



С.В. Наугольных

**Колонизация суши:
продуценты первых наземных
экосистем**

Научный доклад

Москва 2017

УДК 574
ББК 28.59
Н34

ISBN 978-5-906906-10-6

© Российская академия наук, 2017
© С.В. Наугольных, 2017

Колонизация суши: продуценты первых наземных экосистем

С.В. Наугольных

Геологический институт РАН, г. Москва
Казанский федеральный университет
naugolnykh@list.ru

Аннотация: 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.

...Наука, в отличие от псевдонауки, должна делать проверяемые предсказания (...), причем предсказания эти должны быть рискованными, не очевидными априори.

К.Ю. Еськов

«История Земли и жизни на ней»
2000, с. 26–27

Введение

Восстановление характера и последовательности событий, связанных со становлением первых наземных экосистем, неизбежно приводит к проблеме появления на суше первых продуцентов, составлявших и по-прежнему составляющих трофическую основу существования подавляющего большинства биологических сообществ нашей планеты.

Этот вопрос трудно рассматривать исключительно в рамках палеонтологической фактологии. Для серьезного и многостороннего анализа проблемы появления жизни на суше в целом, и наземных продуцентов в частности, следует использовать и теоретико-аналитические построения, которые помогут подойти к

пониманию тех процессов, следов которых геологическая летопись могла и не сохранить.

Работа выполнена за счет средств субсидии, выделенной в рамках государственной поддержки Казанского (Приволжского) федерального университета в целях повышения его конкурентоспособности среди ведущих мировых научно-образовательных центров. 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, г. Москва) за обсуждение полученных результатов и ценные сведения о геологии и стратиграфии палеозойских отложений Ленинградской области и сопредельных регионов.

К истории вопроса

Одним из первых провел широкое рассмотрение вопросов, касающихся освоения продуцентами (в первую очередь высшими растениями, но не только) наземных ландшафтов выдающийся российский биолог Л.С. Берг (Берг, 1947). Берг пишет:

«...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» (Берг, 1947, с. 332). И далее: «...Имелось [...] достаточно времени, чтобы суша к началу кембрия успела заселиться хотя бы самыми низшими растениями и одноклеточными животными. Я убежден, что эти организмы имелись на суше не только в течение раннего протерозоя, но и раньше» (Берг, 1947, с. 333).

Эти утверждения в такой степени конфликтуют с существующим в настоящее время представлением о колонизации суши растениями, что для дальнейшего рассмотрения этой проблемы требуется сделать несколько общих замечаний.

Эту статью не случайно предваряет цитата из всем хорошо известной книги К.Ю. Еськова (Еськов, 2000). Когда мы говорим о столь удаленных от нас интервалах геологической истории, как первая половина палеозойской эры или докембрий, мы неизбежно сталкиваемся с большим количеством «белых пятен» в общей картине фактов, накопленных к настоящему времени. Эти пробелы определяются даже не столько неполнотой наших знаний или

недостаточностью методического, лабораторного инструментария, сколько свойствами темпоральных преобразований, имманентно уничтожающих, стирающих записи прошедших событий. Это свойство времени известно всем исследователям и создателям так называемых «исторических реконструкций» (Мейен, 1988), и с ним совершенно неизбежно нужно считаться. Однако оно не должно накладывать непреодолимых запретов на нашу когнитивную рефлексию. Подготовленный должным образом исследователь не просто имеет право, а должен, обязан высказываться о волнующих его проблемных вопросах, опираясь как на доказанные факты, так и на свои логические построения.

Классическая, вошедшая в учебники картина освоения растениями суши, сформировавшаяся к настоящему времени (аналитические обзоры см. в: Taylor, 1988; Мейен, 1989; Bateman et al., 1998), выглядит следующим образом. В течение первых периодов палеозоя, в кембрии, ордовике и в течение 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 типы пигментов, 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 зеленые водоросли (отдел Chlorophyta, включая известывыделяющие формы, сходные с Tubiphytes Maslov), бурые водоросли (отдел Phaeophyta), красные водоросли (отдел Rhodophyta). Доказано существование в девонском периоде харовых водорослей (Charophyta).

В позднем силуре фиксируется появление доказанных настоящих высших растений, имевших явные адаптации к существованию в условиях суши – плотные покровные кутикулы, многочисленные споры с плотной, устойчивой к внешним воздействиям оболочкой, заключенные 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), сходную с ней яраввию (*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 (Kenrick, Crane, 1997; Taylor et al., 2009).

В раннем девоне растительный мир был богат и многообразен уже в настолько высокой степени, что анализу его разнообразия можно посвятить большую монографию. Подробное рассмотрение девонских растений далеко выходит за рамки настоящей статьи. Следует отметить, что в раннедевонских наземных экосистемах присутствовали хитридии, паразитировавшие на хламидоспорах, встречаются 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 (Taylor et al., 2009).

Раннедевонские грибы из нижнего девона Райни отнесены к родам *Palaeomyces* Renault ex Kidston et Lang (Kidston, Lang, 1921), *Palaeoblastocladia* Remy et al. (Remy et al., 1994), *Glomites* Taylor et al. (Taylor et al., 1995). Часть девонских сапротрофных грибов еще ждет своего 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 того времени, хотя крупных растений тогда еще не было, если исходить из данных геологической летописи.

Суммируя все вышесказанное, можно кратко резюмировать следующие положения общепринятых представлений о колонизации суши растениями: (1) кембрий, ордовик и ранний силур – растения произрастают в морской среде; (2) поздний силур – растения переходят на сушу, скорее всего, в литоральной зоне; (3) ранний девон – растения формируют первые наземные растительные сообщества.

