

«Фитоспрединг» С.В. Мейена и концепция хорологического номогенеза

И.А. Игнатъев

Геологический институт РАН, 119017 Москва, Пыжжевский пер. 7
ignatievia@ginras.ru, ignatievia@mail.ru

Хорологическим номогенезом предлагается называть эволюционные концепции, в которых закономерности филогенетического развития организмов объединены в одно целое с закономерностями эволюции географической оболочки Земли, ценогенеза, биохорий и биосферы в целом.

Ранее С.В. Мейен (1935–1987) называл подобные построения «эволюционной биогеографией», но, в порядке уступки господствовавшему селекционизму, не подчеркивал их номогенетического характера. «До сих пор нет, – писал он, – эволюционной биогеографии в виде целостной концепции, в которой формирование и преобразование биохорий были бы соединены с филогенией и все это увязано со строением ландшафтно-географической оболочки Земли. <...>

Между тем, – подчеркивал он, – создание «вневременных» моделей, обобщающих биогеографические явления в длительной исторической перспективе, имело бы немалое значение для познания эволюции, для установления истинности той или иной эволюционной концепции среди конкурирующих концепций. В конечном счете, эволюционируют не отдельные органы, таксоны и экосистемы, а целостные биогеографические единства, вся биосфера, и требуется объяснить именно их эволюцию, а не только выборочных элементов живого. Претендующая на истинность и полноту эволюционная концепция должна уметь предсказать основные черты эволюции в биогеографическом масштабе. Если таковые предсказания невозможны, эволюционная концепция неполна, а если они не оправдываются, она неистинна, хотя бы в каких-то своих элементах» [Мейен, 2003, с. 135].

В середине 1980-х годов С.В. Мейен [1986, 1987, 2001] предложил такую концепцию, известную как *теория фитоспрединга*. По его

представлениям, у высших растений, «макроэволюционные эпизоды, приводящие к становлению надродовых таксонов, концентрируются в экваториальном поясе, преимущественно во влажных лесах». Оттуда «сформировавшиеся таксоны мигрируют в эпохи потеплений во внеэкваториальные биоты (фитоспрединг), где они при похолоданиях или вымирают, или удерживаются, эволюционируя в узких таксономических пределах, давая новые виды, гораздо реже роды и очень редко надродовые таксоны» [Мейен, 1987, с. 306–307].

Выступление С.В. Мейена уже после его безвременной кончины вызвало живой отклик и встречную генерацию идей [Расницын, 1989; Еськов, 1994; Тимонин, Озерова, 2002; Игнатъев, 2001, 2003; и др.]. Думается, однако, что направление, которое приняло это обсуждение, увело в сторону от того факта, что в концепции Мейена речь идет не только и не столько о географии растений и флорогенетике. Главная его статья на эту тему [Мейен, 1987] содержит (пусть местами в тезисной форме) во многом оригинальную плюралистическую теорию эволюции, которую, если бы не допущенные автором уступки дарвинизму, можно было бы отнести к теориям хорологического номогенеза.

Действительно, по Мейену:

1. Макро- и микроэволюция у высших растений и, вероятно, в других группах организмов регулируется планетарными географическими закономерностями, прежде всего зональными климатическими условиями, определяющими пространственную приуроченность основных центров формообразования, а также интенсивность и размах происходящих в них филогенетических событий.

2. Макроэволюционные эпизоды, связанные с появлением надродовых таксонов высших растений, приурочены к экваториальному поясу, пре-

имущественно к влажным лесам, и обусловлены резким ослаблением здесь абиотического отбора¹.

Однажды возникнув и закрепившись, эти таксоны мигрируют в эпохи потепления в северные и южные внетропические широты (*фитоспрединг*), где при последующих похолоданиях вымирают или эволюционируют в более узких таксономических рамках, ранг которых не превышает родового или видового.

Отсюда вытекает, в частности, эволюционно-географическое единство системы и филогении высших растений, ее *фундаментальный монофилетизм* на уровне порядков и семейств.

3. Решающую роль в становлении многих крупных групп высших растений, в том числе голо- и покрытосеменных, сыграли *селективно нейтральные сальтации*.

