линии изучения, разводить ради понятий, соответствующих геоботанике (растительности) и флористике (флоре). *Думается, что в палеоботанике надо делать сразу интегрированные исследования. Как я уже писал в прошлых работах, [в палеоботанике] четко развести геоботанические*

² Имеются в виду схемы палеофитогеографического районирования (Ред).

и флористические характеристики значительно сложнее, чем в неботанике.

В палеофлористические и, тем более, флорогенетические исследования надо включать и какой-то объем палеоэкологических [данных], палеоэкологию растений. Самое интересное в палеогеоботанике, это проследить геохронологическое распределение паттернов, экосистем, эволюцию во времени их основных типов. Скажем, сравнимы ли по своей фитоценотической структуре тропические леса мезозоя и позднего палеозоя с современными?

При обсуждении всех этих вопросов ниже я буду отдавать предпочтение собственно палеоботаническому материалу, хотя некоторые выводы могут приобрести определенность только, если мы обращаемся и к рецентному материалу. Если брать только ископаемый материал, некоторые закономерности можно принять за некоторый артефакт сохранности и иную случайность ископаемого материала, а не закономерное распределение таксонообразования. Я буду привлекать современный материал в ограниченном количестве, поскольку обобщение рецентного материала – задача особых исследований, которые должны проводиться (и проводятся) экологами. Может быть, они должны проводиться с учетом палеоботанических данных, которые сейчас не учитываются.

Вторая оговорка: многие задачи, о которых говорится в этой статье, вообще-то должны решаться с помощью математических методов [и] как бы специально созданы, чтобы эти методы применять. Соответственно должны строиться графики, диаграммы с ясно показанными количественными отношениями. До таких исследований у меня не дошли руки или не было технических возможностей, поэтому все оценки, приводимые ниже, большей частью качественные, а не количественные, и отношение к ним должно быть соответственным. Я думаю, что это не так страшно, когда речь идет о таксономических соотношениях и общем богатстве флоры, например, Северо-Востока СССР (Верхоянье, Вилюйская синеклиза) и Северо-Западной Европы (север Франции, Англия)³: говорить о соотношениях этих флор, которые устанавливаются лишь особыми нумерическими методами, просто

смешно. Эти европейские флоры настолько богаче сибирских и настолько велика разница в облике между ними, что для построения общей картины количественные методы не очень нужны. Скорее они полезны для более яркой и объективной демонстрации общей картины, которая обретает большую доказательность. Но они могут быть полезны при выборе одной из конкурирующих картин.

Третья оговорка, которую я хочу сделать, касается использованной литературы. Литература, которую можно было бы использовать, практически необозрима. Поэтому при знакомстве с литературой я обращал особое внимание на выявление диаметрально противоположных точек зрения и особенно важным считал просмотр материала под неканоническими точками зрения. При этом я не гнушался концепциями, [которые] сейчас чуть ли не единодушно отверга[ются] в литературе. Мне кажется, что некоторые из [этих] концепций были отброшены совершенно незаслуженно. Их неправильно поняли, неправильно критиковали, ошибочно определили их статус в общей системе научного знания, то есть люди просто не разобрались, имеется ли в виду, скажем, корректное описание некоторого объекта или же предлагается более идеализированная (абстрактная) модель, для природного осуществления которой требуются специальные условия.

Сказанное особенно касается концепции Дж.К. Виллиса «возраст и ареал»⁴. Ее оценка была совершенно несправедливой. Виллис показал на некоторых избранных объектах, что его концепция прекрасно согласуется с действительностью, но наблюдать выведенные закономерности где попало нельзя. Для этого нужны специальные условия. Если [эти закономерности] можно прекрасно наблюдать на юге Индии, на Цейлоне и в Новой Зеландии, то для этого совершенно непригодны северные страны.

Естественно, передо мной встали и сложные таксономические проблемы. Как известно, в литературе есть гораздо больше систем растений, чем хотелось бы. Я решил идти более простым путем и воспользовался системой, разработанной для русского и английского изданий своих «Основ палеоботаники» [см. ниже]. Я как бы постулирую истинность этой системы, хотя присутствие в ней дефектов различного диапазона неиз-

³ Имеются в виду ископаемые флоры позднего палеозоя этих территорий, принадлежавших в то время к разным климатическим зонам (соответственно, северной умеренной и тропической) (Ped.).

⁴ Willis J.C. Age and Area: A Study of geographical distribution and origin of species. – Cambridge: University Press, 1922. – 259 p.

бежно. Моя система подвергалась критике с разных сторон, но до сих пор мне удавалось отвечать на [нее].

Оправданием выбора своей системы служил тот факт, что при ее выработке принимались во внимание флорогенетические данные. Меня можно упрекнуть здесь в допущении «порочного круга» (я вырабатываю классификацию, опираясь и на флорогенетические данные, а затем подкрепляю флорогенетические выводы таксономически). В действительности, здесь не «порочный круг», а «метод многостороннего освещения». Мы приближаемся к одной общей цели – единой флорофилогенетической схеме эволюции растительного покрова. Эта схема основывается одновременно на филогении и флорогенезе, которые мы лишь искусственно разделяем. Эти два вида построений должны идти совместно и так у меня и шли. Поэтому обвинения в «порочном круге» были бы несправедливыми. Хотя, конечно, я не могу исключить возможность того, что какие-то наблюдения влияли на выводы в другой области.

Работа над этой статьей облегчалась в значительной мере тем, что мною были выпущены на русском и английском языках руководства по палеоботанике, соответственно «Основы палеоботаники» в издательстве «Недра» в Москве⁵ и «Fundamentals of Palaeobotany» в издательстве «Chapman and Hall» в Лондоне⁶. Эти книги освобождают меня от необходимости излагать множество деталей, которые нужны для доказательства конкретных положений. Конечно, для такого более четкого доказательства надо было бы приводить иллюстрации растений, комплексы спор и пыльцы, детальные карты распространения растений, обосновывать как-то стратиграфическое положение растительных остатков того или иного местонахождения и многое другое. Поскольку эти сведения или непосредственно содержатся в этих книгах, или же в них даны ссылки на необходимые первоисточники, во все такие детали я могу не углубляться и прошу читателя в тех случаях, когда у него будут возникать сомнения в отношении обоснованности моих выводов, консультироваться с этими изданиями и смотреть там, что и на чем у меня основано. Я думаю, что таким образом

общая картина будет получаться несколько более убедительной.

* * *

Несколько слов надо сказать про историю вопроса. В полном смысле слова флорогенетических исследований в том смысле, который я вкладывал в них в предыдущем тексте, не было.

Общие закономерности эволюции растительного покрова ранее рассматривались на ископаемом материале, причем наиболее детально это сделал А.Н. Криштофович в своих двух статьях 1946 года⁷. Но это была скорее попытка разобраться в механизмах смен растительности Земли. Причем А.Н. Криштофович задавался целью, с одной стороны, установить в истории растительного покрова какие-то наиболее крупные исторические этапы и дальше рассмотреть механизм смен флор, соответствующих этим этапам. Вот это была главная задача его статей.

В литературе много написано по поводу происхождения конкретных флор, причем про ископаемые флоры написано меньше и, как правило, это достаточно общие слова. Например, в 1930–1950-х годах было очень модно писать о том, что ангарская, гондванская и евразийская флоры позднего палеозоя происходят от космополитной флоры раннего карбона. Но дальше не было ничего сказано о том, где же, в каких областях конкретно зарождались основные группы растений этих верхнепалеозойских флор. Если флора раннего карбона космополитна, то, стало быть, и зарождение этих элементов могло происходить в любом месте.

Обсуждались вопросы миграции флор достаточно древних. Например, когда якобы была установлена общность ангарских и гондванских флор, то появились многочисленные предположения о том, каким образом Ангарида и Гондвана могли обмениваться растениями, предполагались разные миграционные пути. В особенности популярным был путь через Центральную Азию, Тибет, Кашмир и прилегающие места.

Много флорогенетических наблюдений, основанных и на палеоботаническом, и на неботаническом материале, собрано в замечательных

⁵ Мейен С.В. Основы палеоботаники. Справочное пособие. – М.: Недра, 1987. – 403 с.

⁶ Meyen S.V. Fundamentals of Palaeobotany. – L.; N.Y.: Chapman and Hall, 1987. – 432 p.

⁷ Криштофович А.Н. Происхождение и развитие мезозойской флоры // Тр. юбилейной сес. Ленингр. гос. ун-та. Секц. геолого-почвенных наук. – Л., 1946. – С. 95–115; Он же. Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы // Матер. по истории флоры и растительности СССР. Вып. 2. – Л.: Изд-во АН СССР, 1946. – С. 21–86.

книжках Е.В. Вульфа⁸. Они широко известны, издавались на русском языке и потом переводились на английский, и это, пожалуй, лучшее, что есть до сих пор и сейчас в исторической географии растений. Но любопытно, что Е.В. Вульф даже не ставил перед собой задачи построить какую-то универсальную флорогенетическую модель. То есть он пытался восстановить последовательность событий и потом уже, может быть, из этой последовательности вывести какие-то общие заключения. Но, в общем-то, этих заключений практически не было сделано.

Это особенно хорошо видно, пожалуй, из вопроса об относительном вкладе во флористическое разнообразие высокоширотных арктических и низкоширотных экваториальных тропических флор. Довольно долго, еще с прошлого века, длилась дискуссия о том, имеют ли покрытосеменные арктическое или экваториальное происхождение.

Е.В. Вульф, проанализировав весь имевшийся на его время фактический материал, пришел к выводу, что, несомненно, современная флора покрытосеменных имеет низкоширотное тропическое происхождение. Но из этого для него не следовало, что во все времена экваториальный пояс был колыбелью новых форм. Поэтому без колебаний он принял вывод А.Н. Криштофовича о том, что, скажем, мезозойская флора Европы произошла от флор Сибири (Ангарида). Таким образом, если во флоре покрытосеменных имела место миграция вновь образующихся элементов из низких широт в высокие, то в позднем палеозое и в начале мезозоя направление основных миграций и, соответственно, расположение основных центров формообразования было обратным, то есть никакой единой закономерности Вульф здесь не усматривал.

То же самое мы видим и в работах других палеоботаников, в том числе и в работах А.Н. Криштофовича. Какой-то единой закономерной картины в распределении флорогенетических центров и основных линий миграции вновь образующихся элементов не видно. И [фитогеографические модели], которые строились, и те флорогенетические модели, которые предлагались, – это были картины и модели для данного време-

ни, для данного участка Земли. Единой модели, которая бы охватывала все времена, не было.

Флорогенетические исследования довольно хорошо развивались на современном материале, и в заголовках работ неботаников сами слова «флорогенез», «флорогенетический» встречаются, несомненно, чаще. Это удивительно, что слова «флорогенез» и «флорогенетический» так медленно проникают в палеоботанику и не стали там обычными словами, к которым все привыкли и которые употребляются часто. Тем не менее, в целом картина в неботанической флорогенетике, которая или вообще не обращена к палеоботанике, или обращена только к палеоботанике самых последних эпох, в особенности антропогена, реже неогена и палеогена, еще реже мезозоя, а о палеозое там почти бессмысленно говорить, во всех этих работах мы видим попытку объяснить современное расположение флор, попытку разобраться в [их] преемственности, их происхождении. Но опять же, во всяком случае, в основополагающих, наиболее известных флорогенетических работах, например такого выдающегося флорогенетика, как А.И. Толмачев, общей модели [флорогенеза] не представлено.

* * *

Возникает вопрос, а возможно ли вообще, в принципе, построение такой модели? Может быть, это некоторая утопия, над которой мы зря будем трудиться. Может быть, растительный покров – это некоторый калейдоскоп растений, растительных формаций, каких-то других типов сообществ растений, который целиком подчинен влиянию [внешних] условий. И сложно увидеть в этом калейдоскопе что-нибудь, кроме отражения эволюции тех условий, которые всем руководили. Скажем, есть некоторые климатические зоны, есть какие-то области распространения определенных почвенных комплексов. Все это может контролироваться опять же климатом или тектоникой, или какими-то палеогеографическими процессами. Растительный мир просто пассивно реагирует на все это и никакой самостоятельной картины не проявляет. И потому незачем эту самостоятельную картину искать, иными словами, вполне допустима такая точка зрения, что растительный покров – это достаточно пассивное порождение биосферы и нет смысла автономизировать эти процессы.