Против этих представлений возражал С.В. Мейен (Мейен, 1981). 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 геологиче-

ской летописи, когда оболочки спор появляются в силурийских породах. К концу силура уже развились несомненные высшие растения и некоторые из них отправились жить в воду, причем совершенно необязательно «обратно» в воду» (Мейен, 1981, 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. Ее населяли наземные бактерии, а в зоне литорали и зоне «захлеста» морских волн могли вполне успешно существовать и одноклеточные водоросли, а также многоклеточные нитчатые водоросли. В увлажненных субстратах могли присутствовать бактерии, одноклеточные водоросли и низшие грибы, на поверхности таких субстратов могли жить лишайники. В современных пустынных экосистемах биомасса водорослей в бессточных плайевых котловинах может достигать 500–600 кг на один гектар (Фукарек и др., 1982). Не были безжизненными и первые пресноводные водоемы (Пономаренко, 2012). Жизнедеятельность преимущественно микроскопических, но многочисленных наземных организмов неизбежно оказывала существенное воздействие на первичные минеральные субстраты, разрушая их твердоминеральную основу, обогащая ее органическим материалом и создавая предпосылки для появления первых архаичных почв. Этот процесс создал условия для проникновения на сушу первых 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 с прочной оболочкой (Гниловская, 1985, 2003).

Когда же в этих первых наземных сообществах появились первые высшие наземные растения? Сейчас имеется все больше оснований считать, что это произошло не в силуре, а, по меньшей мере, в середине ордовика.

Одна из первых работ, посвященная описанию предположительно высшего растения ордовикского возраста *Boiophyton pragense* Obrhel, была опубликована И. Обргелом (Obrhel, 1959).

Внешне бойофитон действительно очень сходен с травянистыми плауновидными с мелкими игловидными микрофиллами. Однако позднее был выражен определенный скепсис в отношении правильности отнесения бойофитона к растениям. Была высказана альтернативная точка зрения, согласно которой бойофитон и сходные с ним остатки принадлежали дендроидным граптолитам (Kenrick et al., 1999).

Помимо бойофитона И.Обргел описал еще одно предполагаемое высшее растение из среднеордовикских отложений Чехии, которое было им отнесено к новому виду и роду *Krejciella putzkeri* Obrhel (Obrhel, 1968). Крейчиелла была отнесена Обргелом к плауновидным со знаком вопроса. Отнесение этих остатков к граптолитам заведомо исключено. Внешне *Krejciella putzkeri* действительно обнаруживает сходство с декортицированным побегом плауновидного.

Достаточно убедительная находка растительных остатков, разделенных на ткани, с элементами проводящей системы, была сделана в ордовикских отложениях Центральной Европы (Kozłowski, Greguss, 1959). Эти остатки были отнесены к двум разным родам: *Musciphyton* Kozłowski et Greguss и *Hepaticaphyton* Kozłowski et Greguss.

В верхнеордовикских отложениях формации Юниата (Juniata Fm; Пенсильвания, США) были обнаружены палеопочвы с педогенными карбонатами, явно освоенные почвенной инфауной (Retallack, 2001).

Позднеордовикские и раннесилурийские криптоспоры и микроспоры известны из северо-восточной Ливии (Richardson, 1988). Комплексы спор вполне «наземного» облика описаны из среднеордовикских отложений Омана (Wellman et al., 2003; Wellman, 2004).

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, gen. et sp. nov., описание которой приводится в настоящей работе.

Материал и методика

Ископаемые остатки, описываемые в настоящей работе, происходят из среднеордовикских отложений (валимская свита, ухауский горизонт, лланвирнский ярус; подробнее см.: Иванцов, 2000, 2004; Иванцов, Мельникова, 2003; Наугольных, 2008;

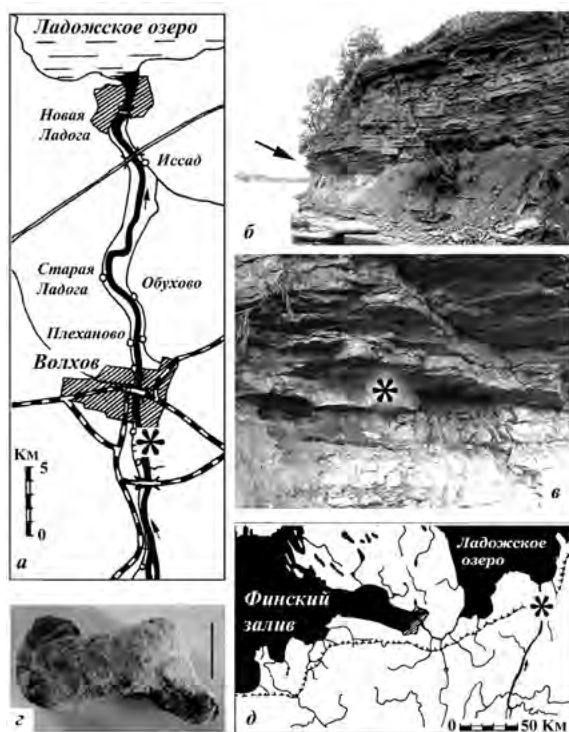


Рис. 1. Географическое и стратиграфическое расположение местонахождения остатков *Volkhoviella primitiva* Naugolnykh, gen. et sp. nov.: а – расположение разреза, отмечено астериском; б – уровень сбора растительных остатков, отмечен стрелкой, слои с *Xenasaphus devexus* (Eichwald); в – точное место сбора остатков *V. primitiva*, отмечено астериском; г – ход роющего беспозвоночного, замещенный гематитом, пиритом и лимонитом, с глауконитовой «рубашкой»; д – район исследования, отмечен астериском.

Naugolnykh, 2008), обнажающихся по правому берегу р. Волхов в 3 км выше плотины гидроэлектростанции в г. Волховстрой, Ленинградская область (рис. 1, а). Обнажение представляет собой обрыв цокольной террасы р. Волхов, высотой около 5 м (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 (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, замещенные окислами и гидроокислами железа и часто имеющие ярко-зеленую окраску за счет примазок тонкодисперсного глауконита (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 на этой территории вновь сменился режимом осадконакопления (подробнее см. ниже).

Изучение органических остатков производилось с помощью электронного сканирующего микроскопа Vega Tescan MV 2300 (Геологический институт РАН). Изученная коллекция хранится в Геологическом институте РАН, Москва, под номером 4914. Коллекция растительных остатков *Volkhoviella primitiva* включает пять фертильных побегов и два стерильных побега, сохранившихся в виде лимонитизированных фитолейм.