Такие сальтации, ведущие к появлению новых семейств, «пропущенные» ослабленным естественным отбором, очень редки (один раз за сотни тысяч или даже миллионы лет) во всем экваториальном поясе. Новые порядки возникают еще раз в пять реже.

4. Роль естественного отбора и непосредственной адаптации на начальных стадиях формирования семейств и таксонов более высокого ранга у высших растений сомнительна или, во всяком случае, убедительно не показана. Поэтому эти таксоны неправомерно рассматривать как адаптивные типы.

5. При этом значение естественного отбора для формирования таксонов низкого ранга у высших растений, особенно за пределами влажных лесов, могло быть значительным.

6. В экстремальных условиях могла возрастать эволюционная роль полиплоидии, вегетативного размножения, транспозиции мобильных диспергированных генов, разного рода длительных модификаций и других эволюционных механизмов.

¹ По С.В. Мейену [1987, с. 302], «именно специфика отбора в экваториальном поясе может быть ответственной за интенсивную макроэволюцию растений, но эта специфика – не в особых формах отбора и не в его усилении, а наоборот, в его ослаблении. Давление отбора здесь достаточно для дифференциального 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».

Географически локализованную таким образом макроэволюцию С.В. Мейен образно называл «тепличной», считая, что внеэкваториальные биоты в большей или меньшей степени бесплодны в макроэволюционном отношении. Конкретно под «тепличной» макроэволюцией имелся в виду, прежде всего, предполагавшийся универсальным механизм фитоспрединга.

* * *

В научном архиве С.В. Мейена сохранились заметки о том, как он предполагал развивать свою теорию. «Надо скрестить, – записал он в 1986 году, – “тепличную” макроэволюцию (теорию “тепличной” макроэволюции) с эволюцией синтетических типов и всем прочим (транзитивным полиморфизмом, псевдоциклами, правилом Кренке). Вероятно, так: “тепличный” этап создает первичный полиморфный пул с “нейтральными” намерениями. Дальше стабилизирующий отбор выщепляет оппортунистические модальности для импотентных в макроэволюционном смысле экосистем. Чем больше степень этой импотенции, тем в большей степени эволюция идет по Шишкину, Майру и кому угодно (сюда же Стеббинс, Грант, Шмальгаузен). В этом и заключается географо-экосистемная политетика эволюции. Со всем этим хорошо согласуются нейтралистские взгляды Кимуры и К⁰. В рамках политетической теории эволюции вопрос ставится не так: “Какая из предложенных эволюционных теорий верна?”, а так: “В каких областях (domains) органического мира верна та или иная теория эволюции?” Тогда мы приходим к подлинному синтезу. Соответственно, если раньше фальсификации претендовали на уничтожение теорий, то теперь они должны быть ориентированы на установление граничных условий теорий, на их ограничение»².

* * *

«Ахиллесова пята» изложенной теории С.В. Мейена бросается в глаза и связана с признанием эволюционной роли естественного отбора. Усиленный или ослабленный, на низком или высоком таксономическом уровне, «стабилизирующий» или какой иной – создавать новые формы отбор не в состоянии³.

Последователь А.А. Любищева, еще со студенческих лет впитавший идеи Л.С. Берга,

² Мейен С.В. Заметка от 19 июля 1986 г. // Эволюция флор в палеозое. – М.: ГЕОС, 2003. – С. 127.

³ Обзор литературы по этому вопросу см. в [Чайковский, 2018].

позднее ревностно изучавший труды Н.Я. Данилевского, Н.Н. Страхова, А. Виганда и других эволюционистов недарвиновского толка, С.В. Мейен прекрасно об этом знал. В публичных выступлениях он не раз подчеркивал: дарвиновский отбор в лучшем случае влияет на морфологическое разнообразие и географическое распространение форм, подавляя или пресекая появление и распространение определенных морфологических новаций, но никак не создает эти формы. Отбор, если это не идеологический штамп и не богословская метафора⁴, если вообще имеет смысл говорить о его существовании и эволюционной роли, – фактор лимитирующий, сугубо консервативный. Как афористически заметил в свое время С.И. Коржинский [1899, с. 263], «борьба за существование и связанный с ней отбор – есть фактор, ограничивающий полученные формы и пресекающий дальнейшие вариации, но ни в каком случае не содействующий получению новых форм. Это есть начало, враждебное эволюции». Или, как подвел итог полуторавековым дискуссиям об отборе современный теоретик и историк эволюционизма: «отбор ненаправленных вариаций даже эволюцию бактерий вести неспособен» [Чайковский, 2018, с. 200].

