
СИСТЕМА, ФИЛОГЕНИЯ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ

География макроэволюции у высших растений: концепция фитоспрединга С.В. Мейена – взгляд 30 лет спустя

Ю.В. Мосейчик

*Геологический институт РАН, 119017 Москва, Пыжевский пер., 7
mosseichik@ginras.ru, mosseichik@mail.ru*

Незадолго до кончины С.В. Мейен разработал ставшую весьма популярной общую флорогенетическую модель, названную им *концепция фитоспрединга* [Мейен, 1987, с. 291]. По его представлениям, *почти все надродовые таксоны высших растений имеют экваториальное происхождение; из экваториального пояса в эпохи потеплений они продвигаются в более высокие широты*. Там при последующем похолодании они либо вымирают, либо выживают, эволюционируя в узких таксономических рамках, часто не порождая новых таксонов рангом выше вида.

Первоначально фитоспрединг был продемонстрирован С.В. Мейеном на небольшом числе отдельных примеров. В дальнейшем он планировал обосновать свою концепцию путем детального палеоботанического анализа происхождения и распространения большинства надродовых таксонов высших растений. Близко знавший Мейена Ю.В. Чайковский [2008, с. 505] отмечает, что «анализ был задуман полным – не обойти вниманием ни одно семейство, начиная с девона. Увы, первые же статьи на эту тему он писал смертельно больным и смог едва обозначить открытую им тенденцию». Сам С.В. Мейен [1987, с. 291] о предстоящей задаче писал так: «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». «Претендующая на истинность и полноту эволюционная концепция должна уметь предсказать основные черты эволюции в биогеографическом масштабе. Если таковые биогеографические

предсказания невозможны, эволюционная концепция неполна, а если они не оправдываются, она неистинна, хотя бы в каких-то своих элементах» [Мейен, 2003, с. 135].

Эти слова я рассматриваю как идейное завещание С.В. Мейена своим ученикам и последователям. В ряде работ [Мосейчик, 2004, 2010, 2012, 2013, 2014а, б; и др.] мною была предпринята попытка реконструкции истории развития растительного покрова Земли в раннем карбоне с выходом на общие закономерности глобального флорогенеза. Настоящая статья опирается на результаты этих исследований.

* * *

Попытка спроецировать модель Мейена на конкретную эволюционную динамику раннекаменноугольных растений и флор сталкивается со значительными трудностями, часто непреодолимыми. Поскольку надродовая систематика палеозойских голосеменных разработана значительно лучше, чем таковая других существовавших в то время растений, сосредоточим внимание на этой группе.

О присутствии ранних голосеменных в древних отложениях можно судить по находкам семян или семезачатков, достоверные остатки которых появляются в фаменском ярусе позднего девона одновременно в Западной Европе и на востоке Северной Америки [Taylor et al., 2009]. Отнести эти семена к каким-то определенным группам пока не удастся. В большинстве случаев каждая находка выделена в монотипный род.

По современным палинспастическим реконструкциям, Северо-Американская и Восточно-Европейская платформы в конце палеозоя входили в состав единого материка Евразия, который располагался в тропических широтах (рис. 1). На-

