

УДК 581.527.2:581.9(235.21)

**В. И. Авдеев****Этапы формирования степных ландшафтов в Евразии. Меловой период**

С использованием различных палеоданных, современной биосистематики растений, предшествующих публикаций автора статьи впервые приведена картина ранних этапов становления таксонов степей в меловом периоде.

**Ключевые слова:** меловой период, виды растений, зачатки прастепей.

В истории земной флоры наименее изученными остаются этапы становления родов растений в меловом периоде. Это связано прежде всего с плохой сохранностью и идентификацией остатков, отпечатков растений этого времени. Е. В. Вульф [1] считал, что в меловом периоде в Евразии, Северной Америке господствовали леса. Согласно его взглядам, в Евразии близкие рода цветковых и голосеменных растений произрастали на огромной территории — от Восточной Азии до окраин Западной Европы (включая Британские острова), на западе Европы и в Англии местами росли мангры. С другой стороны, ряд авторов для юга Евразии и Северной Африки в меловом периоде указывают на наличие тогда обширного аридного климатического пояса, в который входили современные территории Сахары, Атласа и Египта (север Африки), Ближнего Востока, Малой, Передней, Средней и Центральной Азии, вплоть до севера Индокитая. В южном полушарии Земли под воздействием аридного климата находились западные районы Южной Америки, области Центральной Африки. Однако же отмечается, что в те времена на территории Пиренеев, Балкан (в целом юга Европы), далее на восток до Приаралья, Средней Азии, севера Афганистана включительно, в ряде районов Центральной Америки климат не являлся жарким, пустынного типа, а больше представлял собой переменного-влажного климата аридного или же семиаридного типа [2—5].

В конце мелового периода, с эпох позднего турона — маастрихта (95...66 млн. лет назад), на схемах показана мощная миграция цветковых растений с востока на запад и на юго-восток Евразии [6]. Но эта миграция исходила только из Центральной Азии (континентальные районы Монголии, Северного Китая и т.п.), где климат был больше семиаридного типа, а не из Восточной Азии, как иногда сейчас думают. Судя по тому, что в это же время в Казахстане росла смешанного типа узко- и широколиственная флора (виды родов зизифус, тополь, магнолия, платан, тисс и др.), а климат был довольно сухой [7], в тот период из Центральной Азии проникала на запад Евразии и местная ксерофитная флора. О том, что это была не так называемая «австралийская флора», говорит факт, что на севере Евразии не были отмечены типичные рода Австралии (например, эвкалипт).

О древнем центральноазиатском центре генезиса такой ксерофитной флоры говорил Е. В. Вульф [1]. По данным Е. Д. Заклинской [6], в это же время шло расселение флоры из Западной Европы в Северную Америку, а также из Северной Африки на запад обширной Области Древнего Средиземноморья (ОДС). Последнее только подтверждает взгляды М. Г. Попова [8] о древней роли флоры Африки («флоры Вельвичии») в истории флоры Евразии. Сведений о формировании в это время степной флоры нет. Как известно, в конце эпохи альба, около 100 млн. лет назад, в Казахстане среди хвойно-лиственных видов (секвойя, магнолия, зизифус, виноград и др.) отмечено произрастание бобовых растений [7]. Их появление (пыльцевой комплекс «*Leguminosites*») в это время не является не-

© Авдеев В. И., 2014

ожиданным, ибо это семейство по белковым маркерам известно как одно из древнейших семейств цветковых растений на севере Евразии [9].

Ботаники считают, что цветковые растения появились не позднее чем в начале мелового периода, а затем в конце его достигли сильного развития [3, 5 и др.]. Среди злаков известны палеонаходки типа бамбуков, арундо, тростника. По белковым маркерам (БМ) к числу древнейших принадлежат такие рода, как просо, сорго, рис, ветвянка, перистошестинник и кортадерия [10—12].