Палеоботаническое описание

ОТДЕЛ PSILOPHYTA ZIMMERMANN, 1930
КЛАСС RHYNIOPSIDA KRYSHTOFOVICH, 1925
ПОРЯДОК RHYNIALES ZIMMERMANN, 1959
(=COOKSONIALES DOWELD, 2001)
СЕМЕЙСТВО INCERTAE SEDIS.

Род *Volkhoviella* Naugolnykh, gen. nov.

Название рода от р. Волхов.

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

Diagnosis. Stems narrow, of subcylindrical shape. Fertile stems relatively short, bearing terminal ovoid sporangia. Sporangia with apical split for releasing spores. Sterile stems longer, once to twice dichotomizing or simple. Stele is protostelic.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Новый род обладает наибольшим сходством с девон-

ским (по другим данным, позднесилурийским) родом *Tortilicaulis* Edwards, но отличается отсутствием мукро на апексе спорангия и менее отчетливыми спиральными утолщениями на побеге. Фертильные побеги *Volkhoviella* очень сходны с некоторыми экземплярами *Cooksonia* (например, *Cooksonia hemisphaerica* Lang., см. Fanning, Edwards, 1992, Fig. 2), но отличаются отсутствием дихотомии фертильных побегов в их приапикальной части.

Распространение. Средний ордовик северо-запада России.

Volkhoviella primitiva Naugolnykh, sp. nov.

Табл. I, фиг. 1–9

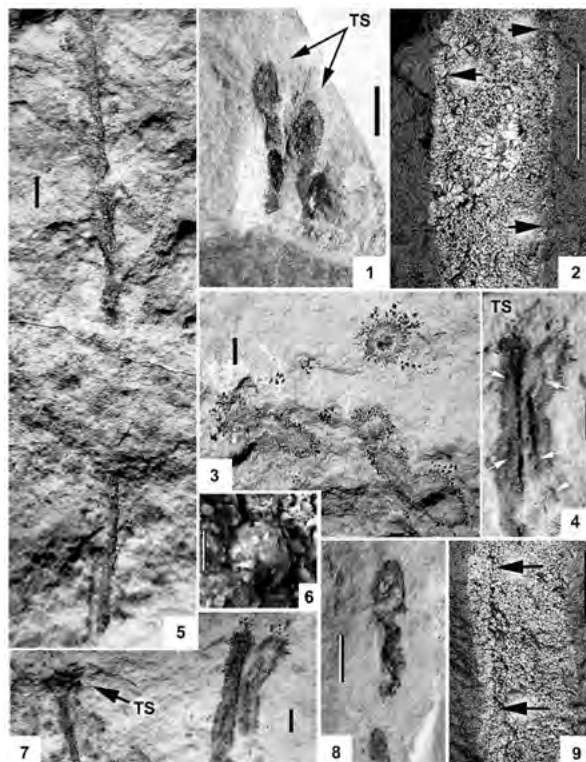
Название вида от *primitivus* (латинизир. греч.), примитивный, простоустроенный.

Голотип – ГИН 4914/7, валимская свита, ухакусский горизонт, лланвирнский ярус, средний ордовик; правый берег р. Волхов в 3 км выше плотины гидроэлектростанции в г. Волховстрой, Ленинградская область (табл. I, фиг. 1, 8; рис. 2, д, е, ж, з).

Diagnosis. Same as for the genus.

Описание (рис. 2, а–з, рис. 3). Растения небольших размеров, с фертильными побегами до 15 мм длиной, около 0,7 мм в диаметре, несущими терминальные спорангии эллиптической формы (рис 2, д–з; табл. I, фиг. 1, 4, 7, 8). Побеги узкие, субцилиндрической формы, несут отчетливые спиральные утолщения, возможно, отражающие характер расположения проводящей системы (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 приплюснутой в поперечном направлении формы (табл. I, 7, слева). Непосредственно в спорангии споры не обнаружены, но рядом со спорангиями в изолированном состоянии найдены мелкие споры сферической формы (табл. I, фиг. 6), 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 в длину (табл. I, фиг. 5), а второй, возможно, принадлежавший базальной части растения дважды дихотомизирует (табл. I, фиг. 3). Одна и та же ширина фертильных и стерильных побегов, идентичная форма сохранныости, одинаковое строение поверхности побегов позволяют считать, что фертильные и стерильные побеги принадлежали одному виду материнского растения.

Табл. I, фиг. 1–9



Volkhoviella primitiva Naugolnykh, gen. et sp. nov.:

морфология и анатомическое строение.

Фиг. 1. Голотип до препарации, экз. 4914/7. TS – терминальные спорангии.

Фиг. 2. Анатомическое строение побега в тангентальном сечении, экз. 4914/24, стрелками отмечены плотные внешние покровы (перидерма).

Фиг. 3. Трехмерно-ветвящийся побег, в верхней части побега видно его поперечное сечение, экз. 4914/4.

Фиг. 4. Два соседних фертильных побега; стрелками отмечено положение центрального канала, соответствующего проводящему пучку, экз. 4914/8.

Фиг. 5. Длинный стерильный побег, экз. 4914/3.

Фиг. 6. Предположительно изолированная спора, экз. 4914/24.

Фиг. 7. Три фертильных побега, TS – терминальный спорангий, экз. 4914/8.

Фиг. 8. Голотип после препарации, экз. 4914/7.

Фиг. 9. Анатомическое строение побега в продольном сечении со смещением к краю побега, стрелками отмечены плотные внешние покровы (перидерма).

Длина масштабной линейки 1 мм (1–5, 7–9); 20 мкм (6).

