

---

---

ИЗ РАБОЧЕЙ ТЕТРАДИ  
ИССЛЕДОВАТЕЛЯ

---

---

РАСТЕНИЯ ПЕРВЫХ НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМ

© 2019 г. С.В. Наугольных

*Геологический институт Российской академии наук, Москва, Россия  
Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань, Россия*

*E-mail: naugolnykh@list.ru*

Поступила в редакцию 28.02.2019 г.

Поступила после доработки 08.04.2019 г.

Принята к печати 07.05.2019 г.

В статье рассмотрены экосистемные предпосылки и основные фазы колонизации суши высшими растениями. Обсуждаются наиболее важные находки высших растений в досилурийских отложениях. Описано новое растение из ордовикских отложений Ленинградской области *Volkhoviella primitiva* Naug., Gen. et sp. nov. Рассмотрены общие вопросы ранней эволюции наземной растительности.

*Ключевые слова:* *Volkhoviella primitiva*, растения, эволюция, ордовик, наземные экосистемы.

DOI: <https://doi.org/10.31857/S0869-587389101052-1061>

Установление характера и последовательности событий, связанных с формированием первых наземных экосистем, неизбежно приводит к вопросу появления на суше первых продуцентов, до сих пор составляющих трофическую основу существования подавляющего большинства биологических сообществ нашей планеты. Эту тему трудно рассматривать исключительно в рамках палеонтологической фактологии. Для серьёзного и многостороннего анализа появления жизни на суше в целом и наземных продуцентов в частности следует использовать теоретико-аналитические построения. Они помогут подойти к пониманию процессов, следов которых геологическая летопись могла и не сохранить.

Одним из первых широко рассмотрел вопросы освоения продуцентами (в первую очередь растениями) наземных ландшафтов выдающийся

русский биолог Л.С. Берг: "В протерозойской коре выветривания имелись главнейшие образователи гумуса: с одной стороны — белки, клетчатка, гемицеллюлозы и, возможно, лигнин, а с другой — микроорганизмы. Следовательно, мог образовываться гумус. Значит, были и почвы. Почвы же, в свою очередь, поддерживали существование почвенной флоры и фауны <...> Имелось... достаточно времени, чтобы суша к началу кембрия успела заселиться хотя бы самыми низшими растениями и одноклеточными животными. Я убеждён, что эти организмы имелись на суше не только в течение раннего протерозоя, но и раньше" [1, с. 332, 333]. Эти утверждения в такой степени конфликтуют со сложившимися к настоящему времени представлениями о колонизации суши растениями, что для дальнейшего рассмотрения затронутой темы требуется сделать несколько общих замечаний.

Когда мы говорим о столь удалённых от нас интервалах геологической истории, как первая половина палеозойской эры или докембрий, мы неизбежно сталкиваемся с большим количеством белых пятен в общей картине накопленных фактов. Эти пробелы определяются не столько неполнотой наших знаний или недостаточностью методического и лабораторного инструментария, сколько свойствами темпоральных преобразований, имманентно уничтожающих, стирающих записи прошедших событий. Это свойство времени



НАУГОЛЬНЫХ Сергей Владимирович — доктор геолого-минералогических наук, главный научный сотрудник ГИН РАН, ведущий научный сотрудник КФУ.

известно всем исследователям и создателям так называемых "исторических реконструкций" [2], и с ним непременно нужно считаться. Однако оно не должно накладывать непреодолимых запретов на когнитивную рефлекссию. Подготовленный должным образом исследователь не просто имеет право, а обязан высказываться о волнующих его проблемах, опираясь как на доказанные факты, так и на свои логические построения.

Классическая, вошедшая в учебники картина освоения растениями суши (аналитический обзор см. в [3]) выглядит следующим образом. В течение первых периодов палеозоя – в кембрии, ордовике и значительной части силура – растения произрастали в водной среде, преимущественно в морях, и были представлены несколькими отделами водорослей, точный таксономический состав которых сейчас установить сложно, поскольку пигменты, положенные в основу систематики современных водорослей, в ископаемом состоянии обычно не сохраняются. С высокой степенью вероятности можно предположить, что в число отделов раннепалеозойских водорослей входили зелёные водоросли (отдел Chlorophyta, включая известь выделяющие формы, сходные с *Tubiphites* Maslov), бурые водоросли (отдел Phaeophyta), красные водоросли (отдел Rhodophyta). Доказано существование в девонском периоде харовых водорослей (отдел Charophyta).

В позднем силуре фиксируется появление настоящих высших растений, имевших явные признаки адаптации к существованию в условиях суши: плотные покровные кутикулы, многочисленные споры с плотной, устойчивой к внешним воздействиям оболочкой, заключённые в терминальный или, реже, латеральный спорангий, проводящие элементы, состоящие из трахеид с лестничными и кольцевыми утолщениями стенок. Из позднесилурийских высших наземных растений следует назвать куксонию (*Cooksonia* Lang), похожую на неё яравию (*Yarravia* Cookson et Lang), но не с грибовидными, а с эллиптически вытянутыми и лопастными спорангиями, и барагванатию (*Baragwanathia* Cookson et Lang), внешне сходную с плауновидными и обладавшую многочисленными длинными филлоидами – микрофиллами<sup>1</sup> [4, 5].

В раннем девоне растительный мир был настолько богат, что анализу его разнообразия можно посвятить большую монографию. Подробное рассмотрение девонских растений выходит далеко за рамки настоящей статьи. Следует отметить, что в раннедевонских наземных экосистемах присутствовали хитридии, паразитировавшие на хлорофиллами

мидоспорах, встречались гифальные филаменты и спорокарпии грибов-деструкторов как в осадочном матриксе, так и внутри тканей наземных растений, таких как *Asterohylon mackiei* Kidston et Lang, *Rhynia gwynne-vaughanii* Kidston et Lang, *Aglaophyton major* (Kidston et Lang) Edwards, *Nothia aphylla* Lyon, *Horneophyton lignieri* (Kidston et Lang) Barghoorn et Darrah [5].