Из трибы просовых по БМ древнейшие — ветвянка, представленная видом ветвянка гусеницевидная — *Brachiaria ericiformis* (Smith) Griseb. (ее ареал — от Малой Азии, Кавказа до Гималаев, вид бывшей ОДС), имеющая среди белков-проламинов только  $\omega\beta$ -компоненты; просо сорное и посевное (ареал — во всех частях света;  $\omega\beta\alpha$ -компоненты), менее древние рода — это остьянка [остьянка курчаволистная — *Oplismenus undulatifolius* (Ard.) Beauv.; от Кавказа по востоку бывшей ОДС до юга Китая;  $\omega\beta\alpha$ - и отчасти БП-компоненты] и щетинник [щетинник итальянский, или чумиза — *Setaria italica* L. Beauv.; в культуре; те же компоненты]. Все подтрибы просовых растут в Евразии и Америке. Из трибы бородачевниковых изученный по БМ серобородник сибирский (*Sporopogon sibiricus* Trin.) имеет  $\omega\beta$ БП-компоненты (ареал в лесной зоне, от Джунгарии, юга Восточной Сибири, до Дальнего Востока). Сама подтриба сахаротростниковых, к которой относится род серобородник, как и подтриба бородачевниковых, имеет ареалы в Евразии и Америке, а ряд других подтриб злаков известны в Африке, Евразии до Австралии включительно [10].

О том, что виды с такими крупными ареалами являются не всегда столь древними, свидетельствуют БМ вида споробол плодущий [*Sporobolus fertilis* (Steud.) W. Claut.], у которого природный ареал приходится на Восточную и Южную Азию, а ареал этого рода, как и всех подтриб свиноевых, также приходится на Евразию и Америку. У этого вида споробола есть только  $\gamma\beta\alpha$ -компоненты, т.е. он не более чем средневозрастной таксон. Освоение Евразии, Америки этими родами происходило за счет расселения их из западной части Евразии в пределы Северной Америки (затем и южнее) через известный палеобиологам Североатлантический флористический мост. Происходило это, как отмечалось, в самом конце мелового периода [6], а родам этим, видимо, не менее 85—90 млн. лет.

Перечисленные выше трибы в основном растут во влажных местах (пески, галечники), в лесной зоне, на склонах гор. В зону же степей заходят подтрибы полевищковых (род змеевка, ареал ограничен Евразией) и хлорисовых (хлорис — *Chloris* Sw., свиной — *Cynodon Rich.*, Евразия, Северная и Южная Америка, Африка, Австралия). По Н. Н. Цвелеву [10], рода хлорисовых и ряд других (трибы просовых, бородачевниковых) начиная с конца мелового периода пошли по пути ксероморфогенеза. В этой связи рода хлорис, отчасти свиной, вначале обитавшие по речным поймам, морским заливам, затем вошли в число древнейших таксонов, принимавших прямое участие в формировании первых флороценотивов прастепей Евразии и Северной Америки в конце мелового периода и в более поздние времена. В Евразии они локализовались в ее юго-западной части, а во время обширной трансгрессии Тетиса сохранялись на микроконтинентах — от Пиренейского до Иранского, возможно и восточнее. В настоящее время рода хлорисовых (*Buchloe*, *Bouteloua*) в Северной Америке входят в состав местных прерий [13, 14], сохранив на этом континенте свой исходный древнестепной облик. Е. В. Вульф [1] относил североамериканские прерии к лесостепному типу современной растительности.

Что касается родов трибы пшеницевых (рожь, ячмень, пшеница, эгилопс, пырей, житняк и др.), то они имеют древние фракции проламинов, однако по доле ДНК, типу

ареала являются не столь древними таксонами. Ареалы их не выходят за пределы Евразии, т.е. формировались они лишь только в третичном периоде. У пшеницы (как и других фестукоидных злаков) в семенах доля проламинов сравнительно высока (более 30%), что уже не характерно для эволюционно древнейших таксонов. По типу белковых спектров род рис ближе к древним бамбукам, к пшеницевым ближе всего находятся трибы просовых, костровых, свиноевых, триостренницевых, бородачевниковых [11, 15, 16].