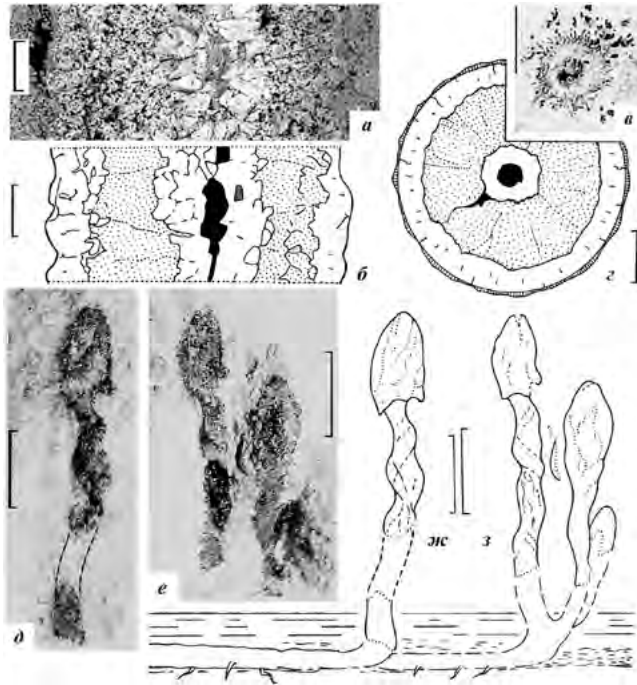


Рис. 2. *Volkhoviella primitiva* Naugolnykh, gen. et sp. nov., морфология и анатомическое строение: а – тангентальное сечение через побег, экз. 4914/24; б – поперечное сечение через побег, обобщенная реконструкция по экз. 4914/24 и 4914/4; в – поперечное сечение через побег, внешние покровы побега окружены дендритами псиломелана (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, ллан-вирнский ярус. Длина масштабной линейки 100 мкм (а, б, г), 1 мм (в, д–з).

Об анатомическом строении изученных остатков можно судить исходя из прямого наблюдения побегов в продольных, поперечных и тангентальных сколах (рис. 2, в, г; табл. I, 3), а также опираясь на данные, полученные при изучении имеющегося материала в электронном сканирующем микроскопе (рис. 2, а, б; табл. I, 2, 9). Удалось установить со всей определенностью, что побеги волховиеллы были разделены на ткани, что исключает ее отнесение к водо-

рослям. Отчетливо наблюдается плотная центральная зона, образующая продольный тяж, очевидно, соответствующий проводящим тканям первичной ксилемы. Первичная ксилема окружена более светлой зоной, возможно, 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 (табл. I, фиг. 2, 9). Таким образом, стелярная организация побегов волховиеллы указывает на то, что проводящая система этого растения была протостелической.

Замечания. Безусловно, морфологическая и таксономическая интерпретация волховиеллы не является абсолютно однозначной, и автор полностью отдает себе в этом отчет. Однако введение в палеонтологическую феноменологию всех имеющихся 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 остатков морских организмов. Во-первых, морских беспозвоночных в валимской свите гораздо меньше, чем в нижележащих отложениях, причем уменьшение разнообразия морской фауны вверх по разрезу идет 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 твердого дна, «хардграунды», причем нередко на них наблюдаются карманы растворения и каверны палеокарста, указывающие на то, что эти хардграунды некоторое время после своего образования экспонировались в наземной обстановке, вне водной среды, т.е. в субаэральных условиях. В изученном разрезе признаки периодического осушения отложений валимской и вельской свит также имеют место.

Сонахождение остатков волховиеллы с панцирями трилобитов *Xenaspis devexus* может быть объяснено следующим образом.

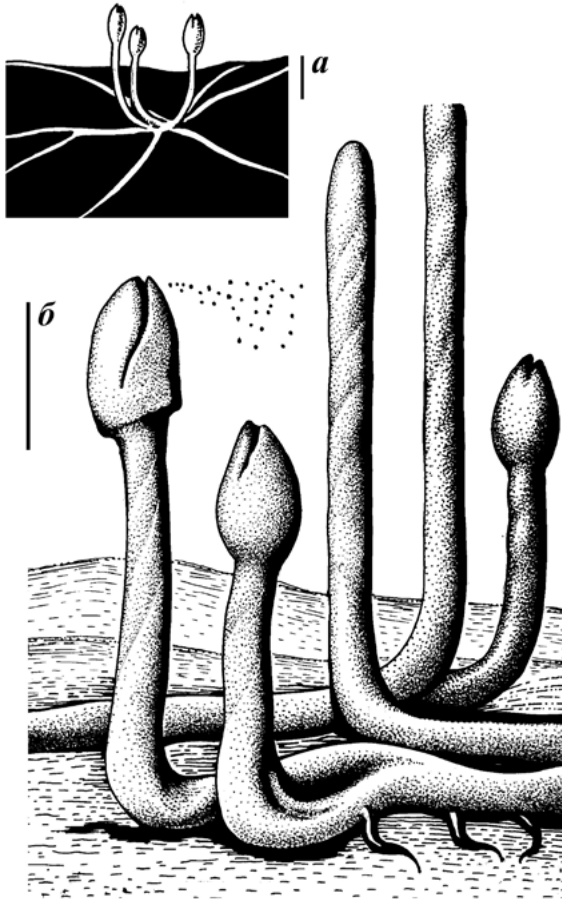


Рис. 3. *Volkhoviella primitiva* Naugolnykh, gen. et sp. nov., реконструкция растения: а – вариант с горизонтальным расположением стерильных побегов; б – вариант с сочетанием горизонтальных столонов и частично вертикальным расположением стерильных побегов.
Длина масштабной линейки 1 см.

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.