Я не думаю, что растительный покров – это не автономная, а сугубо подчиненная часть биосферы, и что каких-то имманентных закономерностей

⁸ Вульф Е.В. Введение в историческую географию растений. 2-е изд., испр. и доп. – М.; Л.: Гос. изд-во колхозной и совхозной литературы, 1933. – 415 с.; *Он же*. Историческая география растений: История флор Земного шара. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1944. – 546 с.

тей в развитии этого покрова, не сводимых к распределению физико-географических факторов, нет. Это не только моя вера, [но] скорее вывод той работы, которая представляется сейчас читателю. В [ней] я пытаюсь показать, что мы можем уже сейчас предложить (в самой, конечно, общей и очень предварительной форме, с иллюстрацией очень немногочисленными примерами, которые, несомненно, нуждаются в умножении и уточнении) общую модель эволюции растительного покрова, причем такую, которая будет включать в себя и флорогенетическую часть в узком смысле слова, то есть анализ истории флор и фитохорий, слагаемых этими флорами, и эволюцию экосистемной компоненты, то есть фитоценотической организации растительного покрова. [И] все это на фоне совершенно конкретного географического пространства.

Причем в самом грубом изложении, если абстрагироваться от мелких деталей и частных отклонений, что совершенно неизбежно при построении любой модели в любой области науки, мы увидим, что в целом эта модель оказывается на удивление простой. [Получается, что] основное разнообразие таксонов высшего ранга, до семейства включительно, куется в относительно низких широтах. Это тропики и прилежащие к ним субтропики с наиболее теплым климатом и с минимальным числом морозных дней в году. Чем выше мы поднимаемся по меридианам, чем ближе мы приближаемся к полюсам, тем все ниже и ниже ранг тех таксонов, которые там образуются. По-видимому, в высокой Арктике и в наиболее благоприятных местах Южного полушария таксонообразование не идет дальше видообразования или образования таксонов, [рангом ниже] вида. Лишь в очень редких случаях речь может идти о родах. Это – один из главных выводов, который не представляет ничего нового по отношению к современному растительному миру, но никогда еще не представлялся как универсальный для всей истории Земли.

Были основания считать, что такое распределение таксонов на современной Земле в значительной степени обязано четвертичному оледенению, которое резко обеднило флоры более высоких широт, сохранив [при этом] разнообразие [флор] низких широт. Если бы не это оледенение, то растительность была бы значительно более однообразной и, соответственно, центры происхождения, [точнее] не центры, а области – места-кузницы форм распределялись бы по Земле значительно более равномерно.

Анализ палеоботанического материала, причем достаточно большого, с полной ясностью показывает, что это не так. С какими-либо оледенениями эта закономерность не связана, она универсальна [и] проявляется, начиная, по крайней мере, с раннего карбона. Возможно, она проявлялась в девоне, но с девонской фитогеографией пока еще не все ясно.

Точно та же картина получается в отношении экосистем: по мере движения из глубин прошлого к современности мы видим все большее и большее смещение во все более высокие широты экосистем определенного уровня организации. Девонские экосистемы экваториальных областей по уровню организации стоят ближе не к современным экваториальным, а к современным высокоширотным экосистемам. Эти экосистемы достаточно простого уровня организации, по-видимому, были распространены в том же девоне достаточно широко и едва ли мигрировали с юга на север. Но мы видим, что зарождение более сложных уровней экосистемной организации происходит в низких широтах и отсюда постепенно дрейфует все дальше и дальше к высоким широтам, а в низких широтах [имеет место более] высокая организация экосистем.

Лесные экосистемы карбоновой экваториальной области по уровню своей организации, вероятно, гораздо больше соответствуют организации экосистем современного умеренного пояса, чем экосистем нынешних тропиков.

Разумеется, все это еще примерное обобщение, которое нуждается в подтверждении. К этому надо добавить, что все эти выводы делались преимущественно на ботаническом материале и [потому] ни в коем случае [не приложимы] автоматически к зоологическому материалу. Хотя есть некоторые косвенные указания, что в мире животных происходит примерно то же самое.

Второе, о чем бы следовало предупредить сразу, это о том, что [указанные] выводы, которые делались исключительно на высших растениях, ни в коем случае нельзя автоматически переносить на такие группы, как листостебельные мхи, печеночники и разные группы водорослей. Вполне возможно, что некоторые группы водорослей, например красные водоросли, поведут себя совершенно иначе, [как и] листостебельные мхи некоторых типов. Короче говоря, здесь надо быть очень осторожным в отношении таксономического редуционизма и не относить автоматически ко всему растительному миру, ко всем аспектам его существования то, что было уста-

новлено только для высших растений. Здесь необходимы дополнительные исследования и лучше сначала провести исследования и сделать выводы, чем потом бороться с укоренившимися предрассудками.

Предлагаемая читателю [работа] может показаться старомодной. В современной фитогеографии все шире развиваются количественные методы, которые сродни кладистике, то есть строятся кладограммы некоторых флор, отбираются таксоны, ведутся подсчеты по определенным правилам. Все это делается с помощью компьютеров.

Должен сразу предупредить, что я умышленно не следовал этим путем, потому что считаю, что для такой обработки палеоботанических данных, для такой их компьютеризации, для четкого указания, какой род где присутствует, а где отсутствует, время сейчас не пришло.

Мы часто сравниваем флоры по какому-то общему их облику, причем мы знаем, что данные роды принадлежат, скажем, еврамерийской флоре, эти роды тоже принадлежат этой флоре. Но может так оказаться, что две флоры почти не будут иметь общих родов и, тем не менее, мы обе их отнесем к одной и той же флоре.

В фитогеографическом знании, так же как в таксономическом, еще очень много не просто не формализованного, а по-видимому, пока еще *в принципе* не формализованного. Здесь колоссальную роль играют «взвешивание» признаков, использование каких-то иногда мелких, но кажущихся особо ценными и значительными в данном контексте наблюдений, которые мы не можем провести через все матрицы признаков, но в каких-то случаях их использование оказывается совершенно необходимо.

Поэтому данная работа выполняется в старомодном ключе, и никакой попытки последовать здесь новомодным течениям во флористике не делается. Я знаю, что для некоторых людей этот способ мышления, этот тип обработки материала кажется совершенно неубедительным. Они считают, что здесь огромную роль играет субъективизм, а раз субъективизм – это уже не совсем наука.

[На мой взгляд,] это обычное следствие неправильного понимания соотношения субъективности и объективности в научных исследованиях. Непонимание того, что настоящей объективности в науке никогда не было и не могло быть, что полная объективность в науке – это вымысел логического позитивизма. Наша задача – не делать

наши познания абсолютно объективными. Не столько об этом должны мы заботиться, сколько о том, чтобы каждый вывод, будь то большой или маленький, как можно детальней аргументировался, чтобы читатель мог понять, на чем основано то или иное утверждение, чтобы делать как можно меньше голословных заявлений, которые не подкрепляются ссылками на конкретный фактический материал.

Такое отсутствие ссылок, отсутствие конкретности в фитогеографических работах кажется мне особенно вредным. Оно особо ярко проявляется в последних работах, которые посвящаются распределению тектонических плит, как они реконструируются по ископаемым флорам. Строится карта, на которую наносятся местонахождения, какие-то литологические индикаторы, потом все это анализируется с помощью компьютеров и предлагаются какие-то модели расположения материков и микроконтинентов.

Как правило, я совершенно не в состоянии понимать эти карты, [на которых] весь мир изображается на одной печатной странице книги, континенты разорваны на куски и [невозможно] узнать, какому континенту принадлежит данный кусок, нет нормальной географической привязки к современной сетке широт и долгот, к конкретному материалу.

Мне кажется, что мы допускаем гораздо больше субъективизма, представляя на суд исследователей картины, которые фактически не проверяемы, поскольку квалифицированный исследователь, хорошо знающий ситуацию, не может понять, откуда и что на этих картинках взялось.

Я не старался изображать такие картинки, а иллюстрации стремился делать предельно простыми, чтобы в них все было, по возможности, ясно и доказательно. Во всяком случае, чтобы можно было объяснить в тексте и в тех работах, ссылки на которые даются, расположение той или иной линии, время становления той или иной фитоценозы, время становления той или иной филогенетической линии.

При рассмотрении доказательств [этой] статьи важно брать весь их комплекс и ни в коем случае [не] рассматривать [эти] доказательства порознь. Как известно, любое наблюдение амбивалентно в отношении самых различных теорий. Поэтому единично взятое наблюдение или, как говорят обычно в таких случаях, единично взятый факт может служить подтверждением любой теории.

Если же мы берем весь комплекс фактов, весь комплекс привлекаемых к рассуждению наблюдений, то картина начинает резко меняться. Что я имею в виду? Я уже говорил, что одно из центральных положений работы – это вывод о том, что основная «кузница» новых форм, новых таксонов высокого ранга приурочена к экваториальным областям. Это находит подтверждение, прежде всего, в палеоботанической летописи. Именно палеоботанические данные послужили основой для этого вывода.

Однако эти данные палеоботанической летописи можно оспорить. Можно указать на их неполноту, на ненадежность определений каких-то форм, на недостаточно точную привязку каких-то находок. И действительно, если так подвергнуть сомнению каждый компонент этой палеоботанической схемы – филогенетической, с нанесением географического распределения таксонов – то и вся картина может быть подвергнута сомнению.

Однако картина и отношение к этой схеме меняются, если мы начинаем подключать все другие круги наблюдений. Это схема распределения разнообразия современных таксонов и отчетливейшим образом выраженные градиенты разнообразия, [показывающие, что последнее] резко понижается от низких широт к высоким. Это эндемизм флор разных областей. Мы прекрасно видим, что степень эндемизма, [его] таксономический уровень несравненно выше в южных странах, в низких широтах, чем в высоких широтах. Достаточно сказать, что для всей гигантской Арктической области существует только один маленький эндемичный род *Dupontia*, состоящий всего из двух видов. Количество эндемичных видов в тропических областях исчисляется тысячами, иногда многими тысячами.

Если мы подходим к анализу материала таким образом, берем весь комплекс данных, которые сейчас можно привлечь для решения интересующих нас вопросов, то картина предстает перед нами совершенно иначе. Мы получаем согласованные данные, которые, будучи взяты в таком комплексе, уже дают достаточно четкие указания на определенную закономерность. И в этом смысле эта закономерность становится неопровержимой, пока не привлечены какие-то принципиально другие столь же полные, столь же надежные комплексы данных.

* * *

Флорогенетике в том смысле, в котором она понимается в этой статье, я придаю большое зна-

чение в будущем палеоботаники. Я думаю, что именно флорогенетика в таком ее понимании, в такой трактовке ее задач и объема, может стать основной интегрирующей силой, основным интегрирующим средством палеоботанических исследований.

В самом деле, сейчас очень много сил тратится на филогенетические гипотезы, если соответствующее исследование чисто палеоботаническое, с ботаническим, а не со стратиграфическим уклоном. На выходе мы получаем какое-то количество филогенетических схем и способов проверки для них. [Но] объективных независимых способов проверки для них, если они получены с широким привлечением палеоботанического материала, внутри морфолого-таксономической палеоботаники не существует. Мы должны искать какие-то другие независимые способы проверки получаемых филогенетических схем.

Я думаю, что когда мы начинаем проецировать различные варианты филогенетических деревьев на флорогенетический фон, причем достаточно детально, то мы видим неосмысленность некоторых филогенетических линий. Например, трудно себе представить, чтобы какая-то группа, эндемичная для Гондваны, скажем, для мезозоя Гондваны, произошла бы от столь же эндемичной группы верхнего палеозоя северных окраин Ангарида, или наоборот. То есть филогенетические схемы должны быть [сопоставлены] с флорогенетическими «деревьями», и чем детальнее мы строим те и другие «деревья», тем все выше и выше должна быть степень соответствия между ними, выше и выше степень [этого соответствия].

