

С.В. Мейен и его теория «тепличной» макроэволюции

И.А. Игнатъев, Ю.В. Мосейчик

Геологический институт РАН, 119017, Москва, Пыжевский пер., д. 7, стр. 1
ignatievia@mail.ru; mosseichik@mail.ru

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.

С.В. Мейен, 1986 г.¹

Анализируется теория «тепличной» макроэволюции С.В. Мейена и ее предполагаемый основной механизм – преимущественная приуроченность возникновения эволюционно продвинутых форм к экваториальной зоне (дождевым тропическим лесам) с последующим их распространением по направлению к полюсам в эпохи потеплений (*фитоспрединг*). Предполагается, что, в действительности, в соответствии с *периодическим законом природной зональности* А.А. Григорьева и М.И. Будыко, основная макроэволюция у высших растений, по всей видимости, приурочена не только к экваториальным дождевым лесам, но и к другим территориям со значением радиационного индекса сухости, близким к единице. Отсюда вновь возникшие эволюционно продвинутые формы при благоприятных условиях (не обязательно при потеплениях) могут мигрировать в разных направлениях, причем не только полярностремительно (концепция *политопной иррадиации*). Длительное выживание архаичных типов растений (*внеэкваториальное персистирование* по С.В. Мейену), по-видимому, представляет собой общую закономерность, свойственную территориям с высоким потенциалом таксономического разнообразия. Предполагается, что в основе крупнейших, существовавших длительное время фитоценозов Земли (палеофлористических царств), лежат одна или несколько «территорий опережающего эволюционного развития» со значением радиационного индекса сухости, близким к единице.

Прерванный поиск

Размышлять на эволюционные темы С.В. Мейен (1935–1987) – выдающийся палеоботаник и эволюционист – начал еще на студенческой скамье под влиянием номогенетических идей Л.С. Берга (1876–1950), а затем А.А. Любищева (1890–1972), и продолжал до своей безвременной кончины в марте 1987 года. Этот не лишенный трагического драматизма 32-летний поиск, связанный с долгим (15 лет) периодом мучительного скепсиса (Мейен начинал как правоверный дарвинист), противостоянием господствующему течению – синтетической теории эволюции, вынужденным компромиссом с ней (С.В. стремился к избранию в АН СССР, что для недарвиниста, каковым он к тому времени стал, было невозможно) и переходом на рельсы эклектического плюрализма – «многомодельной» или «политетической» теории эволюции с признанием роли естественного отбора, рассмотрен в статье [Игнатъев, Мосейчик, 2007].

Итогом его стала признанная самим Мейеном неудача. За два месяца до кончины прикованный к постели Сергей Викторович, по его словам, много думал про общую эволюционную теорию, но она, увы, «не выстраивалась» [Из научного наследия..., 2003, с. 133].

Но даже учет этой неудачи, как мы увидим ниже, итог оказался не столь уж пессимистичен... Как и все выдающиеся мыслители, Сергей Викторович интересен и поучителен не только в своих признанных достижениях, но и в не получивших логического завершения концепциях. Его поход за эволюционной истиной в полной мере подтверждает мысль его учителя А.А. Любищева о том, что «прошлое науки не кладбище с надгробными плитами над навеки похороненными идеями, а собрание недостроенных архитектурных ансамблей, многие из которых не бы-

¹ [Из научного наследия..., 2003, с. 129].

ли закончены не из-за несовершенства замысла, а из-за технической или экономической несвоевременности» [Любищев, 1982, с. 217].

Именно таким незавершенным памятником Мейеновской мысли была и остается выдвинутая

им незадолго до смерти эволюционная концепция, которую мы здесь, вслед за ее автором, называем теорией «тепличной» макроэволюции. Ее анализу и дальнейшему развитию посвящена настоящая статья.

Плюрализм как путь к эволюционному синтезу

Поворот С.В. Мейена в сторону синтетической теории эволюции, связанный принятым им решением баллотироваться в Академию наук, совершился в конце 1970-х годов (точную дату установить трудно). Отказываясь в печати от построения недарвиновской «номотетической теории эволюции» (термин А.А. Любищева) и выразив намерение присоединиться к эволюционному синтезу, начатому в 1930-е годы, С.В. Мейен обосновывал эту «смену вех» необходимостью перехода от бескомпромиссной идейной борьбы «всех против всех» к гуманистическому плюрализму и методологическому эклектизму в науке. А этическое, во что он искренне верил, и есть самое практичное.

«Надо не отвергать, – убеждал он, – противоречащие друг другу теории, а жить в мире с ними всеми, понизив только их звание. Они должны называться рабочими гипотезами, а не теориями. <...> Именно метод множественных рабочих гипотез сулит теории эволюции выход из нескончаемых и ставших уже бесплодными дискуссий. Сейчас надо не столько опровергать одни варианты с помощью других, а развивать любые осмысленные и интересные теоретически варианты эволюционизма. Затем, как это начинает происходить в физике, надо попытаться довести каждый из конкурирующих вариантов до наиболее доступной степени абстракции, а потом попытаться “склеить” их на этом уровне, получая многомодельную теорию эволюции, охватывающую и то, что наблюдается, и то, что теоретически не запрещено, но пока еще не наблюдалось» [Мейен, 2001, с. 466]. Это казалось ему главным: «для решения фундаментальных проблем теории эволюции нужна политехничность описания и толкования», – декларировал он [Из научного наследия..., 2003, с. 131].

Так ли это на самом деле, конечно, большой методологический вопрос. Этическое поведение исследователя, снижение уровня агрессии в научных спорах само по себе не дает познавательных преимуществ. Не дает их, на наш взгляд, и понижение статуса конкурирующих эволюционных теорий до рабочих гипотез.