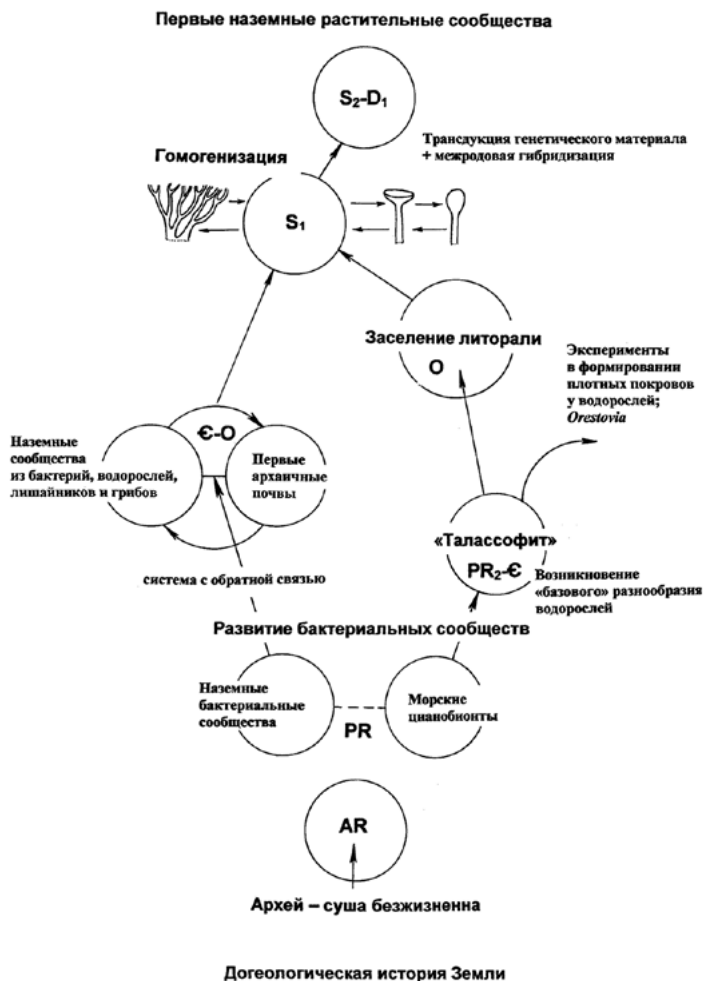


Рис. 4. Общий сценарий колонизации суши растениями и появления архаичных почв.

Панцири *Xenasaphus devexus* в валимских отложениях приурочены к нескольким уровням, разделенным практически немymi прослоями, причем 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 щеками, захороненными неподалеку, иногда в большей степени фрагментированными, но явно без сколько-нибудь значимого переноса. Эти скопления иногда называют местами линьки ксеназафусов, но такое объяснение встречает сразу же три существенных возражения. Во-первых, если это линочные панцири, почему все они практически одного размера? Трилобиты линяли на протяжении всей своей жизни. Если бы в этих местонахождениях были бы захоронены линочные панцири, они должны быть разного размера, отражающего различные онтогенетические фазы в развитии ксеназафусов. Во-вторых, подавляющее большинство панцирей ксеназафусов в валимской свите сохраняются целыми, а в ходе линьки они должны распадаться на составные части. В третьих, панцири ксеназафусов образуют компактные скопления, разделенные пустыми пространствами. В этом случае приходится предположить, что ксеназафусы одного и того же возраста должны были синхронно приползать в одно и то же место и одновременно сбрасывать панцири. Такая гипотеза представляется очень маловероятной.

По моему мнению, образование скоплений панцирей ксеназафусов в валимской свите формировалось совершенно иначе. Как уже было отмечено выше, валимские отложения формировались в очень 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 все более и более плотные скопления еще живых трилобитов, которые постепенно там же погибали. Эта гипотеза объясняет сонахождение панцирей трилобитов и побегов волховиелл. В ландшафтных терминах обстановка формирования танатоценоза с остатками *Volkhoviella primitiva* и *Xenasaphus devexus* может быть отнесена к нижней литорали и верхней сублиторали.

Материал. Пять фертильных побегов с терминальными спорангиями, шесть стерильных побегов.

Ранняя эволюция наземной растительности: основные морфогенетические процессы

В архейскую эру, вопреки мнению Л.С. Берга, суша, скорее всего все же была безжизненной (рис. 4). Но уже в протерозое, по мере появления и развития цианобионтов, на суше вполне могли появиться их первые колонии, адаптированные к жизни в гиперэкстремальных условиях (в настоящее время помимо морей цианобионты обитают в бессточных котловинах пустынь и даже в гидротермальных источниках). По всей видимости, именно в периодически увлажнявшихся низменностях суши, на первых обогащенных органикой и размягченных минеральных субстратах появились первые наземные биоценозы, образованные цианобионтами и другими бактериями, а также одноклеточными водорослями и грибами. Сапрофитные грибы-хитридиомицеты рода *Vendomyces* Burzin были обнаружены в верхневендских отложениях Восточно-Европейской платформы (Бурзин, 1993). Все эти организмы образовывали тесные симбиотические связи, позволявшие им выживать в условиях суши. К обитателям наземных сообществ могли принадлежать некоторые формы неопределенного систематического положения, например род *Cochleatina* Aseeva (Бурзин, 1998).

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 счет расширения их трофической базы, а жизнедеятельность организмов, входящих в эти сообщества, неизбежно все более и более обогащала почвы биогенами. Накопление биогенов привело к образованию генетического почвенного горизонта «А», сложенного гумусом. Дальнейшее размягчение и эрозия минеральных субстратов привели к образованию генетического горизонта «В».

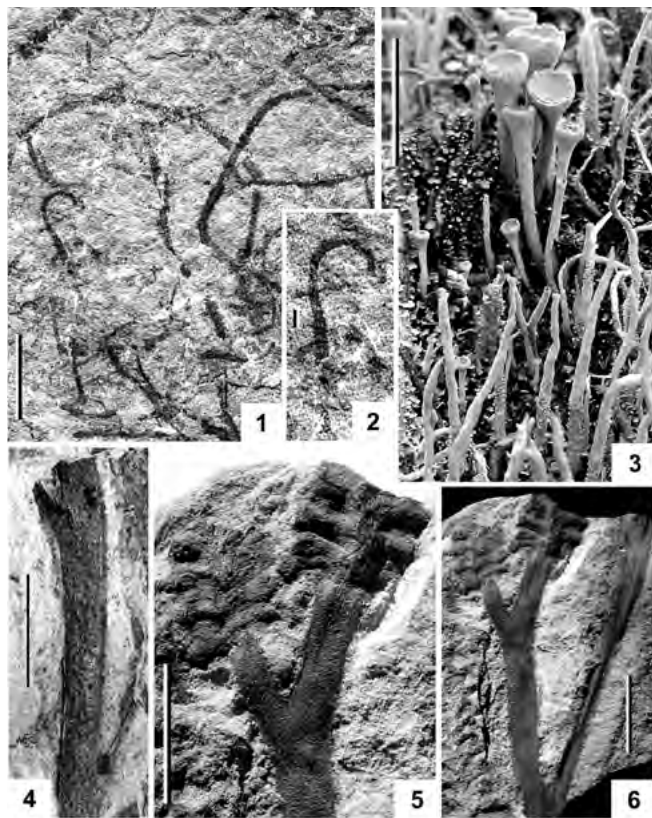
Свою роль в формировании наземных биоценозов должны были сыграть и морские водоросли, произраставшие на сублиторали и литорали. Безусловно, эти водоросли должны были адаптироваться к периодическим осушениям, вызванным приливами и отливами. В современном мире богатейшие сообщества морских водорослей способны без какого-либо вреда для себя

