

УДК 561.5:551.763

ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ МЕЛОВОГО ПЕРИОДА: ЭВОЛЮЦИОННЫЕ, ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ И ПАЛЕОКЛИМАТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ (К НАУЧНОМУ НАСЛЕДИЮ С. В. МЕЙЕНА)

© 2024 г. А. Б. Герман

Геологический институт РАН, Москва, Россия

e-mail: alexeiherman@gmail.com

Поступила в редакцию 07.10.2023 г.

После доработки 20.10.2023 г.

Принята к публикации 02.11.2023 г.

В развитие эволюционных идей С.В. Мейена приводятся дополнительные аргументы относительно меловой эволюции покрытосеменных растений. Количество, разнообразие и географическое распространение покрытосеменных, появившихся в начале мелового периода (в берриасе), существенно возросли начиная с конца альбского века. Последнее могло быть связано с тем, что в альбе впервые за меловую историю Земли появился жаркий влажный экваториальный пояс, игравший роль “генератора надродовых таксонов” высших растений. Благодаря образованию этого пояса интенсивность макроэволюции покрытосеменных в альбе резко возросла с ослаблением абиотического отбора, а колебания поздне мелового климата “запустили на полную мощность” экваториальную помпу. Анатомия микроспорангия триасового беннеттитового растения *Leguminanthus* показывает наличие в этой группе голосеменных морфологической структуры, которая, вероятно, посредством крупной эволюционно значимой сальтации — гамогетеротопного преобразования женских фруктификаций беннеттитовых по образу мужских — могла привести к образованию замкнутого (с сомкнутыми краями) семеносного органа по типу плодолистика покрытосеменных. Наличие широких и, вероятно, уплощенных черешков и рахисов у триасовых беннеттитовых листьев *Pterophyllum* косвенно подтверждает предположение о том, что листья покрытосеменных могли произойти от таковых беннеттитовых посредством филлодизации (уплощения и разрастания черешка листа).

Ключевые слова: покрытосеменные, беннеттитовые, меловой период, экваториальный пояс, макроэволюция, фитоспрединг, гамогетеротопия

DOI: 10.31857/S0869592X24030051, EDN: CVXUVL

ВВЕДЕНИЕ

В восьмидесятих годах прошлого века были опубликованы две статьи С.В. Мейена: одна из них (Мейен, 1986; Meulen, 1988) была посвящена идее происхождения покрытосеменных от беннеттитов; вторая, вышедшая уже после безвременной кончины ее автора (Мейен, 1987; Meulen, 1992), — географической приуроченности формирования у высших растений таксонов рангом от семейства и выше. Примечательно, что в крупных палеоботанических сводках (Willis, McElwain, 2002; Taylor et al., 2009; Friis et al., 2011) предположения, опубликованные Мейеном в цитированных выше статьях, либо не упоминаются, либо упоминаются лишь кратко. Задачу настоящей статьи автор видит в том, чтобы рассмотреть, как предложенные Мейеном эволюционные сценарии отвечают (или не отвечают) появившимся позднее палеоботаническим

данным относительно происхождения, макроэволюции и географического распространения в меловом периоде покрытосеменных растений. Автор намеренно не рассматривает здесь молекулярно-филогенетические аспекты происхождения покрытосеменных от голосеменных, сосредоточив внимание читателей на палеоботанических объектах. Этим аспектам посвящена обстоятельная публикация Д.Д. Соколова и А.К. Тимониной (2007). Отмечу лишь вслед за цитированными авторами, что имеющиеся данные о генетике и филогенетике голосеменных весьма неполны просто из-за того, что большинство семейств этих растений давно вымерло.

Меловой период по своим биологическим, палеогеографическим и палеоклиматическим особенностям коренным образом отличался от современности и в значительной степени был ей альтернативен. Мел был талассократическим временем

в истории Земли, когда значительные территории континентов были покрыты морскими бассейнами. На меловой период приходится раскрытие Атлантического океана: сначала северной Атлантики, а примерно с середины периода — центральной (экваториальной) и южной. Меловой климат был гораздо теплее современного, типично парниковым, и с иной, чем ныне, палеоклиматической зональностью. И, наконец, палеоботанические данные свидетельствуют о том, что на меловой период приходится появление, ранняя эволюция и глобальное распространение покрытосеменных, или цветковых, растений.

Появление покрытосеменных было весьма значительным шагом в эволюции растительного мира Земли. Цветковые — это самая крупная группа современных растений. Ныне им присуще глобальное доминирование и большое таксономическое разнообразие: в их составе выделяют от 300 до 500 семейств и от 250000 до 400000 видов. Покрытосеменным характерны следующие адаптации, в сумме значительно отличающие их от других высших растений: это хорошая защищенность семязачатков; двойное оплодотворение и наличие триплоидного эндосперма; часто встречающиеся укороченный репродуктивный цикл и склонность к неотении; очень разнообразные — как неспециализированные, так и специализированные — способы опыления и распространения семян; древесина, обычно включающая сосуды; листья с большим количеством фотосинтезирующей паренхимы; часто встречающаяся эксплерентная экологическая (фитоценотическая) стратегия. Примечательно, что диверсификация покрытосеменных была тесно связана с эволюцией животных, в первую очередь насекомых (Жерихин, 1978; Меловой..., 1988; Willis, McElwain, 2002) и динозавров (Barrett, Willis, 2001; Willis, McElwain, 2002). Появление в меловом периоде цветковых растений, таким образом, значительно модифицировало как растительную, так и животную составляющие биоты нашей планеты.

МЕЛОВЫЕ ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ: ABOMINABLE MYSTERY

Хорошо известен исторический факт о письме, написанном в 1879 г. Ч. Дарвином (Charles Darwin) своему другу Джозефу Дальтону Хукеру (Joseph Dalton Hooker), бывшему в то время директором Королевского ботанического сада Кью (Великобритания). В этом письме Дарвин назвал то, что в меловом периоде цветковые (имелись в виду двудольные) растения возникли и очень быстро, практически мгновенно, стали разнообразными и многочисленными по всему миру, “abominable mystery” (“*The rapid development, as far as we can judge, of all the higher plants within recent geological times is an abominable mystery*”) (цитировано по: Friedman,

2009, p. 5; см. также Buggs, 2021). Это викторианское выражение можно перевести как “отвратительная загадка” или “противная (неприятная, гадкая) тайна”. Действительно, во времена Дарвина о наиболее древних, раннемеловых покрытосеменных практически ничего не было известно, и у палеонтологов сложилось впечатление, что эти растения неожиданно и сразу в большом количестве и разнообразии появляются «из неоткуда» в середине мелового периода. А это представляло собой существенный вызов дарвиновской теории эволюции.

За прошедшие с тех пор почти полтора века наших знаний о наиболее древних покрытосеменных стало гораздо больше (см. обзоры в: Красилов, 1989; Krassilov, 1997; Dilcher, 2000; Willis, McElwain, 2002; Taylor et al., 2009; Friis et al., 2011; Herendeen et al., 2017). Ныне раннемеловые покрытосеменные известны по находкам ископаемых пыльцы, листьев, цветков, семян, плодов и древесины. Стало ясно, что эти растения появились в самом начале мелового периода, в валанжинском веке. Их разнообразие и количество долгое время были невелики, и распространены они были далеко не повсеместно, а быстрые эволюция, диверсификация и распространение покрытосеменных начались только в середине мелового периода, в альбском веке.

На то, что между первым появлением в геологической летописи покрытосеменных растений и началом их основной диверсификации прошло несколько десятков миллионов лет, одним из первых обратил внимание В.А. Вахрамеев (1981). В то время наиболее древние остатки, несомненно принадлежащие покрытосеменным, были известны по палинологическим данным из баррема. В развитии ранних покрытосеменных Вахрамеев выделял два этапа: (1) **баррем—средний альб**: небольшое систематическое разнообразие, несовершенная морфология, как правило мелколистность, редкая встречаемость; (2) **поздний альб—турон**: быстрый рост разнообразия, нередко крупнолистные формы, частая встречаемость, широкое (глобальное) распространение. Этап геологической истории от позднего альба до современности Вахрамеев называл, в противовес кайнозою, кайнофитом. При этом он отмечал, что “граница... среднего и позднего альба бесспорно явилась возрастным уровнем, с которого покрытосеменные получили почти повсеместное распространение, войдя в состав большинства растительных сообществ” (Вахрамеев, 1981, с. 11). Сходные выводы изложены в монографии К. Дж. Виллис и Дж.С. Мак-Элвайн: первые покрытосеменные появились примерно 140 млн лет назад (берриас), а их быстрая диверсификация началась в альбе около 105 млн лет назад и привела к глобальному доминированию этих растений к началу палеогена (Willis, McElwain, 2002).