Раннедевонские грибы из нижнего девона Райни (Шотландия) отнесены к родам *Palaeomyces* Renault ex Kidston et Lang [6], *Palaeoblastocladia* Remy et al. [7], *Glomites* Taylor et al. [8]. Часть девонских сапротрофных грибов ещё ждёт описания и распределения по крупным таксономическим единицам. Такое разнообразие редуцентов-сапротрофов в раннем девоне указывает на вполне развитый растительный покров, существовавший на низменных участках суши, хотя, если исходить из данных геологической летописи, крупных растений ещё не было.

Суммируя всё сказанное выше, можно кратко резюмировать следующие положения общепринятых представлений о колонизации суши растениями:

- кембрий, ордовик и ранний силур – растения произрастают в морской среде;
- поздний силур – растения переходят на сушу, скорее всего, в литоральной зоне;
- ранний девон – растения формируют первые наземные растительные сообщества.

Против этих представлений возражал С.В. Мейен [2]. Согласно его гипотезе, высшие растения были сформированы в наземных условиях во внутренних областях континентов и лишь затем переселились ближе к побережью и в литоральную зону: «Почему бы не предположить, что заселение суши водорослями произошло в досилурийские времена, а преобразование водорослей в высшие растения происходило целиком в наземных условиях? На какой-то стадии этого процесса водоросли обрели способность обтягивать свои споры прочными, химически устойчивыми оболочками. Это событие мы и отмечаем в геологической летописи, когда оболочки спор появляются в силурийских породах. К концу силура уже развились несомненные высшие растения и некоторые из них отправились жить в воду, причём совершенно обязательно "обратно" в воду» [2, с. 23]. По моему мнению, и классическая трактовка освоения суши растениями, и концепция С.В. Мейена нуждаются в существенной корректировке.

Совершенно очевидно, что до появления первых высших наземных растений суша не была безжизненной. Её населяли наземные бактерии, а в зоне литорали и зоне захлёста морских волн могли вполне успешно существовать одноклеточные и многоклеточные нитчатые водоросли.

<sup>1</sup> Микрофиллы – листья высших растений, представляющие собой выросты стебля.

В увлажнённых субстратах могли присутствовать бактерии, одноклеточные водоросли и низшие грибы, на поверхности субстратов — лишайники. В современных пустынных экосистемах биомасса водорослей в бессточных плайевых котловинах достигает 500–600 кг на 1 га [9]. Жизнедеятельность преимущественно микроскопических, но многочисленных наземных организмов неизбежно оказывала существенное воздействие на первичные минеральные субстраты, разрушая их твёрдую минеральную основу, обогащая её органическим материалом и создавая предпосылки для появления первых архаичных почв. Этот процесс способствовал формированию условий для проникновения на сушу высших растений.

Думается, что первые примитивные наземные растительные сообщества, состоящие из бактерий, одноклеточных и нитчатых водорослей, а также грибов и лишайников, появились на Земле довольно рано. Безусловно, сообщества наземных и литоральных бактерий и водорослей уже существовали в позднем протерозое. Возможно, в таксономическом составе этих сообществ в литоральной зоне присутствовали представители вендотенид, обладавших плотными покровами и трилетными спорами<sup>2</sup> с прочной оболочкой [10]. Когда же в этих изначальных наземных сообществах появились первые высшие наземные растения? Сейчас имеется всё больше оснований считать, что это произошло не в силуре, а, по меньшей мере, в середине ордовика.

Одна из работ, посвящённая описанию предположительно высшего растения ордовикского возраста *Voiophyton pragense* Obrhel, была опубликована И. Обргелом [11]. Внешне бойофитон действительно очень схож с травянистыми плауновидными с мелкими игловидными микрофиллами. Однако позднее был выражен определённый скепсис в отношении правильности отнесения бойофитона к растениям. Согласно альтернативной точке зрения, бойофитон и сходные с ним остатки принадлежали дендроидным граптолитам [12].

Помимо бойофитона, И. Обргел описал ещё одно предполагаемое высшее растение из среднеордовикских отложений Чехии, которое было им отнесено к новому виду и роду *Krejciella putzkeri* Obrhel [13]. Крейчиелла была отнесена к плауновидным со знаком вопроса. Принадлежность этих остатков к граптолитам заведомо исключена. Внешне *Krejciella putzkeri* в самом деле проявляет сходство с декортицированным (лишённым кортекса, то есть коры) побегом плауновидного.

<sup>2</sup> Трилетные споры — споры сосудистых растений с плотной орнаментированной оболочкой тетраэдрической формы и Y-образной складкой на поверхности.

Достаточно убедительная находка растительных остатков, разделённых на ткани, с элементами проводящей системы была сделана в ордовикских отложениях Центральной Европы [14]. Они были отнесены к двум разным родам — *Musciphyton* Kozłowski et Greguss и *Hepaticaephyton* Kozłowski et Greguss. В верхнеордовикских отложениях формации Юниата (Juniata Fm, Пенсильвания, США) обнаружены палеопочвы с педогенными карбонатами, явно освоенные почвенной инфаной [15]. Позднеордовикские и раннесилурийские криптоспоры и миоспоры известны из Северо-Восточной Ливии [16]. Комплексы спор вполне "наземного" облика описаны в среднеордовикских отложениях Омана [17].

Этими примерами далеко не исчерпываются ордовикские органические остатки, которые прямо или косвенно могут быть связаны с высшими наземными растениями. К их числу может быть причислена и *Volkhoviella primitiva* Naugolnykh, описание которой приводится в настоящей работе.

**Материал и методика.** Исследованные ископаемые остатки происходят из среднеордовикских отложений (валимская свита, ухакуский горизонт, лланвирнский ярус; подробнее см. [18, 19]), обнажающихся по правому берегу р. Волхов в 3 км выше плотины гидроэлектростанции в г. Волховстрой Ленинградской области (рис. 1, а). Обнажение представляет собой обрыв цокольной террасы р. Волхов высотой около 5 м (см. рис. 1, б), сложенной чередованием зеленовато-серых, розоватых или светло-лиловых мергелей, часто образующих плитчатую отдельность с неровной бугристой поверхностью напластования. К средней части разреза (см. рис. 1, б, в) приурочен уровень, с которого происходят остатки *Volkhoviella primitiva* Naugolnykh, gen. et sp. nov. Вместе с остатками волховиелл в слое присутствуют многочисленные панцири крупных трилобитов *Xenasaphus devexus* Eichwald, а также предполагаемые ходы роющих беспозвоночных, замещённые окислами и гидроокислами железа и часто имеющие ярко-зелёную окраску за счёт примазок тонкодисперсного глауконита (см. рис. 1, г).