С другой стороны, когда мы говорим о флорогенетических построениях, они очень сильно зависят от того, как мы понимаем филогенетические отношения между растениями. Были драматические случаи в истории палеоботаники, которые были связаны с ущемлением национальных чувств. Так, например, людям, которые работают в Гондване, неприятно признать, что практически вся триасовая флора Гондваны имеет северное происхождение. Не исключено, что центром, из которого дрейфовали эти растения, была Европа, как Западная, так и Восточная, что доминирующая гондванская группа *умкомазиевых* (или *користоспермовых*, как их принято чаще называть в литературе, но это незаконное название), что эти *умкомазиевые* на самом деле имеют северное происхождение и называть их типичными гондванскими растениями ни в коем слу-

чае нельзя. В Гондване они столь же естественны, как европейцы, люди английского происхождения, в Австралии, где аборигенов уже на фоне людей европейского происхождения почти не видно, и коренные австралийцы уже даже не очень осознают себя европейцами. Здесь совершенно та же самая история.

По мере того, как мы детализируем флорогенетические представления, мы должны соответственно корректировать и филогенетические представления, то есть эти представления должны идти бок о бок. И тогда оказывается, что флористика в ее фитогеографической и ее фито-стратиграфической компонентах оказывается теснейшим образом связанной и с морфологией, и с систематикой, и с филогенией растений.

Сюда оказывается привязанной, в конечном счете, и палеоэкология, потому что без помощи палеоэкологии мы не можем понять пути миграции растений, причины миграции растений, как та или иная группа растений могла жить сегодня в одном месте, потом в другом. Например, без помощи палеоэкологии невозможно понять, почему в юре Австралии есть растения, [которые] сейчас называют *Pachydermophyllum*, но вообще-то этот род отвергался как самостоятельный. Я тоже так считаю, что не стоит его выделять как самостоятельный род; фактически это *Pachypteris*, то есть род, который очень широко распространен в юре, в особенности в средней юре, но также и в верхней юре Европы. И только узнав, что некоторые *Pachypteris* были мангровыми растениями, а мы знаем, насколько широко мангровые растения распространяются по континентам, в особенности – по их побережью, мы можем понять, и нас уже не будет удивлять то, что растения такого типа встречаются в Австралии. Здесь нам помогла экология. Таким образом, для понимания всех этих миграций нам нужно привлекать широко и экологические данные.

Иными словами, мы приходим к выводу, что флорогенетические исследования в том виде, как они мною трактуются и предлагаются, интегрируют практически всю палеоботанику. Тем самым, если человек начинает заниматься флорогенезом, если он интересуется им вплотную, он хочет или не хочет, но должен становиться палеоботаником-универсалом и, становясь таким универсалом, он видит гораздо больше в палеоботаническом материале. Палеоботаника для него становится гораздо более интересной, что особенно важно для людей младших поколений. Тем самым переход на флорогенетические ис-

следования и постановка этих исследований в центр палеоботанической мысли действительно обещает нам дальнейший расцвет палеоботаники не только с точки зрения науки, но и с точки зрения привлечения способных кадров.

* * *

Установление колоссальной флорогенетической роли в отношении таксонов высокого ранга низкоширотных экваториальных флор имеет в конечном счете огромное природоохранное значение. Может быть, даже не столько в контексте охраны природы для нынешних поколений, сколько для поколений далекого будущего. Ведь все данные сейчас указывают на то, что низкоширотные зоны, тропические леса – это основные «кузницы» новых форм, в частности, новых форм высокого таксономического ранга – «кузницы» новых семейств порядков и т.д. Если мы разрушаем арктическую растительность, то мы разрушаем травяной покров, мы наносим несомненный вред природе, но так или иначе, в силу бедности флористического состава, этот растительный покров так или иначе восстанавливается, а в отношении общего разнообразия органического мира мы теряем мало.

Чем южнее мы идем, тем все больше и больше такие потери природных ландшафтов [выступают] как [потери] «кузниц» природных форм. И предельные потери наступают в областях низких широт. Если мы уничтожаем гектар или несколько гектаров, тысячи гектаров тропического дождевого леса, или горно-дождевых лесов тропиков, мы не просто уничтожаем большое количество видов и отчасти родов, которые уже невозможны, поскольку они эндемичны, иногда узкоэндемичны. Больше того: мы разрушаем ту «колыбель», разрушаем ту «кузницу», в которой производятся новые формы.

Здесь можно провести такую аналогию. Одно дело уничтожить произведение художника, лишить потомство возможности видеть какие-то его картины, и другое дело – лишить этого художника самой возможности творчества. Лишить потомство [возможности] не только увидеть эти картины, но и увидеть что бы то ни было, что бы мог создать этот художник в будущем.

Естественно, что основная концентрация усилий по охране природы сейчас приурочена к странам Европы, Америки, к наиболее развитым странам, к наиболее богатым странам. Но эти-то страны как раз вносят наименьший вклад в будущее генетическое разнообразие растительного

мира. Наоборот, те страны, к которым приурочены «кузницы» новых форм, – это, как правило, развивающиеся страны, которые обладают совершенно недостаточными ресурсами не только для охраны природы, но просто для нормального существования, для пропитания своего населения.

Соответственно, с точки зрения организации природоохранных мероприятий, в перспективе

далекого будущего должны быть смещены акценты этих мероприятий. Эти мероприятия должны смещаться в области, для которых мы можем предполагать наибольшую формообразовательную активность, в особенности – в те области, где имеют больше всего шансов [сформироваться] таксоны очень высокого ранга, которые собственно и создают главный фон разнообразия растительного мира.

География макроэволюции у высших растений

С.В. Мейен

«Многое в истории разрешает география», – писал Н.В. Гоголь, обращаясь к истории Малороссии. Ч. Дарвин считал географическое распределение организмов одним из важнейших доказательств эволюции. Сейчас биогеография может выступать в качестве критерия истинности эволюционных концепций. Эволюционная концепция, претендующая на истинность и полноту, должна уметь предсказать основные черты эволюции в биогеографическом аспекте. Если такие предсказания невозможны, эволюционная концепция по крайней мере неполна, а если они не оправдываются, она неистинна хотя бы отчасти. В качестве проверочных должны выступать не единичные биогеографические наблюдения, а достаточно общие концепции, опирающиеся на обширный материал по большим территориям и (для геологического прошлого) по крупным отрезкам геохронологической шкалы.

Общих биогеографических планетарных моделей, которые описывали бы становление и преобразование всей совокупности биохорий,

пока еще нет. Для этого необходимо совместить филогению таксонов с конкретным биогеографическим фоном, как бы спроецировать ее на историю конкретных биохорий и все это изложить в виде модели, действительной для любой эпохи. Историческая (эволюционная) биогеография еще не поднялась до таких обобщений. Пока она располагает лишь многочисленными схемами биогеографического районирования и отдельно еще более многочисленными филогенетическими схемами. Совмещение всех этих схем в одну картину и изложение этой картины на языке одной модели – дело будущего.

Двигаться в этом направлении можно путем составления частных моделей, касающихся выборочных групп организмов. Именно в этом смысл настоящей статьи. В ней рассматривается географическая приуроченность формирования таксонов высокого ранга (от семейства и выше) у высших растений. Таким образом, мы будем касаться макроэволюции не в полном объеме, а лишь в этих таксономических рамках.

Основные альтернативы и предпосылки

Вопрос о том, где, в каких ландшафтно-географических условиях генерируются главные группы высших растений, обсуждается в литературе давно, и издавна выдвигаются три основные точки зрения: 1) основное формообразование происходит во влажных тропиках, в тропических лесах, считающихся «колыбелью» высших таксонов; 2) тропические леса – не «колыбель» новых форм, перспективных для эволюции высших растений, а «музей», в котором накапливаются формы, пришедшие сюда из иных центров формирования, лежащих в тропиках же, но в более засушливых районах; 3) «колыбель» формообразования располагается в умеренной и субтропической зонах, т. е. в областях с более суровыми условиями.

Обсуждая вопрос о местонахождении «колыбели» формообразования, важно различать разные его аспекты. Надо разделять генезис разнообразия в современной биосфере и в геологиче-

ском прошлом, то есть универсальность модели во времени надо доказывать, а не постулировать. Такое разделение проводил Е.В. Вульф [1944]. Он считал «колыбелью» новых форм влажные тропики, но имел в виду современные покрытосеменные. Он не отклонял точку зрения А.Н. Криштофовича, считавшего, что мезозойская флора Земли уходит корнями в пермскую флору Ангариды. Таким образом, Вульф не давал универсальной флорогенетической модели, а реконструировал происхождение и расселение таксонов лишь современных покрытосеменных.

Далее надо разделять место происхождения таксона и районы его главной диверсификации, совпадение которых тоже нельзя постулировать, как это делает Стеббинс [Stebbins, 1974], смешивающий вопрос о месте и условиях происхождения покрытосеменных с вопросом о районах и условиях происхождения основной массы надродовых таксонов покрытосеменных.

Но, пожалуй, самое важное не смешивать вопрос о том, где и в каких условиях эволюция идет быстрее всего на низком таксономическом уровне, где интенсивнее всего микроэволюционные процессы, с вопросом о том, где куются таксоны высокого ранга, то есть формируются группы с большим историческим будущим. Таксономический униформизм – сильное теоретическое утверждение, которое не может служить постулатом. Быстрота смены форм в филогенетической линии и филогенетическая перспективность той же линии – разные вещи. Это обстоятельство справедливо подчеркнул Бриггс [Briggs, 1966], предложивший различать «удачливую» (успешную, преуспевающую – *successful*) эволюцию, которая может идти медленно, но давать широкий спектр существенно новых и эволюционно (филогенетически) перспективных форм, и «неудачливую» (безуспешную – *unsuccessful*) эволюцию, которая может идти сколь угодно быстро, но не приводит к существенным новациям с большими филогенетическими перспективами.

В данной статье нас будет интересовать, естественно, лишь «удачливая» эволюция, а не само по себе разнообразие форм и не скорость их образования. Требуется обнаружить регионы, к которым приурочены самые «удачливые» шаги эволюции, приведшие к становлению семейств и таксонов более высокого ранга у высших растений.

Выбирая ту или иную альтернативу, одни исследователи опирались на фактический материал и связывали себя лишь необходимым минимумом теоретических предпосылок. Такова классическая монография Е.В. Вульфа [1944]. Другие подчиняли изложение солидного фактического материала давно выработанной точке зрения, исключая из рассмотрения все, в нее не укладывающееся. Этот подход олицетворяется монографией Стеббинса [Stebbins, 1974]. Наконец, третьи шли преимущественно дедуктивным путем и использовали фактический материал лишь для иллюстрации принятой позиции. Здесь образцом может служить статья И.А. Рубцова [1945], считавшего тропики «убежищем и хранилищем множества архаичных и примитивных групп и форм» (с. 417), поскольку в его представлении эволюция прогрессивных групп должна обязательно зависеть от гетерогенности и изменчивости экологических условий.

Принятие общих предпосылок неизбежно, поскольку незамутненный теорией эмпиризм неосуществим. Но они должны быть оговорены и

не должны подменять аргументы. В последующих рассуждениях принимаются две существенные предпосылки.

Во-первых, это предпочтение моделей, охватывающих разные ситуации, моделям, пригодным для каждой ситуации порознь. Это – следствие известной «бритвы Оккама». Например, высокое разнообразие современных покрытосеменных экваториальной зоны можно связать с коэволюцией растений-энтомофилов и насекомых. Тогда для разнообразия растущих там же современных папоротников и анемофильных покрытосеменных придется искать иное объяснение. Модель, объясняющая разнообразие сразу всех групп растений, при прочих равных условиях, будет предпочтительнее.

Во-вторых, это определенное отношение к палеонтологическому материалу. В биогеографии и филогенетике встречается откровенно пренебрежительное отношение к палеонтологическим данным, особенно среди сторонников «трансформированного кладизма» и «викариантной биогеографии». Весьма обстоятельная и справедливая критика этих взглядов уже была дана в литературе [Еськов, 1984; Татарин, 1984]. Когда речь идет о достаточно далеких геологических эпохах, реконструкция происшедшего возможна лишь путем обращения к палеонтологии. Как бы детально ни была реконструирована новейшая история флор Земли на основании их нынешнего состава и распространения, об общих механизмах преобразования флор можно судить лишь при учете всей их истории.

