

Анализ современных проблем флорогенетики

В.И. Авдеев, д.с.-х.н., ФГБОУ ВО Оренбургский ГАУ

В 2018 г. исполняется 125 лет со дня рождения М.Г. Попова – выдающегося флориста и фитосистематика, неутомимого путешественника в Северной Евразии, одного из первых соратников Н.И. Вавилова. М.Г. Попов являлся и основателем новой науки – флорогенетики, которая возникла 55 лет назад [1]. Сам М.Г. Попов считал флорогенетику частью исторической фитогеографии. Но по Р.В. Камелину [2], последователю М.Г. Попова, флорогенетика основана на изучении древних и современных ареалов природных видов растений с широким использованием данных ряда других наук – биохимии и молекулярной биологии, кариологии и т.п. В наше время большое развитие получили очень необходимые для флорогенетики исследования по палеоботанике, палеогеографии. Однако в литературе отмечают неполноту палео-

летописи, особенно для цветковых растений. По ним более всего есть данные на уровне рода и рангом выше, реже – на уровне видов. Менее всего данных имеется для травянистых видов, а также обитавших в засушливых, в т.ч. в степных, условиях. Кроме того, нужно учитывать, что всеобщей чертой любых местных флор является разновозрастность населяющих видов, возникновение их из разных источников [2, 3 и др.]. Поэтому необходима дифференциальная оценка возраста таксонов (родов, видов) на всём протяжении своих ареалов. Только тогда возможно быстро выявить пути расселения таксонов, а тем самым – центр их происхождения. Для этого пригодны экспресс-методы молекулярной биологии, в т.ч. апробированный метод белковых электрофоретических маркёров [4–6].

В задачу статьи входит анализ ряда важнейших разработок М.Г. Попова и его последователей в области флорогенетики, разрешение возникших

проблем и с применением метода белковых маркёров. Идея использования названного метода для выявления эволюционного возраста таксонов предложена нами 10 лет назад, её обоснование дано в ряде публикаций [4–6 и др.]. Для датировки геологических эпох развития флор использовали известную геомагнитохронологическую шкалу [7]. Отметим, что флорогенетика как наука возникла в 1963 г. с обнародования после кончины М.Г. Попова (1955 г.) машинописного экземпляра его работы, названной им «Основы флорогенетики». Работа состоит из пяти глав, её объём составляет 135 страниц [1].

Следует сказать, что М.Г. Попов в центр работы «Основы флорогенетики» поставил изучение истории современной флоры крупной области Евразии, так называемого Древнего Средиземья. По его представлениям, эта область тянется с запада на восток на протяжении 9 тыс. км. В её состав входят северное побережье Африки и Пиренейский полуостров, далее южная часть Европы, Малая, Средняя и Передняя Азия до Западных Гималаев на юге, Монголии (Центральная Азия) и севера Восточной Азии (Китай) на севере. Характерной чертой этой области был всегда засушливый (аридный, семиаридный) климат. М.Г. Попов подчёркивал, что образование флоры Древнего Средиземья целиком взаимосвязано с историей акватории Тетиса, частью которого является Средиземное море и, по М.Г. Попову (что ошибочно), Чёрное, Каспийское и Аральское моря [1]. Заметим ещё, что само существование и границы области Древнего Средиземья (исключая Монголию, северо-запад Китая, восток Кыргызстана) признаются рядом учёных и в наше время, в частности ботаниками Таджикистана. А.Л. Тахтаджян [8] такую область, формировавшуюся с середины мелового периода (90–100 млн лет назад), называл Древнесредиземноморской (Тетисовой) Областью, а ряд авторов приводил для неё и другие названия – Индо-Европейская, Полтавская, Евразийская и т.д. Однако флористические границы области были обширны. На севере её граница шла через запад Скандинавии и всю Прибалтику, север Восточной Европы, юг Сибири до Прибайкалья и Дальнего Востока. Основная же часть этой области была в поясе засушливого субтропического климата, простиравшегося от севера Африки, юга Европы до Западной, Средней (с частью Казахстана) и Центральной Азии (западная часть Китая), юга Средней Сибири, севера Индокитая. Но при этом граница области не достигала Восточного Казахстана, восточной части Тянь-Шаня, а южнее включала Памир и Гиндукуш, северо-западный Индостан [5, 8].