МАКРОЭВОЛЮЦИЯ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ
В МЕЛОВОМ ПЕРИОДЕ: ГЕОГРАФИЯ,
ХРОНОЛОГИЯ И ПАЛЕОКЛИМАТ

Рассматривая географическую приуроченность формирования надродовых таксонов высших растений, С.В. Мейен (1987) обосновал ряд положений, которые можно кратко суммировать следующим образом (Мейен при этом оперировал тремя основными крупными палеоклиматическими поясами/фитохориями: экваториальным и двумя внеэкваториальными – бореальным и нотальным; рис. 1). В палеозое и мезозое, начиная по крайней мере с карбона, наблюдается опережающее развитие экваториальных флор. Во внеэкваториальных флорах начиная с раннего карбона, а также и в мезозое проявляется “внеэкваториальное персистирование”: длительное переживание архаичных морфологических типов растений и их примитивных таксонов. Почти все таксоны высших растений ранга от семейства и выше имеют экваториальное происхождение: находки их остатков в экваториальном поясе превосходят из более древних отложений, чем за его пределами (рис. 1). Надродовые таксоны, образующиеся в экваториальном поясе,

во время потеплений мигрируют в более высокие широты: наиболее эвритермные и ценофобные элементы из этого пояса “закачиваются” во внеэкваториальные фитохории – механизм, получивший название “экваториальной помпы”. При похолоданиях, однако, проникновение отдельных форм из более высоких широт в экваториальный пояс не характерно. Таким образом, при климатических флуктуациях флорогенетически значимые миграции в основном идут из низких широт в более высокие, т.е. в одном направлении. В целом эту картину С.В. Мейен называл “фитоспредином” по аналогии со спредингом – тектоническим “растеканием” морского дна в рифтовых зонах. За интенсивную макроэволюцию растений в экваториальном поясе, по мнению Мейена, ответственна специфика отбора, причем эту специфику он видел не в его усилении, а, наоборот, в ослаблении абиотического отбора: его давление во влажных тропиках недостаточно для решительного пресечения значительных эволюционно перспективных новаций.

После публикаций С.В. Мейена (1987; Meulen, 1992) высказывались предположения о том, что в фанерозойскую историю Земли центры интенсивного

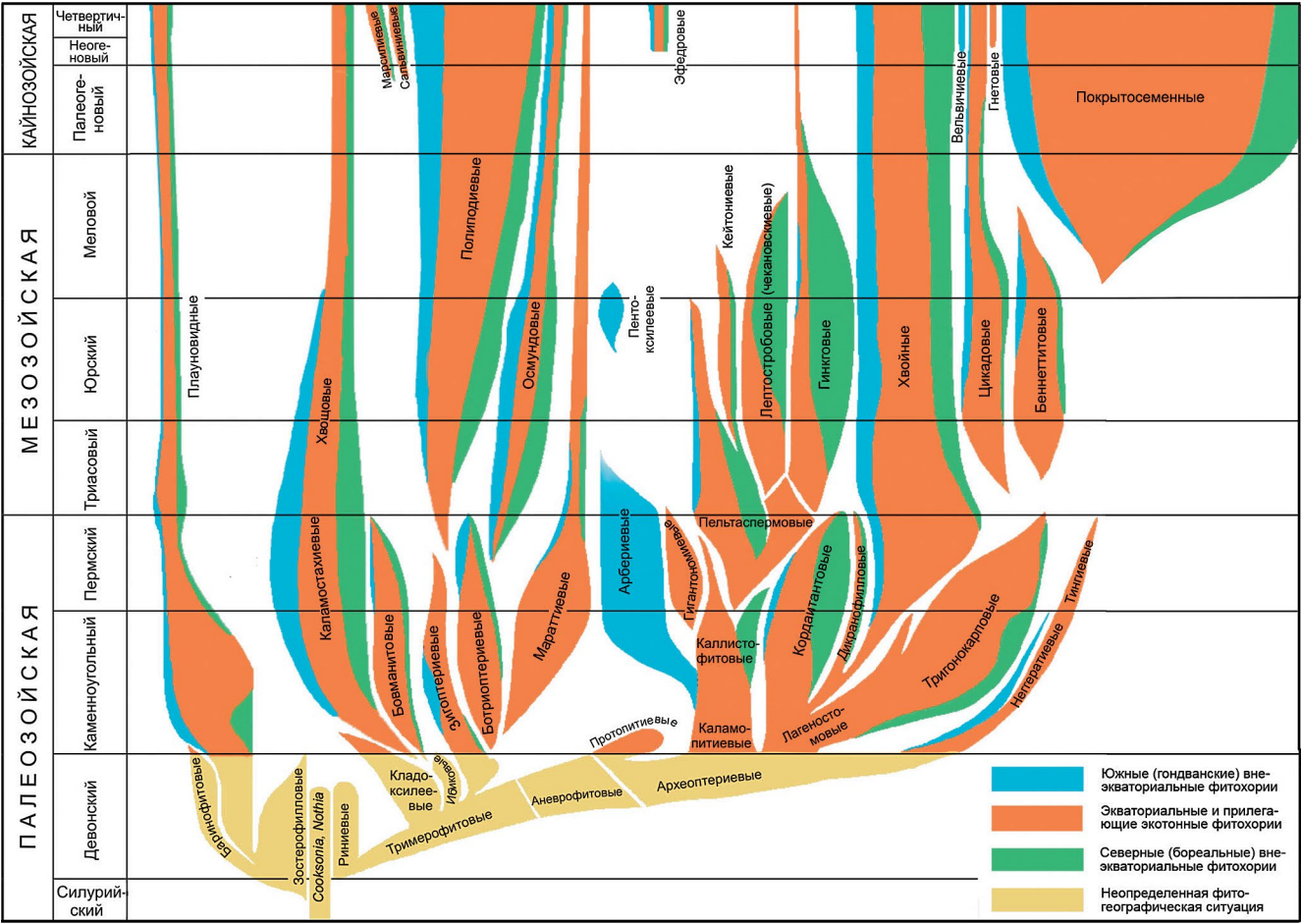


Рис. 1. Филогения высших растений и географическая приуроченность их основных филогенетических линий (по Мейен, 1987, с изменениями).

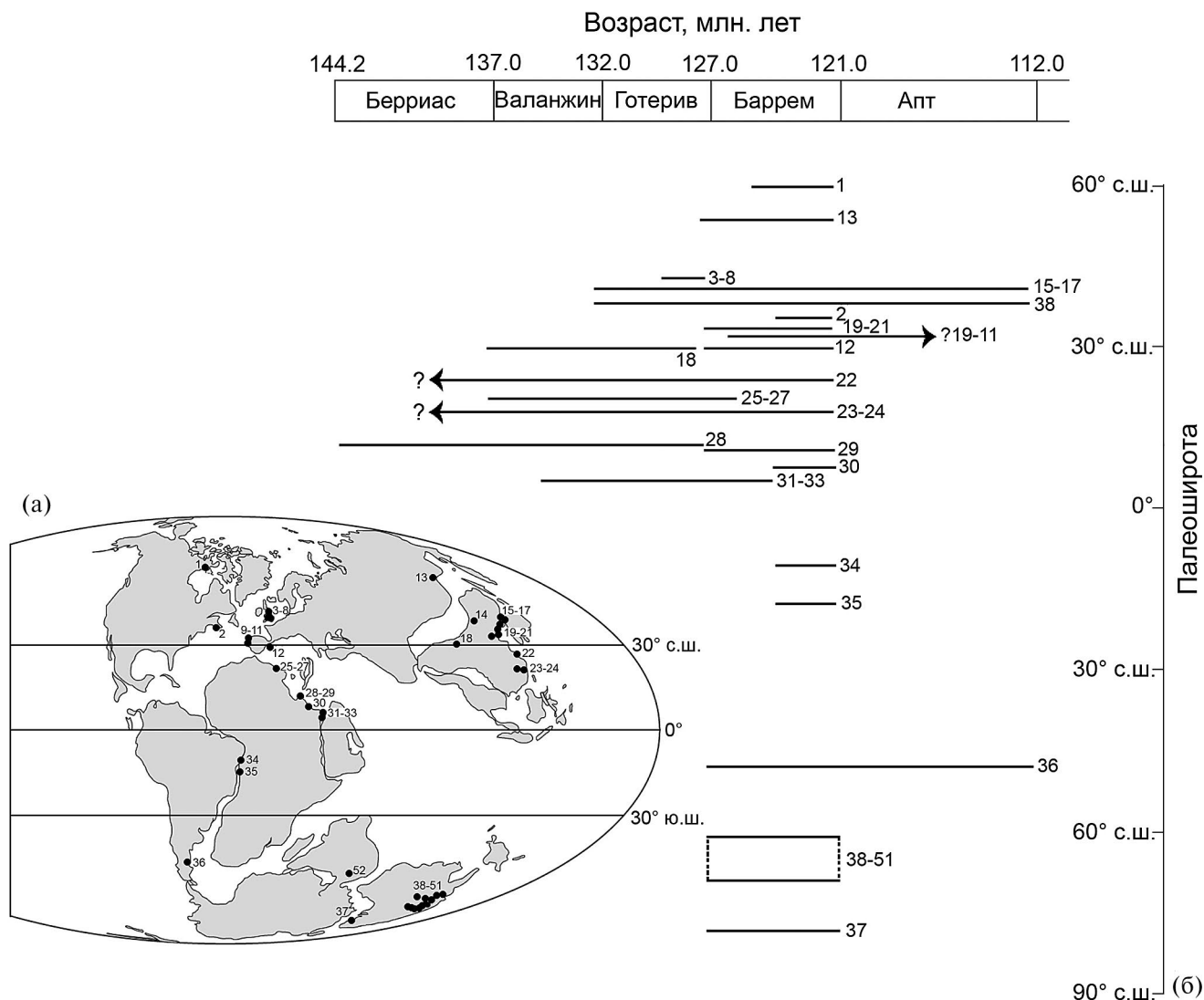


Рис. 2. Глобальное распространение наиболее ранних (аптских и древнее) местонахождений покрытосеменных (по находкам их ископаемой пыльцы), нанесенное на палеогеографическую карту для валанжинского века (а), и возрастной диапазон их находок (горизонтальные линии), представленных на карте (б); числа на (а) и (б) обозначают одни и те же местонахождения (по Willis, McElwain, 2002, с изменениями).