Верхняя часть нижнеордовикских отложений и среднеордовикские отложения Прибалтики, включая Ленинградскую область, представляют собой регрессивную последовательность, которая закончилась режимом континентальных условий, существовавших в этом регионе в течение значительной части среднего ордовика, всего позднего ордовика, всего силура и раннего девона, и только в конце среднего девона режим денудации (сглаживания) на этой территории вновь сменился режимом осадконакопления.

Изучение органических остатков (рис. 2, 3) проводилось с помощью электронного сканирующего микроскопа Vega Tescan MV 2300 (Геологический институт РАН). Коллекция хранится в ГИН РАН под № 4914. Коллекция растительных остатков *Volkhoviella primitiva* включает пять фертильных и два стерильных побега, сохранившихся в виде лимонитизированных фитолейм<sup>3</sup>. Один из побегов (рис. 4, д) отнесён к данному виду предварительно как cf. (то есть в открытой номенклатуре, условно), поскольку некоторые его особенности (мелкие шипы в основании побега, моноподиальное ветвление) обособляют его от остальных экземпляров выборки. Не исключено, что в перспективе этот экземпляр будет описан в составе отдельного таксона. Также возможно, что на одной из его боковых (фертильных?) ветвей присутствует спорангий, но проверить это предположение можно только путём микропрепарации.

#### Палеоботаническое описание.

Отдел *Psilophyta* Zimmermann, 1930.

Класс *Rhyniopsida* Kryshstofovich, 1925.

Порядок *Rhyniales* Zimmermann, 1959

(= *Cooksoniales* Doweld, 2001).

Семейство *Incertae sedis*.

Род *Volkhoviella* Naugolnykh, gen. nov.

Название рода происходит от р. Волхов.

Типовой вид: *Volkhoviella primitiva* Naugolnykh, sp. nov., средний ордовик Ленинградской области.

Побеги узкие, субцилиндрические. Фертильные побеги относительно короткие, несущие терминальные спорангии овоидной формы. Спорангии с терминальной щелью для рассеивания спор. Стерильные побеги более длинные, простые или дихотомирующие (раздваивающиеся) до двух раз. Проводящая система протостелическая. Новый род обладает наибольшим сходством с девонским (по другим данным, позднесилурийским) родом *Tortilicaulis* Edwards, но отличается отсутствием мукро (шиповидного окончания) на апексе спорангия и менее отчётливыми спиральными утолщениями на побеге. Фертильные побеги *Volkhoviella* очень сходны с некоторыми экземплярами *Cooksonia* (например, *Cooksonia hemisphaerica* Lang., см. [20, Fig. 2]), но отличаются отсутствием дихотомии фертильных побегов в их приапикальной части. Общая последовательность возможных событий при образовании первых наземных растительных сообществ, к которым принадлежала *Volkhoviella*, показана на рисунке 5. Распространение: средний ордовик Северо-Запада России.

<sup>3</sup> Фитолеймы – обугленные или слабо изменённые остатки ископаемых растений, иногда сохраняющие клеточное строение.

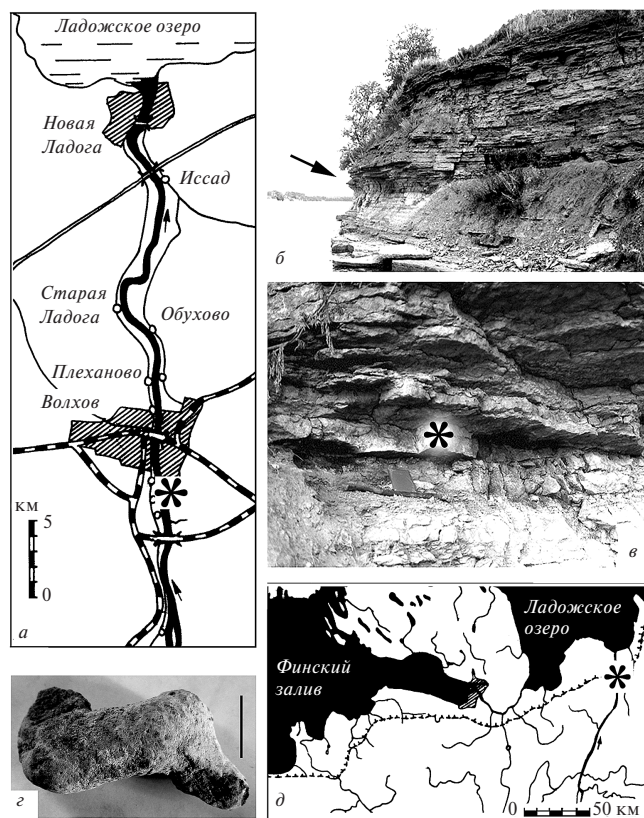


Рис. 1. Географическое и стратиграфическое расположение местонахождения остатков *Volkhoviella primitiva* Naugolnykh, gen. et sp. nov.