Из этих данных видно, что современные границы Древнего Средиземья, в понимании М.Г. Попова, ряда ботаников Средней Азии, географически отражают лишь юго-западную часть этой древней области мелового возраста. В северных частях Евразии

территория области сократилась из-за похолодания, а в более южных – от иссушения климата, начавшихся во второй половине третичного периода (конец эпохи олигоцена – начало миоцена, 25–30 млн лет назад). Но в это же время на территории указанной области (назовём её Область Древнего Средиземноморья, или ОДС [4–6]), развились мощные процессы горообразования (орогенеза), направленные с запада на восток и приведшие к концу третичного периода (3–5 млн лет назад) к образованию в Евразии грандиозного Альпийско-Гималайского горного пояса (АГГП). Этот АГГП, как известно, возник на месте Средиземноморской континентальной геосинклинали (СКГ), залитой водами океана Тетис (это был древний океан, затем почти перекрытый геоплитой Африки с Аравийским полуостровом, дрейфующим на север к Европе). Другими словами, Тетис в пределах СКГ представлял собой пролив, протянувшийся почти через всю Евразию. Неувязкой стало то, что М.Г. Попов под флорой Древнего Средиземья (т.е. древней ОДС) понимал современную флору АГГП, сложившуюся в процессе орогенеза. Ведь очевидно, что в АГГП отчасти сохранились не только местные субтропические таксоны ОДС, здесь же появились с орогенезом, поднятием суши таксоны-мигранты с других территорий. При этом нужно учесть, что затопление СКГ, последующий орогенез нанесли прежней флоре ОДС большие потери [5].

Названная неувязка может оказаться случайной. Но М.Г. Попов считал, что палеоботанические данные мало что дают флорогенетике, историю флоры можно выявить анализом типов ареалов современных видов [1, 2]. Конечно же, вот такое отношение М.Г. Попова к палеоданным объясняется их скудностью в его времена и немного позже. О том, какое же значение имеют эти данные, можно пояснить на примере. Так, при анализе современной флоры горной Средней Азии не найдено таких лесных родов, как *Tilia* L. (липа), *Fagus* L. (бук), *Corylus* L. (лещина), и не было их палеонаходок. Отсюда посчитали, что представители этих родов здесь не произрастали [2]. Но позднее они, как и ряд других родов, обнаружены в пыльцевых отложениях с конца эпохи эоцена (бук и лещина, около 40 млн лет назад), середины миоцена (липа, 20 млн лет назад) и вплоть до начала – середины четвертичного периода (1 млн лет назад) в разных частях горного Таджикистана [9]. Попытки определить возраст таксонов по типу ареала, ряду морфологических признаков часто бывают неверными. Так, роду *Fritillaria* L. (рябчик), ареал которого в Евразии более всего приходится на территории бывшей ОДС, приписывали древний возраст [2]. Но по высокому содержанию в геноме ДНК, преобладанию в нём на 90% одноплечих хромосом этот род лилейных, наоборот, является очень молодым таксоном [4, 5]. Б.А. Быков [3]

считал злак тонконог (келерия) из трибы овсовых очень древним по возрасту. Его вид тонконог гребенчатый [*Koeleria cristata* (L.) Pers.] занимает огромный ареал от гор Африки по северу Евразии (в т.ч. Памир) до Северной и Южной Америки. Однако данные по белковым маркерам показали, что в составе запасных белков-проламинов у этого вида нет ω -полипептидов, характерных для древних злаков. Изученные 4 вида овса (*Avena* L.) имеют лишь $\alpha\beta\gamma$ -полипептиды (как у *K. cristata*) и эволюционно молодые БП-полипептиды [5, 6]. Ещё раньше у видов этой трибы (цингерия Биберштейна, тонконог Люэрсена, щучка дернистая, райграсс высокий, полевица гигантская, 21 вид овса) работами во ВНИИР им. Н.И. Вавилова были получены по белковым маркерам близкие данные, что позволяет считать трибу овсовых (*Aveneae* Dum.) сравнительно молодым таксоном.