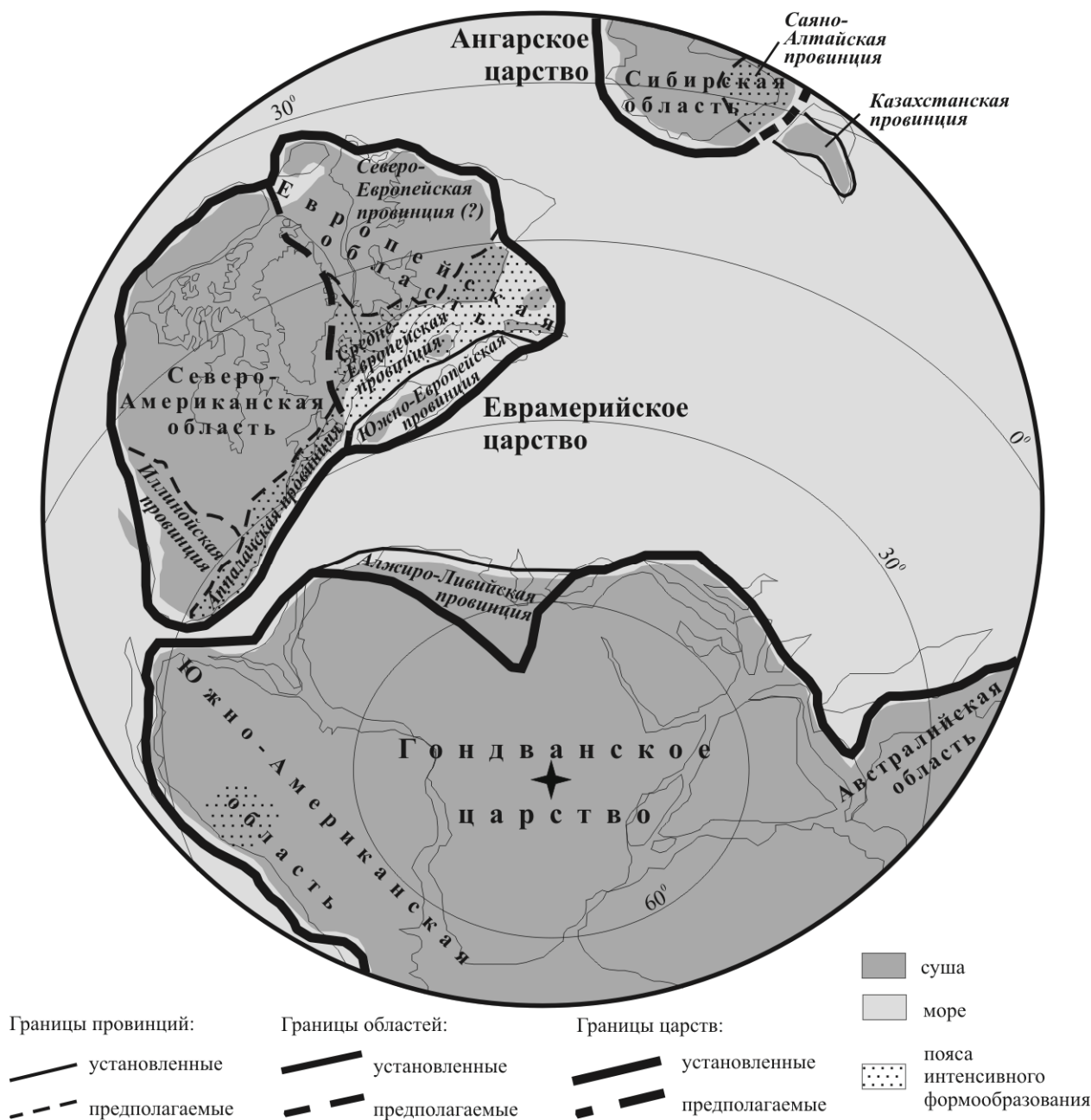


Рис. 1. Фитохории и предполагаемые пояса с интенсивным формообразованием палеоконтинентов Еврамерика, Ангариды и Гондвана в конце раннего карбона (позднесерпуховское время)

Положение материков дано по [Torsvik, Cocks, 2004] за исключением Казахстанского микроконтинента, который помещен в соответствии с палеоботаническими данными; фитогеографическое районирование – по [Мосейчик, 20146]. В Гондване к поясу интенсивного формообразования пока может быть отнесена только флора полуострова Паракас в Перу.

ходки древних семян на этом материке приурочены к узкой, вероятно, широтной полосе, протягивавшейся вдоль современных Аппалачских гор в Северной Америке и Европейских Герцинид – от Франции на западе до Кавказа на востоке.

При этом Европейская и Северо-Американская части Еврамерики в конце девона – начале карбона были разделены высоким каледонским

горно-складчатым сооружением, которое препятствовало флористическому обмену, определяя высокий уровень эндемизма соответствующих флор. Между позднеурнейско-ранневизейскими флорами Европы и Северной Америки не насчитывается и десятка общих родов и видов [Мосейчик, 20146]. Все это позволяет предполагать, что возникновение семенных структур в

обеих частях Евразии, по всей видимости, произошло *независимо друг от друга*.

Само появление семян, вероятно, еще не означало существенного увеличения миграционных возможностей первых голосеменных по сравнению с современными им споровыми растениями. В локальных флорах Евразии до середины раннего карбона сохраняется высокий уровень родового и видового эндемизма. Можно предположить, что семена ранних голосеменных еще не были способны к дальним миграциям и преодолению значительных географических барьеров. Возможно, слабое развитие наружных покровов отчасти определяет и редкость находок этих семян в ископаемом состоянии.