Здесь может возникнуть вопрос о полноте геологической летописи. Автор ранее приводил доводы в пользу мнения, что на уровне таксонов высокого ранга (от семейства и выше) геологическая летопись достаточно полна [Меуен, 1984]. Филогения высших споровых и голосеменных уже не содержит бросающихся в глаза пробелов. То же можно сказать и о фитохориях в ранге царства и области, начиная с карбона. Хуже обстоит дело с палеоботанически документированной филогенией покрытосеменных, о родстве таксонов которых приходится судить преимущественно по рецентному материалу. Однако во флорогенетическом плане этот недочет геологической летописи в значительной мере восполняется палинологическими данными, которые сейчас уже имеются по всем основным фитохориям позднего мела и кайнозоя.

Более существенна неполнота летописи в отношении спектра представленных местообита-

ний и жизненных форм. В захоронения переходят макроостатки преимущественно растений увлажненных низин, а из них – листья фанерофитов. О многих флорах кайнозоя мы знаем лишь по листьям листопадных деревьев и кустарников. Общую картину существенно дополняют споры, пыльца, семена, плоды, дисперсные кутикулы и другие микро- и мезофоссилии. Еще важнее то, что таксономическая дифференциация

растений по разным биотопам в большей степени касается видов и родов и в меньшей степени – таксонов более высокого ранга.

Таким образом, не преувеличивая полноту геологической летописи, мы можем считать ее достаточно представительной для выявления самых общих тенденций. Трудно предполагать, что выпавшие из летописи «страницы» должны указывать лишь на обратные тенденции.

Филогенетические отношения высших таксонов

Палеоботанические исследования первой половины нашего века ясно продемонстрировали происхождение главных групп высших споровых (папоротников, плауновидных и членистостебельных) от «псилофитов» (проптеридофитов), а также происхождение голосеменных от высших споровых. Исходя из общих соображений, покрытосеменные с полным основанием выводились из голосеменных.

Исследования последних десятилетий существенно конкретизировали и детализировали эти представления. В истоках филогении высших растений помещаются проптеридофиты типа *Cooksonia-Steganotheca*, из которых выводятся остальные проптеридофиты, причем зостерофилловые дали начало плауновидным, а тримерофитовые – папоротниковидным и прогимноспермам. Из примитивных папоротниковидных уверенно выводятся более продвинутые папо-

ротниковидные (и далее настоящие папоротники) и менее уверенно – членистостебельные. Прогимноспермы, несомненно, были предками голосеменных. О филогении голосеменных автор уже писал достаточно в специальных статьях [Мейен, 1982; Meyen, 1984]. Разногласия из-за филогенетических соотношений тех или иных групп высших растений для вопросов, разбираемых в настоящей статье, уже не имеют существенного значения.

В последние годы наметился существенный прогресс и в вопросе о происхождении и ранней эволюции покрытосеменных. Наиболее вероятно происхождение покрытосеменных от беннеттитовых в начале раннего мела [Мейен, 1986a; Doyle, Donoghue, 1986].

Таким образом, хотя в филогении высших растений остаются неясные места, в ней уже нет бросающихся в глаза крупных пробелов.

История фитохорий и их климатическая приуроченность

В последние десятилетия появилась возможность представить детальные карты палеофлористического районирования по отдельным векам или эпохам, начиная с девона [Вахрамеев, 1985; Юрина, 1985; Meyen, 1987]. В данной статье придется ограничиться общей характеристикой распределения и развития фитохорий.

О фитохориях раннего девона трудно сказать что-либо определенное. В среднем – позднем девоне закладывается система более отчетливых фитохорий [Юрина, 1985], но лишь с раннего карбона можно уверенно говорить о существовании широкого экваториального палеофлористического пояса и расположенных по обе стороны от него бореальных и нотальных областей. О ширине экваториального пояса не всегда можно судить из-за горизонтальных смещений континентальных плит. Однако видно, что в Евразии северная граница этого

пояса перемещалась в полосе шириной 2–3 тыс. км.

Степень географической дифференциации растительного покрова менялась. Она росла от девона к концу перми. В начале триаса произошла сильная гомогенизация флор Земли, далее процесс повторился, и сейчас время второго максимума дифференциации. Эти два цикла лишь отчасти совпадают с чередованием эр с оледенениями (гляциоэр) и без них (термоэр [Чумаков, 1984]). Максимум оледенения в конце палеозоя предшествовал первой максимальной дифференциации флор.

Дать климатическую характеристику палеофитохорий, пользуясь типологией современных климатов, трудно по нескольким причинам. Палеотермометрические измерения дают среднегодовые температуры морских бассейнов, а не весь диапазон температур в течение года. Для палео-

климатических реконструкций привлекаются литологические признаки пород, анатомо-морфологические признаки организмов и таксономический состав флор и фаун [Ушаков, Ясаманов, 1984]. При этом широко используются данные по современной приуроченности определенных современных флор и отдельных таксонов [Axelrod, 1984].

Хотя флора и растительность служат ценными климатическими индикаторами, границы фитохорий и климатических зон не полностью совпадают. Особенно важно неполное совпадение тропического климата и границ распространения флоры, называемой тропической, то есть относящейся к Палеотропическому и Неотропическому царствам. В некоторых местах обе границы отстоят одна от другой на 10–16° широты. При этом голарктические (бореальные) по составу флоры заходят в области тропического климата. Не удивительно поэтому, что некоторые флоры, обычно рассматриваемые палеоботаниками по составу как субтропические и содержащие таксоны, широко распространенные сейчас в умеренном климате, по палеотермометрическим измерениям оказываются в пределах зоны тропического климата (например, в эоцене Западной Европы).

Экваториальному поясу позднего палеозоя и мезозоя, несомненно, соответствовал безморозный климат. Во внеэкваториальных фитохориях во время термоэра, особенно при максимумах потеплений, температуры могли не спускаться ниже нуля в течение всего года. Тогда границы экваториального пояса сместились к северу, но сам пояс не исчезал. Его продвижение в более высокие широты могло лимитироваться не только

температурой, но и сезонным световым режимом. По сумме имеющихся данных можно предполагать, что экваториальный пояс прошлого соответствовал современным тропикам и наиболее теплым субтропикам с круглогодичным безморозным режимом или с понижением температуры ниже нуля лишь в немногие дни года. Сейчас изотерма среднего абсолютного минимума температуры воздуха, соответствующая 0°, располагается в Северном полушарии вблизи 30° с. ш., а в Южном полушарии проходит на континентах несколько ближе к экватору. Фитохории и флоры такого климата ниже условно называются экваториальными за неимением иного подходящего термина, хотя область современного климата, называемого экваториальным, располагается внутри тропиков.

Квалифицировать климаты внеэкваториальных фитохорий еще сложнее. Часто их называют умеренными. Иногда все флоры делят на тропические, умеренные (включая субтропические) и арктические [Stebbins, 1974]. Для целей настоящей статьи все фитохории и флоры, расположенные севернее и южнее экваториального пояса, называются внеэкваториальными, причем северные – бореальными, а южные – нотальными.

Граница между экваториальными и бореальными фитохориями отмечена в позднем палеозое экотонной областью (Субангарской), в которой смешиваются экваториальные и бореальные растения. Сходные по положению и смешанному составу флор фитохории есть в мелу и кайнозое. Сейчас им, вероятно, соответствуют те районы, в которых бореальные фитохории заходят в тропическую климатическую зону (часть Мексики и Флориды, север Африки, юг Китая).

Локализация становления высших таксонов

Установление систематического положения доминантов основных палеозойских и мезозойских флор с точностью до порядка или семейства существенно изменило бытовавшие представления о флорогенетических связях. Например, в пермских бореальных флорах заметную роль играют растения, относимые к родам *Zamiopteris* и *Pursongia*, которые сближались с нотальными (гондванскими) арбериевыми («глоссоптеридами») или прямо относились к ним. Изучение микроструктуры листьев *Pursongia* и ассоциирующих фруктификаций из Субангарской области показало, что это пельтаспермовые, то есть представители семейства экваториального про-

исхождения. Род *Zamiopteris* оказался близок к дикранофилловым и кордаитантовым, то есть порядкам, также имеющим экваториальное происхождение.

К сожалению, сейчас нельзя указать фитогеографическую приуроченность первого появления высших таксонов в течение девона. Кроме того, остается дискуссионным стратиграфический уровень появления первых плауновидных, кладоксилеевых и прогимноспермов. Поэтому девонский этап макроэволюции пока лучше оставить в стороне. Для каждого порядка и многих семейств высших споровых и голосеменных растений позднего палеозоя и мезозоя сейчас можно

указать стратиграфический уровень появления в той или иной фитохории. Эти данные были нанесены автором на филогенетическое древо. Полученная схема неоднократно публиковалась [Мейен, 1984, 1986б; Meyen, 1987] и поэтому здесь не воспроизводится.

Раннекарбоновые бореальные и нотальные флоры сильно обеднены (это видно и по макрофоссилиям, и по миоспорам), и появление всех порядков ясно приурочено к экваториальному поясу. Здесь уже в начале раннего карбона много разнообразных голосеменных, которые появляются во внеэкваториальных флорах лишь ближе к концу раннего карбона.

В последнем (серпуховском) веке раннего карбона в экваториальном поясе уже существовали высокоспециализированные плауновидные и членистостебельные, настоящие папоротники, все три класса голосеменных. В это же время во внеэкваториальных флорах доминировали более примитивные плауновидные. Остальные растения изучены недостаточно, но, судя по косвенным признакам, они принадлежали к относительно примитивным группам высших растений.

В дальнейшем до раннего мела включительно мы видим то же опережающее развитие экваториальных флор, причем разница в уровне появления высших таксонов в них и во внеэкваториальных флорах варьирует от яруса до полутора систем. Например, первые кордаитантовые и дикранофилловые появляются в экваториальном поясе с серпуховского яруса, а в бореальных флорах – в среднем карбоне и не с самого его начала. Первые хвойные известны в экваториальном поясе с середины среднего карбона, а в глубинных частях бореальной Ангариды – в самом конце перми или в начале триаса. Некоторые порядки и семейства вообще не выходят за пределы экваториальных фитохорий или проникают во внеэкваториальные фитохории в эпизоды потеплений.

Лишь один надродовой таксон, может быть, появляется сначала в Ангариде, а затем в экваториальных фитохориях. Это матониевые папоротники, известные в самых низах триаса (или пограничных отложениях перми и триаса) Сибири. Правда, в более древних отложениях Сибири нет папоротников, из которых можно вывести матониевых. Скорее всего, матониевые пришли в Сибирь из Катазии (экваториальный пояс), где в перми папоротники особенно разнообразны.

Лишь единичные надродовые таксоны эндемичны для внеэкваториальных фитохорий позд-

него палеозоя и мезозоя. В нотальных флорах это Gondwanostachyaceae из членистостебельных, Buriadiaceae, Arberiales и Pentoxylales из голосеменных, а в бореальных флорах – Tchernoviaceae из членистостебельных, Vojnovskyaceae и Rufflogiaceae из голосеменных. Все эти внеэкваториальные группы представляют собой слепые филогенетические ветви.

Степень эндемизма позднепалеозойских внеэкваториальных флор на родовом уровне гораздо выше, но в триасе, юре и раннем мелу она понижается. Этот родовой эндемизм не выражается в выработке заметных и перспективных морфологических новообразований. Эндемичные внеэкваториальные роды большей частью относятся к обобщенным морфологическим типам, известным и в экваториальных фитохориях, и выделяются лишь иной комбинацией тривиальных признаков.

Признаковый эндемизм внеэкваториальных флор незначителен. Сюда относятся, например, эпифильные фруктификации более продвинутых арбериевых, микростробилы (*Pechorostrobis*) и пыльца (*Cladaitina*) части руфлориевых, сдвоенные дорсальные желобки с устьицами некоторых дикранофилловых и др. У растений экваториальных флор несравненно больше признаков, не свойственных растениям внеэкваториальных флор.