Остановимся на анализе древнейших злаков. Из названных выше родов компонентами древних тугаев (саванноидов, речных пойм [17]), доходящих до нижнегорья, являются рода сорго (триба бородачевниковых), просо (просовых), арундо и тростник (тростниковых), рис (рисовых). Бамбуки (подсемейство бамбуки), рода ветвянка и перистошестинник (триба просовых), кортадерия (из одноименной трибы) приурочены к лесной зоне, поднимаются в горах до среднегорья. Однако их возраст, типы ареалов различны. Так, одним из самых древних является бамбук из рода *Olyra* L. [1], самым молодым — тростник. Учитывая, что гондванские континенты Африка и Южная Америка разделились в течение 115...90 млн. лет назад [6], бамбук (*Olyra*), просо, ветвянка, перистошестинник, занимая ареалы на этих двух континентах, появились там, конечно же, до их разделения. Судя по всем палеоданным [5, 7], в северном полушарии Земли сильное потепление, расселение туда с юга теплолюбивых растений (в том числе пальм) шло в период с конца сеномана — начала турона до конца кампана, т.е. на отрезке 95...70 млн. лет назад. Наконец, как отмечено выше, именно в конце турона — в маастрихте (те же 90...70 млн. лет назад) из западной части Африки, ранее контактировавшей с Южной Америкой, шло расселение растений на запад современной Европы [6]. На богатую флору, более влажный, чем сейчас, климат в северной части Африки указывал еще Е. В. Вульф [1]. Из этого следуют такие выводы. Рода бамбуков, ветвянка, перистошестинник, кортадерия возникли в северном полушарии, на северо-западе Африки или же на контактной с нею (тетисовой) западной территории Евразии. Вернее будет последнее, так как кортадерия могла попасть в Новую Зеландию только через Юго-Восточную Азию, где позднее вымерла. Возникли же эти рода, конечно, еще раньше, не менее чем 120 млн. лет назад.

Как видим, расселение таких родов на север длилось около 25 млн. лет, так что их ареалы охватили огромную территорию, до Дальнего Востока, Восточной Азии, западного побережья Северной Америки [5], вплоть до 55—60° с.ш. В это же самое время произошла сильная трансгрессия Тетиса в Евразии, а немного позднее проявились небольшие поднятия участков суши, на которых процветали смешанные субтропические леса (так называемая платановая флора). Это был весьма благоприятный и длительный период для расселения древнейших злаков. Саванноидные злаки (сорго, просо, рис, арундо, тростник) заняли места около обширного морского побережья, вдоль русел рек, образовав древние тугаи. Судя по современным видам, высота их растений составляла от 0,4 м (просо и т.п.) до 3—5 м (арундо), а их природный ареал не заходил в Америку (т.е. это были евразийские, экологически локальные рода). Другая же группа злаков — бамбуки, ветвянка, кортадерия, перистошестинник, высотой от 0,3—1 м (ветвянка, перистошестинник) и до 45 м (бамбуки), — расселилась в зоне субтропических лесов, больше по их окраинам, на полянах, водоразделах. Здесь они сформировали каждый по отдельности или в смеси низкотравные злаковые луга и высокорослые саванны (пралесостепи). О древних саванных ландшафтах на территории Евразии говорили в своих научных работах такие известные ботаники, как П. Н. Овчинников, Я. И. Проханов [13, 17]. Рода эти являются по происхождению таксонами ОДС, однако же, в отличие от вышеназванных, проникшими на территорию американского континента.

Известно, что во второй половине мелового периода на севере Евразии, в частности в Казахстане, в конце альба, около 100 млн. лет назад, произрастали бобовые растения [7]. Но состав их для этого периода не был определен.