Диверсификация и экогенетическая экспансия ранних голосеменных начинается только в середине визейского века, что в ископаемой летописи отмечается массовым и широким появлением остатков их семян, листьев и других дисперсных остатков. К этому времени в Евразии складываются по меньшей мере три крупные группы ранних голосеменных, выделяемые в порядки каламопитиевых (*Calamopityales*), лагеностомовых (*Lagenostomales*) и тригонокарповых (*Trigonocarpaceae*). При этом относимые к этим порядкам остатки находят еще в отложениях первой половины раннего карбона, причем как в Европе, так и в Северной Америке. По имеющимся данным, в то время эти территории не были связаны между собой миграционными путями, что наводит на мысль о *полифилетическом происхождении этих порядков*.

Ранние находки каламопитиевых, лагеностомовых и тригонокарповых также тяготеют к упомянутому выше широтному поясу, тянувшемуся от Аппалач до Кавказа.

В системе палеофитохорий, установленных на территории Евразии в раннем карбоне [Мосейчик, 2010, 2014б], к этому поясу относятся Средне-Европейская и Аппалачская палеофлористические провинции (рис. 1). В начале карбона флоры этих провинций характеризуются высоким родовым и видовым эндемизмом. Только в серпуховском веке в аппалачских и средне-европейских флористических комплексах появляется значительное число общих таксонов, что, вероятно, связано с нивелировкой каледонских гор и установлением флористического обмена между обеими провинциями.

К северу и югу от обсуждаемого пояса в раннем карбоне известны более бедные флоры, в которых представлены не все вышеупомянутые порядки голосеменных. В частности, в Северо-Европейской провинции обнаружены только остатки *Lagenostomales*, появляющиеся там только

с середины визейского века. В Южно-Европейской провинции известны одни *Lagenostomales* и *Trigonocarpaceae*, причем достоверные остатки последних обнаруживаются только с серпуховского времени.

Подытоживая вышеизложенное, можно сказать, что на материке Евразия в раннем карбоне существовал относительно узкий широтный пояс, с которым связана повышенная макроэволюционная активность, о чем свидетельствуют, кстати, не только голосеменные, но и не рассматриваемые здесь другие группы растений. Именно к этому поясу приурочено формирование указанных порядков ранних голосеменных. К северу и югу от пояса флоры Евразии таксономически беднее и в них позже появляются представители лагеностомовых и тригонокарповых, а каламопитиевые вообще неизвестны.

Обсуждаемый пояс располагался вблизи палеоэкватора, хотя точное его положение в системе палеоширот остается дискуссионным.

Все это может служить иллюстрацией к нарисованной С.В. Мейеном картине «фитоспрединга», но лишь в рамках Евразийского континента, находившегося в тропических широтах. При этом распространение растений, по всей видимости, контролировалось не столько температурой климата, сколько открытием миграционных путей.

* * *

Однако в раннем карбоне к северу и к югу от Евразии существовали другие материки, флоры которых существенно усложняют картину.

С.В. Мейен [Meuен, 1982] предполагал, что некоторые растения с папоротниковидной листвой из карбона бореального материка Ангарида (рис. 1) могли принадлежать лагеностомовым и тригонокарповым, представители которых мигрировали в Ангариду в эпохи потеплений. В частности, к лагеностомовым он относил фрагментарные остатки листвы из отложений нижнего карбона, описанные как разные виды *Adiantites* Goepfert, *Aneimites* Ettingshausen, *Triphyllopteris* Schimper и *Rhodopteridium* W.Zimmermann, а к тригонокарповым – вайи типа *Neuropteris* Sternberg, появляющиеся с середины среднего карбона.

Однако это представление не выглядит достаточно обоснованным. Так, нет никаких данных о строении фруктификаций и анатомической структуре перечисленных растений, которые могли бы подтвердить предположение С.В. Мейена. К тому же, разделявшие Ангарский и Евразийский материки обширные океанические пространства, по всей видимости, должны были быть непреодолимы для ранних голосеменных.