Несколько иначе обстоит дело с флорами экотонных между экваториальными и бореальными позднепалеозойскими фитохориями. Сюда относятся карбоновые флоры Урала, Казахстана, Джунгарии и севера Канады, пермская Субангарская область. В последней еще в перми появляются некоторые пельтаспермовые (типа *Glossophyllum*), проникающие в Сибирь на рубеже перми и триаса, а затем широко распространяющиеся в экваториальных флорах среднего – позднего триаса. Эти растения могли быть предками мезозойских гинкговых и лептострбовых (чекановские). О фитогеографических связях и составе перечисленных карбоновых флор можно судить лишь по палинологическим комплексам и немногим местонахождениям макрофоссилий. Палинологические комплексы этих районов приобретают «пермский» облик еще в среднем карбоне за счет раннего появления некоторых типов пыльцы голосеменных, отчасти относящихся к хвойным. Эти районы, вероятно, не поднимались севернее широты 30° или незначительно выходили за ее пределы. Они отличаются от остальной части экваториального пояса отсут-

ствием угленакопления, что может быть связано с более засушливым климатом и/или более расчлененным рельефом.

В позднем мелу в число доминантов сначала экваториальных, а затем и внеэкваториальных флор входят покрытосеменные. Раньше всего они появляются в экваториальном поясе, точнее, в Западной Гондване, считающейся и местом их первой диверсификации. Но о времени и месте становления большинства современных порядков и семейств покрытосеменных надежных палеоботанических данных нет. Это связано с тем, что о присутствии определенных таксонов в ископаемых флорах чаще всего приходится судить отдельно по пыльце, отдельно по листьям, плодам и другим дисперсным частям, прижизненная связь которых неизвестна. При этом неизбежны ошибки из-за неоднозначного соответствия таксонов и определенных типов органов. Поэтому палеоботаники указывали на очень раннее появление некоторых современных семейств и даже родов, опираясь на определения дисперсных листьев, хотя пыльца соответствующих таксонов появляется значительно позже. Во многих случаях такие определения оказывались ошибочными. В то же время у некоторых таксонов, очевидно, менялся тип пыльцы. Например, растения, очень близкие к современным *Platanaceae* по строению листьев и цветков, известны с верхов нижнего мела [Crane et al., 1986], а пыльца того же семейства – с верхнего эоцена [Muller, 1981]. Поэтому судить о времени и месте происхождения большинства семейств покрытосеменных по палеобо-

таническим данным пока нельзя.

Однако по комплексам пыльцы, листьев и фрагментов минерализованной древесины нет никаких данных, указывающих на внеэкваториальное происхождение современных типично тропических семейств. Наоборот, имеется много данных о том, что семейства, характерные для современных внеэкваториальных флор, раньше всего появляются по периферии экваториального пояса, в тех уже упоминавшихся флорах, которые считаются субтропическими по их систематическому составу, но жили в условиях тропического климата. Таковы палеоценовые и эоценовые флоры Западной Европы.

А.Л. Тахтаджян [1978, с. 27] приводит список из 38 семейств, особенно богато представленных в современном Голарктическом царстве. Для 30 из них приводились данные о стратиграфическом уровне и регионе, в которых найдена древнейшая пыльца, достаточно уверенно относимая к этим семействам [Muller, 1981]. Из этих 30 семейств древнейшие местонахождения пыльцы 23 семейств попадают в области тропического климата и 7 семейств (*Fagaceae*, *Caryophyllaceae*, *Chenopodiaceae*, *Brassicaceae*, *Ericaceae*, *Primulaceae*, *Liliaceae s.l.*) – в области субтропического или тропического климата. Каждое из определений древнейших находок пыльцы того или иного семейства может быть при желании оспорено. Возможно, что потребуют ревизии и те или иные исходные палеоклиматические данные [Ушаков, Ясаманов, 1984], но общая тенденция при этом едва ли существенно изменится.

Внеэкваториальное персистирование

Современные тропические дождевые леса часто называют «музеем», местом сосредоточения примитивных, архаичных форм. В палеозойских и мезозойских экваториальных флорах влажного климата также иногда длительно выживали таксоны, раньше исчезавшие в других местах. Некоторые таксоны дольше жили в экваториальном поясе лишь потому, что во внеэкваториальных флорах они появлялись лишь на время потеплений.

С раннего карбона во внеэкваториальных флорах проявляется черта, названная «внеэкваториальным персистированием» [Мейен, 1984; Мейен, 1987]. Это длительное выживание примитивных таксонов и архаичных морфологических типов, особенно хорошо выраженное в позднепалеозойских бореальных (ангарских)

флорах. В Ангариде плауновидные до конца среднего карбона сохраняли черты, свойственные экваториальным родам в конце девона – начале карбона. Семейство *Tchernoviaceae* – доминирующая группа ангарских членистостебельных – до конца перми сохраняет общую организацию фруктификаций и проводящей системы, характерную для экваториальных членистостебельных лишь в раннем карбоне.

В Ангариде до поздней перми жили папоротники, спорофиллы которых организованы так же, как у экваториальных карбоновых форм.

Ангарские войновские до поздней перми удерживают организацию мужских фруктификаций, свойственную в экваториальном поясе предкам кордаитантовых – лагеностомовым. Все перечисленные группы ангарских растений от-

носятся к числу доминирующих. Примеры внеэкваториального персистирования демонстрируют и мезозойские флоры. К тому же явлению

можно отнести и широкое распространение относительно примитивных форм в современной арктической биоте [Чернов, 1984].

Условия становления и общая схема расселения высших таксонов

Таким образом, если опираться на стратиграфическое распределение высших таксонов в разных фитохориях, можно утверждать, что в последевонское время подавляющее большинство порядков и семейств впервые появилось в экваториальном поясе, а далее они или не выходили за его пределы, или проникали в бореальные и нотальные фитохории. Это проникновение обычно происходило с задержкой, иногда на целый период, и, вероятно, приурочивалось к эпизодам потеплений. Далее судьба переселенцев из низких широт была различной. Они или исчезали при очередном похолодании или же удерживались на новом месте, но с этого времени значительно меняли свою общую организацию, давали начало новым видам, реже родам и лишь в исключительных случаях таксонам более высокого ранга, но не выше порядка.

Четко выявляется асимметрия расселения. Мы видим проникновение экваториальных форм во внеэкваториальные фитохории при потеплениях, но для похолоданий не характерно проникновение отдельных форм из более высоких широт в экваториальный пояс. Вместо этого сдвигается к экватору граница внеэкваториальной фитохории или соответствующий экотон.

Этот механизм расселения можно сравнить с «помпой видов» – гипотетическим механизмом расселения моллюсков и других морских беспозвоночных в условиях флуктуирующего климата [Valentine, 1968]. При потеплениях теплопроводные формы мигрируют в районы, ранее занятые холодноводными видами, а при последующих похолоданиях задерживаются там в более теплых участках и постепенно адаптируются к окружающим более холодным водам.

Действие такого же механизма предполагал Стеббинс [Stebbins, 1974] при вселении в тропические леса растений из окружающих более сухих экотонов. В нашем случае можно говорить о действии «экваториальной помпы», которая при потеплениях «закачивает» свои наиболее эвритермные и ценотически «неразборчивые» (ценофобные) элементы во внеэкваториальные фитохории. Преадаптированные к холоду растения удерживаются на месте при похолодании и дают начало внеэкваториальным эндемикам. Флорогенетиче-

ски значимые миграции идут преимущественно в одном направлении – из низких широт в более высокие (широтные миграции мы оставляем в стороне), и в целом имеющаяся картина была условно названа автором «фитоспредином» [Мейен, 1986б] по аналогии со спредингом («растеканием») морского дна в рифтовых зонах согласно модели тектоники континентальных плит.

Если становление подавляющего большинства порядков и семейств в экваториальном поясе в течение всего позднего палеозоя и мезозоя не вызывает сомнения, то в отношении конкретных экологических условий этого процесса сказать можно немного. Об экваториальных флорах мы чаще всего судим по захоронениям, сформировавшимся в низинах. В геологической летописи сообщества увлажненных местообитаний отражаются гораздо полнее, чем засушливых. Поэтому, хотя остатки древнейших представителей таксонов принадлежат растениям увлажненных местообитаний, мы не можем с уверенностью связывать и становление таксонов с такими условиями. Они могли появиться в более сухих местообитаниях (плакорах) экваториального пояса. Здесь существенные свидетельства нам дают палинологические комплексы, фрагментарные остатки, принесенные в захоронения со стороны, а также флоры безугольных и, вероятно, более засушливых районов.

Уровни первого появления макроостатков растений определенного таксона и миоспор (спор и пыльцы) тех же растений обычно не совпадают, причем миоспоры чаще появляются раньше. Диапазон несовпадения может составлять целый ярус. Например, пыльца типа *Potoniaisporites*, подобная той, которая извлекалась из микроспорангиев примитивных хвойных, появляется в Европе с намюрского (серпуховского) яруса, а остатки побегов хвойных – с середины следующего, вестфальского яруса. Древнейшая пыльца покрытосеменных встречается в барремском ярусе нижнего мела, а макроостатки покрытосеменных – со следующего (аптского) яруса. Кейтониевые известны по находкам фруктификаций с юры, их листья (типа *Sagenopteris*) встречаются в верхнем триасе, а пыльца (типа *Vitreisporites*) – в верхней перми.

Причины таких расхождений могут быть разными. Так, отсутствие макрофоссилий покрытосеменных в барреме в местах, где найдена древнейшая пыльца этих растений, неудивительно, поскольку никаких макрофоссилий растений в этих местах вообще не найдено. Древнейшие (аптские) макрофоссилии (листья) покрытосеменных встречены в других районах. В иных случаях появляющаяся раньше пыльца могла принадлежать еще предковой группе растений. Это очевидно в случае пыльцы *Vitreisporites*, которая известна у некоторых пермских пельтаспермовых. Вполне вероятно, что древнейшая пыльца типа *Potonieisporites* принадлежит не хвойным, а еще кордаитантовым [Scott, Chaloner, 1983] или дикранофилловым. Существенно, что аналогичная пыльца известна у ангарских кордаитантовых. Однако нельзя исключать, что появление первых хвойных в экваториальном поясе произошло в местообитаниях, приподнятых над аккумулятивными низинами. Древнейшие иглы и побеги хвойных найдены в аллохтонном захоронении и, очевидно, были снесены с соседних плакоров. В нижнепермских отложениях встречаются аллохтонные фрагменты (дисперсные кутикулы) хвойных, имеющие эпидермальные признаки верхнепермских родов. Важно, однако, что в отношении этих пермских и карбоновых хвойных мы все равно не выходим за пределы одного района, так что климатическая (а не эдафическая) приуроченность растений, продуцировавших пыльцу или представленных аллохтонными фрагментами, та же, что и растений, представленных в тех же захоронениях макрофоссилиями.

Для большинства надродовых таксонов верхнего палеозоя и мезозоя нет данных об экологической приуроченности древнейших форм. Некоторые группы экваториального пояса неизменно приурочены к угленосным толщам или входят в тафоценозы, другие растения которых обычны в угленосных толщах. Это плауновидные, членистостебельные, папоротники, ранние кордаитантовые, каллистофитовые и др. Для них нет пока никаких оснований предполагать возникновение в условиях семиаридного или аридного климата.

Другие группы чаще встречаются в безугольных пачках и неугленосных толщах. Они могли возникнуть и в более засушливых условиях. Это некоторые хвойные, пельтаспермовые и покрытосеменные.

Однако приуроченность таксона к аридным регионам может быть и вторичной. Например, первые представители кордаитантовых и дикранофилловых встречаются в угленосных отложениях серпуховского яруса. В безугольных толщах Казахстана, вероятно, формировавшихся в аридных или семиаридных условиях, обе группы появляются лишь в среднем карбоне. В бореальных фитоценозах растения тех же порядков обычны в угленосных толщах. Вообще в палеозое и мезозое, по-видимому, не было порядков и семейств со строгой приуроченностью к аридному или семиаридному климату. Такая приуроченность свойственна родам и, может быть, единичным семействам. Обычно же в палеозойских и мезозойских безугольных толщах мы встречаем растения тех же порядков и семейств, что и в угленосных толщах (хотя пропорции могут быть разными).

В целом флоры гумидных и более засушливых районов экваториального пояса находятся примерно в таком же отношении друг к другу, как экваториальные флоры, взятые целиком, к внеэкваториальным. По разнообразию флористических комплексов аридные и семиаридные экваториальные захоронения ближе к гумидным внеэкваториальным, чем к гумидным экваториальным.