формообразования при определенных климатических условиях были диффузно распределены на всей поверхности планеты (Еськов, 2008) либо локализовались не только в экваториальном, но и в бореальном и нотальном теплоумеренных поясах (Мосейчик, 2015), а также критика концепции “экваториальной помпы” (Емельянов, 2015). А.П. Расницын (1989), не подвергая сомнению то, что наиболее интенсивная макроэволюция высших растений происходила в экваториальном поясе с последующим “растеканием” таксонов высокого ранга в полярных направлениях, предложил селекционистское объяснение явлению фитоспрединга. Рассмотрение этих, безусловно, интересных и заслуживающих внимание точек зрения не входит, однако, в задачу настоящей статьи.

Хотя время от времени продолжают появляться публикации о раннемезозойских и даже позднепалеозойских покрытосеменных (Wang, Fu, 2023), достоверные палеоботанические данные сейчас едва ли позволяют считать, что цветковые появились раньше начала мелового периода. Неоднократно высказывавшиеся предположения о том, что некоторые более древние растения могут относиться к покрытосеменным либо что в эволюции последних была “скрытая” домеловая стадия, видимо, подтверждения не находят (Dilcher, 2000; Willis, McElwain, 2002; Taylor et al., 2009; Herendeen et al., 2017; Завьялова, Теклева, 2021). Не вызывает сомнений вывод В.А. Вахрамеева (1981) о “двухэтапной” эволюции цветковых в меловом периоде: будучи в начале мела (до среднего

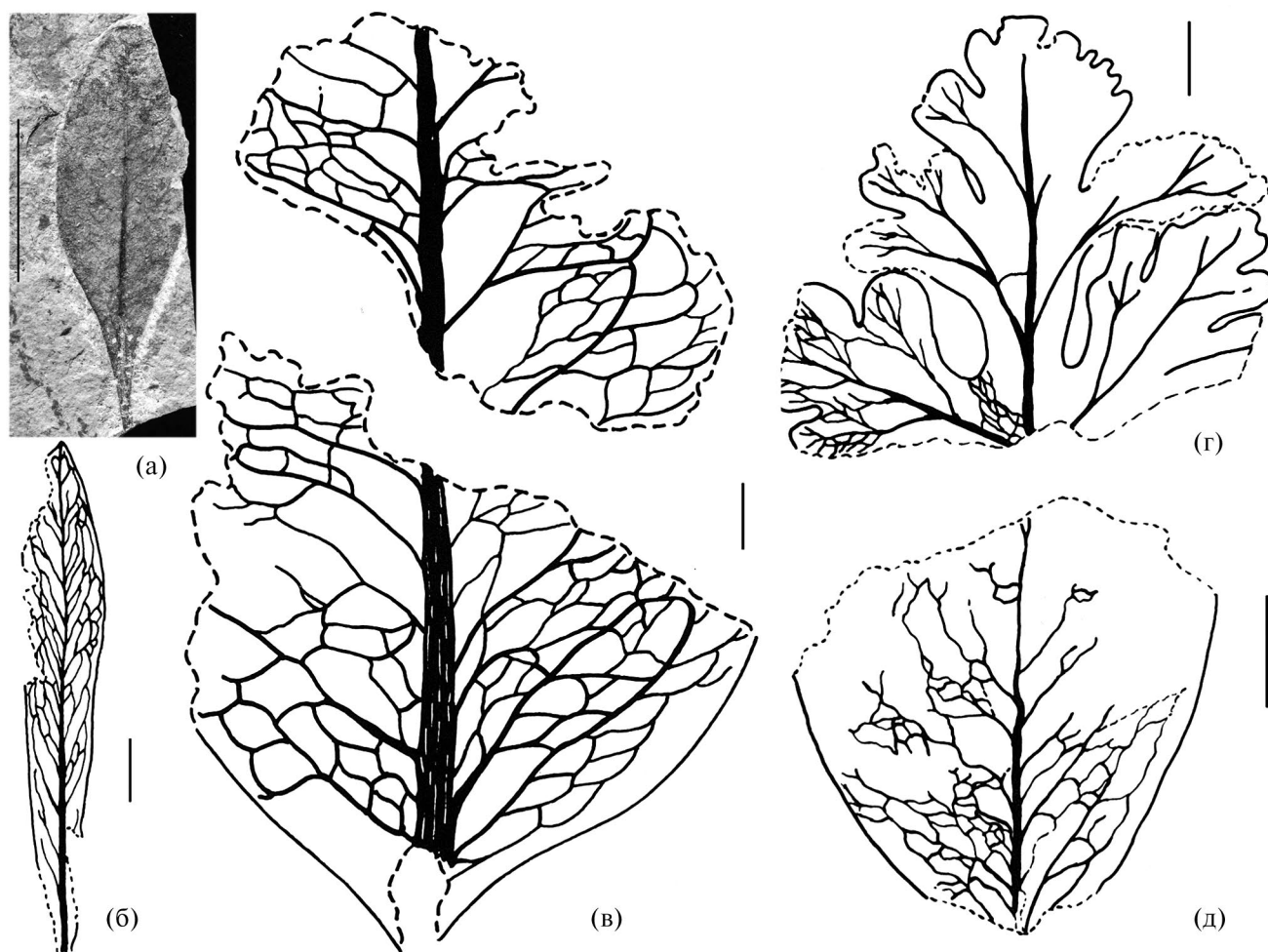


Рис. 3. Раннемеловые (досреднеальбские) листья покрытосеменных.

а — *Dicotylorphyllum pusillum* Vachrameev (ГИН РАН 3353/17), зазинская свита Забайкалья, предположительно баррем—апт (Вахрамеев, Котова, 1977); б—д — ископаемые листья из зоны I (апт—нижний альб), серия Потомак, свиты Патуксент и Арундел Клей (Doyle, Hickey, 1976): б — *Rogersia angustifolia* Fontaine (USNM 192339), Вирджиния; в — *Proteaephyllum ellipticum* Fontaine (USNM 192347a, 192347b), Вирджиния; г — *Vitiphyllum multifidum* Fontaine (USNM 31824), Мэриленд; д — *Celastrophylum latifolium* Fontaine (USNM 31814), Мэриленд.

альба) малочисленными растениями с небольшим таксономическим разнообразием, они примерно к середине этого периода, к концу альбского века, распространились практически по всем континентам, заселив все климатические пояса — от жарких экваториальных до умеренных и умеренно-теплых приполярных, а их разнообразие и количество существенно возросли.

Как отмечал С.В. Мейен (1987), география современного эндемизма указывает на экваториальное происхождение подавляющего большинства надродовых таксонов покрытосеменных: в целом чем дальше от экватора, тем ниже в фитоценозах ранг и количество эндемичных таксонов этих растений. Палеонтологические находки также свидетельствуют о низкоширотной приуроченности ранних (доаптских) покрытосеменных: наиболее

широко распространено мнение, что покрытосеменные появились в палеотропиках (0–30°) и колонизировали высокоширотные регионы много позже, лишь через 20–30 млн лет (Willis, McElwain, 2002; Coiro et al., 2019). Экваториальный пояс, точнее, Северная Гондвана считается местом их появления и начальной диверсификации (Taylor et al., 2009; Friis et al., 2011; Coiro et al., 2019; Завьялова, Теклева, 2021). Наиболее достоверные сведения о распространении этих растений были получены по палинологическим данным, поскольку пыльца покрытосеменных раннемелового возраста встречается несравненно чаще, чем их макроостатки: шансов попасть в геологическую летопись у многочисленных пыльцевых зерен, переносившихся на большое расстояние, было гораздо больше, чем у макроостатков редких в то время покрытосеменных. Наиболее древние пыльцевые зерна

покрытосеменных берриасского и валанжинского возраста были найдены в низких палеоширотах: в Северной Африке (Марокко), на Ближнем Востоке (Израиль) и в Италии; в готериве и барреме они встречены также и в средних палеоширотах: в Англии, Португалии и Патагонии; в более молодых отложениях раннего мела пыльца покрытосеменных впервые появляется в более высоких палеоширотах Северного и Южного полушарий: в Канаде, США, Австралии и в Антарктике (Willis, McElwain, 2002; Coiro et al., 2019) (рис. 2). В этих районах сперва появляются однобороздные пыльцевые зерна; позже, с барремского века, вместе с ними встречается трехбороздная, а с конца альба — трехбороздноорозовая пыльца, что отражает постепенное увеличение морфологического и таксономического разнообразия покрытосеменных (Coiro et al., 2019; Завьялова, Теклева, 2021).