Наука не развивается по методу множественных рабочих гипотез Т.К. Чемберлина [2025], и причина тому, прежде всего, – единство личности самого исследователя. Именно оно (единство, целостность), говоря словами Чемберлина [там же, с. 22–23], не позволяет разуму «шатание» от одной теории к другой», не дает расплыться по мелочам, гоняясь за «мизерными крупичками истины, которую можно найти в том или ином аргументе». Действительно, в отношении содержащейся в них доли истины различные гипотезы и теории, очевидно, не равны. И цель исследователя определить и разрабатывать наиболее перспективные из них, оставив остальные на волю случая. Тем более что метод Чемберлина не содержит критериев выбора между конкурирующими рабочими гипотезами, их последующего апробирования и «склейки».

Доведение конкурирующих рабочих гипотез до высокого уровня абстракции с последующим их «склеиванием» легко может вылиться вместо желанной многомодельной эволюционной доктрины в бесплодную игру ума. Биология не теоретическая физика. И, как признавал сам С.В. Мейен, «теория эволюции может строиться как теоретическая механика. Никто в таком случае не имеет права требовать конкретных иллюстраций, так как теория не обязательно включает процедуру соотнесения утверждений с конкретными объектами. Но не надо такие теории путать с содержательными...» [Из научного наследия..., 2003, с. 117].

Биология – не теоретическая физика, ее теории – содержательны. И последний вариант предложенной С.В. Мейеном эволюционной концепции создавался на базе вполне содержательных концепций.

«Надо скрестить “тепличную” макроэволюцию (теорию “тепличной” макроэволюции), – записал С.В. Мейен в июле 1986 года, – с эволюцией синтетических типов и всем прочим (транзитивным полиморфизмом, псевдоциклами, правилом Кренке). Вероятно, так: “тепличный” этап создает первичный полиморфный пул с нейтральными намерениями. Дальше стабилизи-

рующий 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 К^о [Из научного наследия..., 2003, с. 127].

Оставим в стороне невольно возникающие вопросы. Например, каким путем и по каким законам возникает «первичный полиморфный пул» биоразнообразия? И что это за «пул», каковы его свойства и таксономическая структура? Почему он возникает и возникает ли вообще именно на «тепличном» (в макроклиматическом отноше-

нии) этапе? Из чего следует «нейтральность» его «намерений», особенно с учетом изначального полиморфизма и местами весьма напоминающей о преформизме явной направленности эволюционного процесса? Почему перечисленные селекционные концепции должны быть ограничены рамками «импотентных в макроэволюционном смысле экосистем»? Их авторы, во всяком случае, были убеждены в обратном и выдвигали в пользу этого вполне содержательные аргументы. Как согласуется со всем этим нейтралистская концепция М. Кимуры и его последователей, утверждающая что подавляющее число мутаций на молекулярном уровне носит селективно нейтральный характер и проецирующая эту гипотезу на весь эволюционный процесс? Вопрос о том, так ли это, требует дальнейшего изучения.

Гипотеза фитоспрединга

Остановимся подробнее на «тепличной» макроэволюции. Это вполне содержательная биологическая теория, и приданная ей степень абстракции, позволяющая «склеить» ее с селекционной доктриной, как мы увидим, только вредит делу.

По Мейену [1987а, с. 306–307], «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 (*фитоспрединг*), 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. <...>

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

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 условий. Нет никаких данных, указывающих на большую интенсивность в экваториальном поясе как абиотического, так и биотического отбора. С более успешной макроэволюцией высших расте-

ний 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. <...>

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

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. <...>

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».

* * *

В статье о фитоспрединге С.В. Мейен [1987а], из «тактических» соображений, дабы «не драз-

нить» засевавших в редакции «Журнала общей биологии» и вокруг нее влиятельных селекционистов, признал отбор и ограничился вопросами географии макроэволюции у высших растений. В действительности его концепция мыслилась шире и глубже, насколько можно судить по архиву ученого и его переписке с коллегами.

«В экваториальной биоте, – подчеркивал он, – есть потенциал сложности, дающий ей возможности быть постоянным генератором. Может быть, в синтетических типах тоже это есть. Предковые виды достаточно крупных таксонов не обязательно апостериорно везучие. В них может быть что-то иное с самого начала – иная организация генома. Те, кому они эту “априорную” везучесть передают, продолжают эстафету крупных новаций. Противоположность – персистенты, слепые ветви, как *Ginkgo*. Почему иначе от *Ginkgo* ничего не было с позднего мела? Продумать связь “shed”² видов с дифференциацией синтетических типов. У Гуппи-Willis’a связь синтетических типов с тем же процентом в фитохориях; тропические биоты как синтетические типы по отношению к последующему» [Из научного наследия..., 2003, с. 129].

Что это за загадочный «потенциал сложности» остается лишь догадываться, причем в кандидатах на эту роль у С.В. Мейена выступает не только упомянутая особая организация генома, но, подспудно, и отвергаемые в современной биологии платоновские идеи в интерпретации того же А.А. Любищева, Бергсоновский «жизненный порыв», «радиальная энергия» и другие метанаучные, философские конструкты, которые С.В. Мейен, творивший в эпоху господствовавшего государственного материализма, осторожно, пользуясь эзоповым языком, называл «эмергенциями». Он писал: «Проблема уровней (организации. – *Авт.*) = проблеме исчисления эмергенций. Обычно принимается постулат о дискретности эмергенций. Но подход к ним может и должен быть континуальным. Тогда континуальная эмергенция = радиальной энергии, жизненному порыву и т.п. Допущение континуальной эмергенции необходимо хотя бы из онтогенетических соображений. У яйцеклетки и сперматозоида нет актуального предпочтения черноволосых перед русыми» [Из научного наследия..., 2003, с. 118].