Короче говоря, основное количество надродовых таксонов возникло в гумидном климате, хотя некоторые порядки и семейства могли формироваться в позднем палеозое и мезозое в районах аридного и семиаридного климата. К числу таких групп могут принадлежать покрытосеменные, древнейшая пыльца которых найдена в породах, отлагавшихся в аридной или семиаридной обстановке. Правда, существует мнение, что первые покрытосеменные были растениями побережий [Retallack, Dilcher, 1981], то есть не страдали от недостатка влаги.

География эндемизма современных надродовых таксонов

То, что флоры современных влажных тропиков богаче каких-либо иных, общеизвестно. Стало традиционным приводить большие количества видов одних лишь деревьев на 1 га тропического леса. То же можно сказать о родах и над-

родовых таксонах. Стеббинс [Stebbins, 1974] представил список семейств и более высоких таксонов покрытосеменных, указав для каждого семейства в обобщенной форме его географическое распространение. Им приняты три града-

ции: тропики, умеренные и арктические районы. При этом субтропики, очевидно, попадают в умеренные районы. Даже при таком районировании получается, что из 77 порядков лишь 4, а из 349 семейств – 40 неизвестны в тропиках. Если же к тропикам присоединить наиболее теплые субтропики, мера надродового эндемизма экваториальных (в оговоренном выше смысле) флор сильно уменьшится.

В целом чем дальше от экватора, тем ниже ранг и количество эндемичных таксонов в фитоценозах. Это хорошо видно из характеристики флористических областей Земли, даваемой А.Л. Тахтаджяном [1978]. Для всего Голарктического царства указано 33 эндемичных семейства. «Обращает на себя внимание, что все эти семейства небольшие, подавляющее их большинство состоит лишь из одного рода, часто монотипного» [Тахтаджян, 1978, с. 27]. Самая большая Циркумбореальная область вообще не имеет эндемичных семейств, а число эндемичных родов невелико (с. 45), и большинство их сосредоточено на юго-западе области. В циркумполярной Арктической

провинции вообще есть лишь один маленький эндемичный род *Dupontia* с двумя видами.

Интересно, что для Арктики характерны отнюдь не самые продвинутые семейства и роды покрытосеменных [Чернов, 1984; Чернов, Матвеева, 1983]. Правда, А.П. Хохряков [1984] считает, что Арктика заселена прогрессивными растениями, и в подтверждение приводит злаки, ситниковые и осоки. М.Г. Попов [1983] указывал, однако, что из 52 видов арктических осок эндемичных лишь два и наибольший процент эндемичных видов среди осок наблюдается в субтропиках и тропиках. Среди ситниковых в Арктике широко распространены лишь *Juncus* и *Luzula*, причем среди *Juncus*, по данным А.Л. Тахтаджяна [1978], нет эндемичных видов. Эндемичные виды свойственны лишь немногим родам злаков. А.Л. Тахтаджян [1978, с. 30] согласен со следующим мнением В.Н. Васильева: «растительность любого меридионального отрезка тундровой зоны представляет собой в основном обедненный дериват соответствующего меридионального отрезка лесной зоны».

Макроэволюция высших растений и естественный отбор

Большинство современных авторов не разделяют факторов макро- и микроэволюции. Сейчас господствует точка зрения, удачно названная Стеббинсом [Stebbins, 1974] «генетическим униформизмом». Согласно ей, во все времена мутации и генетические рекомбинации служили источником изменчивости, естественный отбор – направляющим фактором, а репродуктивная изоляция – основой диверсификации и канализованности эволюции. Одно из следствий генетического униформизма – отсутствие каких-либо качественно иных факторов для возникновения надродовых таксонов. Серьезный аргумент в пользу этого следствия – известный факт, что в результате мутаций у тератологических форм могут появляться признаки, отличающие таксоны высокого ранга в данной или иной группе.

Вопрос о том, достаточны ли перечисленные механизмы для всего процесса эволюции, остается открытым, но нас он сейчас интересовать не будет, поскольку среди предлагавшихся иных факторов пока не видно таких, которые могли бы быть ответственными за формирование только высших таксонов.

Материалы, приведенные в предыдущих разделах, ясно указывают, что «макроэволюционная активность» высших растений снижается от эк-

ваториального пояса к полюсам и минимальна в современной Арктике, где эволюция редуцируется к видообразованию. Если бы в Арктике продуцировались роды, то следствием этого должен был бы стать хотя бы малый родовой эндемизм Арктической провинции. В противном случае надо допустить нелепое предположение, что возникающие в Арктике новые роды немедленно отправляют своих представителей на юг. Напомним здесь, что геологическая летопись не выявляет сколько-нибудь заметных миграций единичных растений из экваториальных фитоценозов в экваториальный пояс. То же можно сказать и о семействах в отношении Циркумбореальной области. Палеоботанические материалы ясно показывают, что экваториальные флоры не дали ничего существенного экваториальным флорам и «работали только на себя», да и то до первой крупной перестройки флор, когда местные жители в конечном счете вытеснились пришельцами с юга.

Можно ли говорить о каких-то специфических факторах макроэволюции в экваториальном поясе? По-видимому, нет оснований придавать какому-либо из уже известных факторов эволюции привилегированную и даже исключительную макроэволюционную роль именно в эквато-

риальном поясе. Особое место среди факторов эволюции занимает в этом отношении лишь абиотический естественный отбор. Его формы и интенсивность как раз и должны зависеть от изменений климатических условий. Предполагать большую интенсивность абиотических компонентов отбора в тропиках невозможно, в чем, кажется, согласны все специалисты, обсуждавшие причины широтных градиентов разнообразия растений.

Если же возложить ответственность за «экваториальную помпу» на биотические факторы, то мы оказываемся в плену *petitio principii*, ссылаясь на ту особенность тропиков, которую как раз и требуется объяснить. В самом деле, чтобы биотический отбор в тропиках был более интенсивным, надо, чтобы тропическая биота была более гетерогенной, разнообразной, но именно это и требуется объяснить.

Этого логического просчета часто не замечают, хотя на него специально указывали [Fischer, 1960]. Добржанский [Dobzhansky, 1950] связывал разнообразие животного мира тропических дождей лесов с разнообразием растений. Стеббинс [Stebbins, 1974], которому надо объяснить разнообразие растений в тех же лесах, обращается за помощью к животным – опылителям и фитофагам. Из этого круга нельзя вырваться. Не спасает положения и концепция обратной связи в коэволюции животных и растений, поскольку коэволюция не ограничена экваториальным поясом, снова придется апеллировать к сложности коэволюционирующих систем, и опять возникает *petitio principii*.

Здесь надо еще учитывать, что тесная коэволюция растений и животных, вероятно, не столь уж древнего происхождения. До появления покрытосеменных растения почти не пользовались услугами животных при размножении и мало пользовались ими при расселении. Энтомофилия у вымерших голосеменных палеозоя и мезозоя весьма проблематична, а свидетельства зоохории ненадежны, так как мы не знаем у этих голосеменных покровов, способных защитить семена при прохождении желудочно-кишечного тракта.

Фитофаги существовали в позднем палеозое, но исключено, чтобы их селективный пресс на растительное население тогдашнего экваториального пояса был гораздо сильнее, чем во внеэкваториальных биотах кайнозоя, и именно поэтому мог обеспечить большую продуктивность макроэволюции растений. Для такого допущения нет оснований.

Добавим еще, что экваториальные экосистемы позднего палеозоя, обеспечившие почти все макроэволюционные новации того времени, по разнообразию своих компонентов (растительных и животных) были несравненно более простыми, чем нынешние экваториальные биоты и, судя по видовому разнообразию наиболее полно сохранившихся и наиболее изученных тафocenозов, не достигали по своей сложности уровня современных биот умеренного климата.

Тропический лес карбона по разнообразию растений был гораздо ближе к нынешним подмосковным лесам, чем к нынешним тропическим дождевым лесам. И тем не менее мы якобы должны предполагать в нем какое-то необычайное и не коррелированное со сложностью экосистемы давление абиотического отбора, обеспечившего становление новых порядков и семейств.

И все же именно специфика отбора в экваториальном поясе может быть ответственной за интенсивную макроэволюцию растений в экваториальном поясе, но эта специфика – не в особых формах отбора и не в его усилении, а наоборот, в его ослаблении. Давление отбора здесь достаточно для дифференцированного процветания, прозябания или вымирания таксонов, но недостаточно для решительного пресечения любой значительной новации с далекой перспективой, хотя и без немедленных селективных преимуществ. Поэтому экваториальный пояс мог стать «экспериментальным цехом» эволюции.

Мысль о том, что во влажных тропиках безморозный и выравненный климат способствует сохранению форм, вымирающих в более суровых условиях, тривиальна. Поэтому и существует идея тропического «музея». Но мысль о том, что условия влажных тропиков способствуют сохранению новаций, рискованных в селективном отношении, уже не столь тривиальна, хотя высказывалась давно. Об этом писал еще А.Р. Уоллес [1936, с. 155–156]:

«В экваториальном поясе мы видим результат почти непрерывного и беспрепятственного развития органических форм, в то время как в умеренных поясах наступали временные перерывы и опустошения более или менее катастрофического характера, после которых развитие должно было в известном направлении начинать свою работу совершенно сызнова. Поэтому там эволюция ничем не была стеснена, здесь же ей нужно было бороться с бесчисленными препятствиями».

Экваториальные страны были «миром, в котором законы, управляющие прогрессивным развитием жизни, владычествовали». На нетривиальность этой мысли ясно указывает существование прямо противоположного мнения:

«Быстрое видообразование, но медленная эволюция по пути прогресса при большом разнообразии форм и острой межвидовой конкуренции. Много жизни, круглый год, конкуренция многообразна. Сохранение архаических типов. *Тропики!!* <...> *Разнообразие жизни в тропиках ведет к видообразованию, но не к быстрому прогрессу!* <...> В очень сложном биогеоценозе <...> (в тропиках!) энтропия низка, и возможности прогрессивной эволюции невелики. <...> В тропических лесах огромное разнообразие, но флора и фауна консервативны!!! В умеренном поясе встречаются однородные лесные массивы и однородные травостои. Прогрессивная флора и фауна» [Шмальгаузен, 1972, с. 10, 11, 13, 20] (курсив И.И. Шмальгаузена).

А.А.Федоров [1976; Fedorov, 1966] связал с ослаблением отбора во влажных тропиках более полное проявление там гомологических рядов Н.И. Вавилова. Его статья 1966 года вызвала оживленную дискуссию, которая свелась к вопросу о том, насколько специфично видообразование во влажных тропиках (обсуждались преимущественно дождевые леса) по сравнению с областями умеренного климата. Естественно, были приведены данные [Ashton, 1969; и др.], что популяционно-генетические системы, ответственные за видообразование, во влажных тропиках те же, что и у растений умеренного климата. Однако сравнивать надо было не популяционную структуру тропических и внетропических растений, а суммарную эффективность действия естественного отбора. Известно, что действенность естественного отбора вообще не поддается надежной количественной оценке в природных популяциях в эволюционном масштабе времени. Поэтому ни подтвердить, ни опровергнуть действенность отбора, наблюдая за популяционной структурой выборочных таксонов, эволюционная судьба которых неизвестна, в принципе нельзя.

Иначе подошел к этому вопросу известный исследователь тропиков ван Стеенис [Steenis, 1969]. Он обратил внимание на различную видовую и внутривидовую структуру растений влажных тропиков. Некоторые растения представлены сложными комплексами видов, тесно связанными в признаковом пространстве. Для этих растений он допускал обычные микроэволюцион-

ные процессы. В других случаях бросается в глаза изолированность видов и образование различных очень необычных структур. Для этих видов и структур он предполагал сальтационное происхождение, связывая его с внезапными генетическими перестройками и допуская мутацию иногда лишь одного гена.

Ван Стеенис подчеркнул чрезвычайно важный факт: многие из необычных структур, встречающиеся у тропических растений в виде нормального признака таксона, известны у растений умеренных областей лишь в качестве тератов, то есть здесь они, очевидно, немедленно отмирают отбором. Это явление (правило ван Стеениса) многое проясняет в обсуждаемом вопросе. Оно ясно показывает, что во влажных тропиках несравненно шире возможности для сохранения крупных морфологических новаций, требующихся для становления надродовых таксонов.