Но метод белковых маркеров подтвердил воззрение ботаников о древности целого ряда родов злаков. К ним принадлежит триба костровых (*Bromeae* Dum.), изученная на видах костра – растопыренном (*Bromus squarrosus* L.) и полевом (*B. arvensis* L.), на неравноцветнике кровельном [*Anisantha tectorum* (L.) Nevski]. У этих видов имеются $\alpha\beta\gamma\omega$ -полипептиды. То же относится к видам триб просовых (*Panicaceae* A. Br.), бородачѣвниковых (*Andropogoneae* Dum.) и перловниковых (*Meliceae* Endl.). У них присутствуют все названные выше 4 компонента древних злаков, наиболее же типичны полипептиды проса посевного – *Panicum miliaceum* L. s.l. Но у ежовника обыкновенного, или куриного проса (*Echinochloa crusgalli* ssp. *crusgalli*), щетинника зелёного (*Setaria viridis* ssp. *viridis*) из просовых, у шерстоцвета равенского [*Erianthus ravennae* (L.) Beauv.] из бородачѣвниковых, у перловника крымского [*Melica ciliate* ssp. *taurica* (C. Koch) Tzvel.] выражены и БП-полипептиды, что объясняется их переходом к началу третичного периода на новый путь эволюции – ксерофитизацию [6]. Ранее во ВНИИР им. Н.И. Вавилова исследовали 4 вида из просовых (ветвянка гусеницевидная, просо сорное, осянка курчаволистная, щетинник итальянский), а из бородачѣвниковых – серобородник сибирский [5]. Все эти полученные данные оказались также сходными. Не менее древними ($\alpha\beta\gamma\omega$ -компоненты) оказались 19 природных видов трибы пшеницевых (*Triticeae* Dum.) родов *Triticum* L. (пшеница, 1 вид), *Hordeum* L. (ячмень, 3 вида), *Agropyron* Gaertn. (житняк) и *Aegilops* L. (эгилопс) – по 5 видов, *Elytrigia* Desv. (пырей, 4 вида), *Eremopyrum* (Ledeb.) Jaub. et Spach (мортук, 1 вид), из них лишь у житняка ломкого [*A. fragile* (Roht) Candagry] есть также и БП-полипептиды [6].

Сборной по белковым маркерам оказалась триба мятликовых (*Poeae* R. Br.). Так, подвиды овсяницы – бороздчатая [*Festuca valesiaca* ssp. *sulcata* (Hack.) Schinz et R. Keller] и ложноовечья [*F. valesiaca* ssp. *pseudovina* (Hack. ex Wiesb.) Hegi],

как и плевел жѣсткий (*Lolium rigidum* Gaud.), вульпия мышехвостиковая [*Vulpia mauros* (L.) C.C. Gmel.], содержат БП $\alpha\beta\gamma\omega$ -полипептиды. Однако виды мятлика по маркерам – это молодые виды. Мятлики луговой (*Poa pratensis* ssp. *pratensis*) имеет БП $\alpha\beta\gamma$ -полипептиды, мятлики же бесплодный (*P. sterilis* ssp. *sterilis*), а также ежа сборная (*Dactylis glomerata* ssp. *glomerata*), гребневик шиповатый (*Cynosurus echinatus* L.) – лишь БП α -полипептиды. По данным ВНИИР им. Н.И. Вавилова, из этой трибы БП $\alpha\beta$ -полипептиды получены у овсяницы гигантской, жесткомытлика жѣсткого, гребневика туркменского, а БП α -полипептиды – у той же ежи сборной, но у трясунок большой выявлены лишь только $\alpha\beta$ -полипептиды [5, 6].