Макроостатки ранних покрытосеменных встречаются гораздо реже, чем их пыльца. К наиболее древним (или одним из наиболее древних) из них относятся виды рода *Archaeofructus* Sun, Dilcher, Zheng et Zhou из провинции Ляонин на северо-востоке Китая (Sun et al., 2001, 2002; Ji et al., 2004), возраст которых ныне определяется как баррем-аптский. Также весьма древней является находка отпечатка листа двудольного *Dicotylphyllum pusillum* Vachrameev из предположительно баррем-аптской зазинской свиты Забайкалья (Вахрамеев, Котова, 1977). Это мелкий цельнокрайный лист с листовой пластинкой, постепенно избегающей на черешок, и с перистым жилкованием (рис. 3а). Из апта Патагонии известен перистолопастной лист *Mesodescolea plicata* S. Archangelsky (Coiro et al., 2020). Ископаемые листья покрытосеменных из апта—нижнего альба серии Потомак штатов Вирджиния, Мэриленд и Делавэр США (рис. 3б—3д) интересны тем, что это, как правило, небольшие листья с нечетким отделением черешка от листовой пластинки и с неупорядоченным жилкованием: слабо выраженным разделением на жилки разного порядка и довольно хаотичным их расположением в листовой пластинке (Doyle, Hickey, 1976; Hickey, Doyle, 1977). Разнообразие листьев и пыльцы покрытосеменных из серии Потомак довольно быстро увеличивается вверх по разрезу, причем во второй половине альба и в сеномане листья становятся крупнее, более симметричными, с четким разделением на жилки разного порядка (Doyle, Hickey, 1976). В Арктике, судя по остаткам листьев, покрытосеменные появились только в альбе Северо-Востока Азии и Северной Аляски, но впервые стали многочисленными и разнообразными во флорах конца альба и в сеномане (Herman, 2002; Герман, 2011; Герман, Щепетов, 2023; <http://arcticfossils.nsii.org.cn/>).

Как отмечалось выше, преимущественно экваториальную локализацию надродовой эволюции высших растений С.В. Мейен связывал со слабым

абиотическим отбором в экваториальном поясе, с его “попустительством”, а не с тем, что эта эволюция шла под давлением абиотического отбора. Существенно, что при этом речь идет об экваториальном **гумидном** поясе. Предположить значительное для успешного выживания вновь появляющихся новаций ослабление отбора в аридных условиях трудно.

В последние десятилетия накопился значительный геологический материал, позволяющий с использованием взаимодополняющих методов судить о климате прошлого, и появилась возможность построить детальные карты — реконструкции палеоклиматических поясов отдельно для всех двенадцати веков мелового периода (Чумаков и др., 1995; Чумаков, 2004а). Во времена В.А. Вахрамеева и С.В. Мейена подобные детальные реконструкции еще не существовали. При построении таких карт выяснилось, что меловой период в целом был типичной термоэрой с теплым безледниковым климатом, причем в меловой палеоклиматической истории Земли прослеживаются два крупных этапа. С начала мелового периода до аптского века включительно в низких и средних широтах обоих полушарий существовал единый широкий тропическо-экваториальный жаркий **аридный** пояс (рис. 4), а экваториального **гумидного** не было. Последний появился лишь в альбском веке, вместе с раскрытием центральной и южной Атлантики (рис. 4), и с тех пор существует поныне. Возможные причины возникновения этого пояса, как и общей гумидизации климата Земли в течение мелового периода, приводятся в статье Н.М. Чумакова (2004б).

Наиболее вероятно, что возникновение и начальная надродовая диверсификация покрытосеменных проходили в самом начале мелового периода в этом низкоширотном жарком аридном поясе, где цветковые растения, по-видимому, населяли более увлажненные или семиаридные прибрежно-морские местообитания, берега небольших водоемов и оазисы. Такие условия едва ли были благоприятны для захоронения макроостатков этих растений, однако их многочисленная и способная распространяться на большие расстояния пыльца уже широко представлена в раннемеловой палеоботанической летописи.

Следуя концепции С.В. Мейена, в жарких аридных условиях, с их дефицитом природных ресурсов, трудно предположить ослабленный абиотический отбор и, как следствие, интенсивную надродовую эволюцию этих растений. В одной из своих заметок Мейен отмечал, что “покрытосеменные, пока были в сухих условиях, может быть, в манграх, могли появиться, но не могли ничего дать, не переселись они в *mesic* условия. Там и пошло. Иначе бы они остались aberrантной веточкой беннеттитов” (Из научного..., 2003, с. 129). Интенсивность

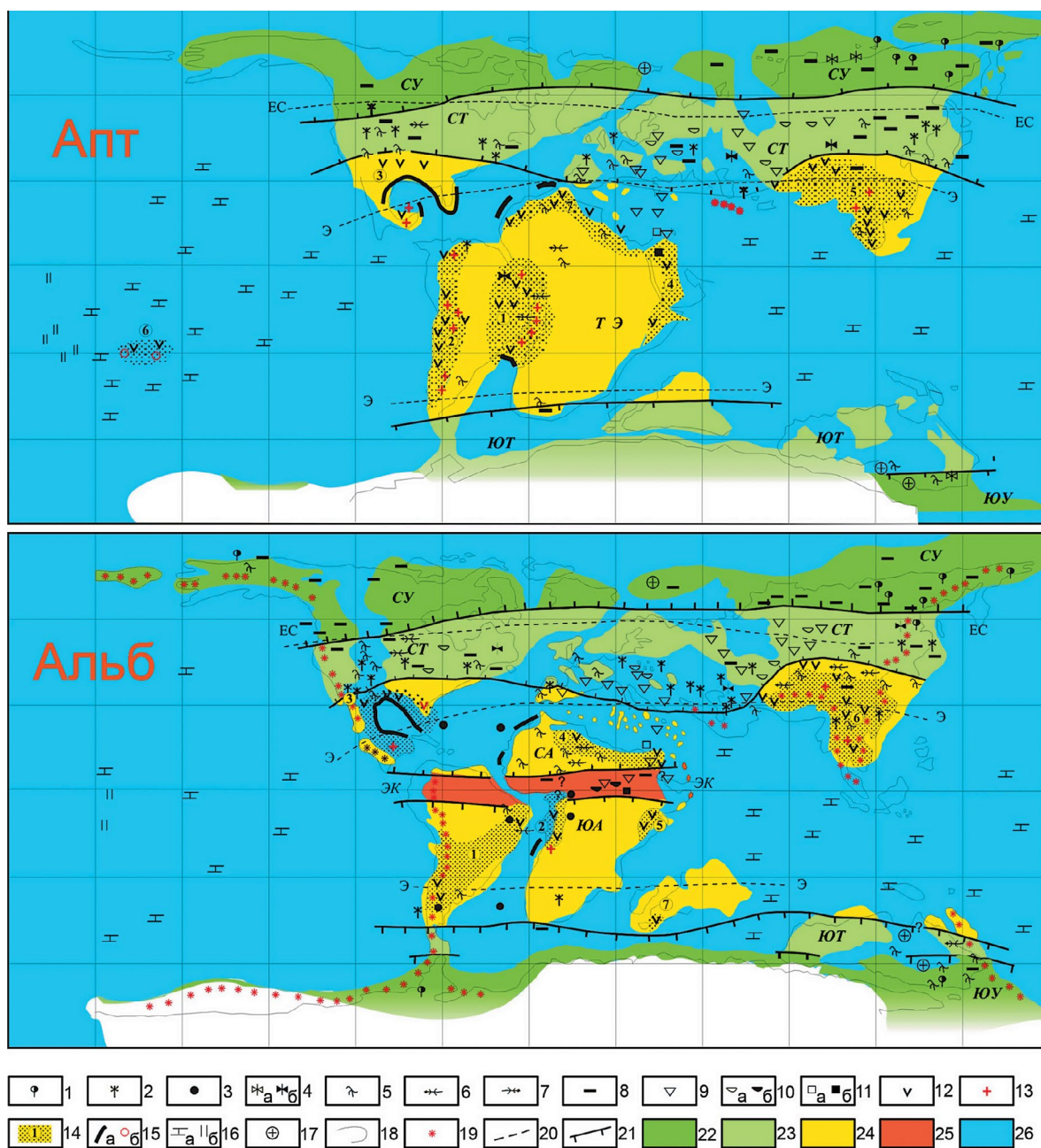


Рис. 4. Палеоклиматические схемы середины мелового периода, аптский и альбский века (по Чумаков и др., 1995; Чумаков, 2004а, с изменениями).

1–17 – индикаторы климата: 1 – умеренно-теплолюбивая растительность; 2 – теплолюбивая растительность; 3 – обильная пыльца *Classopollis* (более 50%); 4 – насекомые: а – умеренно-теплолюбивые, б – теплолюбивые; 5 – местонахождения остатков динозавров; 6 – местонахождения остатков крокодилов; 7 – местонахождения остатков хампрозавров; 8 – каменные угли и лигниты; 9 – бокситы осадочные и латеритные; 10а – каолиновые коры выветривания и каолиниты осадочные, 10б – кварц-каолиновые осадочные породы; 11 – железные руды: а – прибрежно-морские, оолитовые, б – континентальные, латеритные и обломочные; 12 – гипсы и ангидриты; 13 – каменная, калийные и другие соли; 14 – эвапоритовые пояса и области, районы развития терригенных красноцветов, их номера (см. Чумаков, 2004а); 15а – барьерные рифы, 15б – рифы-атоллы; 16а – пелагические известковые осадки, 16б – пелагические известково-кремнистые осадки; 17 – сезонные ледовые отложения; 18 – контуры современной суши; 19 – горные краевые вулканические пояса; 20 – внешние (расположенные ближе к полюсам) границы главных фитохорий среднего мела (по Вахрамеев, 1988, с изменениями): Э – Экваториальной области, ЕС – Евро-Синийской области, А – Австралийной или Нотальной области; 21 – границы климатических поясов (бергштрихи обращены к полюсам); 22–25 – климатические пояса: 22 – высокоширотные умеренные гумидные (СУ – северный, ЮУ – южный); 23 – среднеширотные теплые гумидные (СТ – северный, ЮТ – южный); 24 – тропическо-экваториальный жаркий аридный (ТЭ); тропические жаркие аридные (СА – северный, ЮА – южный); 25 – экваториальный жаркий гумидный (ЭК); 26 – океанические бассейны.