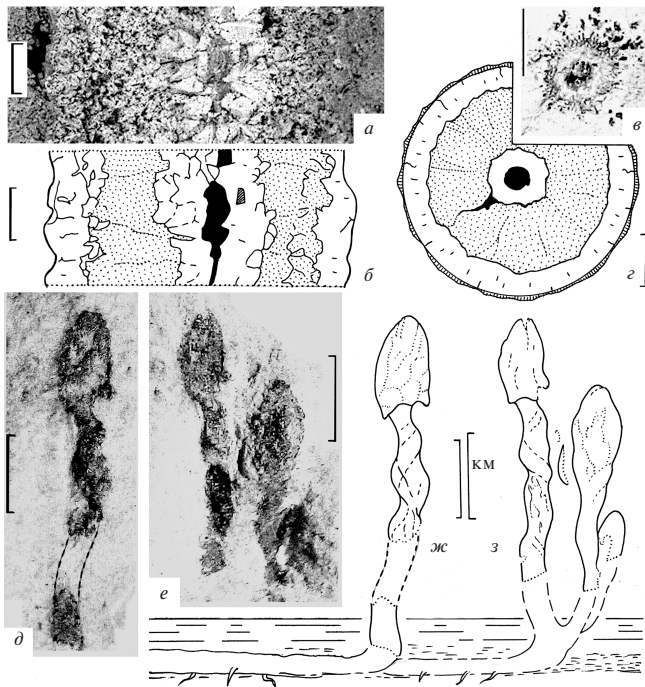
а – расположение разреза, отмечено астериском; б – уровень сбора растительных остатков, отмечен стрелкой, слой с *Xenasaphus devexus* Eichwald; в – точное место сбора остатков *V. primitiva*, отмечено астериском; г – ход роющего беспозвоночного, замещённый гематитом, пиритом и лимонитом, с глауконитовой "рубашкой"; д – район исследования, отмечен астериском

#### *Volkhoviella primitiva* Naugolnykh, sp. nov. (см. рис. 2–4).

Название вида происходит от *primitivus* (латинизир. греч.) – примитивный, просто устроенный.

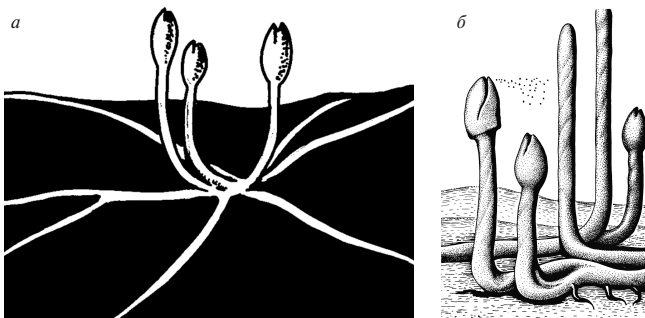
Голотип – ГИН 4914/7, валимская свита, ухаковский горизонт, лланвирнский ярус, средний ордовик; правый берег р. Волхов в 3 км выше плотины гидроэлектростанции в г. Волховстрой, Ленинградская область (см. рис. 2, д, е, ж, з; рис. 4, а, з).

**Описание.** Растения небольших размеров, с фертильными побегами до 15 мм длиной, около 0,7 мм в диаметре, несущими терминальные спорангии эллиптической формы (см. рис. 2, д–з; рис. 4, а, г, ж, з). Побеги узкие, субцилиндрической формы, несут отчётливые спиральные утолщения, возможно, отражающие характер расположения проводящей системы (см. рис. 2, д, е). Длина спорангиев не превышает 1,5 мм при средней величине 1,4 мм; ширина спорангиев в среднем равна 1 мм. Изредка встречаются спорангии не продольно вытянутой, а грибовидной, слегка



**Рис. 2.** *Volkhoviella primitiva* Naugolnykh, gen. et sp. nov., морфология и анатомическое строение

*a* – тангентальное сечение через побег, экз. 4914/24; *б* – поперечное сечение через побег, обобщённая реконструкция по экз. 4914/24 и 4914/4; *в* – поперечное сечение через побег, внешние покровы побега окружены дендритами псиломе-лана (гидроокислами марганца), экз. 4914/4; *г* – графическая дешифровка сечения, показанного на *в*, экз. 4914/4; *д* – фертильный побег (голотип) после дополнительной препарации, экз. 4914/7; *е* – два фертильных побега (слева – голотип) до препарации, экз. 4914/7; *ж*, *з* – графическая дешифровка голотипа, экз. 4914/7, и предполагаемая интерпретация прикрепления фертильных побегов к горизонтальным столонам. Средний ордовик, лланвирнский ярус. Длина масштабной линейки 100 мкм (*а, б, г, з*), 1 мм (*в, д–ж*)



**Рис. 3.** *Volkhoviella primitiva* Naugolnykh, gen. et sp. nov., реконструкция растения

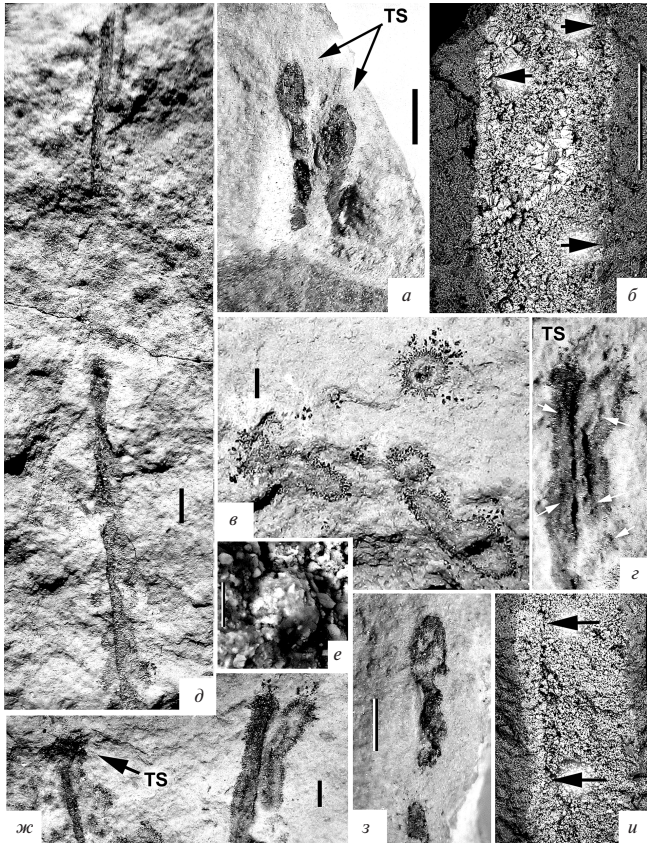
*а* – вариант с горизонтальным расположением стерильных побегов; *б* – вариант с сочетанием горизонтальных столонов и частично вертикальным расположением стерильных побегов. Длина масштабной линейки 1 см