переживать отливы, находясь в течение нескольких часов в аэ-
ральных условиях. В конце протерозоя или самое позднее в на-
чале 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 изве-
стен целый ряд таких форм с плотными покровами, занимающих
промежуточное положение между водорослями и высшими рас-
тениями. Наиболее известны из них «спонгиофитовые»: девон-
ские роды *Orestovia* Ergolskaya, *Bitelaria* Istchenko et Istchenko,
Rhytidophyton Istchenko, *Spongiophyton* Kräusel, *Schuguria*
Tchirkova-Zalesskaya (Snigirevskaja, Nadler, 1994; Надлер, 2001).
Часть этих растений с полным основанием может быть отнесена
к трахеофитам (Krassilov, 1981; Броушкин, Горденко, 2012), хотя
в их строении наблюдается много архаичных черт. Однако, воз-
можно, адаптации к субаэральным условиям произрастания были
свойственны и гораздо более древним (вендским) водорослям
вендотенидам (табл. II, 1, 2). По всей видимости, вендотенидам
могли принадлежать лентовидные пириитизированные остатки
с внешними покровами из верхневендских отложений Русской
платформы, определявшиеся Б.С. Соколовым как *Vendovermites*
Sokolov (in coll.; Соколов, 1997, табл. XX, 4).

Именно эти тенденции в морфогенезе сублиторальных и лито-
ральных водорослевых сообществ привели к тому, что в раннем
палеозое (если не раньше) возникли все необходимые предпо-
сылки для колонизации суши высшими растениями. *Volkhoviella*
primitiva, очевидно, может рассматриваться как один из таких ко-
лонистов.

Далее, в силу, произошло совмещение и коэволюция первич-
ных наземных бактериально-водорослево-грибных сообществ и
литоральных водорослевых сообществ, чему очень способство-
вало формирование первых почв. Взаимные таксономические
обмены между этими исходно разными сообществами могли со-
провождаться трансдукционной интрогрессией – параллельным
обменом генами за счет вирусной активности. Как уже было кратко
отмечено выше, в освоении наземных ландшафтов большое зна-
чение сыграли лишайники и мохообразные. Современные экстре-
мальные экотопы с первично минеральными субстратами, в кото-
рых произрастают лишайники, близки тем условиям, в которых

Табл. II, фиг. 1–6



Примеры растений, принимавших участие в ранней колонизации суши (1, 2, 4-6) и современные лишайники (3).

Фиг. 1, 2. *Vendotaenia* sp., талломы макрофитов, возможно, произраставших в литоральной зоне; верхний протерозой, венд, калюсские слои; Хмельницкая обл., р. Днестр, с. Китай-Город, Украина, экз. 4914/9.

Фиг. 3. *Cladonia chlorophaea* (Flörke ex Sommerf.) Spreng., современные лишайники; Пермский край, Кизеловский район, г. Губаха, гора Крестовая; полевая фотография.

Фиг. 4. *Psilophyton goldschmidtii* Halle, экз. 4914/10; нижний девон, Красноярский край, с. Торгашино; виден осевой побег с боковыми ответвлениями и многочисленными основаниями эмергенцев.

Фиг. 5, 6. *Protobarinophyton obrutschewii* Ananiev, компактные собрания спорангиев на концах дихотомически ветвящихся побегов, экз. 4914/11; нижний девон, Красноярский край, с. Торгашино.

Длина масштабной линейки 1 см (1, 3–6), 1 мм (2).

появились первые наземные растения (табл. II, 3). Видимо, здесь же произрастали мхи. Наиболее древние достоверно доказанные остатки печеночных мхов происходят из среднедевонских отложений (Ищенко, Шляков, 1979; Hernick et al., 2008), но эти формы уже вполне сформированы. Они однозначно указывают на то, что эта группа к среднему девону прошла достаточно длинный эволюционный путь.

Дальнейшая эволюция наземных высших растений шла с меняющимися темпами, но с неуклонным повышением таксономического разнообразия и повышением биомассы. Уже в раннем девоне наземная растительность состояла из растений разного систематического положения (псилофиты или риниофиты, печеночники, прапапоротники, плауновидные, членистостебельные, а также целый ряд растений, таксономическое положение которых неясно). Возможность широкой эволюционной радиации первых наземных высших растений в условиях суши уже неоднократно отмечалась ранее (см., например, Fanning et al., 1988). Таксономически богатые раннедевонские флоры известны из бассейна Днестра (Волыно-Подолля: Ищенко, 1968, 1974; Ищенко, Шляков, 1979), Восточной Сибири (Саяно-Алтайский регион: Ананьев, 1957, 1959; Захарова 1981; табл. II, 4–6), Центрального Казахстана (Юрина, 1964, 1969); Германии (район Рейнских Сланцевых гор, Rheinischen Schiefergebirge: Kräusel, Weyland, 1926; Schweitzer, 1990, 2003), Англии (Уэльс: Fanning, Edwards, 1990, 1992), Шотландии (Райни: Edwards, 2004; Taylor et al., 2009); Южного Китая (Wang, 2007) и некоторых других регионов мира. Высшие растения раннего девона образовывали устойчивые симбиотические связи с эндомикоризными грибами (Каратыгин и др., 2006). Экологически эти наземные сообщества уже были глубоко диверсифицированы и образовывали сложные катениальные системы (Schweitzer, 2003, fig. 6). Формы роста растений начала девона варьировали от полуводных травянистых до невысоких кустарников. Сформировалось устойчивое чередование гаплоидных и диплоидных поколений (гаметофитов и спорофитов: Remy et al., 1980; Remy, Hass, 1986, 1991a, 1991b; Kerp et al., 2004; Schweitzer, 2004; Наугольных, Минина, 2014). 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.