макроэволюции покрытосеменных резко усилилась с ослаблением абиотического отбора благодаря образованию в альбе экваториального гумидного пояса, а колебания поздне мелового климата “запустили на полную мощность” экваториальную помпу. Это нашло отражение в быстром росте разнообразия, многочисленности и глобальном распространении покрытосеменных, что, как рассматривалось выше, для позднеальбско-поздне мелового этапа исторического развития этих растений было отмечено В.А. Вахрамеевым.

ГАМОГЕТЕРОТОПНОЕ ПРОИСХОЖДЕНИЕ ГИНЕЦЕЯ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ: БЕННЕТТИТОВЫЕ МИКРОСПОРОФИЛЛЫ LEGUMINANTHUS

Рассуждая о том, что интенсивная макроэволюция высших растений происходила в основном во влажных экваториальных условиях при значительном ослаблении абиотического отбора, его “попустительстве”, С.В. Мейен (1987; Мейен, 1992) отмечал, что большую роль в этом могли сыграть селективно нейтральные сальтационные (т.е.

идущие скачкообразно, а не постепенно) преобразования. Им было выдвинуто предположение о том, что “происхождение плодolistика (и, стало быть, покрытосеменных) связано с гамогетеротопией, сальтационным переносом признаков с одного пола на другой” (Мейен, 1987, с. 304). Подробно эта гипотеза была им рассмотрена в статьях (Мейен, 1986; Мейен, 1984, 1988).

У голосеменных семезачатки располагаются на мегаспорофилле (если последний имеется) абаксиально, а у плодolistика покрытосеменных — адаксиально. Столь значительное различие в строении женских фруктификаций этих растений практически исключало возможность происхождения вторых от первых. У беннеттитов мегаспорофиллов не было, а семезачатки попеременно с кроющими чешуями располагались не на листовидном органе, а на оси головчатого полисперма. Однако это одна из немногих групп голосеменных растений с микроспорангиями, располагавшимися на адаксиальной стороне спорофиллов. Согласно концепции Мейена, “гинецей покрытосеменных мог возникнуть путем перестройки беннеттитовых женских фруктификаций по образцу мужских, причем семезачатки располагаются так же, как синангии”

Микроспорофилл беннеттита
типа *Weltrichia setosa*

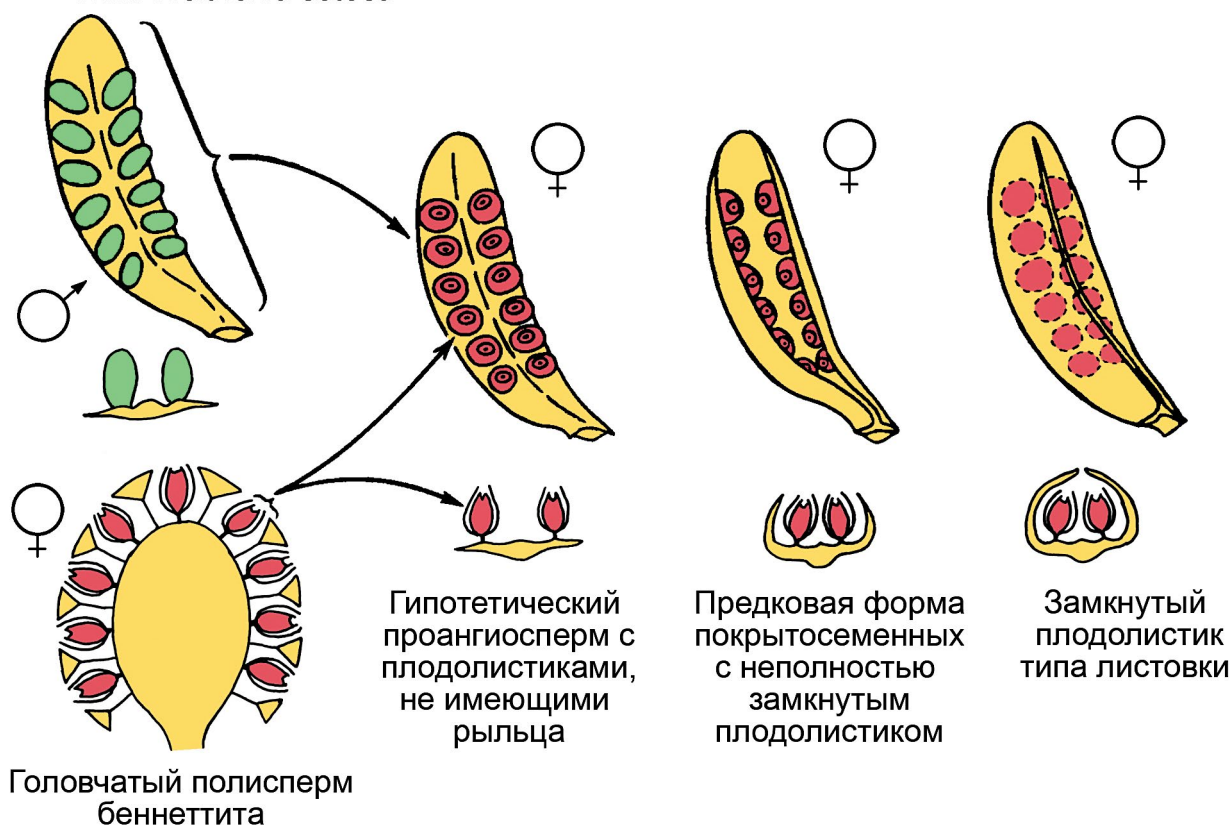


Рис. 5. Схема гамогетеротопного образования плодolistика покрытосеменных из фруктификаций беннеттитов; стрелками показана передача признаков (по Мейен, 1986, с изменениями).

(Мейен, 1986, с. 291), что, видимо, могло происходить скальпационно путем изменения места экспрессии регуляторных генов. При этом именно порядок голосеменных растений *Bennettitales* оказывается морфологически наиболее подходящим для роли предка покрытосеменных.

Сказанное С.В. Мейен проиллюстрировал схемой (рис. 5), на которой он показал, как женские фруктификации беннеттитовых (головчатые полиспермы) приобретают организацию, свойственную микроспорофиллам этих растений. В результате такой скальпации получается уплощенный листовидный орган, на верхней (адаксиальной) стороне которого располагается одно- или двупокровные семезачатки. Далее семеносный орган складывается вдоль средней жилки, образуя примитивный кондупликатный плодolistик. Таким образом, гипотеза Мейена снимает постулировавшуюся ранее принципиальную невыводимость гинцея покрытосеменных из полисперма беннеттитовых. Ее автор приводит внушительный список общих черт организации беннеттитовых и покрытосеменных растений, включающий сходства в строении древесины, устьиц, пыльцы, покровов семян и в наличии у этих растений клейстогамии, нектарников, энтомофилии и др.

Приблизительно в 1986 г. С.В. Мейен, рассказывая автору о гипотезе гамогетеротопного происхождения покрытосеменных, упомянул о своем недавнем разговоре с П.Р. Крейном, который обратил его внимание на микроспорофилл беннеттитового *Leguminanthus*, хорошо отвечающий высказанной Мейеном идее. Сам же Крейн (Crane, 1986) упоминает об этом произошедшем в 1984 г. разговоре

и, ссылаясь на “гамогетеротопную гипотезу” Мейена, отмечает, что изучение *Leguminanthus* оказывает некоторую поддержку (lends some support) этой гипотезе. Позже автору удалось просмотреть коллекцию № 18861.16 с *Leguminanthus*, хранящуюся в Музее естественной истории в Вене (Naturhistorisches Museum Wien).

Остатки *Leguminanthus siliquosus* (Leuthardt) Kräusel et Schaarschmidt происходят из верхнего триаса районов Нойвельт (Neuwelt) в Швейцарии и Лунц (Lunz) в Австрии (Kräusel, Schaarschmidt, 1966; Crane, 1986; Pott, Launis, 2015). Это листовидный беннеттитовый микроспорофилл с небольшой ножкой, переходящей в среднюю жилку (рис. 6; табл. I, фиг. 1–3, 4a). Внешне этот орган напоминает боб (плод бобовых). Обе половины его пластинки сомкнуты вместе адаксиально (верхней поверхностью внутрь). В пластинке имеются расположенные перисто вторичные жилки, выходящие из средней жилки и идущие в край пластинки. Размер микроспорофиллов сильно варьирует, в длину они от 20 до 210 мм. На адаксиальной поверхности пластинки расположены многочисленные пыльцевые мешки, собранные в ряды. Пыльца эллипсоидальной формы, моносульткатная. При созревании весь орган, видимо, скручивался на уровне ножки, так что адаксиальная поверхность и открытый край сомкнутой пластинки оказывались обращенными вниз (рис. 6a). П.Р. Крейн (Crane, 1986) предполагает, что на растениях эти микроспорофиллы были собраны в группы.