Да и сами указанные вариации случайными и ненаправленными не назовешь. Таковых просто не существует в природе. Никаких случайных вариаций нет – они все укладываются в ряды Н.И. Вавилова – подчеркивал еще в 1927 году Л.С. Берг. Примерно в это же время параллелизм модификаций и наследственных вариаций (мутаций) был подробно изучен и подтвержден шведским ботаником Г. Турессоном (Turesson, 1925 г.). Ранее о том же писали Р. Гольдшмидт (1911 г.) и некоторые другие авторы. Попытки отдельных ботаников-дарвинистов если не опровергнуть, то хотя бы ослабить это заключение не дали убедительных результатов. Так, М.А. Розанова [1926, с. 217], критикуя Турессона, была все же вынуждена признать, что «параллелизм, порою тождественность модификаций и наследственных вариаций наблюдается <...> в некоторых различных, иногда прямо противоположных условиях местообитания, при одинаковых выявляется различие двух близких биотипов, которое есть

результат различного реагирования этих биотипов на одинаковые внешние факторы. Правильнее называть это явление псевдопараллелизмом, как происходящее вследствие близости двух соседних биотипов». Суть дела, однако, не в терминологических тонкостях и не в мелких различиях сходных биотипов, проявляющихся в одинаковых условиях. Такие отличия – банальность и наблюдаются повсеместно: в природе вообще не найти двух одинаковых объектов. Гораздо важнее сам *факт* параллелизма или «псевдопараллелизма», то есть ограниченного, закономерного характера мутационной и модификационной изменчивости, а его-то экспериментальные данные М.А. Розановой полностью подтверждают.

* * *

Не более убедительно предположение С.В. Мейена об эволюционной роли перечисленных выше генетических механизмов. Эта роль может предполагаться в общем виде или *ad hoc*, но ни в одном случае, особенно связанном с реальной (отраженной в палеонтологической летописи) эволюцией, она не показана. К тому же с чисто теоретической точки зрения остается невыясненным, совместимы ли указанные генетические механизмы друг с другом и, в особенности, с представлениями о ведущей роли отбора.

По своему интеллектуальному складу С.В. Мейен был плюралист, хотя и с давними недарвинистическими симпатиями. Ему очень импонировала методологическая позиция его учителя А.А. Любищева «двух станом не боец», трансформировавшаяся у Мейена в его известный «принцип сочувствия». Но был еще один момент, мощно влиявший на его теоретизирование. Очень уж хотел Сергей Викторович войти в советский научный истеблишмент, быть избранным в состав АН СССР, а это заставляло его активно приспосабливаться к текущей конъюнктуре. Думается, в основном именно этим обстоятельством объясняются его реверансы в сторону генетиков, «стыдливое» полупризнание ведущей роли отбора и дежурные похвалы Ч. Дарвину за его якобы «разумную позицию» в статье про фитоспрединг 1987 года. Ларчик открывался просто: в апреле 1987 года предстояли выборы в Академию наук. С.В. Мейен был кандидатом-фаворитом академика-секретаря Биологического отделения Б.С. Соколова. И наверняка прошел, если бы не болезнь, безвременно унесшая его в могилу.

⁴ Напомним, что у готовившегося в молодости стать священником образованного богослова Ч. Дарвина отбором занимался никто иной как Господь Бог, правда, не непосредственно, а через специально для этого устроенное Творение.

* * *

Слабость «ведущего объяснения» существенно подрывает представление о фитоспрединге как универсальном эволюционно-географическом механизме формирования биоразнообразия крупнейших фитоценозов и растительного покрова планеты в целом, в том числе о фундаментальной монофилетичности последнего.