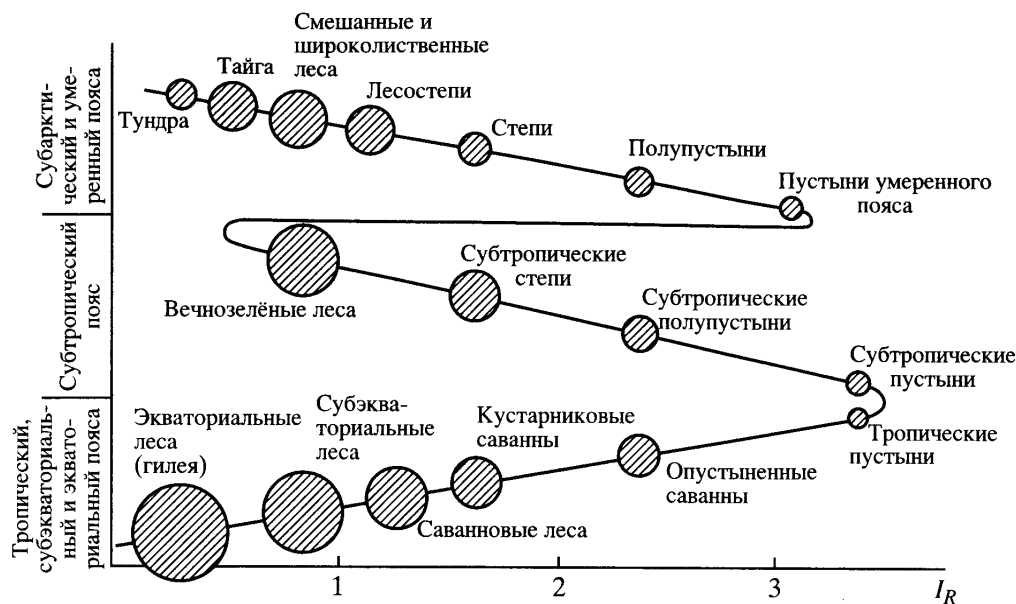


Рис. 2. Периодический закон географической зональности (по [Географический энциклопедический словарь, 1988])

I_R – радиационный индекс сухости (отношение радиационного баланса к количеству тепла, необходимого для испарения годовой суммы осадков); относительный размер кружков отвечает биологической продуктивности соответствующих ландшафтов и господствующих растительных формаций.

Наконец, все больше данных свидетельствуют в пользу выделения ангарских каменноугольных голосеменных с папоротниковидной листвой¹ в по меньшей мере два самостоятельных порядка. Эти монотипные порядки, по всей вероятности, эндемичны для Ангариды и были названы нами *Angaridales* (ангаридиевые) и *Abacanidales* (абаканидиевые)².

По имеющимся данным, ангаридиевые и абаканидиевые появляются во второй половине раннего карбона. Более древние ангарские растения с папоротниковидной листвой остаются слабо изученными, однако среди них уже представлены основные типы листвы, характерные для выделенных порядков, что дает основание искать возможных предков этих групп на Ангарском материке.

* * *

Максимальное родовое и видовое разнообразие *Angaridales* и *Abacanidales*, как и находки остатков их возможных предков, приурочены к

¹ Соответствующие морфотаксоны относятся к *Rhodopteridium yavorskyi* (Radczenko) S.Meyen, *Belonopteris* Zalessky, *Angaridium* Zalessky, *Paragondwanidium* S.Meyen, *Abacanidium* Radczenko, *Angaropteridium* Zalessky, *Cardioneura* Zalessky, *Neuropteris dichotoma* Neuburg, *N. izylenensis* (Tschirkova) Neuburg, *N. pulchra* Neuburg и др.

² См. статью И.А. Игнатъева и Ю.В. Мосейчик в настоящем сборнике.

Саяно-Алтайской палеофлористической провинции, объединяющей каменноугольные флоры одноименной горной системы. В карбоне соответствующие территории располагались вдоль южной окраины ангарского материка.

Во второй половине раннего карбона в районе Саяно-Алтайской горной области произошла тектоническая коллизия (столкновение) Ангариды с Казахстанским микроконтинентом. Последний до того располагался в более южных палеоширотах, постепенно «дрейфуя» в направлении Ангарского материка (рис. 1). До коллизии во флоре Казахстанского материка уже присутствовала своеобразная группа ранних голосеменных с папоротниковидной листвой типа *Sphenopteridium* Schimper, *Palmatopteris* H.Potonié, *Diplothema* Stur, *Cardioneuropteris* Goganova, Laveine, Lemoigne et Durante, *Neurocardiopteris* Lutz, *Lyginopteris* H.Potonié и семенами *Cyclosperrum* Seward, *Hexagonocarpus* Renault, *Tetragonocarpus* Novik, *Trigonocarpus* Ad.Brongniart и др. Назовем эту группу «казахстанскими птеридоспермами», поскольку положение этих растений в системе голосеменных остается невыясненным.