Таким образом, предложенная С.В. Мейеном схема (рис. 5) может быть несколько упрощена. Он предполагал, что гамогетеротопное

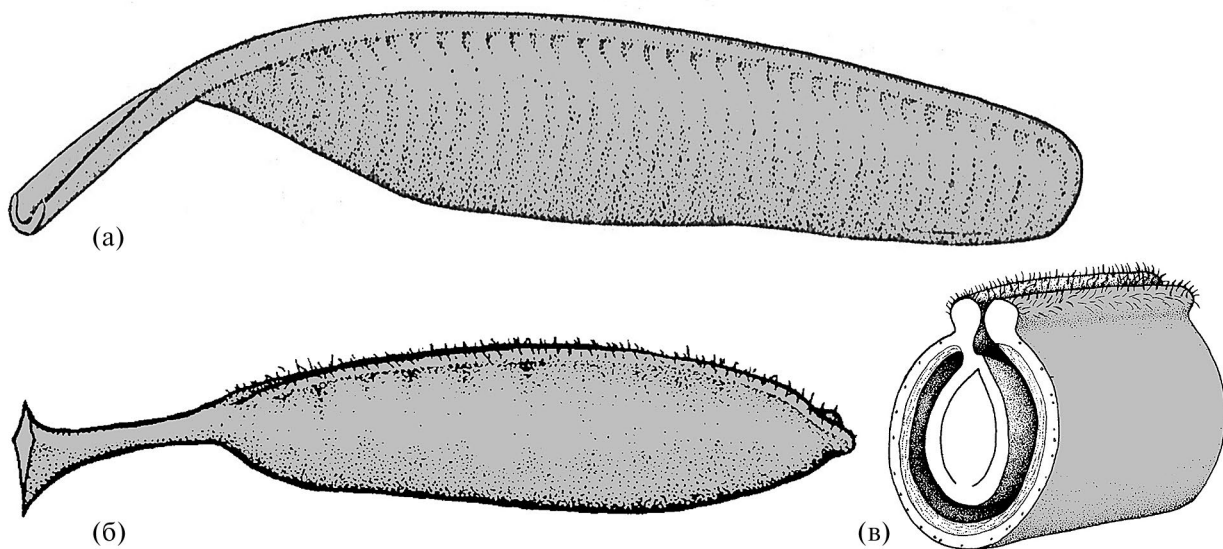


Рис. 6. (а) Реконструкция микроспорофилла *Leguminanthus siliquosus* (Leuthardt) Kräusel et Schaarschmidt, длина микроспорофиллов от 20 до 210 мм, верхний триас Лунца, Австрия; (б, в) реконструкция листовки покрытосеменного *Archaeanthus linnenbergeri* Dilcher et Crane из свиты Дакота Канзаса, на разрезе (в) показаны адаксиально расположенные анатропные семена (по Crane, 1986; Dilcher, Crane, 1984, с изменениями).

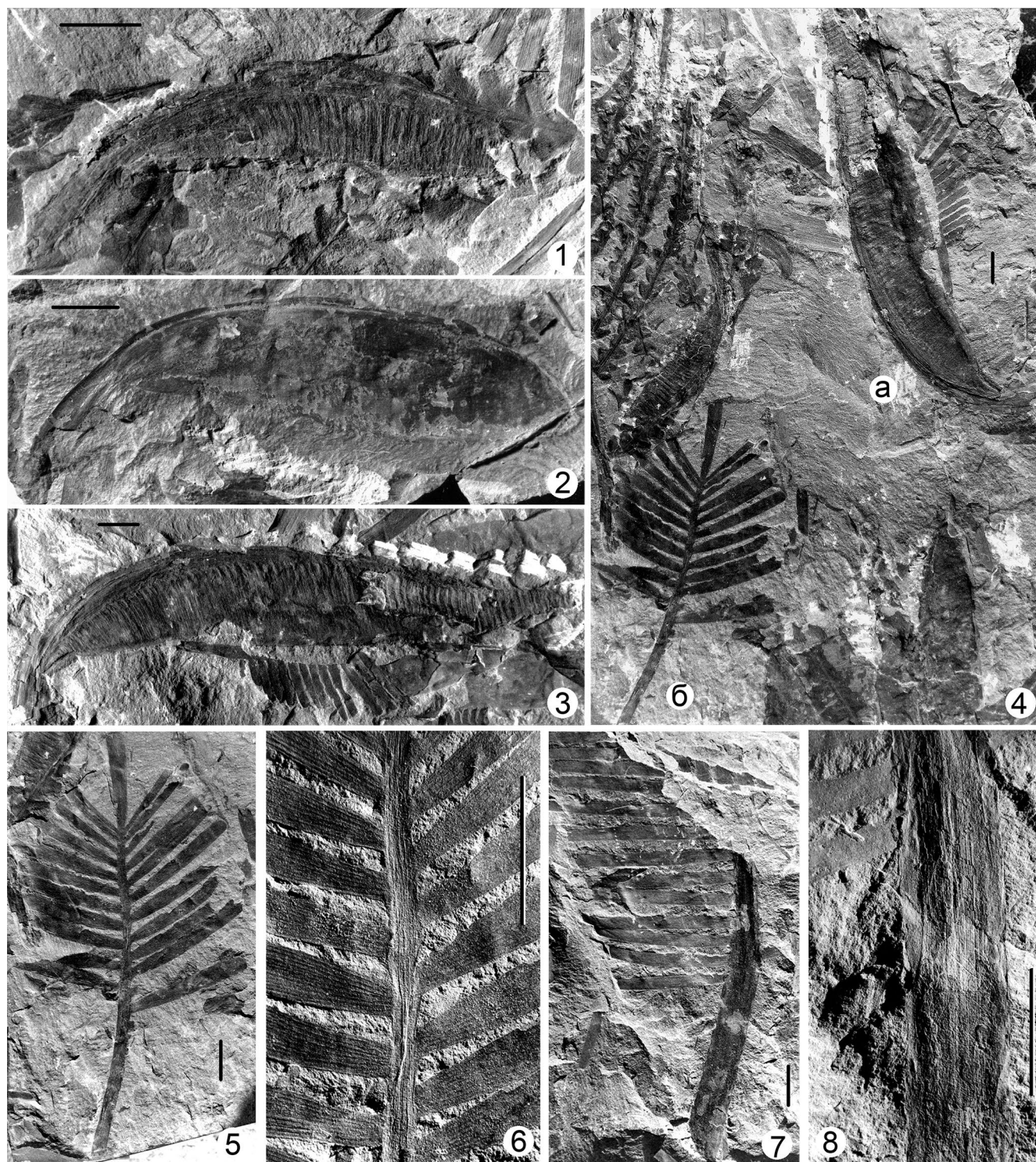


Таблица I. Фиг. 1–3 – микроспорофиллы *Leguminanthus siliquosus* (Leuthardt) Kräusel et Schaarschmidt; фиг. 4 – совместное нахождение микроспорофиллов и листьев: 4a – *Leguminanthus siliquosus* (Leuthardt) Kräusel et Schaarschmidt, 4б – лист *Pterophyllum* sp. (cf. *P. jaegeri* Brongniart); фиг. 5, 6 – *Pterophyllum* sp. (cf. *P. jaegeri* Brongniart): почти целый отпечаток листа (5) и увеличенная часть рахиса с отпечатками проводящих пучков (6); фиг. 7, 8 – *Pterophyllum* sp. (cf. *P. jaegeri* Brongniart): фрагмент отпечатка листа (7) и увеличенная часть широкого черешка с отпечатками проводящих пучков (8); коллекция № 18861.16 Музея естественной истории в Вене; верхний триас Лунца, Австрия; длина масштабной линейки 1 см.

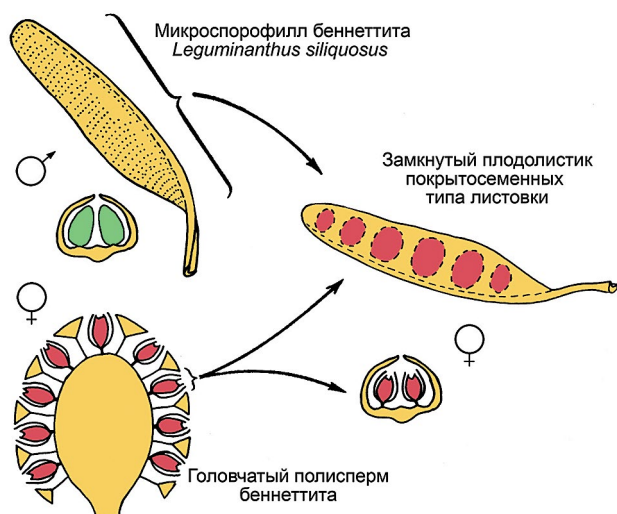


Рис. 7. Схема гамогетеротопного образования плодолистика покрытосеменных из фруктификаций беннеттитов: головчатого полисперма и замкнутого микроспорофилла типа *Leguminanthus siliquosus*; стрелками показана передача признаков.

преобразование женской фруктификации беннеттитового в плодолистик покрытосеменных сначала привело к открытым листовидным семенным органам, и лишь позже они сомкнулись и приобрели рыльцевую поверхность. Но если допустить такое преобразование микроспорофилла типа *Leguminanthus*, в результате сразу получится сложенный вдоль средней жилки замкнутый (с сомкнутыми или почти сомкнутыми краями) кондупликатный плодолистик типично покрытосеменного строения, на внутренней (адаксиальной) стороне которого располагаются семезачатки (рис. 7). Примечательно, что микроспорофилл *Leguminanthus* (рис. 6а) оказывается очень похожим на реконструкцию листовки сеноманского покрытосеменного *Archaeanthus linnenbergeri* Dilcher et Crane из свиты Дакота Канзаса, США (рис. 6б, 6в) — конечно, с той лишь разницей, что внутри этой листовки располагаются не пыльцевые мешки, как у *Leguminanthus*, а семена (Dilcher, Crane, 1984).