В своей концепции фитоспредиинга С.В. Мейен не ограничивался эволюцией таксонов, но

подтягивал к ней экогенез, флорогенез и даже усматривал социологические параллели.

«В экваториальной зоне, – полагал он, – куется основное таксономическое разнообразие и впервые создаются наиболее продвинутое экосистемы, а затем климатические флуктуации создают помпу, которая закачивает созданное в экваториальной зоне в более высокие широты. Роль клапана (полунепроницаемой мембраны) здесь играет экотон тропической и внутротропической биот. Он пропускает новации в более высокие широты, но почти не допускает встречных перемещений...» [Из научного наследия..., 2003, с. 132].

2 мая 1986 года С.В. Мейен писал Б.М. Миркину (1937–2017): «начинает складываться некая пока еще очень общая картина флорогенеза вместе с экогенезом, складывается кодекс примитивности таксонов, синтаксонов и флор не в рецентной синхронии, а в исторической, документированной палеоботаникой диахронии. Думается, что растительный мир развивался (как и отечественная геоботаника) от большей дискретности к большей континуальности. Я давно пришел к выводу, что леса внутротропических зон примитивны, а тропические леса – продвинуты. Самая примитивная современная растительность – сибирская тайга. С травянистой растительностью то же. Девонский травяной покров – сплошные pure stands, причем повсеместно. В тропиках зарождались новые крупные таксоны, новые типы организации синтаксонов, а дальше шел “полярно-стремительный” спрединг, в котором леса отставали. Думаю, что экваториальные леса карбона были устроены также, как нынешние бореальные леса. Организмичность синтаксонов – признак примитивности их. Все как в социальной сфере, где в развитых обществах все больше развиваются классы и сословия, все труднее выделять кластеры для социологических исследований» [Из научного наследия..., 2003, с. 126].

* * *

Процесс формирования таксономического разнообразия С.В. Мейен сводил, в основном, к двум динамическим закономерностям: возникновению «синтетических типов» и «транзитивному (или переходящему) полиморфизму».

Монофилия, утверждал он, «возможна лишь для порядков и выше. Для семейств же и ниже обычна ситуация, которую я называю “синтетическим типом”»: семейство содержит все или большинство признаков, которые в разных комбинациях характерны для разных семейств более

² Видов, образующихся по мере расселения таксона.

ническое основание, а фактически – многие свои обобщения в области систематики, филогении и географии ископаемых растений. Так, фактически постулировав полноту или представительность геологической летописи высших растений на уровне высших таксонов, он построил филогению порядков и семейств этих растений, отличающуюся строгим *монофилетизмом* и географическим *триализмом* (троичностью) – каждая филогенетическая ветвь возникает в экваториальной зоне и затем с некоторым запаздыванием, связанным со скоростью расселения, появляется к северу и к югу от границы экваториальной зоны, развиваясь фактически независимо в этих трех широтных диапазонах (рис. 1).

Таким образом, фитоспреди́нг С.В. Мейена предстает *глобальным филогенетическим, экогенетическим и флорогенетическим механизмом*. По С.В. Мейену, работает *экваториальная помпа* (термин Ф. Дарлингтона) – механизм, связанный с чередованием эпох потепления и похолодания, «закачивающий» эволюционно продвинутые формы, экосистемы и синтаксоны из тропиков во внетропические области Земли.

Отметим, что концепция фитоспреди́нга допускает бóльшую или меньшую асимметричность в географическом развитии филогенетических ветвей, определяемую влиянием барьеров, миграционных путей и других факторов, прямо не связанных с макроклиматическими изменениями. Экваториальные мигранты могли проникать не только в северном или южном направлении: направленность миграций, очевидно, могла быть и иной, в зависимости от особенностей «географической матрицы» на которой протекали эти процессы. Теоретически, «спреди́нг» мог идти постоянно, вне зависимости от наступления периодов потепления, поскольку многие пути миграций, например, по берегам морей и рек, могли представлять собой пригодные для распространения растений климатически выровненные биотопы.

Из концепции С.В. Мейена «выпадает» основание филогенетического древа, приходящееся на поздний силур – девон, тот самый «первичный полиморфный пул», о «нейтральных намерениях» которого в силу направленности многих эволюционных линий говорить не приходится. Сам С.В. указывал, что для этого времени фитогеографическая ситуация неясна, однако, на наш взгляд, и при жизни С.В. Мейена, и тем более сейчас очевидно, что эволюция растений протекала, скорее всего, преимущественно автохтонно как в экваториальной области, так и за ее преде-

лами. Как отмечал еще А.Н. Криштофович, филогенетические события были редки, а растительность, сохраняя свой состав и синтаксономическую структуру, следовала за меняющейся веками средой.

Как по С.В. Мейену могла происходить эволюция растений, показано на рис. 2, изображающем филогению и расселение каменноугольных и пермских гинкгоопсид (класс *Ginkgoopsida*), наложенную на палеогеографический фон, точнее – на весьма абстрактную схему термических поясов Земли, которые теоретически должны были существовать и, по всей видимости, в том или ином виде действительно существовали в позднем палеозое. Например, для растений с листьями типа *Callipteris* предполагалось их появление в экваториальной Евразийской области в конце карбона с последующей миграцией в течение ранней перми в северную внетропическую Ангарскую область [Вахрамеев, Мейен, 2002]. Миграция эта якобы была связана с «разрушением барьеров, существовавших вокруг позднепалеозойских фитохорий» [там же, с. 321]. В то же время, убедительных данных в пользу предположения о такой миграции и разрушении барьеров нет. Зато описанные в литературе женские фруктификации евразийских и ангарских каллиптерид существенно отличаются друг от друга, а в карбоне Сибири широко распространены растения с листьями типа *Angaridium* и *Paragondwanidium*, часть которых, предположительно, могла принадлежать предкам ангарских каллиптерид. Но это, впрочем, тоже гипотеза.

