

# Дивергенции линий высших растений в палеозое в свете молекулярно-генетических исследований и глобальные условия их проявления

Д.А. Рубан

ГГФ Южный федеральный университет, 344090, Ростов-на-Дону, ул. Зорге, 40<sup>1</sup>  
ruban-d@mail.ru

Молекулярно-генетические исследования современных организмов позволяют реконструировать последовательность их дивергенции от предковых форм и датировать соответствующие события независимо от палеонтологической летописи [Hedges, Kumar, 2009]. Несмотря на очевидные ограничения [Quental, Marshall, 2010], этот подход, получивший название «молекулярных часов», находит широкое применение при изучении эволюции и динамики разнообразия биоты в геологическом прошлом [Рубан, 2010]. В частности, он успешно использовался для анализа некоторых ключевых событий в развитии растительного мира [Magallon, Castillo, 2009; Ruban, 2012].

Основываясь на имеющейся сводке результатов молекулярно-генетических исследований линий *современных* наземных растений (Embryophyta) [Hedges, Kumar, 2009], можно определить динамику дивергенций в ходе флористической эволюции на протяжении палеозойской эры. Для корректного соотнесения датировок событий дивергенции с интервалами геологической истории должен использоваться современный вариант хроностратиграфической шкалы, предлагаемый Международной комиссией по стратиграфии<sup>2</sup>.

Из наиболее крупных событий следует отметить дивергенцию папоротников и сперматофитов (последние объединяют голо- и покрытосеменные растения), имевшую место в среднем ордовике, а также последующее разделение линий голо- и покрытосеменных в начале раннего карбона [Hedges, Kumar, 2009]. Суммируя результаты молекулярно-генетического изучения семейств современных наземных растений [Hedges, Kumar, 2009], можно обнаружить, что ни одной дивергенции не установлено в интерва-

ле всего раннего палеозоя. Единственное событие такого рода отмечается в раннем девоне, а последующий средний девон опять-таки отмечен отсутствием дивергенций. В позднем девоне отмечено 6 событий, связанных с дивергенцией линий наземных растений. Любопытно отметить, что подавляющее большинство из них имело место в фаменском веке. 3 и 4 дивергенции произошли в раннем и позднем карбоне соответственно. Резкое усиление дивергенции среди предковых семейств современных растений имело место в ранней перми, где установлено 8 событий. В отличие от позднего девона, последние были рассредоточены во времени на протяжении всей раннепермской эпохи. В средней перми установлены лишь 4 дивергенции (все они имели место во второй половине эпохи), а в поздней – только одно событие.

Сказанное выше позволяет говорить о неупорядоченности динамики дивергенций предковых форм современных наземных растений в течение палеозойской эры. При этом могут быть названы две эпохи, когда дивергенции на уровне семейств происходили особенно интенсивно, а именно поздний девон и ранняя пермь. Хотя метод «молекулярных часов» основывается на результатах изучения лишь современных линий и не учитывает вымершие в ходе геологической истории формы (подробное обсуждение этого вопроса см. в [Quental, Marshall, 2010; Ruban, 2012]), концентрация датированных дивергенций в двух вышеуказанных эпохах указывает на их особое значение в эволюции растительного мира. В этой связи возникает закономерный вопрос о наличии некоторых глобальных факторов, благоприятствовавших таксонообразованию в позднем девоне и ранней перми.

Глобальная конфигурация континентальных масс, определявшаяся тектоникой литосферных плит, была существенно различной в позднем девоне и ранней перми. Если для первой эпохи была характерна достаточная разобщенность

<sup>1</sup> Адрес для переписки: 344056, Ростов-на-Дону, а/я 7333.

<sup>2</sup> Доступен он-лайн: stratigraphy.org.

континентов при единстве гондванских блоков, то для второй – существование единого суперконтинента – Пангеи [Scotese, 2004]. Климатические условия эпох отличались в меньшей степени. В позднем девоне происходило общее похолодание и имело место оледенение Гондваны [Gornitz, 2009; Isaacson et al., 2008; Streel et al., 2000; Zalasiewicz, Williams, 2012]. В ранней перми оледенение еще было значительным, однако тенденция к потеплению уже обозначилась (возможно, ближе к концу эпохи) [Gornitz, 2009; Isbell et al., 2003, 2012; Zalasiewicz, Williams, 2012]. В свете вышесказанного логично предположить, что большое количество дивергенций в две указанные эпохи было связано с усилением климатического градиента при инициации и завершении позднепалеозойского оледенения, что может благоприятствовать радиации растений (характеристику такого механизма см. в [Ищенко, Малиновская, 2005; Малиновская и др., 2006]). Эта идея в целом согласуется со значительным климатическим градиентом, интерпретированным для ранней перми [Gornitz, 2009]. Напротив, аналогичный градиент в позднем девоне оказывается значительно меньшим [Gornitz, 2009], что не может служить подтверждением высказанного предположения. Тем не менее, первое более важно с учетом того, что количество дивергенций в ранней перми было большим, чем в позднем девоне.

В дополнение к сказанному выше целесообразно добавить следующее. Во-первых, целый ряд других факторов (например, изменение содержания кислорода и углекислого газа в атмосфере) мог способствовать радиации наземных растений в отмеченные эпохи. Во-вторых, большое количество дивергенций наземных растений

в ранней перми примерно совпадает по времени с мощной «вспышкой» разнообразия сообществ морских беспозвоночных [Ruban, 2010], что, возможно, отражает некоторые общебиотические преобразования. Наконец, в-третьих, следует обязательно принимать во внимание действие внутренних (т.е. собственно биологических) факторов, которые могли благоприятствовать дивергенциям семейств наземных растений.