На поверку не более убедительными оказываются и многие другие доводы, приведенные С.В. Мейеном в пользу своей гипотезы.

Например, настаивая на отсутствии крупных пробелов в филогении высших растений, С.В. Мейен [1987, с. 294] проявлял, на наш взгляд, излишний оптимизм и явно выдавал желаемое за действительное. Такие «пробелы» имели место и в его время, есть они и сейчас. Причем речь идет не только об отдельных семействах, но и о крупнейших таксонах высших растений, тех же голосеменных и покрытосеменных. Не все ясно и с наделавшими в свое время столько шума прогимноспермами: весьма вероятно, что некоторые из них несли семезачатки, что подрывает саму концепцию этой группы, сформулированную Ч.Б. Беком и его последователями («голосеменная» анатомия и «птеридофитовая» генеративная сфера).

Интерпретация Субангарской палеофлористической области палеозоя как экотонной, «в которой смешиваются экваториальные и бореальные растения» [Мейен, 1987, с. 295], едва ли может быть принята как по палеофлористическим, так и по палеогеографическим соображениям. Указанная область, судя по всему, отделялась от остальной Ангариды двумя параллельными географическими барьерами первого ранга: морским бассейном и молодыми горными сооружениями Палеоурала, по всей видимости, фактически непроницаемыми для мигрантов из экваториального пояса [Игнатъев, 2004]. При этом классические субангарские флоры перми Приуралья и Русской платформы не содержат достоверных экваториальных мигрантов.

Приводимые С.В. Мейеном [1987, с. 295–297] палеоботанические данные в пользу локализации становления высших таксонов растений, строго говоря, свидетельствуют лишь о, вероятно, большей интенсивности макроэволюционных процессов в экваториальном поясе, но никак не об экваториальном происхождении ведущих семейств бореальных и нотальных палеофитоценозов. Такие семейства, судя по всему, эндемичны. Ни одного достоверно установленного случая экваториаль-

ных миграций, тем более – связанных с макроэволюционными новациями, мы не знаем. Все имеющиеся данные указывают на то, что макроэволюционные процессы шли и во внеэкваториальных фитоценозах, хотя, по всей видимости, с меньшей амплитудой и интенсивностью.

Появление определенных архетипов и морфотипов крупнейших таксонов высших растений в экваториальном поясе на более низком стратиграфическом уровне, по сравнению с внеэкваториальными фитоценозами, строго говоря, свидетельствует лишь о сходстве в обеих ситуациях временной последовательности макроэволюционных событий, но совсем не обязательно указывает на происхождение внеэкваториальных форм от экваториальных мигрантов. Утверждать обратное, как это делает С.В. Мейен, значило бы совершать логическую ошибку, известную как *post hoc, ergo propter hoc*. Иными словами, из временной последовательности событий в общем случае нельзя заключать об их причинной связи. Повторю, что достоверных эволюционно продвинутых экваториальных мигрантов во внеэкваториальных фитоценозах неизвестно.

* * *

Таким образом, фитоспрединг в понимании С.В. Мейена, то есть глобальный эволюционно-биогеографический механизм, благодаря которому почти все надродовые таксоны высших растений возникают в экваториальном поясе, во влажных лесах, является, в лучшем случае, серьезным упрощением ситуации.

Само понятие фитоспрединга сформулировано С.В. Мейеном на организмическом уровне, без учета ценоценозической и ботанико-географической структуры растительного покрова, не говоря уже о неоднородности самой географической оболочки Земли и фактической «мгновенности» растительных миграций в геологических масштабах времени (о скоростях растительных миграций см. [Удра, 1988]).

Однако, как любил говаривать А.А. Любищев, «лучше плохая теория, чем никакая». Случай с фитоспредингом полностью подтверждает эту максиму. К тому же, как известно, великие люди, каковым, несомненно, был С.В. Мейен, поучительны даже в своих промахах и ошибках. Теория, выдвинутая С.В. Мейеном, несмотря на свои недостатки, привлекла внимание к географическим закономерностям макроэволюции у высших растений.