После коллизии в стратиграфической последовательности казахстанских флор карбона видно постепенное проникновение абаканидиевых и ангаридиевых все дальше на юг (в сетке палеоширот) от линии сочленения материков. Напротив, «казахстанские птеридоспермы» не отмеча-

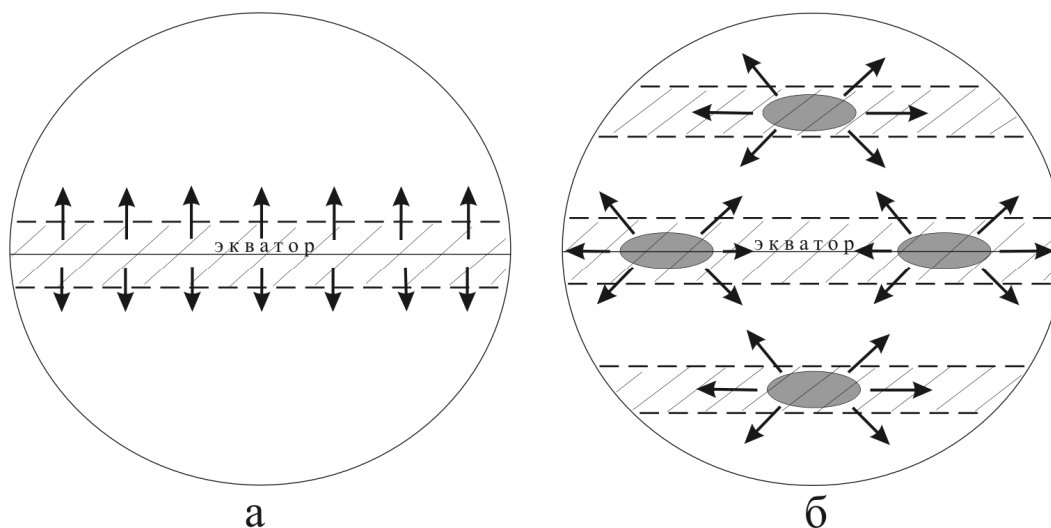


Рис. 3. Схематическое изображение фитоспрединга по модели С.В. Мейена (а) и модели, предлагаемой автором (б)

Заштрихованные полосы – широтные пояса интенсивного формообразования; серые овалы – территории, в пределах которых локализованы центры происхождения надродовых таксонов высших растений; стрелками показаны направления расселения надродовых таксонов.

ются во флорах Ангариды и, вероятно, постепенно исчезают и на самом Казахстанском микроконтиненте.

С другой стороны, Angaridales и Abacanidales постепенно распространяются к северу (в сетке палеоширот) и занимают всю территорию Ангариды, причем самое позднее их появление отмечено в центральных районах материка (в Тунгусском бассейне).

Таким образом, областью наиболее интенсивного формообразования и макроэволюционной активности (в том числе, связанной с формированием ангаридиевых и абаканидиевых) на Ангарском материке следует считать Саяно-Алтайскую палеофлористическую провинцию. Ангаридиевые и абаканидиевые распространялись к северу и к югу от этой провинции, причем наиболее трудными для заселения оказывались, по всей видимости, не северные окраины, а центральная часть Ангарского материка.

«Казахстанские птеридоспермы», которые подавляющим большинством исследователей признаются формами тропического и даже евразийского происхождения, по всей видимости, не выдержали конкуренцию с ранними бореальными голосеменными и постепенно сошли на нет.

* * *

Приведенные выше примеры показывают, что в раннем карбоне существовал не только экваториальный пояс интенсивного формообразования

и макроэволюционной активности, но и бореальный.

Есть основания полагать, что и в южном полушарии того времени, на древнем материке Гондвана, существовал аналогичный нотальный пояс. В нем, в частности, сформировалась эндемичная группа голосеменных, пока условно называемая «ноторакоптериевыми» [Мосейчик, 2014а].

Таким образом, Мейеновская модель фитоспрединга оказывается, как минимум, слишком упрощенной, что заставляет искать более адекватную модель. Помощь в этом поиске может оказать, на наш взгляд, открытый А.А. Григорьевым и М.И. Будыко *периодический закон природной зональности* [Григорьев, Будыко, 1966]. По этому закону экосистемы с наибольшей биологической продуктивностью и, вероятно, с повышенной эволюционной активностью располагаются на земном шаре в виде нескольких широтных полос. В современном растительном покрове насчитывается пять таких поясов, к которым приурочены господствующие лесные формации (рис. 2).