Интересно отметить и еще одну закономерность. В середине капитанского века, т.е. ближе к концу средней перми, имел место первый из биотических кризисов, знаменующих границу палеозоя/мезозоя [Bond et al., 2010; Sun et al., 2010]. Примерно в то же самое время дивергенции практически полностью прекратились, и до конца перми имела место лишь одна из них (см. выше). Не явилось ли это следствием отмеченного кризиса? Нечто подобное уже было отмечено ранее при рассмотрении интенсивности дивергенций линий современных наземных растений вблизи границы мела/палеогена [Ruban, 2012]. Напротив, большое количество дивергенций установлено во второй половине позднедевонской эпохи (см. выше), то есть после известного биотического кризиса франа/фамена [House, 2002; Racki, 2005].

Хотя реконструкция истории наземных растений на основе молекулярно-генетических исследований безусловно подвергнется существенной корректировке в будущем, все сказанное выше свидетельствует в пользу важности интерпретации уже полученных результатов (включая сводную работу [Hedges, Kumar, 2009]). Как минимум, это позволяет формулировать новые гипотезы для последующей верификации (в том числе и методами «классической» палеоботаники).

## Литература

- Ищенко Ю.В., Малиновская А.А. Изменения климата и глобальное разнообразие растительных сообществ // Проблемы геоэкологии, геохимии и геофизики. – Ростов-на-Дону, 2005. – С. 70–74.
- Малиновская А.А., Ищенко Ю.В., Рубан Д.А. Оледенения и глобальная тектоника как факторы флористической эволюции // Научная мысль Кавказа. Приложение. – 2006. – №6. – С. 230–232.
- Рубан Д.А. Основные подходы к оценке динамики разнообразия и массовых вымираний морских беспозвоночных организмов в фанерозое // Эволюция жизни на Земле. – Томск, 2010. – С. 405–408.
- Bond D.P.G., Hilton J., Wignall P.B., Ali J.R., Stevens L.G., Sun Y., Lai X. The Middle Permian (Capitanian) mass extinction on land and in the oceans // Earth-Science Reviews. – 2010. – Vol. 102. – P. 100–116.
- Gornitz V. (Ed.). Encyclopedia of paleoclimatology and ancient environments. – Dordrecht: Springer, 2009. – 1049 p.
- Hedges S.B., Kumar S. (Eds). The timetree of life. – Oxford: Oxford University Press, 2009. – 551 pp.
- House M.R. Strength, timing, setting and cause of mid-Palaeozoic extinctions // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. – 2002. – Vol. 181. – P. 5–25.
- Isaacson P.E., Diaz-Martinez E., Grader G.W., Kalvoda J., Babek O., Devuyt F.X. Late Devonian-earliest Mississippian glaciation in Gondwanaland and its biogeographic consequences // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. – 2008. – Vol. 268. – P. 126–142.
- Isbell J.L., Henry L.C., Gulbranson E.L., Limarino C.O., Fraiser M.L., Koch Z.J., Ciccioli P.L., Dineen A.A. Glacial paradoxes during the late Paleozoic ice age: Evaluating the equilibrium line altitude as a control on glaciation // Gondwana Research. – 2012. – Vol. 22. – P. 1–19.
- Isbell J.L., Lenaker P.A., Askin R.A., Miller M.F., Babcock L.E. Reevaluation of the timing and extent of late Paleozoic glaciation in Gondwana: Role of the Transantarctic Mountains // Geology. – 2003. – Vol. 31. – P. 977–980.
- Magallon S., Castillo A. Angiosperm diversification through time // Amer. J. Bot. – 2009. – Vol. 96. – P. 349–365.

*Quental T., Marshall C.R.* Diversity dynamics: molecular phylogenies need the fossil record // Trends in Ecology & Evolution. – 2010. – Vol. 25. – P. 434–441.

*Racki G.* Toward understanding Late Devonian global events: few answers, many questions // Understanding Late Devonian and Permian-Triassic Biotic and Climatic Events: Towards an Integrated Approach. – Amsterdam, 2005. – P. 5–36.

*Ruban D.A.* Palaeoenvironmental setting (glaciations, sea level, and plate tectonics) of Palaeozoic major radiations in the marine realm // Annales de Paleontologie. – 2010. – Vol. 96. – P. 143–158.

*Ruban D.A.* Mesozoic mass extinctions and angiosperm radiation: does the molecular clock tell something new? // Geologos. – 2012. – Vol. 18. – P. 37–42.

*Scotese C.R.* A Continental Drift Flipbook // J. Geol. – 2004. – Vol. 112. – P. 729–741.

*Strobel M., Caputo M.V., Loboziak S., Melp J.H.G.* Late Frasnian-Famennian climates based on palynomorph analyses and the question of the Late Devonian glaciations // Earth-Science Rev. – 2000. – Vol. 52. – P. 121–173.

*Sun Y., Lai X., Wignall P.B., Widdowson M., Ali J.R., Jiang H., Wang W., Yan C., Bond D.P.G., Veldrine S.* Dating the onset and nature of the Middle Permian Emeishan large igneous province eruptions in SW China using conodont biostratigraphy and its bearing on mantle plume uplift models // Lithos. – 2010. – Vol. 119. – P. 20–33.

*Zalasiewicz J., Williams, M.* The Goldilocks planet. The four billion year story of Earth's climate. – Oxford: Oxford University Press, 2012. – 303 p.