С.В. Мейен (1986) указывал на серьезную трудность выдвинутой им гипотезы в выведении листьев покрытосеменных из листьев беннеттитовых, поскольку у первых жилкование сетчатое, что беннеттитовым не свойственно. Он, однако, отмечал, что эта трудность возникает, лишь если сравнивать традиционно считающиеся гомологичными части вегетативных листьев, а именно их листовые пластинки, и что “при выведении разных типов листьев надо учитывать еще два процесса: 1) филлодизацию и 2) распространение онтогенетической программы катафиллов на нормальную вегетативную листовую”



Рис. 8. Нормальные листья, филлодии и переходные формы от первых ко вторым на побеге *Acacia* sp. (гербарий автора).

(Мейен, 1986, с. 305). Возможно, указанная проблема снимается, если допустить филлодизацию (уплощение и разрастание черешка листа с приобретением им функции фотосинтеза) при преобразовании листьев беннеттитовых в таковые покрытосеменных. При этом гомологичными морфологическими структурами будут уже черешок (рахис) первых и листовая пластинка вторых. Образование филлодиев, в частности, довольно широко распространено у современных цветковых растений, и его можно проиллюстрировать на примере постепенного “замещения” сложных двоякоперистых листьев австралийской акации простыми нерассеченными филлодиями (рис. 8).

При изучении коллекции растительных остатков *Leguminanthus* автор обратил внимание на то, что в коллекции вместе с ними, а иногда на одном и том же штупе породы встречаются беннеттитовые вайи *Pterophyllum* sp. (cf. *P. jaegeri* Brongniart) (табл. I, фиг. 4б). Вполне возможно, что эти органы при жизни принадлежали одному растению. Примечательно, что у *Pterophyllum* sp. рахисы и черешки необычно широкие и, вероятно, уплощенные, на них хорошо отпечатались проводящие пучки (табл. I, фиг. 5—8). Похожая картина наблюдается у беннеттитовой брактеей, возможно принадлежащей *Nilssoniopteris denticulata*

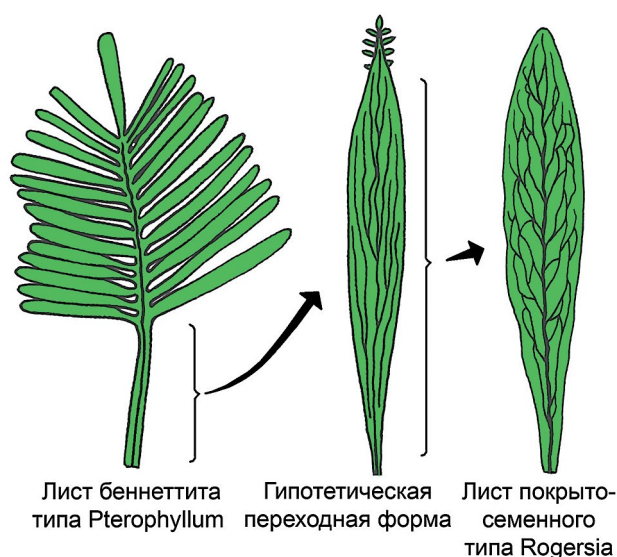


Рис. 9. Схема возможного образования листа покрытосеменных из листа беннеттитового *Pterophyllum* путем филлодизии.

Krassilov, из нижнемеловых отложений Монголии (местонахождение Шин-Худук): ей характерна значительно редуцированная листовая пластинка и длинный, широкий и уплощенный черешок (Krassilov, 1982). Эти особенности упомянутых листьев беннеттитов напоминают начальные этапы образования филлодиев, подобных таковым акации. Если это так, то можно, вслед за С.В. Мейеном, предположить гомологичность черешков листьев беннеттитовых и листовых пластинок покрытосеменных и, следовательно, происхождение вторых от первых (рис. 9). Помимо этого, происхождение листовой пластинки покрытосеменных из филлодия позволяет объяснить характерные для раннеальбских и более древних покрытосеменных небольшой размер их листьев, нечеткое разделение листовой пластинки и черешка и неупорядоченное жилкование (см. рис. 3; Doyle, Nickey, 1976; Вахрамеев, Котова, 1977). По-прежнему остается неясным вопрос, как можно вывести перистое жилкование листьев покрытосеменных из параллельного/дугowego жилкования, характерного для всех филлодиев (А.А. Осольский, устное сообщение, 2023 г.). Возможно, ответ заключается в предположении какой-то перестройки функционирования интеркалярной меристемы в пластинке филлодия, что могло привести к образованию листьев с типичным для покрытосеменных жилкованием.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

С.В. Мейен полагал, что надродовая эволюция высших растений локализуется во влажном экваториальном поясе. Едва ли случайно совпадение двух событий разной природы — возникновения в альбе

влажного экваториального пояса и начавшегося в конце альбского века быстрого роста количества, разнообразия и географического распространения покрытосеменных. Есть, по моему мнению, веские основания полагать, что первое из этих событий стало причиной второго: в жарком гумидном поясе середины мела с ослаблением абиотического отбора интенсивность макроэволюции покрытосеменных резко возросла, и таким образом “на полную мощь” включились механизмы экваториальной помпы и фитоспрединга (в понимании Мейена). Можно, следовательно, полагать, что основной причиной наступления кайнофита (в понимании В.А. Вахрамеева) стало возникновение в альбском веке мелового периода экваториального жаркого гумидного пояса.

Возникновение плодолистика покрытосеменных, по мнению С.В. Мейена, было связано с происшедшим у беннеттитового растения сальтационным переносом признаков с одного пола на другой, с гамогетеротопией. Строение микроспорангиев беннеттитовых типа *Leguminanthus* показывает, что нет нужды предполагать гипотетических предков покрытосеменных, имеющих женские фруктификации с листовидными или не полностью замкнутыми плодолистами без рыльца. Конечно же, я далек от мысли о том, что беннеттитовое растение с мужскими фруктификациями *Leguminanthus siliquosus* и листьями *Pterophyllum* sp. — это непосредственный предок покрытосеменных. Этому противоречит хотя бы триасовый возраст указанных находок беннеттитовых, поскольку несомненные остатки покрытосеменных не древнее начала мела. Здесь важно другое, а именно то, что у триасовых беннеттитовых имелись вегетативные и генеративные морфологические структуры, которые, если следовать простому и изящному эволюционному сценарию Мейена, могли преобразовываться в соответствующие структуры цветковых — замкнутый кондупликатный плодолистик с адаксиально расположенными семезачатками и листья вполне покрытосеменного облика.

Конечно же, приведенные выше данные не доказывают безусловной правоты двух рассмотренных здесь гипотез С.В. Мейена, однако объяснение некоторых из наблюдаемых в палеоботанической летописи фактов и таким образом сокращение количества априорных допущений делают эти гипотезы более правдоподобными и заслуживающими дальнейшего пристального внимания.

Благодарности. Автор искренне признателен рецензентам этой статьи А.В. Гоманькову, С.В. Наугольных и М.А. Федонкину, а также Н.Е. Завьяловой (Палеонтологический институт РАН, Москва), Н.В. Носовой (Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург), А.А. Осольскому (Университет Йоханнесбурга, Йоханнесбург, ЮАР, и Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН,

Санкт-Петербург) и Д.Д. Соколову (Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва), взявшим на себя труд критически просмотреть рукопись статьи и таким образом значительно ее улучшить.

Источники финансирования. Работа выполнена в рамках темы государственного задания Геологического института РАН (г. Москва).

