

Министерство образования Республики Беларусь

Учреждение образования
«Гомельский государственный университет
имени Франциска Скорины»

А. П. ГУСЕВ

ЭВОЛЮЦИЯ БИОСФЕРЫ

Рекомендовано учебно-методическим объединением
по образованию в области горнодобывающей промышленности
в качестве учебного пособия
для обучающихся по специальности 1-51 01 01
«Геология и разведка месторождений полезных ископаемых»

Гомель
ГГУ им. Ф. Скорины
2023

УДК 551.7(075)
ББК 28.080.702я73
Г962

Рецензенты:

доктор геолого-минералогических наук, член-корреспондент
НАН Беларуси М. А. Богдасаров;
доктор геолого-минералогических наук А. Н. Галкин

Рекомендовано к изданию научно-методическим советом
учреждения образования «Гомельский государственный
университет имени Франциска Скорины»

Гусев, А. П.

Г962 Эволюция биосферы: учебное пособие / А. П. Гусев ;
Гомельский гос. ун-т им. Ф. Скорины. – Гомель : ГГУ им.
Ф. Скорины, 2023. – 123 с.
ISBN 978-985-577-914-9

Учебное пособие включает тематику занятий, пояснительный материал, задания и вопросы для самоконтроля, литературу по дисциплине «Эволюция биосферы». Рассмотрены общие сведения о биосфере и живом веществе, формирование и развитие биосферы в архейском, протерозойском и фанерозойском зонах, закономерности преобразования геосфер живыми организмами.

Адресовано студентам специальности 1-51 01 01 «Геология и разведка месторождений полезных ископаемых».

УДК 551.7(075)
ББК 28.080.702я73

ISBN 978-985-577-914-9

© Гусев А. П., 2023
© Учреждение образования
«Гомельский государственный университет
имени Франциска Скорины», 2023

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	4
1 Биосфера и ее строение: общие сведения.....	9
1.1 Биосфера как оболочка Земли.....	9
1.2 Биологический круговорот.....	13
1.3 Биосферные функции живого вещества.....	16
2 Эволюция биосферы в хадее и архее.....	22
2.1 Образование Земли и зарождение жизни.....	22
2.2 Архейские экосистемы.....	27
3 Эволюция биосферы в протерозое.....	30
3.1 «Кислородная революция» палеопротерозоя.....	30
3.2 Эукариоты.....	34
3.3 Биосфера в неопротерозое.....	35
4 Эволюция биосферы в палеозое.....	41
4.1 «Кембрийский взрыв» и «ордовикская радиация».....	41
4.2 Выход биоты на сушу.....	46
4.3 Биосфера в каменноугольном периоде.....	49
4.4 Биосфера в пермском периоде.....	55
5 Эволюция биосферы в мезозое.....	60
5.1 Становление и развитие мезозойских экосистем.....	60
5.2 Динозавры – ключевые виды мезозойских экосистем...	67
5.3 Цветковая революция и ее последствия.....	72
6 Эволюция биосферы в кайнозое.....	77
6.1 Эволюция кайнозойских экосистем.....	77
6.2 Антропоцен.....	84
7 Биосферные кризисы.....	92
7.1 Массовые вымирания в фанерозое.....	92
7.2 Причины массовых вымираний.....	94
7.3 Великие вымирания как биосферные кризисы.....	100
Литература.....	109
Приложение А. Эволюция ключевых групп организмов.....	111
Приложение Б. Эволюция динозавров.....	114
Приложение В. Эволюция млекопитающих.....	121

ВВЕДЕНИЕ

Современные геосферы претерпели значительные изменения за прошедшие 4,6 млрд лет с момента образования Земли. Ведущим фактором этих изменений была деятельность живых организмов. Результатом титанического труда живых организмов является химический состав атмосферы и гидросферы, климатическая система, строение и даже, вероятно, движения земной коры.

Биологическая эволюция представляет собой естественный процесс развития живых организмов, который определяется изменчивостью, наследственностью и естественным отбором организмов. Эволюция организмов тесно связана с эволюцией среды их обитания – биосферы.

Сформулированы следующие теоретические положения, лежащие в основе представлений об эволюции биосферы:

Принцип необратимости эволюции (принцип Ч. Дарвина и Л. Долло, закон Л. Долло): биологическая эволюция необратима.

Закон усложнения системной организации (закон К. Ф. Рулье по Н. Ф. Реймерсу, 1994): историческое развитие живых организмов приводит к усложнению их организации путем нарастающей дифференциации функций и органов, выполняющих эти функции; движущей силой выступает необходимость приспособляться к непрерывно меняющимся условиям окружающей среды.

Принцип цефализации (принцип Д. Дана): в ходе геологического времени наблюдается рост (развитие) центральной нервной системы (мозга) живых организмов.