В палеофлоре Бадхыза (юго-запад Средней Азии) в середине эпохи эоцена третичного периода среди древесной флоры отмечено местонахождение каких-то бобовых и рода *Cassia* L. [17], который относится к цезальпиниевым — близким родственникам бобовых растений. Сейчас этот род распространен в тропиках, субтропиках Африки, Азии и Америки. Рода *Cassia*, также *Afselia* Smith, *Dialium* L., как и многие другие рода цезальпиниевых, имеющие такого же типа ареалы (доходящие в ряде случаев до Австралии), по белкам являются древнейшими таксонами. Примечательно, что *Afselia*, *Dialium*, некоторые виды цезальпинии (*Caesalpinia* L.) не содержат в семенах даже глобулинов, т.е. это очень древние растения [18]. У них доля глобулинов составляет от 0% (*Cassia* и т.п.) до 78% (как у ряда наиболее молодых видов цезальпинии), значения же эволюционного коэффициента ( $A_c$ ) составляют от 0,0—0,1 (*Cassia*, *Dialium*) до 3,0—4,6 у других разновозрастных родов. Логично предполагать поэтому, что древнейшие цезальпиниевые возникли в том же регионе, что и вышеназванные древнейшие злаки, но не позднее второй половины мелового периода. Их последующее расселение в Африке и Южной Америке происходило во время бывшего контакта этих двух гондванских континентов (100 млн. лет назад и ранее), а в Австралию цезальпиниевые расселились через юг, затем юго-восток Евразии. Известно также, что на севере Африки, юге Европы в это же самое время были распространены виды акации (*Acacia* Mill.), произрастающие ныне в саваннах, редколесьях и сухих кустарниковых степях Южной Америки (вместе с родами мимоза — *Mimosa* L., багряник — *Cercis* L.), Австралии (так называемых сообществах хатингов, скребов, мали) и Африки [1, 14, 19]. Из этих данных видно, что названные рода саванн (акация, мимоза и другие из семейства мимозовых) являются также очень древними, имели тот же самый путь расселения, что и древнейшие злаки, а также цезальпиниевые. Однако в семенах мимозовых всегда имеются глобулины (24—57%), а показатель  $A_c$  составляет от 0,6—1,5 до 5,0 [18], т.е. по возрасту они моложе цезальпиниевых. Поэтому расселение этих древнейших родов подсемейства мимозовых в пределах бывшего гондванского блока Африка — Южная Америка происходило уже позднее, чем цезальпиниевых, где-то 90—95 млн. лет назад.

А. П. Хохлаков [20] высказал мнение, что собственно бобовые (*Fabaceae*) возникли от древесных мимозовых. Однако этот автор принимает во внимание лишь травянистые бобовые, тогда как наиболее древними по белкам являются их древесные виды. Так, есть целый ряд родов (*Pericopsis*, *Cladrastis*, *Anagyris*, *Maackia*, *Sophora*, *Cytisus* и др.), у видов которых в семенах нет глобулинов или же показатель  $A_c$  составляет 0,21—0,97 [18]. Эти рода обитают в Евразии, на юге вплоть до Малайского архипелага, Австралии, в Африке и Северной Америке. Возникнуть они могли в самом конце мелового периода — начале палеоцена третичного периода (65—70 млн. лет назад) в тропических и субтропических лесах в западной части ОДС (включая крайний север Африки), а расселились на север Америки по названному Североатлантическому флористическому мосту. Р. В. Камелин [17] появление на востоке ОДС, например, родов *Sophora*, *Cytisus*, *Genista*, а также рода *Cercis* связывает с древними лесными флороцено типами из каштанодубов, развившимися в ОДС начиная с конца мелового периода и позднее. Как уже отмечалось [7], бобовые, видимо, представленные этими же родами, произрастали в конце эпохи альба на территории Казахстана в составе широколистных лесов, ксерофитных редколесий из магнолии, хурмы, зизифуса, винограда, аралии, гинкго, секвойи и др. Заметим, что по иммунохимическим белковым маркерам семян (ИМ) к таким древним родам, как *Genista*, *Cytisus*,

*Sajanus* близки хорошо известные рода люпин, фасоль, вигна, *Dolichos* [9]. Принимая во внимание характер их ареала (больше это рода Старого Света, а род фасоль за его пределами приурочен только лишь к Северной Америке), зарождение этих травянистых родов, как и столь же древнего по ИМ рода термопсис, можно отнести к началу третичного периода.