В целом, на сегодняшний день мы располагаем достаточно детальными палеобиогеографическими реконструкциями континентов и океанов позднего палеозоя, но никаких надежных данных о подобных полярностремительных растительных миграциях из экваториальной зоны, приводивших к важным фило-, эко- и флорогенетическим последствиям, в нашем распоряжении нет. Не имел их и С.В. Мейен: схема типа рис. 2 – скорее интуиция, плод продуктивного воображения выдающегося ученого, но никак не убедительно обоснованная рациональная реконструкция.

* * *

Поднятый С.В. Мейеном вопрос о том, существовал ли в действительности универсальный «мотор эволюции», обеспечивающий монофилетизм всей системы высших растений и генетическое единство системы фитохорий Земли, конечно, не мог не вызвать интерес. Концепция Мейе-

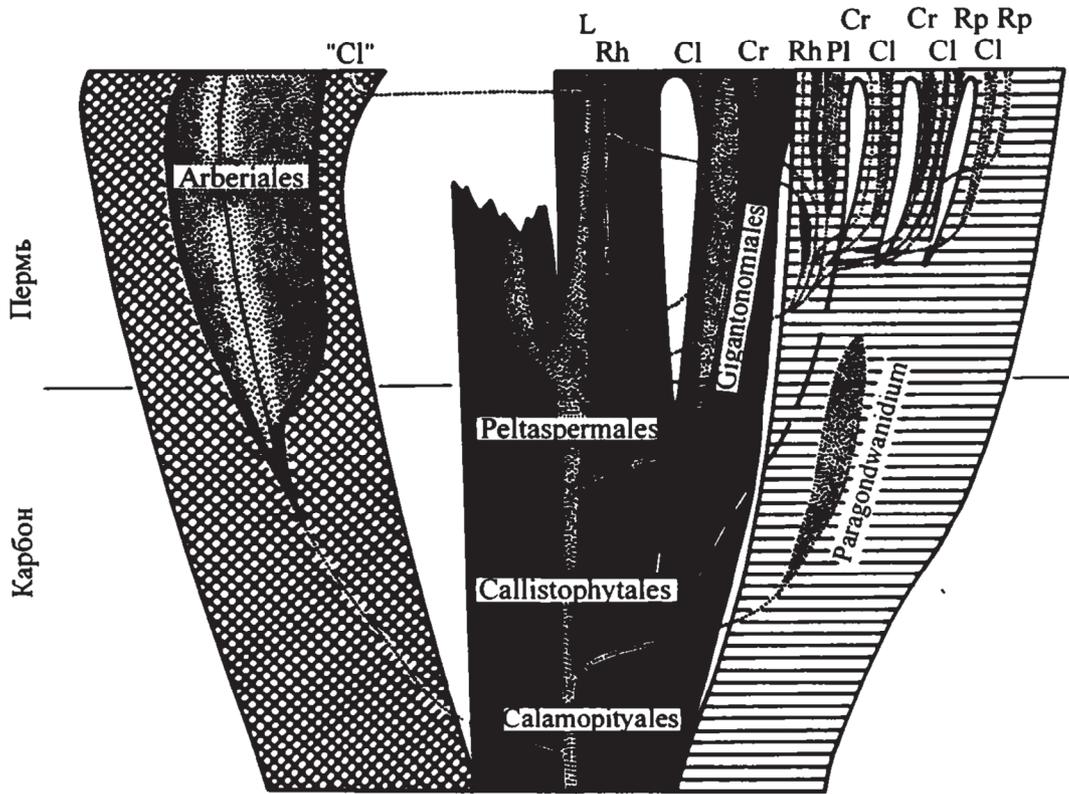


Рис. 2. Филогения и расселение карбоновых и пермских гинкгоопсид на фоне флорогенетической дифференциации: “CI” – растения типа *Callipteris*; L – *Lepidopteris*; Rh – *Rhaphidopteris*; Cl – *Callipteris*; Cr – *Cardiolenaceae*; Pl – пельтаспермовые с листьями типа *Tatarina*; Rp – *Rhipidopsis* типа *R. ginkgoides*. Черным цветом показано экваториальное Евразийское палеофлористическое царство, перекрещивающимися линиями – нотальное Гондванское царство, горизонтальной штриховкой – бореальное Ангарское царство. Тонкими линиями показаны предполагаемые миграции во внеэкваториальные фитоценозы (по [Вахрамеев, Мейен, 2002])

на так или иначе затрагивала «святое святых» синтетической теории эволюции – догмат об универсальной роли естественного отбора, делила поверхность Земли на эволюционно продвинутые и эволюционно импотентные регионы.

Дискуссию открыл на страницах того же «Журнала общей биологии» А.П. Расницын [1989], попытавшийся вписать концепцию С.В. Мейена в рамки селекционистской доктрины. Повод к тому дал сам С.В. Мейен [1987a] своими не лишеными лукавства заявлениями, свидетельствующими о его признании возможной роли отбора, пусть и в ослабленной форме. Хотя в личных беседах и в переписке с единомышленниками называл современный дарвинизм не иначе как «селекционистской догмой» и считал теорию отбора совершенно опровергнутой еще в работах А. Виганда, Н.Я. Данилевского, А.А. Любищева и др. С последним трудно не согласиться.