приплюснутой в поперечном направлении формы (см. рис. 4, *ж*, слева). Непосредственно в спорангии споры не обнаружены, но рядом со спорангиями в изолированном состоянии найдены мелкие споры сферической формы (см. рис. 4, *е*) около 20 мкм в диаметре, с мелкими шиповидными выростами. Вместе с фертильными побегами, но не в прикреплении к ним, встречены стерильные побеги. Один из двух найденных стерильных побегов довольно длинный – более 200 мм (см. рис. 4, *д*), а второй, возможно, принадлежавший базальной части растения, дважды дихотомизирует (см. рис. 4, *в*). Одна и та же ширина фертильных и стерильных побегов, идентичная форма сохранности, одинаковое строение поверхности побегов позволяют считать, что фертильные и стерильные побеги принадлежали одному виду материнского растения.

Об анатомическом строении изученных остатков можно судить, исходя из прямого наблюдения побегов в продольных, поперечных и тангентальных сколах (см. рис. 2, *в, г; рис. 4, в*), а также опираясь на данные, полученные при изучении имеющегося материала с помощью электронного сканирующего микроскопа (см. рис. 2, *а, б; рис. 4, б, и*). Удалось установить, что побеги волховиеллы были разделены на ткани, что исключает её принадлежность к водорослям. Отчётливо наблюдается плотная центральная зона, образующая продольный тяж, очевидно, соответствующий проводящим тканям первичной ксилемы. Первичная ксилема окружена более светлой зоной, скорее всего, соответствующей месту расположения первичной флоэмы. Далее от центра находится зона развития коры (на рис. 2, *б, г* отмечена точечным крапом), которая сверху покрыта плотной перидермой. Наличие плотных поверхностных тканей хорошо видно при изучении побегов в электронном сканирующем микроскопе (см. рис. 4, *б, и*). Таким образом, стелярная организация побегов волховиеллы указывает на то, что проводящая система этого растения была протостелической.

**Замечание.** Безусловно, морфологическая и таксономическая интерпретация волховиеллы не является однозначной, и автор полностью отдаёт себе в этом отчёт. Однако введение в палеонтологическую феноменологию всех собранных данных о раннепалеозойских растениях, предположительно имеющих адаптации к произрастанию в наземных условиях, представляется совершенно необходимым. Неизбежно возникает вопрос: как остатки предположительно наземного растения могли оказаться в морских отложениях вместе с многочисленными панцирями трилобитов?

Отложения, в которых найдены остатки волховиеллы, нельзя назвать морскими в полном смысле этого слова, несмотря на присутствие в них



**Рис. 4.** *Volkhoviella primitiva* Naugolnykh, gen. et sp. nov., морфология и анатомическое строение

*a* – голотип до препарации, экз. 4914/7, TS – терминальные спорангии; *б* – анатомическое строение побега в тангентальном сечении, экз. 4914/24, стрелками отмечены плотные внешние покровы (перидерма); *в* – трёхмерно-ветвящийся побег, в верхней части побега видно его поперечное сечение, экз. 4914/4; *г* – два соседних фертильных канала, стрелками отмечено положение центрального канала, соответствующего проводящему пучку, экз. 4914/8; *д* – длинный стерильный побег, экз. 4914/3; *е* – изолированная спора с редкими шиловидными выростами на спородерме, внизу заметен трилентный тетрадный рубец, экз. 4914/24; *ж* – три фертильных побега, TS – терминальный спорангий, экз. 4914/8; *з* – голотип после препарации, экз. 4914/7; *и* – анатомическое строение побега в продольном сечении со смещением к краю побега, стрелками отмечены плотные внешние покровы (перидерма). Длина масштабной линейки 1 мм (*a–д, ж–и*), 20 мкм (*е*)

остатков морских организмов. Во-первых, морских беспозвоночных в валимской свите гораздо меньше, чем в нижележащих отложениях, причём уменьшение разнообразия морской фауны вверх по разрезу идёт постепенно и отражает общий регрессивный характер разреза. В позднем ордовике, в течение всего силура, а также на протяжении большей части девона в этом районе была суша.

В среднеордовикских отложениях Ленинградской области часто встречаются поверхности твёрдого дна, хардграунды, причём нередко на них наблюдаются карманы растворения и каверны палеокарста, указывающие на то, что эти хард-



**Рис. 5.** Общий сценарий колонизации суши растениями и появления архайчных почв

граунды некоторое время после своего образования экспонировались в наземной обстановке, вне водной среды, то есть в субаэральных условиях. В изученном разрезе также имеют место признаки периодического осушения отложений валимской и вельской свит.

Сохранение остатков волховиеллы с панцирями трилобитов *Xenasaphus devexus* может быть объяснено следующим образом. Многие трилобиты обитали в очень мелководных условиях, иногда практически у самого уреза воды, в условиях периодического осушения (как многие современные крабы). Возможно, поэтому у некоторых трилобитов возникли специфические адаптации (например, глаза на возвышениях или даже на стебельках), востребованные для жизни на границе сред, при зарывании в ил и т. д. Совершенно идентичные адаптации возникают у организмов, живущих у границы вода–воздух, например, у современных мангровых крабов *Pseudosquilla moeschi* De Man, манящих крабов, или крабов-скрипачей *Uca forcipata* Adams et White и близких видов, а также рыб – илистых прыгунов *Periophthalmus novemradiatus* Hamilton и др.