Похожая картина наблюдается в трибе тимофеевых (*Phleaeae* Dum.). Так, у тимофеевки луговой (*Ph. pratense* ssp. *pratense*) найдены БП $\alpha\beta\gamma\omega$ -полипептиды, однако у лисохвоста мышехвостикового (*Alopecurus myosuroides* Huds.) в спектрах нет ω -полипептидов. Из работ того же ВНИИР им. Н.И. Вавилова следует, что у тимофеевки степной, лисохвоста коленчатого, бекмании восточной содержатся лишь БП α -полипептиды [6]. Как следует из этих данных, широкое использование белковых маркеров существенно изменяет наше представление об эволюционной системе злаков (*Poaceae* Barnh.), которая изложена, например, в фундаментальной монографии Н.Н. Цвелѣва «Злаки СССР» (1976 г.) и в исследованиях ряда других авторитетных фитосистематиков.

М.Г. Попов в эволюции растений отводил важную роль гибридизации. По его представлениям, в природе возникали не только отдельные жизнеспособные межвидовые и межродовые гибриды, но и целые гибридные флоры. В частности, гибридной он считал флору АГПП (называя её Древним Средиземьем). Эта флора, по мнению М.Г. Попова, сформировалась в начале миоцена за счёт миграций на вышедшие из-под вод пролива Тетиса участки суши исходных для гибридизации представителей двух типов флор. Одной из них была северная мезофитная лесная «флора Гинкго», другая – южная ксерофитная «флора Вельвичии» [1]. В итоге появилось ощущение, что при формировании АГПП от прежней ОДС не осталось никакой растительности. Этого нельзя принять сейчас, ибо из теории мобилизма геоплит известно, что в акватории пролива сохранялись тогда от прежней суши, покрытой древней флорой, не только архипелаги островов, но и микроконтиненты – от Пиренейского (или Иберийского) на западе до Малокавказского, Иранского на востоке океана Тетис. Пакистанский и крупнейший Индийский (Индостанский) микроконтиненты находились в ту пору пока ещё в акватории Индийского океана, восточнее Африканской геоплиты, двигавшейся в общем направлении на север. Позже, в процессе орогенеза, все эти участки суши вошли в состав

уже АГПП, неся на своей поверхности выжившую субтропическую флору ОДС. Сам АГПП возник в результате таких последующих геособытий. Около 50 млн лет назад, в середине эоцена, за счёт столкновения Африки с Пиренейским микроконтинентом началось образование Пиренеев, затем в интервале от 30 (вторая половина эпохи олигоцена) до 10 млн лет назад (конец миоцена) развился альпийский орогенез. Восточная часть АГПП формировалась лишь с конца миоцена, когда Индийская и Пакистанская геоплиты, дрейфуя на северо-восток, натолкнулись на южную часть Азии в районе Тибета и Памира. К началу четвертичного периода это привело к созданию мощного и разветвлённого АГПП, опоясавшего почти всю Евразию [5].

Концепция М.Г. Попова о гибридном происхождении флор не получила признания, хотя фактов о гибридизации близких ботанических таксонов собрано учёными предостаточно. Близость по признакам разных видов, родов обусловлена их первичным генетическим родством, параллелизмом различных мутаций и, как теперь известно, вирусным обменом фрагментами ДНК даже между генетически далёкими таксонами. Хочется обратить внимание на теоретические последствия того наблюдения, что в природе легко гибридизируют с образованием в той или иной степени фертильных потомков родственные представители родов и видов. Ярким примером этого могут послужить подсемейства сливовых (*Prunoideae* Focke) и яблоневых (*Maloideae* Focke) из семейства розанных — *Rosaceae* Juss. [4, 6]. Но если гибриды сливовых часто встречаются в разных флорах, то гибриды родов яблоня (*Malus* Mill.), рябина (*Sorbus* L.), возможно, боярышник (*Crataegus* L.) в настоящее время сосредоточены в Восточной Азии. Эти гибриды, сочетая признаки таких родов яблоневых, выдавались в XX в. многими ботаниками за древние виды *Malus*, которые якобы имели центр происхождения именно в Восточной Азии [10]. Эта проблема (а вернее, научный миф) так серьёзна, что не обойдена в капитальной монографии Е.В. Вульфа «Историческая география растений» (1944 г.).