Напомним о себе и альтернативные концепции глобальной эволюционной биогеографии

[Жерихин, 1978; Разумовский, 1971], получившие этимологически не очень удачное название *теории зональной стратификации*. Согласно последней, в конце мезозоя – раннем кайнозое климатическая зональность современного типа отсутствовала, а климатический градиент не выходил за пределы современных субтропической – теплоумеренной зон. В результате имел место солярный перегрев тропиков и полярных областей, а наибольшие интенсивность и амплитуда эволюционных процессов оказывались приурочены к двум *амфитропическим кольцам* (северному и южному) с теплоумеренным климатом, тогда как тропические и бореальные области были охвачены биоценологическим кризисом и массовыми вымираниями.

К.Ю. Еськов, вполне в духе «политетических» построений С.В. Мейена, предложил «склеить» концепцию фитоспрединга с теорией зональной стратификации, считая эти теории взаимодополнительными. По Еськову [1994, с. 203–204], «макроэволюционные процессы, ведущие к фор-

мированию новых таксонов, локализованы в тех районах Земли, где климатические условия наиболее благоприятны, и, соответственно, абиотическая компонента естественного отбора наиболее ослаблена. Отсюда затем происходит анизотропное расселение таксонов в районы с более жесткой абиотикой, где они могут персистировать и после исчезновения в исходных районах. <...> Можно предположить существование целого ряда таких “филогенетических градиентов”: гумидно-аридный, океаническо-континентальный, равнинно-высокогорный и т.д. Однако в эпоху резко выраженной широтной зональности на всех из них накладывается мощнейший температурный экваториально-полярный градиент; он маскирует их и переводит в статус “градиентов второго порядка”. Именно в эти периоды механизм “фитоспрединга” и работает в режиме “экваториальной помпы”. В то же время процесс перехода биоты Земли от “полиградиентного” состояния (азональные эпохи) к “моногоradientному” (зональные эпохи) описывается моделью “зональной стратификации”».

А.К. Тимонин ввел знакомство с построениями С.В. Мейена в университетский курс основ географии растений. Тимонину принадлежит ботанико-географическая трактовка концепции фитоспрединга, в терминах которой первоначально «сплошной тропический ареал таксона разделяется на два изолированных, постепенно расходящихся участка. В результате возникает биполярный дизъюнктивный ареал, фрагменты которого смещаются к противоположным полюсам» [Тимонин, Озерова, 2002, с. 130]. При этом А.К. Тимонин отметил, что, по известным в настоящее время данным, покрытосеменные, по всей видимости, произошли за пределами тропической зоны [там же, с. 130–131]. Еще больше таких «неудобных» для теории фитоспрединга фактов, касающихся позднепалеозойских флор северного полушария, приведено в статье [Игнатъев, 2003].

Отдельно следует остановиться на предположении С.В. Мейеном «спрединге» палеоэкосистем, древних фитоценозов и палеосинтаксонов. Сообщества и экосистемы, как и флоры, – не мигрируют. В лучшем случае увеличивают или сокращают площадь своего распространения. Мигрировать могут отдельные растения или немногие сопряженные виды. Нередко это виды-рудералы, «сорняки», которые с трудом могут внедриться в уже сложившиеся сообщества. Ни одного примера подобных внедрений на ископа-

емом материале пока не описано. Теоретически, в отношении сообществ и экосистем могло иметь место повторное возникновение на новом месте в сходных условиях. Однако убедительно показать такое политоппное возникновение на ископаемом материале трудно, если вообще возможно.

* * *

Степень изученности ископаемых флор Земли такова, что начиная с девона в филогении надродовых таксонов растений остаются значительные пробелы, закрытия которых в обозримом будущем, особенно с учетом сворачивания палеоботанических исследований не только в России, но и по всему миру, ожидать не приходится. Это касается, в частности, установления стратиграфических уровней первого появления представителей того или иного надродового таксона высших растений.

Надежно реконструированных транссект, в пределах которых надродовой таксон возникал бы в экваториальном поясе, а затем расселялся за его пределы, мы не знаем. Сам С.В. Мейен незадолго до кончины только пытался наметить, где это теоретически можно было бы реконструировать, но завершить не успел. Сейчас ясно, что места (территории) возникновения новых высших таксонов, скорее всего, приурочены не только к экваториальному поясу, но и к другим широтным зонам. Пусть и с меньшей частотой и амплитудой макроэволюционные процессы прослеживаются и во внетропических областях обоих полушарий Земли. Их широтная приуроченность, очевидно, не случайна и обусловлена *периодическим законом географической зональности*, сформулированным в 1956 году А.А. Григорьевым и И.И. Будыко. Согласно этому закону, в основе деления географической оболочки Земли лежат: 1) количество поглощаемой солнечной энергии, характеризующее годовыми величинами радиационного баланса земной поверхности; 2) объем поступающей влаги, характеризующийся годовыми суммами осадков; и 3) отношение количеств тепла и влаги, точнее радиационного баланса к количеству тепла, необходимого для испарения годовой суммы осадков. Последняя величина, именуемая *радиационным индексом сухости*, колеблется от 0 до 5. Эта величина трижды между каждым из полюсов и экватором проходит через значения, близкие к единице, что соответствует широтным зонам с наибольшей биологической продуктивностью ландшафтов, где развиваются лесные экосистемы и, по всей