Конфликт интересов. Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вахрамеев В.А.* Развитие флор в средней части мелового периода и древние покрытосеменные // Палеонтол. журн. 1981. № 2. С. 3–14.
- Вахрамеев В.А.* Юрские и меловые флоры и климаты Земли. М.: Наука, 1988. 214 с. (Труды Геол. ин-та АН СССР. Вып. 430).
- Вахрамеев В.А., Котова И.З.* Древние покрытосеменные и сопутствующие им растения из нижнемеловых отложений Забайкалья // Палеонтол. журн. 1977. № 4. С. 101–108.
- Герман А.Б.* Альбская–палеоценовая флора Северной Пацифики. М.: ГЕОС, 2011. 280 с. (Тр. ГИН РАН. Вып. 592).
- Герман А.Б., Щепетов С.В.* Позднеальбская–раннету-ронская гребенкинская флора Северной Пацифики: систематический состав, возраст, распространение // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2023. Т. 31. № 3. С. 56–83.
- Емельянов А.Ф.* Эволюция наземной биоты в свете биогеографии // Русский орнитологический журн. 2015. Т. 24. Экспресс-выпуск 1192. С. 3387–3414.
- Еськов К.Ю.* Удивительная палеонтология: история Земли и жизни на ней. М.: ЭНАС, 2008. 312 с.
- Жерихин В.В.* Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые). М.: Наука, 1978. 198 с.
- Завьялова Н.Е., Теклева М.В.* Признаки покрытосеменных у домеловой пыльцы // Ботанич. журн. 2021. Т. 106. № 7. С. 627–657.
- Из научного наследия С.В. Мейена (1935–1987): к истории создания основ эволюционной диатропики // Эволюция флор в палеозое: Сборник научных трудов. М.: ГЕОС, 2003. С. 106–135 (Тр. ГИН РАН. Вып. 556).
- Красилов В.А.* Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М.: Наука, 1989. 264 с.
- Мейен С.В.* Гипотеза происхождения покрытосеменных от беннеттитов путем гамогетеротопии (переноса признаков с одного пола на другой) // Журн. общей биологии. 1986. Т. 47. № 3. С. 291–308.
- Мейен С.В.* География макроэволюции у высших растений // Журн. общей биологии. 1987. Т. 48. № 3. С. 291–309.
- Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. Отв. ред. Пономаренко А.Г. М.: Наука, 1988. 236 с.
- Мосейчик Ю.В.* География макроэволюции у высших растений: концепция фитоспрединга С.В. Мейена – взгляд 30 лет спустя // Палеоботанический временник. Приложение к журналу “*Lethaea rossica*”. 2015. Вып. 2. С. 140–145.
- Расницын А.П.* Фитоспрединг с точки зрения селекциониста // Журн. общей биологии. 1989. Т. 50. № 5. С. 581–583.
- Соколов Д.Д., Тимонин А.К.* Морфологические и молекулярно-генетические данные о происхождении цветка: на пути к синтезу // Журн. общей биологии. 2007. Т. 68. № 2. С. 83–97.
- Чумаков Н.М.* Климатическая зональность и климат мелового периода // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек. Гл. ред. Семихатов М.А., Чумаков Н.М. М.: Наука, 2004а. С. 105–123 (Тр. ГИН РАН. Вып. 550).
- Чумаков Н.М.* Динамика и возможные причины климатических изменений в позднем мезозое // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек. Гл. ред. Семихатов М.А., Чумаков Н.М. М.: Наука, 2004б. С. 149–157 (Тр. ГИН РАН. Вып. 550).
- Чумаков Н.М., Жарков М.А., Герман А.Б., Долуденко М.П., Каландадзе Н.Н., Лебедев Е.Л., Пономаренко А.Г., Раутиан А.С.* Климатические пояса в середине мелового периода // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1995. Т. 3. № 3. С. 42–63.
- Barrett P.M., Willis K.J.* Did dinosaurs invent flowers? Dinosaur-angiosperm coevolution revisited // Botanical Rev. 2001. V. 76. P. 411–447.
- Buggs R.J.I.* The origin of Darwin’s “abominable mystery” // Am.J. Botany. 2021. V. 108. № 1. P. 22–36. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1592>
- Coiro M., Doyle J.A., Hilton J.* How deep is the conflict between molecular and fossil evidence on the age of angiosperms? // New Phytologist. 2019. V. 223. № 1. P. 83–99. <https://doi.org/10.1111/nph.15708>
- Coiro M., Martinez L.C.A., Upchurch G.R., Doyle J.A.* Evidence for an extinct lineage of angiosperms from the Early Cretaceous of Patagonia and implications for the early radiation of flowering plants // New Phytologist. 2020. 17 p. <https://doi.org/10.1111/nph.16657>
- Crane P.R.* The morphology and relationships of Bennettitales // Systematic and taxonomic approaches in palaeobotany. Eds. Spicer R.A., Thomas B.A. Systematic Assoc. Spec. Vol. № 31. Oxford: Clarendon Press, 1986. P. 163–175.
- Dilcher D.L.* Toward a new synthesis: major evolutionary trends in the angiosperm fossil record // PNAS. 2000. V. 97. № 13. P. 7030–7036.

- Dilcher D.L., Crane P.R.* Archaeanthus: an early angiosperm from the Cenomanian of the Western Interior of North America // *Ann. Missouri Botanical Garden*. 1984. V. 71. № 2. P. 351–383.
- Doyle J.A., Hickey L.J.* Pollen and leaves from the mid-Cretaceous Potomac Group and their bearing on early angiosperm evolution // *Origin and early evolution of angiosperms*. Ed. Beck C.G. N.Y. – London: Columbia University Press, 1976. P. 139–206.
- Friedman W.E.* The meaning of Darwin's "abominable mystery" // *Am. J. Botany*. 2009. V. 96. № 1. P. 5–21. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800150>
- Friis E.M., Crane P.R., Pedersen K.R.* Early Flowers and Angiosperm Evolution. Cambridge: Cambridge University Press, 2011. 585 p.
- Herendeen P.S., Friis E.M., Pedersen K.R., Crane P.R.* Palaeobotanical redux: revisiting the age of the angiosperms // *Nature Plants*. 2017. V. 3. № 17015. <https://doi.org/10.1038/nplants.2017.15>. www.nature.com/natureplants
- Herman A.B.* Late Early–Late Cretaceous floras of the North Pacific Region: florogenesis and early angiosperm invasion // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2002. V. 122. № 1–2. P. 1–11.
- Hickey L.J., Doyle J.A.* Early Cretaceous fossil evidence for angiosperm evolution // *Botanical Rev.* 1977. V. 43. P. 3–104.
- Ji Q., Li H., Bowe L.M., Liu Y., Taylor D.W.* Early Cretaceous Archaeofructus eoflora sp. nov. with bisexual flowers from Beipiao, Western Liaoning, China // *Acta Geologica Sinica*. 2004. V. 78. № 4. P. 883–896.
- Krassilov V.A.* Early Cretaceous flora of Mongolia // *Palaeontographica*. 1982. Abt. B. Bd. 181. Lfg. 1–3. S. 1–43.
- Krassilov V.A.* Angiosperm origins: morphological and ecological aspects. Sophia: Pensoft, 1997. 270 p.
- Kräusel R., Schaarschmidt F.* Die Keuperflora von Neuwelt bei Basel I.V. Pterophyllen und Taeniopteriden // *Schweiz Paläontol.* 1966. Abh. 84. S. 1–64.
- Meyen S.V.* Gamoheterotopy – a probable process in the morphological evolution of higher plants // *IOP Newslett.* 1984. № 1094. P. 4–5.
- Meyen S.V.* Origin of angiosperm gynoecium by gamoheterotopy // *Botanical J. Linnean Soc.* 1988. V. 97. P. 171–178.
- Meyen S.V.* Geography of macroevolution in higher plants // *Sov. Sci. Rev. G. Geol.* 1992. V. 1. P. 39–70.
- Pott Ch., Launis A.* Taeniopteris novomundensis sp. nov. – "cycadophyte" foliage from the Carnian of Switzerland and Svalbard reconsidered: How to use *Taeniopteris*? // *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 275/1. 2015. S. 19–31.
- Sun G., Ji Q., Dilcher D.L., Zheng S., Nixon K.C., Wang X.* Archaeofructaceae, a new basal angiosperm family // *Science*. 2002. V. 296. № 5569. P. 899–904.
- Sun G., Zheng S.-L., Dilcher D.L., Wang Y.-D., Mei S.-W.* Early angiosperms and their associated plants from western Liaoning, China. Shanghai: Shanghai Scientific and Technological Education Publishing House, 2001. 227 p.
- Taylor T.N., Taylor E.L., Krings M.* Paleobotany. The biology and evolution of fossil plants. 2-d ed. Amsterdam: Elsevier, 2009. 1230 p.
- Wang Xin, Fu Qiang.* Taiyuanostachya: an abominable angiosperm from the Early Permian of China // *J. Biotechnol. Biomedicine*. 2023. V. 6. Iss. 3. P. 371–379.
- Willis K.J., McElwain J.C.* The evolution of plants. Oxford: Oxford University Press, 2002. 378 p.

Рецензенты А.В. Гоманьков,
С.В. Наугольных, М.А. Федонкин

Cretaceous Angiosperms: Evolutionary, Geographical and Palaeoclimatic Aspects (On the S. V. Meyen's Scientific Legacy)

A. B. Herman

*Geological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia
e-mail: alexeiherman@gmail.com*

The additional arguments regarding Cretaceous evolution of angiosperms are provided which further develop the evolutionary ideas of S.V. Meyen. The quantity, diversity and geographical distribution of angiosperms, which first appeared at the beginning of the Cretaceous (in Berriasian), had been increasing significantly starting from the end of the Albian. This could be due to the fact that for the first time in the Cretaceous history of the Earth, a hot and humid equatorial belt appeared in the Albian and acted as a “generator of suprageneric taxa” of higher plants. The speed of the angiosperm macroevolution had increased dramatically due to the development of this belt, while the fluctuations in the Late Cretaceous climate “launched the equatorial pump at full capacity.” The anatomy of the Triassic bennettitalean microsporangium *Leguminanthus* indicates that this group of gymnosperms possessed a morphological structure, which could have led to the formation of a closed (with closed margins) seed organ similar to the carpel of angiosperms, probably by means of a large evolutionarily significant saltation – gamoheterotopic transformation of female bennettite fruitifications to the anatomy of male ones. The presence of wide and probably flattened petioles and rachis in the Triassic bennettitalean *Pterophyllum* leaves confirms indirectly the validity of the assumption that angiosperm leaves could have evolved from those of bennettitaleans by means of phyllodization (flattening and enlargement of the leaf petiole).

Keywords: angiosperms, bennettitaleans, Cretaceous, equatorial belt, macroevolution, phytospreading, gamoheterotopy