Оставив в стороне гибридизацию как фактор, рассмотрим флористические источники зарождения видов ОДС, АГПП, степной зоны Евразии. Сам М.Г. Попов [1] для них отводил важную роль таксонам Африки («флоре Вельвичии»). Сразу после него эту проблему почти не обсуждали [2, 3 и др.]. Но в 70-х гг. XX века в работах палеоботаников (например, Е.Д. Заклинской) для конца мелового периода (с 90 по 70 млн лет назад) показано мощное расселение цветковых растений из северной части Африки на запад ОДС. Дальнейший анализ показал, что здесь, на контакте Европы и дрейфующей к ней Африки, возник первичный для Евразии Афро-Западноевразийский центр (АЗЕЦ) ксерофитной флоры. Немного позднее, но уже за счёт расширения АЗЕЦ на восток, сформировался

такой же дочерний (вторичный) Центральноазиатский центр (ЦАЦ, это Монголия, север Китая). Оба центра стали основой для появления в названном выше засушливом поясе ОДС ксерофитной флоры [5]. О важной флористической роли ксерофитной флоры Центральной Азии (т.е. ЦАЦ, в нашем понимании) говорил ещё Е.В. Вульф.

У М.Г. Попова был ряд спорных взглядов на происхождение и современный состав таксонов степной зоны Евразии. Пожалуй, самое спорное — это отнесение рода ковыль (*Stipa* L.) к таксонам ОДС [3]. При этом ярко проявлялось желание М.Г. Попова отождествлять ОДС и АГПП, судить о происхождении фитотаксонов только по современному ареалу. Но если и делать это, то известно, что 70% видов и подвидов ковыля своими ареалами находятся за пределами бывшей ОДС. Б.А. Быков [3] считал, что ковыль возник не в ОДС, а в пребореальной (окраинной, лесостепной) зоне, т.е. на юге «флоры Гинкго» М.Г. Попова. Уже отмечено, что ОДС была обширной, зона засушливого климата занимала её южную часть. Но в её северной части, что на стыке с пребореальной зоной, располагалась переходная суббореальная зона ОДС с субтропическим климатом. То есть территориально это была всё же северная часть ОДС, что, на наш взгляд, устраняет споры, возник ли ковыль в ОДС (М.Г. Попов) или же в пребореальной зоне лесов (Б.А. Быков). По белковым маркерам виды ковыля — довольно древние, имеют $\alpha\beta\omega$ -полипептиды, а в засушливые года их спектры проламинов обедняются вдвое, резко растёт доля эволюционно молодой α -зоны. Поэтому виды ковыля средневозрастные, возникли около 30 млн лет назад в конце олигоцена во флоре ЦАЦ. Добавим, что М.Г. Попов посчитал, что ареала рода житняка нет на месте ОДС, а его замещает род мортук. Но это не так, виды житняка имеют огромные ареалы в Евразии [3, 5].

Проблему тоже составляет захождение ареала ряда видов растений (ковыль, мятлик, овсяница, вероника и др.) на континенты антарктического блока, бывшей Гондваны (Африка, Южная Америка, Австралия, Новая Зеландия). Б.А. Быков [3] такую частичную приуроченность ареалов объяснял тем, что эти растения именно и являются гондванскими по происхождению. М.Г. Попов этого вопроса почти не касался, хотя знал о Гондване, северном континенте Лавразия. В монографии [5] приведены четыре причины того, что Гондвана не была центром происхождения родов умеренной (в т.ч. степной) флоры. Важнейшими из них были такие мощные оледенения Гондваны: в позднем палеозое (от 300 до 240 млн лет назад), что привело к полной гибели голосеменной флоры, на основе которой здесь могли возникнуть покрытосеменные растения разных родов, и в миоцене — плиоцене с гибелью мигрировавших в Антарктиду растений. То, что в Субантарктике сейчас растут виды калуж-

ницы (*Caltha* L., лютиковые), щучки, тимофеевки, мятлика и других, обязано функционированию с плиоцена горно-островного Южнотихоокеанского флористического моста – обширной суши. Она протягивалась от Юго-Восточной Азии через Малайский архипелаг, Австралию, Новую Зеландию, вплоть до Чили (Южная Америка) и с антарктической ветвью на Южный полюс. По этой суши в южное полушарие Земли расселялись виды умеренной флоры [8 и др.]. Но что же касается видов ковыля, его нет на юге Африки (не в пример многим другим видам умеренной флоры), а это растение заходит лишь на её север, в горы Атласа. В той же монографии [5] названы пять причин, что этот род не является гондванским.