Список литературы

1. *Ананьев А.Р.* Новые ископаемые растения из нижнедевонских отложений у с. Торгашино в юго-восточной части Западной Сибири // Ботанич. журн. 1957. Т. 42. № 5. С. 691–702.
2. *Ананьев А.Р.* Важнейшие местонахождения девонских флор в Саяно-Алтайской горной области. Томск: Изд-во Томского университета, 1959. 84 с.
3. *Берг Л.С.* Жизнь и почвообразование на докембрийских материках // Климат и жизнь. М.: ОГИЗ, 1947. С. 325–334.
4. *Броушкин А.В., Горденко Н.В.* Древнейшие сосудистые растения и их влияние на окружающую среду // Ранняя колонизация суши. М.: Палеонтологический ин-т, 2012. С. 157–176.
5. *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.
6. *Бурзин М.Б.* Докембрийские предтечи «пионеров суши» // Природа. 1998. № 3. С. 83–95.
7. *Гниловская М.Б.* Вендотениды – вендские Metaphyta // Вендская система. Т. 1. М.: Наука, 1985. С. 117–125.
8. *Гниловская М.Б.* О древнейшей тканевой дифференциации докембрийских (вендских) водорослей // Палеонтол. журн. 2003. № 3. С. 92–98.
9. *Еськов К.Ю.* История Земли и жизни на ней. М.: Мир, 2000. 352 с.
10. *Захарова Т.В.* О систематическом положении вида “*Psilophyton goldschmidtii*” из нижнего девона Евразии // Палеонтол. журн. 1981. № 3. С. 111–118.
11. *Иванцов А.Ю.* Новые таксоны азафидных трилобитов (Ptychopariida: Asaphinae) из ордовикских отложений Ленинградской области // Палеонтологический журнал. 2000. № 4. С. 50–56.
12. *Иванцов А.Ю.* Определитель ордовикских трилобитов азафидного облика окрестностей Санкт-Петербурга. Москва: Арес, 2004. 60 с.
13. *Иванцов А.Ю., Мельникова Л.М.* Азериский, ласнамягиский и ухакусский горизонты ордовика в Ленинградской области и характеристика трилобитов и остракод // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 2003. Том 11. № 4. С. 24–40.
14. *Ищенко Т.А.* Флора верхов нижнего – низов среднего девона Подольского Приднепровья // Палеонтология и стратиграфия нижнего палеозоя Вольно-Подольи. Киев: Наукова Думка, 1968. С. 80–113.
15. *Ищенко Т.А.* Tirasophyton – новый род растений из раннего девона Подольи // Палеонтол. журн. 1974. № 1. С. 112–116.

16. *Ищенко Т.А., Шляков Р.Н.* Маршанцевые печеночники из среднего девона Подолии // Палеонтол. журн. 1979. № 3. С. 114–125.
17. *Каратыгин И.В., Снигиревская Н.С., Демченко К.Н.* Виды рода *Glomites* как микобионты растений экосистем раннего девона // Палеонтол. журн. 2006. № 5. С. 99–107.
18. *Мейен С.В.* Следы трав индейских. М.: Мысль, 1981. 159 с.
19. *Мейен С.В.* Методы палеофлористических исследований и проблемы флорогенеза // Современная палеонтология. Т. 2. Методы, направления, проблемы, практическое приложение. М.: Недра, 1988. С. 31–56.
20. *Мейен С.В.* Первые «сухопутные» растения // Природа. 1989. № 5. С. 17–20.
21. *Надлер Ю.С.* Раннедевонская флора южных районов Западной Сибири // Эволюция жизни на Земле. Материалы II Международного симпозиума. Томск: Изд-во НТЛ, 2001. С. 374–376.
22. *Наугольных С.В.* Первые почвы и происхождение наземных растений // Наука в России. 2008. № 1. С. 37–43.
23. *Наугольных С.В., Минина О.Р.* *Baikalophyton ruzhentsevii* Gen. et sp. nov. – новое сциадофитонподобное наземное растение из нижнедевонских отложений Западного Забайкалья // Палеонтология в музейной практике. Москва: Медиа-Гранд. 2014. С. 50–59.
24. *Пономаренко А.Г.* Ранние этапы эволюции экосистем континентальных водоемов // Ранняя колонизация суши. М.: Палеонтологический ин-т, 2012. С. 92–119.
25. *Соколов Б.С.* Очерки становления венда. Москва: КМК, 1997. 154 с.
26. *Фукарек Ф., Хемпель В., Хюбель Г., Шустер Р., Сукков М.* Растительный мир Земли. Т. 2. М.: Мир, 1982. 184 с.
27. *Юрина А.Л.* Новый девонский вид рода *Cooksonia* (псилофитовые) // Палеонтол. журн. 1964. № 1. С. 107–113.
28. *Юрина А.Л.* Девонская флора Центрального Казахстана. М.: Изд-во Московского университета, 1969. 207 с.
29. *Bateman R.M., Crane P.R., DiMichele W.A., Kenrick P.R., Rowe N.P., Speck T., Stein W.E.* Early evolution of land plants: phylogeny, physiology, and ecology of the primary terrestrial radiation // Annu. Rev. ecol. syst. 1998. V. 29. P. 263–292.
30. *Edwards D.* Embryophytic sporophytes in the Rhynie and Windyfield cherts // The Rhynie hot springs system: Geology, biota and mineralization. Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences. 2004. V. 94. P. 397–410.
31. *Fanning U., Edwards D., Richardson J.B.* A new rhyniophytoid from the late Silurian of the Welsh Borderland // N. Jb. geol. Paläont. Abh. Bd. 1990. 183. Lief. 1–3. P. 37–47.