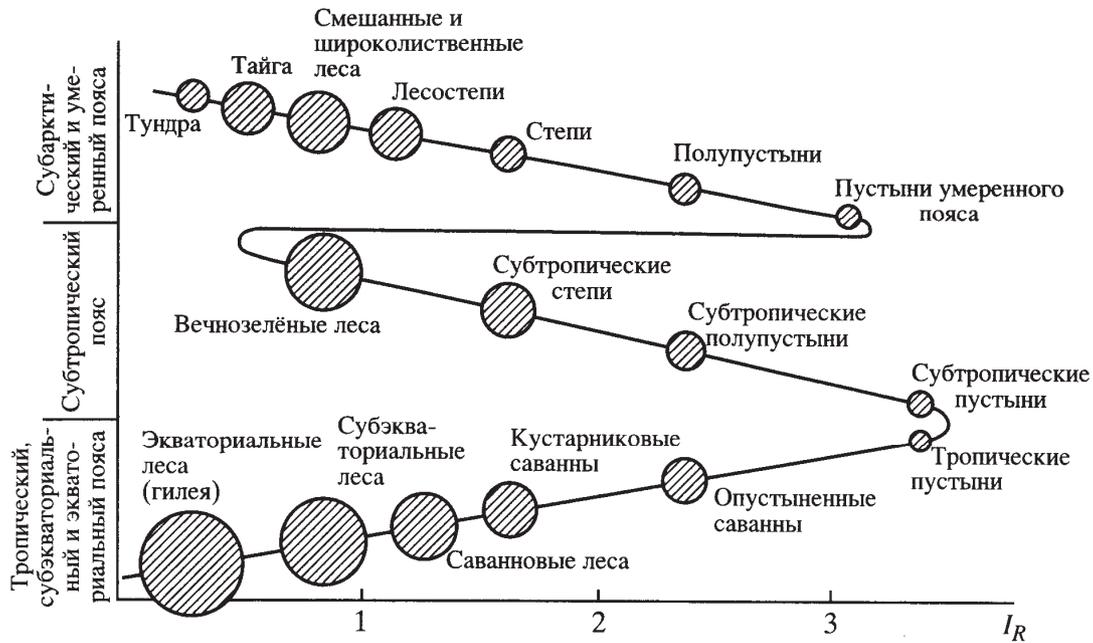


Рис. 3. Параллелизм и периодичность в развитии современных растительных формаций северного полушария Земли, обусловленные «периодическим законом географической зональности» А.А. Григорьева и М.И. Будыко: видно, что при значении радиационного индекса сухости (I_R), близком к единице, биологическая продуктивность ландшафтов и соответствующих им господствующих растительных формаций (отражена в диаметре заштрихованных кружков) возрастает (по [Географический энциклопедический словарь..., 1988])

видимости, наиболее интенсивны эволюционные процессы (рис. 3).

* * *

Можно предположить, что макроэволюционные эпизоды, приводящие к становлению надродовых таксонов, по всей видимости, концентрируются в пределах нескольких широтных зон, в местах, где радиационный индекс сухости принимает значение, близкое к единице. В современной природе таких широтных зон всего пять (экваториальная и по две за ее пределами в каждом полушарии). В растительном покрове современных материков им соответствуют биомы: 1) влажных экваториальных лесов, переходящих в светлые тропические леса (как и предполагал С.В. Мейен); 2) дождевых вечнозеленых лесов субтропического пояса; 3) смешанных и широколиственных лесов умеренного пояса (рис. 3). При этом в направлении от полюсов к экватору приток тепла и влаги увеличивается, что приводит не только к росту биологической продуктивности, но, по-видимому, и к интенсификации эволюционных процессов.

Еще раз подчеркнем, что в реальной географии макроэволюции высших растений речь идет не столько о широтных зонах, сколько о располагающихся в их пределах более или менее изолированных друг от друга участках суши с исто-

рически сложившимися на них биомами и ботанико-географическими общностями (*фитохориями*). Пользуясь распространенным термином, можно назвать их *территориями опережающего развития* (в данном случае – *эволюционного*).

Сформировавшиеся на этих территориях таксоны при наличии миграционных путей и других благоприятных для распространения условий (причем не только при потеплениях!) могут распространяться в пределах материнских фитохорий и даже за их границы, эволюционируя, в основном, на уровне видов, реже родов и совсем редко – надродовых таксонов. Крупнейшие фитохории, включающие в свой состав территории опережающего эволюционного развития будем называть *системно значимыми* по отношению к общей системе фитохорий, а распространение эволюционно продвинутых таксонов – *иррадиацией* последних. Направления иррадиации определяются, прежде всего, особенностями географической матрицы: взаимным расположением материков и океанов, влиянием сухопутных барьеров и наличием миграционных путей, а не одним полярностремительным тепловым градиентом.

Можно предположить, что в основе крупнейших фитохорий Земли (*системно значимых*) лежат одна или несколько территорий опережаю-

щего развития. Именно они во многом определяют облик флор этих фитохорий.

В качестве примера приведем карту фитогеографического районирования для второй половины раннего карбона (см. рис. 4 на вклейке). Для этого времени выделяются пять *системно значимых фитохорий* – *палеофлористических царств*, внутри которых могут быть намечены следующие *территории опережающего развития* – *палеофлористические провинции*: в Ангарском царстве – это Саяно-Алтайская провинция; в Казахском царстве – Карагандинская провинция; в Евразийском царстве – Аппалачская, Средне-Европейская и Донецкая провинции; в Катазиатском царстве – Южно-Синийская провинция; в Гондванском царстве – Паракский «пояс» (провинции не выделены).

Таким образом, *фитоспрединга как универсального источника и глобального механизма формирования разнообразия растительного мира на уровне высших таксонов, по-видимому, не существует*. Вместо этого происходят локальные разнонаправленные «спрединги» (*иррадиации*), определяющие собой в целом мозаичную картину географии макроэволюции у высших растений. Процессы макроэволюции и глобального флорогенеза протекают преимущественно автохтонно и закономерно под действием, прежде всего, внутренних факторов. Географическая матрица, в том числе макроклимат, распределяет растения по лику Земли, приспособляя их к ландшафту, но не создает эти формы (Л.С. Берг).