Подведем итоги по меловому периоду. В это геологическое время на месте современной степной зоны выявились различия в характере флоры и растительности. Для Европы, почти всей азиатской части Евразии, а также для севера Африки был весьма характерен субтропический и тропический климат засушливого типа с соответствующей ему лесной флорой ксерофитного, ксеромезофитного и мезофитного характера (пальмы, падубы, магнолия и т.д.). Восточнее, с Прикаспия, южной части Сибири, флора была уже переходной, с севера к ней примешивались листопадные леса из дуба, бука, ореха, клена и др. В Сибири, Центральной Азии и на севере Восточной Азии линия раздела этих флор проходила по современным территориям Северного Прикаспия, крайнего юга Сибири (около 60° с.ш.), севера Монголии и Китая (45—40° с. ш.).

Наиболее ранние представители злаков (род *Olyra*), цезальпиниевых (*Cassia*), мимозовых (*Mimosa*), бобовых (*Sophora*) и им подобные, названные выше, создавшие в меловом периоде древнейшие саванны, флороценоотипы прастепей, пралесостепей были впервые отмечены на западе Евразии (от Европы и до Средней Азии) и на сопредельном им севере Африки. Это, по-видимому, было связано с тем, что, по А. Л. Тахтаджяну [3], здесь сказывалось мягкое влияние теплого Палеогольфстрима. По данным С. В. Мейена [21], на севере Африки обнаружены древнейшие палеонаходки цветковых растений. Но можно полагать, что предки цветковых растений (например, беннетитовые [21]) зародились непосредственно в Лавразии (т.е. на древней территории Евразии), а затем достигли Африки, где дали начало первым покрытосеменным растениям.

Для древнейших южных родов ксерофитного типа запад Евразии и север Африки были и самыми удобными, широкими путями расселения. Ведь в конце мелового периода засушливая субтропическая и тропическая зоны на севере единого континента Евразии достигали Британских островов и западной части Скандинавии. Поэтому из Африки в Южную Америку, в ту пору еще не совсем разделившихся, могли быстро переселяться все древнейшие рода (*Olyra*, *Mimosa* и др.), а через Североатлантический флористический мост позднее (вплоть до конца эоцена [6]) в Северную Америку мог проникнуть уже ряд других родов (*Sophora*, хлорисовые злаки и др.). На востоке же Евразии виды ксерофитных редколесий не проникали севернее 50° с. ш., не имея поэтому контакта с Северной Америкой, а могли лишь расселяться на юг и далее на крайний юго-восток Евразии, до побережья Тихого океана. Следовательно, по этой причине еще в меловом периоде в южной части Азии появились ксерофитные редколесья, однако возникли они на западе Евразии. Позднее, в третичном периоде, расселяясь, они достигли на юго-востоке и территории Австралии, образовав широко известные там скребы, или хатинги. В конце мелового периода в Евразии также формировались древнейшие злаки тугаев (арундо, тростник и др.), которые сохранились до современной эпохи.

#### Список использованной литературы

1. Вульф Е. В. Историческая география растений. М. ; Л. : АН СССР, 1944. 648 с.
2. Перельман А. И. Древние и современные ландшафты Средней Азии // Природа. 1963. № 3. С. 15—23.
3. Тахтаджян А. Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л. : Наука, 1970. 147 с.
4. Ушаков С. А., Ясаманов Н. А. Дрейф материков и климаты Земли. М. : Мысль, 1984. 206 с.
5. Вахрамеев В. А. Фитогеография, палеоклиматы и положение материков в мезозое // Вестник АН СССР. 1985. № 8. С. 30—42.