Думается, сам термин *фитоспрединг* целесообразно удержать, существенно изменив его со-

держание. Фитоспрединг – не совокупность макроэволюционно и флорогенетически значимых экваториальных миграций, связанных с потеплениями климата, как полагал С.В. Мейен. Это *долговременная макроэволюционно-географическая тенденция*⁵, реализующаяся в разных природных зонах и связанная с деятельностью различных механизмов распространения растений. Суть этой тенденции состоит в синхронном или близком по времени локализованном географически появлении и распространении сходных архетипов и морфотипов и, соответственно, таксонов высокого ранга (порядков, классов, отделов) высших растений.

* * *

Указанные закономерности определяются, прежде всего, существованием широтных термических поясов Земли: жаркого экваториального и более прохладных северного и южного внеэкваториальных. Формирование этих поясов детерминировано общим устройством Солнечной системы и, по всей видимости, с теми или иными изменениями существовало в течение всей фанерозойской истории Земли, вплоть до настоящего времени.

Термический градиент в северном и южном полушариях Земли в целом уменьшается по направлению к полюсам (*полярнопетально*), но не линейно, а подчиняясь периодической закономерности, известной как *периодический закон географической зональности*.

Согласно этому закону, установленному географами А.А. Григорьевым и М.И. Будыко [1966], растительные формации с максимальной биологической продуктивностью от экваториальных влажных лесов до вечнозеленых лесов субтропиков и смешанных и широколиственных лесов умеренного пояса формируются в пределах широтных зон, для которых *радиационный индекс сухости* (отношение радиационного баланса к количеству тепла, необходимого для испарения годовой суммы осадков) близок к единице. Рост этого показателя ведет к снижению биологической продуктивности, причем в силу сферической формы Земли значение указанного индекса меняется периодически.

Ю.В. Мосейчик [2015] предположила, что, учитывая редкость филогенетических событий, макроэволюционная активность должна быть

наиболее высокой в широтных поясах с максимальной биологической продуктивностью. Она же показала, что в раннем карбоне, по всей видимости, существовали, по меньшей мере, три таких пояса: экваториальный и внеэкваториальные – бореальный и нотальный.

Указанные пояса с ландшафтами и растительными формациями, характеризующимися максимальной биологической продуктивностью и повышенной интенсивности макроэволюционных процессов, я предлагаю называть *кольцами Мосейчик*.

По представлениям Ю.В. Мосейчик [там же, с. 145], «практически все надродовые таксоны у высших растений возникают в экосистемах с наибольшей биологической продуктивностью, приуроченных, по меньшей мере, к трем широтным поясам (экваториальному и двум внеэкваториальным: бореальному и нотальному). Оттуда их представители могут расселяться при подходящих условиях на прилегающие территории, в том числе, полярнопетально».

Таким образом, в соответствии с этой тройственной моделью *Мосейчик*, фитоспредингом следует называть зарождение и распространение таксонов и морфотипов, появившихся в центрах наибольшей интенсивности эволюционных процессов в пределах трех колец *Мосейчик* за их естественные географические границы. Причем такое распространение может быть связано не с одним лишь длительными потеплениями макроклимата.

Следует добавить, что процессы фитоспрединга, по всей видимости, приобретают все больший размах и интенсивность с появлением все более и более сложно устроенных групп высших растений, получающих все более широкие возможности для распространения. «Первая волна» такой интенсификации спрединговых процессов, по-видимому, была связана с появлением и эволюционной радиацией древнейших голосеменных растений в раннем карбоне.

Историческая динамика процессов фитоспрединга тесно увязана, по всей видимости, и с общим состоянием географической оболочки Земли – сменой термо- и гляциоэра, чередованием гео- и талассократических эпох, активизацией или снижением интенсивности тектонических (в том числе, горообразовательных) процессов и др.

* * *

Подобное разнообразие условий и возможностей для распространения растений позволяет различать, по меньшей мере, три формы фитоспрединга.

⁵ Тенденцией предложено называть «всякую нечеткую (нарушаемую на отдельных примерах) закономерность, ясно видную лишь на массовом материале» [Чайковский, 2018, с. 238].