В отличие от фитоспрединга С.В. Мейена мы называем такое представление концепцией *политонной иррадиации*.

* * *

Для *системно значимых фитохорий* палеозоя и мезозоя характерно длительное переживание примитивных морфологических типов, придающих многим эндемикам этих фитохорий архаический облик. Объясняется это тем, что роды и виды растений нередко существуют геологически продолжительное время. Как отмечал еще А.Н. Криштофович, фактически это время определяется суммой эволюционных рисков, которым подвергается таксон. Когда эта сумма превышает жизнестойкость таксона, он вымирает.

Эволюционные и, особенно, макроэволюционно значимые события редки. В результате каждая существующая достаточно продолжительное время фитохория представляет собой одновременно и эволюционную «колыбель», и «музей» архаичных форм. Причем по направлению к экватору этот эффект усиливается.

Убедительных примеров *внеэкваториального персистирования* – длительного переживания архаичных типов экваториального происхождения, мигрировавших во внетропические широты – нам неизвестно, хотя теоретически в отдельных случаях такое возможно. Однако едва ли это широко распространенный и, тем более, флорогенетически значимый феномен.

* * *

В целом эволюционный процесс выглядит как последовательная реализация (воплощение) определенных «потенций» (тенденций) в разных местах Земли, разворачивающаяся на поверхности меняющейся по своим законам географической матрицы. При таком ходе процесса ни о каком его сквозном, фундаментальном монофилетизме не может быть и речи: подлинная монофилия касается небольших групп генетически связанных родов и видов и носит в целом *дискретный характер*. Настоящих монофилетиков следует искать среди *локальных эндемиков*.

Зато при этом широко распространены параллелизмы, на что указывают такие давно замеченные закономерности как упоминавшееся выше *правило Кренке* (тератологический признак вида встречается как норма в каком-то другом виде) или *правило ван Стеениса* (тератологическим признакам растений умеренного климата соответствуют нормальные таксономические признаки растений тропиков). Можно сформулировать и более общее правило, согласно которому у *растений системно значимых фитохорий, располагающихся в одних и тех же широтах в Северном и Южном полушариях, развиваются множественные параллелизмы и появляются морфологически близко сходные формы*. Примеры таких параллелизмов дают, в частности, позднепалеозойские флоры Ангариды и Гондваны [Meuен, 1969а, б]. В принципе, закон параллелизма, по-видимому, универсален, но у растений указанных системно значимых фитохорий его проявления более заметны.

Работа выполнена в рамках темы госзадания Геологического института РАН.