Приведенное выше следствие из постулата «генетического униформизма», несомненно, справедливо. Крупные морфологические новообразования, сопоставимые с диапазоном различий между таксонами высокого ранга, происходят у растений повсюду (правило Кренке [Meuyn, 1973]). Но Стеббине не обратил внимание на то, как проявляется это следствие в географическом масштабе, какова судьба новаций в разных климатических областях. В умеренных флорах это только тераты, «безнадежные» уроды. Очевидно, с ними отбор не церемонится и моментально их отсекает. Но во влажных тропиках такие же уроды уже «подают надежду» («hopeful monsters» Р.Б. Гольдшмидта).

Стеббинс отверг эти соображения Ван Стеениса простым утверждением, что вероятность крупных сальтационных преобразований, затрагивающих сразу многие фенотипические характеристики, близка к нулю. Однако этим своим утверждением Стеббинс подменяет предмет дискуссии. Действительно, таксоны высокого ранга отличаются друг от друга целым комплексом признаков, и предполагать возникновение всего комплекса разом, за счет одной генетической перестройки трудно. Но речь идет не о формировании целостного крупного таксона со всем его морфологическим и функциональным багажом, а о том первом эволюционном шаге, который послужил первой вехой в обособлении таксона и оказался филогенетически столь перспективным. Таких шагов в эволюции высших растений было очень мало, и вероятность их наблюдения в природных популяциях вообще близка к нулю.

Современная система покрытосеменных охватывает примерно 350 семейств и около 80 порядков. Значит, количество соответствующих макроэволюционных новаций в истории покрытосеменных исчислялось сотнями, то есть происходило один раз за несколько сотен тысяч лет на всей Земле. У голосеменных такие новации происходили в 6–7 раз реже. К этому добавим, что образование новых семейств и порядков в наиболее детально изучаемых умеренных флорах вообще практически не происходит. Поэтому ссылки на вероятности в вопросах макроэволюции слишком рискованны. Макроэволюционные новации в любом случае происходят с исчезающе малыми вероятностями на фоне массовых микроэволюционных процессов.

Сказанное касается и видов. Даже если принять время существования вида в 1 млн лет, то за год на всей Земле образуется не более трех видов покрытосеменных, из которых не более одного образуется во всех внеэкваториальных флорах. Уловить этот акт образования нового вида в природе почти невыносимо. Это означает, помимо прочего, что весь тот рецентный фактический материал, который считается относящимся к микроэволюции и видообразованию у высших растений, в действительности большей частью касается динамики популяций, которая хотя и образует фундамент эволюции, но лишь в невероятном редких случаях ведет к векторизованным преобразованиям в эволюционном масштабе времени.

Эволюционисты селекционистской ориентации всегда выступали против представлений о большой эволюционной роли сальтационных преобразований. Такие представления традиционно квалифицируются как антидарвинистские. Однако в последние годы отношение к сальтациям среди селекционистов меняется. Особенно показательна позиция, недавно выраженная А.Л. Тахтаджяном [1983], сочувственно ссылающимся на Стеениса. Ботанический материал по современным растениям, приводимый Тахтаджяном, весьма убедителен.

О том же свидетельствуют и некоторые палеоботанические данные, в особенности касающиеся голосеменных [Мейен, 1982; Meulen, 1984, 1987]. Преобразования фруктификаций, ставшие основой для формирования некоторых надродовых таксонов, были таковы, что они в принципе не могли не быть сальтационными. Это прежде всего гомеотическая пересадка семян и синангив на вайи, приведшая к филлоспермам и микро-

спорофиллам каллистофитовых, то есть преобразование, определившее всю дальнейшую эволюцию класса Ginkgoopsida.

Автором [Мейен, 1986а] выдвинуто предположение, что происхождение плодолистика (и, стало быть, покрытосеменных) связано с гамогетеротопией, сальтационным переносом признаков с одного пола на другой. Против этого предположения пока нет серьезных доводов, а подтверждений очень много. Существенно, что этот механизм не принадлежит к числу экстравагантных с точки зрения генетики и биологии развития. Но гамогетеротопия происходит именно сальтационно [Шмальгаузен, 1968]. Тогда получается, что один из важнейших эволюционных шагов в истории растительного мира был сальтационным.

Из сказанного не следует, что становление надродовых таксонов было обязательно сальтационным у всех высших растений (сальтационный экстремизм таких ботаников, как Х.Б. Гуппи или Д.К. Виллис, лишь повредил их репутации и препятствовал пониманию их очень ценных идей). Судя по имеющимся палеоботаническим материалам, становление пельтаспермовых, гинкговых, лептострбовых, арбериевых и некоторых других групп было преимущественно градуалистическим, здесь сальтации в лучшем случае вели филогению лишь от рода к роду.

Приведенные материалы и соображения показывают, что изрядная доля крупных и филогенетически очень важных макроэволюционных актов происходила, во-первых, при «попустительстве» (а не под давлением) отбора и, во-вторых, сальтационно.

Сделав этот неизбежный вывод, мы должны извлечь из него и два следствия.

Первое касается так называемого адаптационизма, то есть общей теоретической позиции, согласно которой любые эволюционные новации имеют адаптивную подоплеку. Сказанное выше о «попустительстве» отбора в отношении макроэволюции высших растений в экваториальном поясе подрывает эту позицию хотя бы в данной сфере высших растений и их высших таксонов. Несомненно, вновь образовавшиеся таксоны были адаптированы к своей среде, но их становление связано не с потребностями адаптации, а с адаптивно (и селективно) достаточно нейтральными морфогенетическими эпизодами. За пределами экваториального пояса подобные же эпизоды уже не были достаточно нейтральными, под руководством отбора осуществляться не могли и

сразу им отсекались, побывав лишь в роли терапов. Следовательно, адапционизм оказывается негодной базой для понимания ключевых шагов макроэволюции у высших растений.

Второе следствие касается самой трактовки высших таксонов у растений. С легкой руки зоологов (А.Н. Северцов, Д.У. Валентайн и др.) высшие таксоны растений стали трактоваться как адаптивные типы. Особенно последовательно эту точку зрения развивает и отстаивает Стеббинс [Stebbins, 1974], по недоразумению квалифицирующий всякую иную трактовку таксонов как идеалистическую. Для него становление надродового таксона – длительный процесс, спровоцированный и руководимый селективным прессом сильно флуктуирующей среды. Поэтому, дескать, формируется не просто некий комплекс индивидов, наделенных определенными морфологическими признаками, а адаптивный тип, носитель синдрома определенно адаптированных признаков.

Ясно, что при отборе, занимающемся «попустительством», формировалась некая новая морфогенетическая система, которой отвечал какой-то функциональный (эколого-физиологический) синдром, но не функциональные потребности детерминировали само возникновение морфогенетической системы. Скорее наоборот, она детерминировала дальнейшие функциональные

возможности и потребности ее носителей. Иными словами, в макроэволюции высших растений морфогенез и семофилогения (то есть индивидуальное и историческое становление) структур первичны, а функциональность сформировавшихся структур вторична.

Сказанное, разумеется, не означает, что признаки высших таксонов лишены адаптивного смысла и что в ходе эволюции не происходит совершенствования адаптивных синдромов. Однако колоссальные сроки, требующиеся для смены доминирования одних высших таксонов другими (например, гинкгоопсид – хвойными, а хвойных – покрытосеменными во внеэкваториальных флорах), и сосуществование в течение многих миллионов лет таких таксонов (например, гинкгоопсид, хвойных и покрытосеменных в одних и тех же флорах) показывает, что суммарное селективное преимущество адаптивных синдромов, свойственных надродовым таксонам высокого ранга, очень невелико и проявляется лишь в масштабе десятков миллионов лет. Даже синдром покрытосемянности потребовал для установления господства его носителей (покрытосеменных) в экваториальных фитоценозах 10–15 млн лет, а в некоторых внеэкваториальных фитоценозах не завершился до сих пор, то есть через 100 с лишним миллионов лет после появления в них первых покрытосеменных.

Универсальна ли селективно нейтральная макроэволюция?

Следует подчеркнуть во избежание недоразумений, что все сказанное выше касается лишь высших растений и лишь тех их эволюционных преобразований, которые происходили в экваториальном поясе и в конечном счете приводили к формированию семейств и таксонов более высокого ранга. Насколько сказанное касается родов и тем более видов – вопрос совершенно особый, и прямые экстраполяции здесь неуместны. Вполне возможно, что более суровые и флуктуирующие условия среды (сезонность климата с перепадами температур и влажности, сезонная смена освещения) внеэкваториальных фитоценозов могут поддерживать новации, завершающиеся становлением разновидностей, видов, родов, а в исключительных случаях семейств и даже порядков. В пользу этого предположения свидетельствуют, например, многие генцентры культурных растений, открытые и изученные Н.И. Вавиловым и его школой, повышение флористического богатства и эндемизма некоторых горных систем по

сравнению с окружающими низменностями, высокий видовой эндемизм некоторых арктических районов (например, Чукотки), приуроченность некоторых (очень немногих) вымерших семейств и порядков к внеэкваториальным фитоценозам.

Нельзя отрицать и возможность того, что некоторые макроэволюционные преобразования, хотя селективно и нейтральные (или почти такие) в начальной фазе, затем давали своим носителям крупные адаптивные преимущества. Например, гамогетеротопное формирование плодолистика покрытосеменных сначала, вероятно, привело к открытым семеносным органам, которые лишь позже замкнулись и приобрели рыльцевую поверхность. Правда, о действительных преимуществах плодолистиков перед полузамкнутыми женскими фруктификациями наиболее продвинутых голосеменных ничего определенного неизвестно. Это область гипотез и домыслов, как и почти во всем, что касается адаптивного значения разнообразия фруктификаций и

других органов высших растений. Здесь принято довольствоваться любым пришедшим на ум функциональным «объяснением» той или иной структуры, не заботясь о системе доказательств и способах их проверки. Эта умственная мода – одна из крупнейших издержек современного адапционизма не только в ботанике, но и вообще в биологии. Не осознается, что адаптивность *каждого* органа во *всех* его модификациях – сложнейшая проблема. Поэтому адапционизм – ключевой компонент определенного биологического мировоззрения, нуждающийся не в защите от нападков «нейтралистов» и «антиадапционистов», а в детальном критическом рассмотрении. Современный тотальный адапционизм – это антипод разумной позиции Дарвина, понимавшего, как трудно установить функциональный смысл и тем более селективное преимущество органон и структур.

Возникает вопрос, в какой мере все сказанное о высших растениях может относиться к другим организмам. Отвечая на него, надо брать фактический материал такой же представительности. К сожалению, по низшим растениям, моховидным, грибам и животным необходимого материала пока нет. Система широтного разнообразия большинства групп современных животных, наземных и морских, примерно та же, что и у выс-

ших растений [Дарлингтон, 1966; Пианка, 1981; Briggs, 1966; Connell, 1978; Darlington, 1959; Fischer, 1960; Pianka, 1966; Stehli, 1968; Valentine, Jablonski, 1983; и др.]. Однако суммированных данных о точных стратиграфических уровнях появления высших таксонов по палеозоохориям нет. Такие данные приводились лишь по отдельным группам и большей частью для кайнозоя, поскольку это было нужно для реконструкции истории современных фаун. Обращение к одному лишь кайнозою недостаточно, так как на фаунистическое обеднение внеэкваториальных областей этого времени сильно повлияло прогрессирующее похолодание, завершившееся обширным оледенением. Большое разнообразие фаун экваториального пояса свойственно всему фанерозою, но ведь требуется знать не это, а относительный стратиграфический уровень появления таксонов высокого ранга в экваториальных и внеэкваториальных областях. Такие данные нужны хотя бы по большинству доминирующих групп животных. Поэтому, хотя общая картина широтных градиентов разнообразия у большинства современных и многих вымерших организмов (как наземных, так и морских) совпадает с тем, что мы видим у высших растений, этого недостаточно для вывода о единстве механизмов макроэволюции у всего живого мира.

Выводы

1. Степень изученности флор Земли и основных надродовых таксонов высших растений такова, что в последовательности фитохорий, начиная с карбона, и в филогении главных таксонов осталось немного существенных пробелов. Это позволяет проследить относительные стратиграфические уровни первого появления большинства надродовых таксонов высших споровых и голосеменных растений в разных фитохориях. Уточнены время и место происхождения покрытосеменных. Почти все эти таксоны появляются в экваториальном поясе на более низком стратиграфическом уровне, чем за его пределами, и, следовательно, имеют экваториальное происхождение.