6. Заклинская Е. Д. Различие и общность основных компонентов флоры кайнофита в свете теории движения материков // Палинология в СССР. М. : Наука, 1976. С. 83—87.
7. Корнилова В. С. Очерк истории флоры и растительности Казахстана // Растительный покров Казахстана. Алма-Ата : Наука, 1966. С. 37—190.
8. Попов М. Г. Основы флорогенетики. М. : АН СССР, 1963. 135 с.
9. Авдеев В. И. Этапы формирования степных ландшафтов в Евразии. Аспекты эволюции видов *Fabaceae*, *Ranunculaceae* // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2009. № 4. С. 191—195.
10. Цвелев Н. Н. Злаки СССР. Л. : Наука, 1976. 788 с.
11. Конарев А. В., Семихов В. Ф., Примак С. П., Арефьева Л. П. О составе спирторастворимой фракции белков семян злаков // Сельскохозяйственная биология. 1984. № 7. С. 13—17.
12. Авдеев В. И., Саудабаева А. Ж. Белковые маркеры у ряда культивируемых злаков в Оренбуржье [Электронный ресурс] // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. 2012. № 4 (4). С. 28—33. URL: <http://www.vestospu.ru>
13. Проханов Я. И. Травянистые равнины и новейшие пустыни, их природа и происхождение // Проблемы филогении растений: труды МОИП. Отделение биологии. 1965. Т. 13. С. 124—154.
14. Леме Ж. Основы биогеографии. М. : Прогресс, 1976. 311 с.
15. Прусаков А. Н., Семихов В. Ф., Тимошенко А. С. Об адаптивных типах проламинов // Тезисы докладов Международной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения академика Н. В. Цицына : сб. статей. М. : ГБС РАН, 1998. С. 171—173.
16. Семихов В. Ф., Новожилова О. А., Арефьева Л. П. О некоторых закономерностях изменений биохимических показателей семян в процессе эволюции злаков и возможность их использования в отделенной гибридизации и интродукции // Тезисы докладов Международной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения академика Н. В. Цицына : сб. статей. М. : ГБС РАН, 1998. С. 445—447.
17. Камелин Р. В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л. : Наука, 1973. 256 с.
18. Благовещенский А. В., Александрова Е. Г. Биохимические основы филогении высших растений. М. : Наука, 1974. 104 с.
19. Коровин Е. П. Растительность Средней Азии и Казахстана. Ташкент ; М. : Саогиз, 1934. 480 с.
20. Хохряков А. П. Закономерности эволюции растений. Новосибирск : Наука, 1975. 204 с.
21. Мейен С. В. География макроэволюции у высших растений // Журнал общей биологии. 1987. Т. 43, № 3. С. 291—309.

Поступила в редакцию 14.11.2014 г.

**Авдеев Владимир Иванович**, доктор сельскохозяйственных наук, профессор  
Оренбургский государственный аграрный университет  
460014, Российская Федерация, г. Оренбург, ул. Челюскинцев, 18  
E-mail: [avdeev\\_vl\\_iv@mail.ru](mailto:avdeev_vl_iv@mail.ru)

UDC 581.527.2:581.9(235.21)

**V. I. Avdeev**

### **Formation stages of steppe landscapes in Eurasia. Cretaceous period**

Using different paleodata, modern biosystematics of plants, previous publications of the author, the article for the first time describes the early stages of formation of steppe taxa in the Cretaceous period.

**Key words:** Cretaceous period, plant species, rudiments of proto-steppes.

**Avdeev Vladimir Ivanovich**, Doctor of Agricultural Sciences, Professor  
Orenburg State Agrarian University  
460014, Russian Federation, Orenburg, ul. Chelyuskintsev, 18  
E-mail: [avdeev\\_vl\\_iv@mail.ru](mailto:avdeev_vl_iv@mail.ru)