Закон (гипотеза) Красной Королевы: виды живых организмов должны постоянно изменяться и адаптироваться, чтобы существовать и не вымереть в изменяющейся окружающей среде. Гипотеза выдвинута Л. Ван Валеном для объяснения того факта, что вероятность вымирания для групп организмов является постоянной в пределах группы и случайной среди групп («приходится бежать со всех ног, чтобы только остаться на том же месте» – «Алиса в Зазеркалье»). При коэволюции видов происходит «эволюционная гонка вооружений» (Ван Вален, 1973): «хищник-жертва», «хозяин-паразит».

Гипотеза придворного шута: абиотические факторы, а не биотическая конкуренция являются основными движущими силами процессов эволюции, которые вызывают видообразование. Термин был введен Э. Барноски (1999).

Правило Э. Копа: в эволюционной линии тех или иных организмов потомки становятся все крупнее и крупнее предков. Правило демонстрируется на морских беспозвоночных, динозаврах, млекопитающих. С увеличением размера возрастает продолжительность жизни, упрощается поддержание постоянной температуры тела, увеличивается мозг. Большой размер – лучшая защита от хищников.

Закон Э. Копа: предки любой крупной группы живых организмов должны иметь небольшой размер и быть малоспециализированными.

Правило Д. Фостера (островной эффект): организмы увеличиваются или уменьшаются в размерах в зависимости от доступности ресурсов. В условиях острова при ограниченных пищевых ресурсах наблюдается уменьшение размеров изначально крупных организмов (карликовые мамонты, олени, гиппопотамы и т. д.). При значительных пищевых ресурсах и отсутствии хищников изначально мелкие организмы могут увеличиваться в размерах (островной гигантизм).

Закон внутреннего динамического равновесия: вещество, энергия, информация и динамические качества отдельных природных систем и их иерархии взаимосвязаны настолько, что любое изменение одного из этих показателей вызывает сопутствующие функционально-структурные количественные и качественные изменения, сохраняющие общую сумму вещественно-энергетических, информационных и динамических качеств систем, где эти изменения происходят, или в их иерархии (формулировка Н. Ф. Реймерса, 1994).

Биогенетический закон (закон Э. Геккеля по Н. Ф. Реймерсу, 1994): онтогенез организма есть краткое и сжатое повторение филогенеза данного вида, т. е. индивид в своем развитии повторяет эволюционное развитие своего вида.

Геогенетический закон (закон Д. В. Рундквиста по Н. Ф. Реймерсу, 1994): минералогические процессы в короткие интервалы времени как бы повторяют (в измененном виде) общую историю геологического развития; геологические процессы развития однопавлены во всех масштабах эволюции Земли.

Системогенетический закон (по Н. Ф. Реймерсу, 1994): природные системы в индивидуальном развитии повторяют в сокращенной и закономерно измененной форме эволюционный путь своей системной структуры.

Закон неравномерности развития природных систем (по Н. Ф. Реймерсу, 1994): системы одного уровня иерархии развиваются не строго синхронно.

Правило экологической пирамиды (или правило 10 % Р. Линдемана): при переходе от одного пищевого уровня к следующему количество доступной энергии уменьшается на порядок.

Закон физико-химического единства живого вещества В. И. Вернадского (по Н. Ф. Реймерсу, 1994): все живое вещество биосферы Земли физико-химически едино.

Первый биогеохимический принцип В. И. Вернадского: биогенная миграция атомов химических элементов в биосфере всегда стремится к максимальному своему проявлению.

Второй биогеохимический принцип В. И. Вернадского: эволюция видов в ходе геологического времени, приводящая к созданию устойчивых в биосфере форм жизни, идет в направлении усиления биогенной миграции атомов.

Изучение эволюции биосферы позволило выявить ряд эмпирических закономерностей:

- эволюция имеет необратимый характер;
- в ходе геологического времени увеличивается масса живого вещества (биомасса) и биологическое разнообразие (как таксономическое, так и экосистемное);
- в ходе геологического времени происходит ускорение биологической эволюции;
- эволюционный процесс неравномерен как по скорости, так и по упорядоченности изменений (когерентная и некогерентная эволюция);
- вымирание сопутствовало всему развитию жизни на Земле (с одной стороны происходило постепенное вымирание старых форм и появление новых в ходе эволюции; с другой стороны отмечаются периоды массовых вымираний, происходившие в относительно короткие периоды времени);
- эволюция живого вещества прямо или косвенно обуславливает эволюцию атмосферы, гидросферы, литосферы, в том числе химического состава геосфер, климата, геологических процессов, ландшафтов;
- в ходе эволюции наблюдается тенденция цефализации, которая выражается в развитии центральной нервной системы у животных.

Важной теоретической проблемой является вопрос: применимо ли понятие эволюции к биосфере? *Биологическая эволюция (филогенез)* – историческое развитие в ряду поколений, необратимо меняющее онтогенез. Необходимое условие биологической эволюции – это способность биосистемы к самовоспроизводству. В биосфере живые

и неживые компоненты объединяются в единое целое, поэтому ее изменения будут складываться из спонтанной эволюции живого вещества и детерминированной эволюции неживых компонентов (Жерихин, 2003).