2. Экваториальное происхождение подавляющего большинства семейств и всех (?) порядков современных покрытосеменных следует из географических закономерностей эндемизма фитохорий. Лишь небольшая часть семейств эндемична для внеэкваториальных фитохорий. Таксономический ранг эндемиков падает в направлении от экватора к высоким широтам.

3. Макроэволюционные эпизоды, приводящие к становлению надродовых таксонов, концентрируются в экваториальном поясе, преимущественно во влажных лесах. Отсюда сформировавшиеся таксоны мигрируют в эпохи потеплений во внеэкваториальные биоты (фитоспредиинг), где они при похолоданиях или вымирают, или удерживаются, далее эволюционируя в узких таксономических пределах, давая новые виды, гораздо реже роды и очень редко надродовые таксоны.

4. Для внеэкваториальных фитохорий палеозоя и мезозоя характерно внеэкваториальное персистирование, то есть длительное переживание примитивных морфологических типов, придающих эндемикам этих фитохорий архаический облик.

5. Приуроченность основной макроэволюции высших растений к экваториальной зоне едва ли связана с наличием специфических ускоряющих факторов эволюции. Из известных факторов эволюции лишь для одного – естественного отбора – можно предполагать сильную зависимость интенсивности от зональных климатических усло-

вий. Нет никаких данных, указывающих на большую интенсивность в экваториальном поясе как абиотического, так и биотического отбора. С более успешной макроэволюцией высших растений в экваториальной зоне можно связать лишь ослабление, а не усиление отбора в большинстве случаев. На это указывает и правило ван Стеениса – тератологическим признакам растений умеренного климата соответствуют нормальные таксономические признаки растений тропиков.

6. Часть морфологических преобразований, сопровождавших макроэволюционные эпизоды, была сальтационной. Селективно нейтральные сальтации, вероятно, сыграли решающую роль в эволюции некоторых групп (гинкгоопсид, покрытосеменных и др.).

7. Роль естественного отбора и непосредственной адаптации вначале становления семейств и таксонов более высокого ранга у высших растений сомнительна и, во всяком случае, не была убедительно показана. Поэтому трактовка таких таксонов, как адаптивных типов, неосновательна или преждевременна.

8. Роль отбора и ведомых им адаптивных преобразований для формирования таксонов низкого ранга высших растений, в особенности за пределами влажных экваториальных лесов, может быть существенной. Однако высокая степень подобия широтных градиентов разнообразия в отношении таксонов как низкого, так и высокого ранга указывает, что выводы, касающиеся надродовых таксонов, в значительной мере приложимы и к таксонам низкого ранга.

9. Судя по широтным градиентам разнообразия и эндемизма, сформулированные черты макроэволюции высших растений могут быть свойственны большинству других организмов. Но определенно судить об этом можно будет лишь после обобщения палеонтологических данных о времени и месте формирования их высших таксонов. При этом особенно важно обобщение та-

ких данных по всему фанерозою (а не только по последним периодам).

В заключение хотелось бы снова остановиться на вопросе о соотношении макро- и микроэволюции. Сказанное в настоящей статье может дать повод для обвинений автора в том, что он противопоставляет одно другому, а также видообразование и формирование таксонов высокого ранга. В действительности, хотя основная макроэволюция отдается «на откуп» экваториальному поясу, о противопоставлении этого процесса видообразованию не может быть речи. В статье утверждается иное. Списочный состав эволюционных факторов во всех фитохориях, вероятно, один и тот же. Большинство факторов скорее всего действует в фитохориях разных климатических зон примерно одинаково. Правда, в экстремальных условиях может повышаться роль полиплоидии, вегетативного размножения, транспозиции мобильных диспергированных генов, длительных модификаций, а также модификаций, вызывающих тем или иным путем (например, через повторную ДНК) изменения в генетической системе, и др. Но акцент в данной статье делается не на этом, а на том, что в определенных условиях, а именно в экваториальном поясе, даже при сохранении интенсивности всех прочих факторов, интенсивность одного – естественного отбора – резко снижается. Этого снижения достаточно, чтобы очень редко – не более одного раза за сотни тысяч или даже миллионы лет во всем экваториальном поясе – отбор «проспал» филогенетически перспективную новацию, заложение нового семейства. С новыми порядками это происходит еще раз в пять реже. Иными словами, если для объяснения макроэволюции нередко пытались найти какие-то особые движущие факторы, то в настоящей статье предлагается нечто обратное. Допускается всего лишь торможение одного из факторов – естественного отбора.

Литература

Вахрамеев В.А. Фитогеография, палеоклиматы и положение материков в мезозое // Вестн. АН СССР. – 1985. – № 8. – С. 30–42.

Вульф Е.В. Историческая география растений. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1944. – 545 с.

Дарлингтон Ф. Зоогеография. – М.: Прогресс, 1966. – 519 с.

Еськов К.Ю. Дрейф континентов и проблемы исторической биогеографии // Фауногенез и филогенез. – М.: Наука, 1984. – С. 24–92.

Мейен С.В. Органы размножения голосеменных и их эволюция (по палеоботаническим данным) // Журн. общ. биол. – 1982. – Т. 43. – № 3. – С. 303–323.

Мейен С.В. Филогения высших растений и флорогенез // 27-й Междунар. геол. конгр. Палеонтология. Докл. Т. 2. – М., 1984. – С. 75–80.

Мейен С.В. Гипотеза происхождения покрытосеменных от беннеттитов путем гамогетеротопии (переноса признаков с одного пола на другой) // Журн. общ. биол. – 1986а. – Т. 47. – № 3. – С. 291–309.

- Мейен С.В.* Флорогенез и эволюция растений // Природа. – 1986б. – № 11. – С. 47–57.
- Пианка Э.* Эволюционная экология. – М.: Мир, 1981. – 392 с.
- Попов М.Г.* Филогения, флорогенетика, флорография, систематика // *М.Г. Попов.* Избр. тр. Ч. I. – Киев: Наук. думка, 1983. – 280 с.
- Рубцов И.А.* О неравномерности темпа эволюции // Журн. общ. биол. – 1945. – Т. 6. – Вып. 6. – С. 411–441.
- Татаринов Л.И.* Кладистический анализ и филогенетика // Палеонтол. журн. – 1984. – № 3. – С. 3–16.
- Тахтаджян А.Л.* Флористические области Земли. – Л.: Наука, 1978. – 247 с.
- Тахтаджян А.Л.* Макроэволюционные процессы в истории растительного мира // Бот. журн. – 1983. – Т. 68. – № 12. – С. 1593–1603.
- Уоллес А. Р.* Тропическая природа. – М.; Л.: Биомедгиз, 1936. – 210 с.
- Ушаков С.А., Ясаманов Н.А.* Дрейф материков и климаты Земли. – М.: Мысль, 1984. – 206 с.
- Федоров А.А.* Закон гомологических рядов Н.И. Вавилова и видообразование во влажных тропиках // Изв. АН СССР. Сер. биол. – 1976. – № 5. – С. 705–715.
- Хохряков А.П.* Таксономический состав и основные направления эволюции растений Арктики // Адаптация организмов к условиям Крайнего Севера: Тез. докл. Всес. совещ. Таллин, 27–30 ноября 1984 г. – С. 188–192.
- Чернов Ю.И.* Биологические предпосылки освоения арктической среды организмами различных таксонов // Фауногенез и филогенез / Под ред. Ю.И. Чернова. – М.: Наука, 1984. – С. 154–174.
- Чернов Ю.И., Матвеева Н.В.* Таксономический состав арктической флоры и пути освоения цветковыми растениями среды тундровой зоны // Журн. общ. биол. – 1983. – Т. 44. – № 2. – С. 187–201.
- Чумаков Н.М.* Главные ледниковые события прошлого и их геологическое значение // Изв. АН СССР. Сер. геол. – 1984. – № 7. – С. 35–53.
- Шмальгаузен И.И.* Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. 2-е изд. – М.: Наука, 1968. – С. 3–451.
- Шмальгаузен И.И.* Факторы прогрессивной (ароморфной) эволюции – снижения энтропии // Закономерности прогрессивной эволюции / Под ред. К.М. Завадского. – Л.: ИИЕиТ, лен. отд., 1972. – С. 5–24.
- Юрина А.Л.* Средне- и позднедевонские флоры Северной Евразии: автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Л.: БИН АН СССР, 1985. – 39 с.
- Ashton P.S.* Speciation among tropical forest trees: some deductions in the light of recent evidence // Biol. J. Linn. Soc. – 1969. – Vol. 1. – № 1–2. – P. 155–196.
- Axelrod D.I.* An interpretation of Cretaceous and Tertiary biota in Polar regions // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. – 1984. – Vol. 45. – P. 105–147.
- Briggs J.C.* Zoogeography and evolution // Evolution. – 1966. – Vol. 20(3). – P. 282–289.
- Connell J.H.* Diversity in tropical rain forest and coral reefs // Science. – 1978. – Vol. 199. – № 4335. – P. 1302–1310.
- Crane P.R., Friis E.M., Pedersen K.R.* Lower Cretaceous angiosperm flowers: fossil evidence on early radiation of dicotyledons // Science. – 1986. – Vol. 232. – P. 852–854.
- Darlington P.J.* Area, climate and evolution // Evolution. – 1959. – Vol. 13. – № 4. – P. 488–510.
- Dobzhansky Th.* Evolution in the tropics // Amer. Sci. – 1950. – Vol. 38. – № 2. – P. 209–221.
- Doyle J.A., Donoghue M.J.* Relationships of angiosperms and Gnetales: a numerical cladistic analysis // Syst. Assoc. Spec. – 1986. – Vol. 31. – P. 177–198.
- Fedorov A.* The structure of the tropical rain forest and speciation in the humid tropics // J. Ecol. – 1966. – Vol. 54. – P. 1–11.
- Fischer A.G.* Latitudinal variations in organic diversity // Evolution. – 1960. – Vol. 14. – № 1. – P. 64–81.
- Meyen S.V.* Plant morphology in its nomothetical aspects // Bot. Rev. – 1973. – Vol. 39. – № 3. – P. 205–260.
- Meyen S.V.* Basic features of gymnosperm systematics and phylogeny as evidenced by the fossil record // Bot. Rev. – 1984. – Vol. 50. – № 1. – P. 1–111.
- Meyen S.V.* Fundamentals of Palaeobotany. – L.; N.Y.: Chapman and Hall, 1987. – 432 p.
- Muller J.* Fossil pollen records of extant angiosperms // Bot. Rev. – 1981. – Vol. 47. – № 1. – P. 1–142.
- Pianka E.R.* Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts // Amer. Natur. – 1966. Vol. 100. – № 910. – P. 33–46.
- Retallack G., Dilcher D.L.* A coastal hypothesis for the dispersal and rise to dominance of flowering plants // Paleobotany, paleoecology, and evolution. Vol. 2 / Ed. K.J. Niklas. – N.Y.: Praeger Publ., 1981. – P. 27–77.
- Scott A.C., Chaloner W.G.* The earliest fossil conifer from the Westphalian B of Yorkshire // Proc. Roy. Soc. L. – 1983. – Vol. B220. – P. 163–182.
- Stebbins G.L.* Flowering plants. Evolution above the species level. – Cambridge, Mass.: Belknap Press of Harvard Univ. Press, 1974. – XVIII+399 p.
- Steenis C.G.G.J., van.* Plant speciation in Malesia, with special reference to the theory of non-adaptive saltatory evolution // Biol. J. Linn. Soc. – 1969. – Vol. 1. – № 1–2. – P. 97–133.
- Stehli F.G.* Taxonomic diversity gradients in pole location: the recent model // E.T. Drake. Evolution and environment. – New Haven; L.: Yale Univ. Press, 1968. – P. 163–227.
- Valentine J.W.* Climatic regulation of species diversification and extinction // Geol. Soc. Amer. Bull. – 1968. – Vol. 79. – P. 273–276.
- Valentine J.W., Jablonski D.* Larval adaptations and patterns of brachiopod diversity in space and time // Evolution. – 1983. – Vol. 37. – № 5. – P. 1052–1061.