Прежде всего, можно выделить *миграционный* фитоспрединг, связанный с миграциями, флористическим обменом и иными формами расселения эволюционно продвинутых форм за пределы колец Мосейчик. При этом сами миграции могут прерываться и начинаться вновь. Старые миграционные пути закрываются, сменяясь новыми. Важно лишь, чтобы миграционная система существовала достаточно длительное время, подпитываясь все новыми «волнами» эволюционно продвинутых мигрантов.

Примером миграционного фитоспрединга, причем не полярнопетального, а наоборот, в направлении к палеоэкватору, является проникновение растений ангарских флор карбона на территорию современных Таймыра и Печорского угольного бассейна, в Приуралье и на Русскую платформу в обход горных сооружений Палеоурала, с последующим формированием само-

стоятельных фитохорий и флор [Игнатьев, 2004].

У этой основной формы фитоспрединга можно выделить, по меньшей мере, два подтипа:

– *климатогенетический* фитоспрединг, связанный с распространением за пределы «колец Мосейчик» условий, благоприятных для интенсификации и роста таксономического диапазона эволюционных процессов (в том числе в связи с наступлением термоэра); в этом случае «мигрируют» не растения, а условия их произрастания;

– *тектогенетический* фитоспрединг, связанный с перемещениями и столкновениями (коллизиями) материковых плит.

В качестве примера можно привести коллизию Казахстанского микроконтинента с Ангаридой в раннем карбоне, которая обусловила распространение ангарской флоры на территории современного Восточного Казахстана.

Работа выполнена в рамках темы госзадания № 0135-2016-0001 Геологического института РАН.

Литература

Григорьев А.А., Будыко М.И. О периодическом законе географической зональности // А.А. Григорьев. Закономерности строения и развития географической среды. – М.: Мысль, 1966. – С. 276–282.

Еськов К.Ю. О макробиогеографических закономерностях филогенеза // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 1. – М.: Недра, 1994. – С. 199–205.

Игнатьев И.А. Биогеографические модели и эволюция растительного покрова в позднем палеозое // Матер. симп., посвященного памяти Сергея Викторовича Мейена (1935–1987). Москва, 25–26 декабря 2000 г. – М.: ГЕОС, 2001. – С. 167–174.

Игнатьев И.А. Общие фитогеографические модели и эволюция позднепалеозойских флор Ангариды // Эволюция флор в палеозое. – М.: ГЕОС, 2003. – С. 15–32.

Игнатьев И.А. Эволюция фитохорий и флор перми Западной Ангариды // Растительный мир в пространстве и времени. – М.: ГЕОС, 2004. – С. 85–112.

Коржинский С.И. Гетерогенезис и эволюция // Изв. Импер. АН. – 1899. – Т. 10. – № 3. – С. 255–268.

Мейен С.В. Флорогенез и эволюция растений // Природа. – 1986. – № 11. – С. 47–57.

Мейен С.В. География макроэволюции у высших растений // Журн. общ. биол. – 1987. – Т. 48. – № 3. – С. 287–310.

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

Мейен С.В. К вопросу о создании эволюционной биогеографии // Эволюция флор в палеозое. – М.: ГЕОС, 2003. – С. 135.

Мосейчик Ю.В. География макроэволюции у высших растений: концепция фитоспрединга С.В. Мейена – взгляд 30 лет спустя // Палеобот. временник. – 2015. – Вып. 2. – С. 140–145.

Расницын А.П. Фитоспрединг с точки зрения селекциониста // Журн. общ. биол. – 1989. – Т. 50. – № 5. – С. 581–583.

Розанова М.А. О параллелизме модификаций и мутационных вариаций // Журн. Рус. бот. о-ва АН СССР. – 1926. – Т. 11. – № 1–2. – С. 207–218.

Тимонин А.К., Озерова Л.В. Основы географии растений. – М.: Моск. гос. откр. пед. ун-т, 2002. – 136 с.

Удра И.Ф. Расселение растений и вопросы палео- и биогеографии. – Киев: Наукова думка, 1988. – 195 с.

Чайковский Ю.В. Автопозз. – М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2018. – 560 с.

Meyen's «phytospreading» and conception of chorological nomogenesis

I.A. Ignatiev

Geological Institute of RAS, Pyzhevsky per. 7, 119017 Moscow, Russia