Панцири *Xenasaphus devexus* в валимских отложениях приурочены к нескольким уровням, разделённым практически немymi прослоя-

ми, причём панцири *X. devexus* образуют большие скопления, локализованные и по вертикали, и латерально. В скоплениях присутствуют преимущественно целые панцири примерно одного размера, иногда с обломленными подвижными щёками, захоронёнными неподалёку, иногда в большей степени фрагментированными, но явно без сколько-нибудь значимого переноса. Эти скопления порой называют местами линьки ксеназафусов, но такое объяснение встречает три существенных возражения. Во-первых, если это линьчные панцири, почему все они практически одного размера? Трилобиты линяли на протяжении всей своей жизни. Если бы в этих местонахождениях были захоронены линьчные панцири, они должны были разного размера, отражая различные онтогенетические фазы в развитии ксеназафусов. Во-вторых, подавляющее большинство панцирей в валимской свите сохраняются целыми, а в ходе линьки они должны распадаться на составные части. В третьих, панцири образуют компактные скопления, разделённые пустыми пространствами. В этом случае приходится предположить, что ксеназафусы одного и того же возраста должны были синхронно приползть в одно и то же место и одновременно сбрасывать панцири. Такая гипотеза представляется маловероятной.

По моему мнению, образование скоплений панцирей ксеназафусов в валимской свите происходило совершенно иначе. Как было отмечено выше, валимские отложения формировались в мелководных условиях, при периодических осушениях. Ксеназафусы, обитавшие на сублиторали, при отливах или масштабных осушениях морского дна попадали в большие мелкие лужи и по мере их высыхания формировали всё более и более плотные скопления ещё живых особей, которые постепенно там же и погибали. Эта гипотеза объясняет сонахождение панцирей трилобитов и побегов волховиелл. В ландшафтных терминах обстановка формирования танатоценоза<sup>4</sup> с остатками *Volkhoviella primitiva* и *Xenasaphus devexus* может быть отнесена к нижней литорали и верхней сублиторали.

**Материал исследования:** пять фертильных побегов с терминальными спорангиями и два стерильных побега.

**Ранняя эволюция наземной растительности: основные морфогенетические процессы.** В архейскую эру, вопреки мнению Л.С. Берга, суша, скорее всего, была безжизненной (см. рис. 5). Но уже в протерозое, по мере появления и развития цианобактерий, на суше вполне могли появиться их первые колонии, адаптированные

к жизни в гиперэкстремальных условиях (в настоящее время, помимо морей, цианобактерии обитают в бессточных котловинах пустынь и даже в гидротермальных источниках). По всей видимости, именно в периодически увлажнявшихся низменностях суши, на обогащённых органикой и размягчённых минеральных субстратах появились первые наземные биоценозы, образованные цианобактериями и другими прокариотами, а также одноклеточными эукариотическими водорослями и грибами. Сапротрофные грибы-хитридиомитеты рода *Vendomycetes* Burzin были обнаружены в верхневендских отложениях Восточно-Европейской платформы [21]. Все эти организмы образовывали тесные симбиотические связи, позволявшие им выживать в условиях суши. К обитателям наземных сообществ могли принадлежать некоторые формы неопределённого систематического положения, например, род *Cochleatina* Aseeva [22].

Появление первых наземных бактериально-водорослево-грибных сообществ, очевидно, было теснейшим образом сопряжено с образованием первых почв. Взаимодействие почв и организмов первичных биоценозов суши было системой с обратной связью, поскольку развитие почв способствовало повышению таксономического разнообразия наземных сообществ за счёт расширения их трофической базы, а жизнедеятельность организмов, входящих в эти сообщества, неизбежно обогащала почву биогенами. Накопление биогенов привело к образованию генетического почвенного горизонта "А", сложенного гумусом. Дальнейшее размягчение и эрозия минеральных субстратов привели к формированию генетического горизонта "В".

Свою роль в формировании наземных биоценозов должны были сыграть и морские водоросли, произраставшие на сублиторали и литорали. Безусловно, они вынуждены были адаптироваться к периодическим осушениям, вызванным приливами и отливами. В современном мире богатейшие сообщества морских водорослей способны без какого-либо вреда для себя переживать отливы, находясь в течение нескольких часов в аэральных условиях. В конце протерозоя или, самое позднее, в начале палеозоя среди водорослей, произраставших на литорали и периодически оказывавшихся под воздействием сухого воздуха и прямых солнечных лучей, должны были появиться формы с плотными наружными покровами, которые в дальнейшем могли преобразоваться в кутикулу. В геологической летописи известен целый ряд форм с плотными покровами, занимающих промежуточное положение между водорослями и высшими растениями. Наиболее известны среди них спонгиозитовые: девонские роды *Schuguria* Tchirkova-Zalesskaya, *Orestovia* Ergolskaya, *Bitelaria* Istchenko et Istchenko, *Rhytidophyton* Istchenko, *Spongiophyton* Kräusel.

<sup>4</sup>Танатоценоз — совокупность в каком-либо месте остатков мёртвых организмов.

Часть этих растений с полным основанием может быть отнесена к трахеофитам, хотя в их строении наблюдается много архаичных черт [23]. Возможно, адаптации к субаэральным условиям произрастания были свойственны и гораздо более древним (вендским) водорослям вендотенидам (рис. 6, а, б). Вендотенидам могли принадлежать лентовидные пиритизированные остатки с внешними покровами из верхневендских отложений Русской платформы, определявшиеся Б.С. Соколовым как *Vendovermites Sokolov* [24, табл. XX, фиг. 4].

Именно эти тенденции в морфогенезе сублиторальных и литоральных водорослевых сообществ привели к тому, что в раннем палеозое (если не раньше) возникли все необходимые предпосылки для колонизации суши высшими растениями. *Volkhoviella primitiva* может рассматриваться как один из таких колонистов.

Далее, в силуре, произошло совмещение и коэволюция первичных наземных бактериально-водорослево-грибных сообществ и литоральных водорослевых сообществ, чему очень способствовало формирование первых почв. Взаимные таксономические обмены между этими исходно разными сообществами могли сопровождаться трансдукционной интрогрессией — параллельным обменом генами за счёт вирусной активности. Как было отмечено выше, в освоении наземных ландшафтов большую роль сыграли лишайники и мохообразные. Современные экстремальные экотопы с первично минеральными субстратами, в которых произрастают лишайники, близки к тем условиям, в которых появились первые наземные растения (см. рис. 6, в). Видимо, здесь же произрастали и мхи. Наиболее древние, достоверно доказанные остатки печёночных мхов происходят из среднедевонских отложений [25], но они уже вполне сформированы, а это однозначно указывает на то, что данная группа к среднему девону прошла достаточно длинный эволюционный путь.