Во флорогенетике известна проблема биполярности ареалов растений. Она связана с тем, что нужно объяснить причины нахождения в южном и северном полушариях Земли умеренных флор, разделённых тропической флорой [8 и др.]. Выше сказано о Южнотихоокеанском мосте, это одна из причин биполярности. Частью такой проблемы является известный «парадокс Уоллеса», т.е. наличие в высокогорьях от Юго-Восточной Азии до Новой Зеландии, в Южной и Восточной Африке таксонов умеренной зоны в окружении тропической флоры. Эти факты в достаточном числе приведены в названной монографии Е.В. Вульфа. Внешне же это выглядит так, что предки этих таксонов (например, злаков, розанных и мн. др.) возникли в тропической флоре, а в умеренной зоне появились их виды-потомки [3, 8]. Но такая концепция происхождения растений не соответствует следующим фактам [5]. Известно, что в начале плиоцена (от 8 до 5 млн лет назад) на Земле произошли мощные и синхронные процессы усиления орогенеза, опускания дна и уровня мирового океана, оледенение и похолодание. Быстрорастущие цепи гор, в т.ч. АГПП, с их прохладным климатом были экологически недоступны местной флоре тропиков. Поэтому уже сложившаяся к плиоцену северная флора различных родов и видов просто вторглась в высокогорья тропиков. Затем с потеплением климата субтропические и тропические виды мест-

ной флоры смогли расширить свой ареал вверх по горным склонам, тогда и возникли в четвертичном периоде изолированные островки умеренной флоры, как описывал их Е.В. Вульф.

Подведём итоги по только что проведённому выше анализу. Флорогенетика, чтобы далее развиваться, нуждается в комплексном использовании данных целого ряда естественных наук. Прежде всего необходимо наиболее полное привлечение данных палеогеографии и палеоботаники, они уже немалые. Чтобы представить себе историю таксонов, нужно точнее оценить их возраст на протяжении ареала. Для этого нужны данные молекулярной биологии, в т.ч. по белковым маркерам, кариологии, генетики. Кроме того, нужно учитывать современные представления о тектоническом дрейфе литосферных плит. Основы флорогенетики как науки, синтезировавшей собранные в своё время необходимые данные, были заложены ещё М.Г. Поповым на протяжении его тернистой и яркой научной жизни. Выше показано, в какой же степени взгляды этого выдающегося флориста и систематика протерпели изменения на фоне достижений современной науки.

Литература

1. Попов М.Г. Филогения, флорогенетика, флорография, систематика: избранные труды в 2-х частях. Киев: Наукова думка, 1983. 478 с.
2. Камелин Р.В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л.: Наука, 1973. 356 с.
3. Быков Б.А. Очерки истории растительного мира Казахстана и Средней Азии. Алма-Ата: Наука, 1979. 108 с.
4. Авдеев В.И. Абрикосы Евразии: эволюция, генофонд, интродукция, селекция. Оренбург: Издательский центр ОГАУ, 2012. 408 с.
5. Авдеев В.И. Основы современного анализа степного флорогенеза. М.: Омега-Л; Оренбург: Издательский центр ОГАУ, 2015. 184 с.
6. Авдеев В.И. Изменчивость и биосистематика растений. Оренбург: Издательский центр ОГАУ, 2016. 316 с.
7. Сузюмов А.Е. Земной магнетизм и тектоника дна океана // Новое в жизни, науке, технике. Серия «Науки о Земле». М.: Знание, 1981. № 1. 48 с.
8. Тахтаджян А.Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л.: Наука, 1970. 148 с.
9. Пахомов М.М. Палеогеография гор востока Средней Азии в позднем кайнозое и вопросы флорогенеза (по материалам споро-пыльцевого анализа): автореф. дисс. ... д-ра геогр. наук. М.: Институт географии АН СССР, 1982. 44 с.
10. Авдеев В.И. Анализ очагов происхождения культивируемых растений и их предки в Евразии. Оренбург: Издательский центр ОГАУ, 2017. 228 с.