32. *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.

33. *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.

34. *Hernick L.V.-A., Landing E., Bartowski K.E.* Earth's oldest liverworts – *Metzgeriothallus sharonae* sp. nov. from the Middle Devonian (Givetian) of eastern New York, USA // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2008. V. 148. P. 154–162.

35. *Kenrick P., Crane P.R.* The origin and early evolution of plants on land // *Nature*. 1997. V. 389. P. 33–39.

36. *Kenrick P., Kvaček Z., Bengtson S.* Semblant land plants from the Middle Ordovician of the Prague basin reinterpreted as animals // *Palaeontology*. 1999. V. 42. Part 6. P. 991–1002.

37. *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.

38. *Kozłowski R., Greguss P.* Discovery of Ordovician land plants // *Acta Palaeontologica Polonica*. 1959. V. 4. № 1. P. 1–9.

39. *Krassilov V.A.* Orestovia and the origin of vascular plants // *Lethaia*. 1981. V. 14. P. 235–250.

40. *Kräusel R., Weyland H.* Beiträge zur Kenntnis der Devonflora II // *Abh. Senckenberg Naturw. Ges. (Frankfurt am Main)*. 1926. Bd. 40 (2). S. 115–155.

41. *Naugolnykh S.V.* The first soils and the origin of terrestrial plants // *Science in Russia*. 2008. No. 1. P. 37–43.

42. *Kerp H., Trewin N.H., Hass H.* New gametophytes from the Early Devonian Rhynie chert // *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*. 2004. Vol. 94. P. 411–428.

43. *Obrhel J.* Ein Landpflanzenfund im mittelböhmischem Ordovizium // *Geologie Jahrgang* 8. 1959. Heft 5. S. 535–541.

44. *Obrhel J.* Neue Pflanzenfunde im mittelböhmischem Ordovizium // *Vestník Ustředního ústavu geologického*. 1968. V. XLIII. P. 463–464.

45. *Remy W., Hass H.* Das Ur-Landpflanzen-Konzept – unter besonderer Berücksichtigung der Organisation altdevonischer Gametophyten // *Argumenta Palaeobotanica*. 1986. Bd. 7. P. 173–214.

46. *Remy W., Hass H.* *Kidstonophyton discoides* nov. gen., nov. spec., ein Gametophyt aus dem Chert von Rhynie (Unterdevon, Schottland) // *Argumenta Palaeobotanica*. 1991a. Bd. 8. P. 29–45.

47. *Remy W., Hass H.* *Langiophyton mackiei* nov. gen., nov. spec., ein Gametophyt mit Archegoniophoren aus dem Chert von Rhynie (Unterdevon, Schottland) // *Argumenta Palaeobotanica*. 1991b. Bd. 8. P. 69–117.

48. *Remy W., Remy R.* Lyonophyton rhyniensis nov. gen. et nov. spec., ein Gametophyt aus dem Chert von Rhynie (Unterdevon, Schottland) // Argumenta Palaeobotanica. 1980. Bd. 6. P. 37–72.
49. *Remy W., Remy R., Hass H., Schultka St., Franzmeyer F.* Sciadophyton Steinmann – ein Gametophyt aus dem Siegen // Argumenta Palaeobotanica. 1980. Bd. 6. P. 73–94.
50. *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.
51. *Retallack G.J.* Scoyenia burrows from Ordovician palaeosols of the Juniata Formation in Pennsylvania // Palaeontology. 2001. V. 44. Part 2. P. 209–235.
52. *Richardson J.B.* Late Ordovician and Early Silurian cryptospores and miospores from northeast Libya // Subsurface Palynostratigraphy of Northeast Libya. 1988. P. 89–109.
53. *Schweitzer H.-J.* Pflanzen erobern das Land. Kleine Senckenberg-Reihe. 1990. №. 18. 75 p.
54. *Schweitzer H.-J.* Die Landnahme der Pflanzen // Decheniana (Bonn). 2003. Bd. 156. P. 177–215.
55. *Schweitzer H.-J.* Professor Pant's contribution to the discovery of the gametophyte and the alternation of generations of the psilophytes // Vistas in Palaeobotany and Plant Morphology: Evolutionary and Environmental Perspectives. Professor D.D. Pant Memorial Volume. 2004. P. 27–39.
56. *Snigirevskaya N.S., Nadler Ju.S.* Habit and relationships of Orestovia (Middle Devonian) // Palaeontographica. Abt. B. 1994. Bd. 233. Lfg. 1–6. P. 11–18.
57. *Taylor T.N.* The origin of land plants: some answers, more questions // Taxon. 1988. V. 37(4). P. 805–833.
58. *Taylor T.N., Remy W., Hass H., Kerp H.* Fossil arbuscular mycorrhizae from the Early Devonian // Mycologia. 1995. V. 87. P. 560–573.
59. *Taylor T.N., Taylor E.L., Krings M.* Paleobotany. The biology and evolution of fossil plants. N.Y.: Elsevier, 2009. 1230 p.
60. *Wang D.* Two species of Zosterophyllum from South China and dating of the Xujiachong Formation with a biostratigraphic method // Acta Geologica Sinica. 2007. V. 81 (4). P. 525–538.
61. *Wellman C.H.* New evidence for the nature of earliest land plants // Polen (antes an. Assoc. Palinol. Leng. Esp.). 2004. V. 14. P. 135–136.
62. *Wellman C.H., Osterloff P.L., Mohiuddin U.* Fragments of the earliest land plants // Nature. 2003. V. 425. P. 282–285.

Научный доклад

С.В. Наугольных

**Колонизация суши:
продуценты первых наземных
экосистем**

Формат 60 x 84/16
Гарнитура Таймс
Усл. печ. л. 1,5. Усл. изд. л. 1,1
Тираж 20 экз.

Издатель – Российская академия наук

Подготовлено к печати
Управлением научно-издательской деятельности РАН

Отпечатано на оборудовании Управления делами РАН

Издано в авторской редакции

Издается в соответствии с распоряжением
президиума Российской академии наук
от 24 октября 2017 г. №10106-765,
распространяется бесплатно.