Дальнейшая эволюция наземных высших растений шла переменными темпами, но с неуклонным увеличением таксономического разнообразия и повышением биомассы. Уже в раннем девоне наземная растительность состояла из растений разного систематического положения (псилофиты или риниофиты, печёночники, прапапоротники, плауновидные, членистостебельные, а также целый ряд растений, таксономическое положение которых не ясно). Возможность широкой эволюционной радиации<sup>5</sup> первых на-

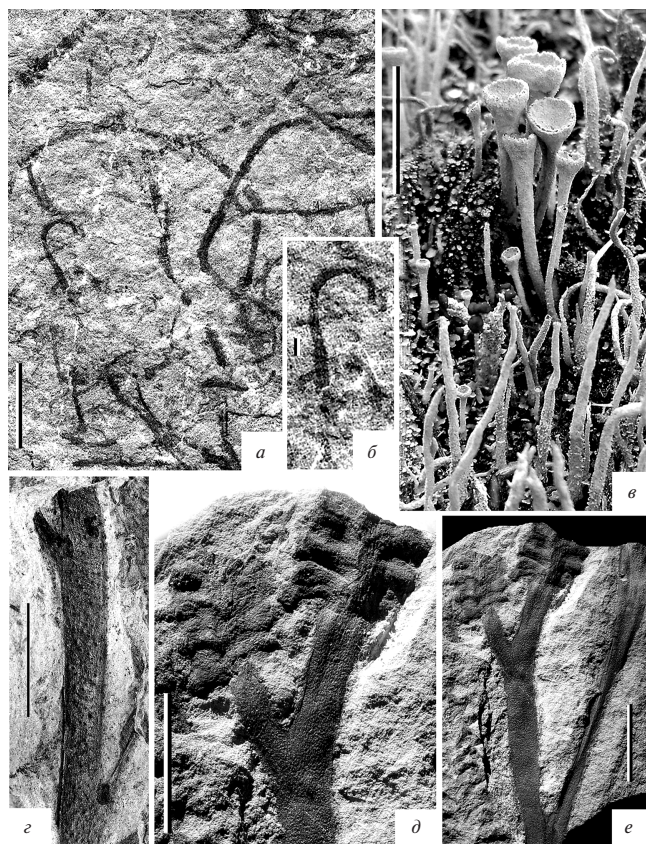


Рис. 6. Примеры растений, принимавших участие в ранней колонизации суши (а, б, z–e), и современных лишайники (v)

а, б — *Vendotaenia* sp., талломы макрофитов, возможно, произраставших в литоральной зоне, верхний протерозой, венд, калюссские слои; Хмельницкая обл., р. Днестр, с. Китайгород, Украина, экз. 4914/9; в — *Cladonia chlorophaea* (Flörke ex Sommerf.) Spreng., современные лишайники; Пермский край, Кизеловский район, г. Губаха, гора Крестовая; полевая фотография; z — *Psilophyton* sp., экз. 4914/10; нижний девон, Красноярский край, с. Торгашино; виден осевой побег с боковыми ответвлениями и многочисленными основаниями эмергенцев; d, e — *Protobarinophyton obrutschevii* Ananiev, компактные собрания спорангиев на концах дихотомически ветвящихся побегов, экз. 4914/1; нижний девон, Красноярский край, с. Торгашино. Длина масштабной линейки 1 см (а, в–e), 1 мм (б)

земных высших растений в условиях суши уже неоднократно отмечалась ранее [26]. Таксономически богатые раннедевонские флоры известны из бассейна Днестра (Вольно-Подолія) [25], Восточной Сибири (Саяно-Алтайский регион) [27, табл. II, 4–6], Германии (район Рейнских Сланцевых гор) [28], Англии (Уэльс) [20], Шотландии, Центрального Казахстана, Южного Китая и некоторых других регионов. Высшие растения раннего девона образовывали устойчивые симбиотические связи с эндомикоризными грибами [29]. Экологически эти наземные сообщества уже были глубоко диверсифицированы

<sup>5</sup> Эволюционная радиация — сравнительно быстрое (в геологическом смысле) и массовое возрастание таксономического разнообразия или морфологических отличий видов вследствие адаптивных изменений или открывшегося ранее недоступного экопространства.



и образовывали сложные катениальные системы [28, Fig. 6]. Формы роста растений начала девона варьировали от полуводных травянистых до невысоких кустарников. Сформировалось устойчивое чередование гаплоидных и диплоидных поколений (гаметофитов и спорофитов) [30]. С этого момента в истории Земли низменные участки суши были окончательно колонизованы высшими растениями, однако возвышенности и тем более водоразделы оставались безжизненными до появления первых настоящих семян у примитивных птеридоспермов конца девонского периода.

#### ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

Работа выполнена в рамках Госзадания ГИН РАН № 0135-2019-0044, а также за счёт субсидии, выделенной в рамках государственной поддержки Казанского (Приволжского) федерального университета в целях повышения его конкурентоспособности среди ведущих мировых научно-образовательных центров.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю признательность коллегам С.М. Снигиревскому, А.О. Иванову, В.Н. Глинскому (Санкт-Петербургский государственный университет) и А.Ю. Иванцову (Палеонтологический институт РАН) за обсуждение полученных результатов и ценные сведения о геологии и стратиграфии палеозойских отложений Ленинградской области и сопредельных регионов.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. *Берг Л. С.* Жизнь и почвообразование на докембрийских материках // Климат и жизнь. М.: ОГИЗ, 1947. С. 325-334.
2. *Мейен С.В.* Следы трав индейских. М.: Мысль, 1981.
3. *Bateman R.M., Crane P.R., DiMichele W.A. et al.* Early evolution of land plants: phylogeny, physiology, and ecology of the primary terrestrial radiation // *Annu. Rev. ecol. syst.* 1998. V. 29. P. 263-292.
4. *Kenrick P., Crane P.R.* The origin and early evolution of plants on land // *Nature.* 1997. V. 389. P. 33-39.
5. *Taylor T.N., Taylor E.L., Krings M.* Paleobotany. The biology and evolution of fossil plants. N.Y.: Elsevier, 2009.
6. *Kidston R., Lang W.H.* On Old Red sandstone plants showing structure, from the Rhynie Chert Bed, Aberdeenshire. Part V. The Thallophyta occurring in the peat bed; the succession of the plants throughout a vertical section of the bed, and the conditions of accumulation and preservation of the deposit // *Transactions of the Royal Society of Edinburgh.* 1921. V. 52. P. 855-902.
7. *Remy W., Taylor T.N., Hass H.* Early Devonian fungi: a blastocladalean fungus with sexual reproduction // *American Journal of Botany.* 1994. V. 81. P. 690-702.
8. *Taylor T.N., Remy W., Hass H., Kerp H.* Fossil arbuscular mycorrhizae from the Early Devonian // *Mycologia.* 1995. V. 87. P. 560-573.
9. *Фукарек Ф., Хемпель В., Хобель Г. и др.* Растительный мир Земли. Т. 2. М.: Мир, 1982.
10. *Гниловская М.Б.* О древнейшей тканевой дифференциации докембрийских (вендских) водорослей // *Палеонтологический журнал.* 2003. № 3. С. 92-98.
11. *Obrhel J.* Ein Landpflanzenfund im mittelböhmischen Ordovizium // *Geologie. Jahrgang 8.* 1959. Heft 5. S. 535-541.
12. *Kenrick P., Kvaček Z., Bengtson S.* Semblant land plants from the Middle Ordovician of the Prague basin reinterpreted as animals // *Palaeontology.* 1999. V. 42. Pt 6. P. 991-1002.
13. *Obrhel J.* Neue Pflanzenfunde im mittelböhmischen Ordovizium // *Věstník Ústředního ústavu geologického.* 1968. V. XLIII. P. 463-464.
14. *Kozłowski R., Greguss P.* Discovery of Ordovician land plants // *Acta Palaeontologica Polonica.* 1959. V. 4. № 1. P. 1-9.
15. *Retallack G.J.* *Scoyenia* burrows from Ordovician palaeosols of the Juniata Formation in Pennsylvania // *Palaeontology.* 2001. V. 44. Part 2. P. 209-235.
16. *Richardson J.B.* Late Ordovician and Early Silurian cryptospores and miospores from northeast Libya // *Subsurface Palynostratigraphy of Northeast Libya / Ed. by F. El-Arnauti, B. Owens, B. Thusu.* Benghazi: Garyounis University Publication, 1988. P. 89-109.
17. *Wellman C.H.* New evidence for the nature of earliest land plants // *Polen (antes an. Asoc. Palinol. Leng. Esp.).* 2004. V. 14. P. 135-136.
18. *Наугольных С.В.* Первые почвы и происхождение наземных растений // *Наука в России.* 2008. № 1. С. 37-43.
19. *Naugolnykh S.V.* Colonization of drylands: Producers of the first terrestrial ecosystems // *Scientific reports of professors of RAS.* Moscow: Russian Academy of Sciences, 2017. P. 3-25.
20. *Fanning U., Edwards D.* A diverse assemblage of early land plants from the Lower Devonian of the Welsh Borderland // *Botanical Journal of the Linnean Society.* 1992. V. 109. P. 161-188.
21. *Бурзин М.Б.* Древнейший хитридиомицет (Chytridiomycetes Incertae sedis) из верхнего венда Восточно-Европейской платформы // *Фауна и экосистемы геологического прошлого.* М.: Недра, 1993. С. 21-33.
22. *Бурзин М.Б.* Докембрийские предтечи "пионеров суши" // *Природа.* 1998. № 3. С. 83-95.
23. *Snigirevskaya N.S., Nadler Ju.S.* Habit and relationships of *Orestovia* (Middle Devonian) // *Palaeontographica.* Abt. B. 1994. Bd. 233. Lfg. 1-6. S. 11-18.
24. *Соколов Б.С.* Очерки становления венда. М.: КМК, 1997.
25. *Ищенко Т.А., Шляков Р.Н.* Маршанцевые печёночники из среднего девона Подолии // *Палеонтологический журнал.* 1979. № 3. С. 114-125.

26. *Fanning U., Richardson J. B., Edwards D.* Cryptic evolution in an early land plant // *Evolutionary trends in plants*. 1992. V. 2(1). P. 13-24.
27. *Ананьев А. Р.* Важнейшие местонахождения девонских флор в Саяно-Алтайской горной области. Томск: Изд-во Томского ун-та, 1959.
28. *Schweitzer H.-J.* Die Landnahme der Pflanzen // *Decheniana* (Bonn). 2003. Bd. 156. S. 177-215.
29. *Каратыгин И. В., Сизигиревская Н. С., Демченко К. Н.* Виды рода *Glomites* как микобионты растений экосистем раннего девона // *Палеонтологический журнал*. 2006. № 5. С. 99-107.
30. *Remy W., Hass H.* *Kidstonophyton discoides* nov. gen., nov. spec., ein Gametophyt aus dem Chert von Rhynie (Unterdevon, Schottland) // *Argumenta Palaeobotanica*. 1991. Bd. 8. S. 29-45.

## PLANTS OF FIRST TERRESTRIAL ECOSYSTEMS

© 2019 S.V. Naugolnykh

*Geological Institute of Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

*E-mail: naugolnykh@list.ru*

Received 28.02.2019

Revised version received 08.04.2019

Accepted 07.05.2019

The article deals with the ecosystem conditions and main phases of colonization of the terrestrial environment by higher plants. The most important finds of the higher plants in pre-Silurian deposits are discussed. A plant attributed to a new genus and species *Volkhoviella primitiva* Naug., Gen. et sp. nov. is described from the Middle Ordovician deposits of the Leningrad region, Russia. General questions of early evolution of terrestrial plants are reviewed.

*Keywords: Volkhoviella primitiva, plants, evolution, Ordovician, terrestrial ecosystems.*