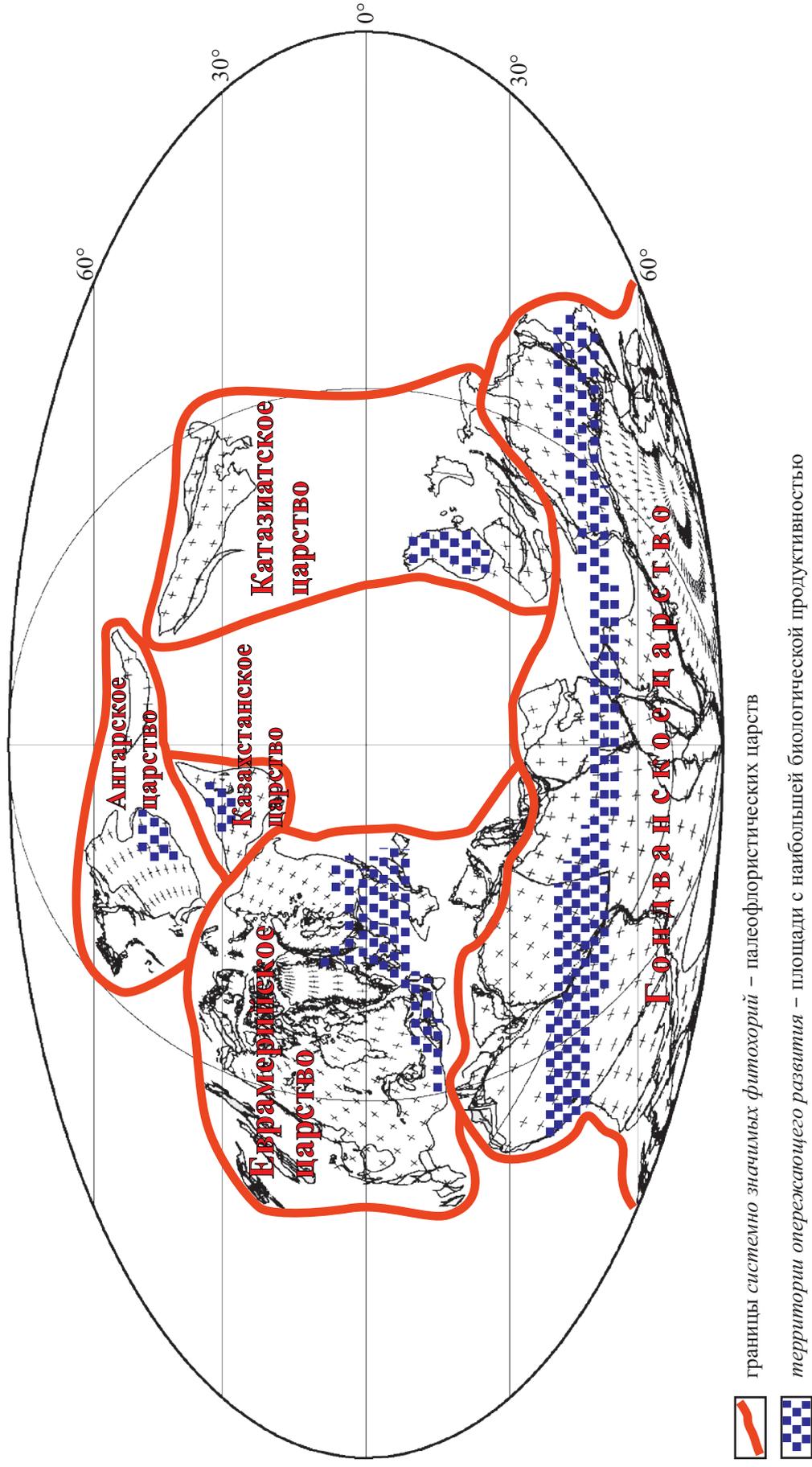


Рис. 4. Фитогеографическое районирование суши во второй половине раннего карбона (по [Мосейчик, 2012, 2014а, б, 2016]; палеогеографическая основа по [Lawer et al., 2009])

Литература

- Вахрамеев В.А., Мейен С.В.* Флорогенез и стратиграфия // Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР, профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). – М.: ГЕОС, 2002. – С. 316–329.
- Географический энциклопедический словарь: Понятия и термины. – М.: Сов. энциклопедия, 1988. – 432 с.
- Еськов К.Ю.* О макробиогеографических закономерностях филогенеза // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 1. – М.: Недра, 1994. – С. 199–205.
- Жерихин В.В.* Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицерообразные). – М.: Наука, 1978. – 200 с.
- Игнатъев И.А.* Общие фитогеографические модели и эволюция позднепалеозойских флор Ангариды // Эволюция флор в палеозое. – М.: ГЕОС, 2003. – С. 15–32.
- Игнатъев И.А., Мосейчик Ю.В.* Творческая случайность: эволюционная концепция С.В. Мейена // И.А. Игнатъев (ред.). In memoriam. С.В. Мейен: палеоботаник, эволюционист, мыслитель. – М.: ГЕОС, 2007. – С. 103–155.
- Из научного наследия С.В. Мейена (1935–1987): к истории создания основ эволюционной диатропики // Эволюция флор в палеозое. – М.: ГЕОС, 2003. – С. 106–135.
- Любищев А.А.* Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. – М.: Наука, 1982. – 278 с.
- Мейен С.В.* Явления параллелизма и их значение для систематики ископаемых растений (Автореф. докл., прочитанного 23.5.1969 г.) // Бюл. МОИП. Отд. геол. – 1969. – Т. 44. – № 6. – С. 152.
- Мейен С.В.* География макроэволюции у высших растений // Журн. общ. биол. – 1987а. – Т. XLVIII. – № 3. – С. 291–309.
- Мейен С.В.* Основы палеоботаники: Справочное пособие. – М.: Недра, 1987б. – 404 с.
- Мейен С.В.* Кто первым бросит камень? // С.В. Мейен. Листья на камне. Размышления о палеоботанике, геологии, эволюции и путях познания живого. – М.: ГЕОС, 2001. – С. 457–467.
- Мосейчик Ю.В.* Ранне- и среднекаменноугольные флоры Китая и Юго-Восточной Азии: происхождение, место в системе фитохорий и эволюция // *Lethaea rossica*. Рос. палеобот. журн. – 2012. – Т. 7. – С. 1–24.
- Мосейчик Ю.В.* Раннекаменноугольные флоры Гондваны: состав, эволюция и географическое разнообразие // *Lethaea rossica*. Рос. палеобот. журн. – 2014а. – Т. 9. – С. 1–20.
- Мосейчик Ю.В.* Раннекаменноугольные флоры Северной Америки: состав, эволюция и фитогеографическое районирование // *Lethaea rossica*. Рос. палеобот. журн. – 2014б. – Т. 10. – С. 1–25.
- Мосейчик Ю.В.* География макроэволюции у высших растений: концепция фитоспредиинга С.В. Мейена – взгляд 30 лет спустя // Палеобот. временник. – 2015. – Вып. 2. – С. 140–145.
- Мосейчик Ю.В.* Этапы развития флоры и система макрофлористических зон карбона Ангариды // *Lethaea rossica*. Рос. палеобот. журн. – 2016. – Т. 12. – С. 1–28.
- Разумовский С.М.* О происхождении и возрасте тропических и лавролистных флор // Бюл. ГБС АН СССР. – 1971. – Т. 82. – С. 43–51.
- Расницын А.П.* Фитоспредиинг с точки зрения селекциониста // Журн. общ. биол. – 1989. – Т. 50. – № 5. – С. 581–583.
- Тимонин А.К., Озерова Л.В.* Основы географии растений. – М.: МГОПУ, 2002. – 136 с.
- Чемберлин Т.К.* Метод множественных рабочих гипотез, избавляющий от опасностей родительской привязанности к любимой теории // Матер. Всерос. палеобот. конф. с междунар. участием «Фундаментальные проблемы изучения ископаемых растений: морфология, систематика, экология, география, эволюция, стратиграфическое значение». – М.: ГЕОС, 2025. – С. 13–24.
- Lawver L.A., Dalziel I.W.D., Norton I.O., Gahagan L.M.* The PLATES 2009. Atlas of plate reconstructions (750 Ma to present day). PLATES progress report No. 325-0509 // University of Texas technical report. – 2009. – No. 196. – P. 1–156.
- Meyen S.V.* New data on relationship between Angara and Gondwana Late Paleozoic floras // Gondwana stratigraphy. IUGS Sympos., Buenos-Aires, 1–15 October 1967. – Paris: UNESCO, 1969а. – P. 141–157.
- Meyen S.V.* The Angara members of Gondwana genus *Barakaria* and its systematical position // *Argumenta palaeobot.* – 1969b. – Н. 3. – S. 1–14.