Возможно, что в раннем карбоне, когда, по мнению многих исследователей, климатические условия были более выровненными (по сравнению с современными), существовали только три подобных пояса: экваториальный и два теплоумеренных. При этом расселение новых надродовых таксонов высших растений в менее благо-

приятные природные зоны (и не только к северу и к югу) происходило не только в эпохи потеплений, как предполагал С.В. Мейен, а перманентно при открытии подходящих миграционных путей (рис. 3).

Следует подчеркнуть, что предлагаемая модель, как и модель С.В. Мейена, строго говоря, является *сугубо идеальной*, вроде модели «идеального газа» в молекулярной физике. В реальности речь идет не о термических поясах на идеально ровной поверхности модели Земли, а о соотносимых с ними конкретных территориях с различными природными условиями, в том числе отделенных друг от друга географическими барьерами.

По предлагаемой нами модели [Мосейчик, 2013], *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 прилежащие территории, в том числе, полярнопетально.

Такой подход позволяет избежать связанного с моделью С.В. Мейена, противоречащего фактам *догмата* о монофилетичности надродовых таксонов у высших растений. Здесь на уровне порядков и выше, по всей видимости, *господствует полифилия.*

* * *

Работа выполнена в рамках темы Геологического института РАН «Голосеменные позднего палеозоя Северной Евразии (систематика, эволюция, стратиграфическое значение)» (№01201459185).

Литература

- Географический энциклопедический словарь: Понятия и термины. – М.: Сов. энциклопедия, 1988. – 432 с.
- Григорьев А.А., Будыко М.И. О периодическом законе географической зональности // А.А. Григорьев. Закономерности строения и развития географической среды: Избранные теоретические работы. – М.: Мысль, 1966. – С. 276–282.
- Мейен С.В. География макроэволюции у высших растений // Журн. общ. биол. – 1987. – Т. 48. – №3. – С. 287–310.
- Мейен С.В. К вопросу о создании эволюционной биогеографии // Эволюция флор в палеозое: Сборник научных трудов. – М.: ГЕОС, 2003. – 138 с.
- Мосейчик Ю.В. Особенности палеофлористического районирования суши в раннем карбоне (на примере флор Ангариды) // М.В. Дуранте, И.А. Игнатьев (ред.). Растительный мир в пространстве и времени. – М.: ГЕОС, 2004. – С. 51–84.
- Мосейчик Ю.В. Раннекаменноугольные фитохории Северной Евразии: структура, система, эволюция // Lethaea rossica. Российский палеоботанический журнал. – 2010. – Т. 2. – С. 1–27.
- Мосейчик Ю.В. Ранне- и среднекаменноугольные флоры Китая и Юго-Восточной Азии: происхождение, место в системе фитохорий и эволюция // Lethaea rossica. Российский палеоботанический журнал. – 2012. – Т. 7. – С. 1–24.
- Мосейчик Ю.В. Корни Ангарского царства // Палеоботанический временник. Непериодическое приложение к журналу «Lethaea rossica. Российский палеоботанический журнал». – 2013. – Вып. 1. – С. 82–87.
- Мосейчик Ю.В. Раннекаменноугольные флоры Гондваны: состав, эволюция и географическое разнообразие // Lethaea rossica. Российский палеоботанический журнал. – 2014а. – Т. 9. – С. 1–20.
- Мосейчик Ю.В. Раннекаменноугольные флоры Северной Америки: состав, эволюция и фитогеографическое районирование // Lethaea rossica. Российский палеоботанический журнал. – 2014б. – Т. 10. – С. 1–25.
- Чайковский Ю.В. Активный связный мир. Опыт теории эволюции жизни. – М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2008. – 726 с.
- Me yen S.V. The Carboniferous and Permian floras of Angaraland (a synthesis) // Biol. Memoirs. – 1982. – Vol. 7. – №1. – P. 1–109.
- Taylor T.N., Taylor E.L., Krings M. Paleobotany: the biology and evolution of fossil plants. 2nd ed. – N.Y.: Acad. Press, 2009. – XXII+1230 pp.
- Torsvik T.H., Cocks L.R.M. Earth geography from 400 to 250 Ma: a palaeomagnetic, faunal and facies review // J. Geol. Soc., London. – 2004. – Vol. 161. – P. 555–572.