Ученый В. Ф. Левченко (2012) указывает, что существуют две основные точки зрения:

– двигатель биологической эволюции – вариации на видовом или популяционном уровне, вызывающие изменения в геноме, а эволюция биосферы рассматривается как следствие микро- и макроэволюционных процессов;

– двигатель биологической эволюции – процессы на биосферном уровне. Экосистемы биосферы управляют эволюционными процессами своих компонентов, создавая условия селективного отбора среди множества форм организмов, появляющихся в результате событий на генетическом уровне.

Во втором случае, под факторами, канализирующими биологические процессы, подразумеваются ограничения, наложенные на эволюцию биологических систем. Эти ограничения сужают число вариантов вдоль всей эволюционной траектории.

Стремление биосферы (точнее живого вещества) к самосохранению может служить одной из важных причин ее эволюции: биосфера вынуждена эволюционировать, чтобы существовать. Среди факторов, канализирующих биологическую эволюцию, ведущую позицию занимает среда, которая постоянно изменяется и зависит как от эволюции организмов, так и от эволюции геосфер. Таким образом, анализ эволюции биосферы требует учета комбинации двух типов канализирующих факторов: независимых от живого вещества (космические и геологические эндогенные процессы) и зависимых от живого вещества, которые обладают способностью изменять окружающую среду.

Экоцентрическая концепция макроэволюции подчеркивает единство движущих факторов эволюции на всех уровнях организации жизни, включая экосистемный и биосферный. Макроэволюция и эволюция экосистем понимается как два аспекта одного и того же процесса биосферной эволюции, которая изучается с разных точек зрения. Крупные перестройки экосистем сопряжены с макроэволюционными событиями. Видообразование приводит к появлению новых фундаментальных и реализованных ниш и может рассматриваться как элементарный акт эволюции экосистемы (Левченко, 2012).

Следует отметить, что в настоящее время за счет развития новых методов исследований объем получаемой информации огромен, а новые данные, в свою очередь, требуют постоянного пересмотра устоявшихся гипотез и теорий в области эволюции биосферы. Поэтому данное пособие, адресованное как студентам, так и всем интересующимся проблемами эволюции жизни на Земле, представляет лишь краткий конспект одноименного курса, сопровождаемый списком литературы и приложениями.

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРИНЫ

1 БИОСФЕРА И ЕЕ СТРОЕНИЕ: ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ

1.1 Биосфера как оболочка Земли

Впервые термин «биосфера» в науку ввел Э. Зюсс (1875). Учение о биосфере разработал В. И. Вернадский. Определяя понятие «биосфера», В. И. Вернадский ввел *эмпирическое обобщение* – живое вещество. «*Живое вещество* – совокупность организмов – подобно массе газа растекается по земной поверхности – оказывает определенное давление в окружающей среде... Это движение достигается путем размножения организмов...» (Вернадский, 1989). Такое уникальное свойство живых организмов В. И. Вернадский назвал «всюдностью жизни». Это понятие позволяет количественно оценить влияние живых организмов на оболочки планеты, оценить их «геологическую работу».

Живое вещество – это совокупность всех живых организмов, населяющих планету в определенный промежуток времени. Живое вещество характеризуется биомассой, продуктивностью и разнообразием.

Академик В. И. Вернадский определил *биосферу* как область, где существует и существовало живое вещество; область, переработанную и измененную живым веществом на протяжении эволюции планеты.

Границы биосферы определяются границами существования живого вещества (полем существования живых организмов). Верхняя граница биосферы лимитируется действием ультрафиолетового солнечного излучения, которое оказывает биоцидное воздействие на все живые организмы – бактерий, простейших животных, растений и т. д. Интенсивность жесткой ультрафиолетовой радиации возрастает с высотой, а резкое увеличение происходит над озоновым слоем. Озоновый слой – это главный защитный экран, поглощающий УФ-радиацию. Благодаря ему наиболее активная в биологическом отношении часть солнечного излучения не достигает земной поверхности. Поэтому уровень озонового слоя считается верхней границей биосферы (20–25 км).

Нижняя граница биосферы определяется термодинамическими условиями в земной коре – температурой и давлением. С глубиной давление и температура растут и существование организмов при определенных их значениях становится невозможным. Предполагает-

ся, что такие условия наблюдаются уже на глубине 2–3 (до 5–6) км на континентах и 1–3 км под океанами.

Академик В. И. Вернадский включал в биосферу также всю осадочную, метаморфическую и гранитную оболочки планеты, т. е. допускал очень широкое толкование биосферы как области устойчивости жизни или области влияния живых организмов в масштабе геологического времени на геосферы. Области земной коры, находящиеся за пределами границ нынешней биосферы, но являющиеся результатом деятельности живого вещества, представляют собой метабиосферу (по Н. Б. Вассоевичу) или «былые биосферы» (по В. И. Вернадскому).

Помимо живого вещества В. И. Вернадский различал биогенное вещество (мертвая органика, детрит, торф, уголь и другие каустобиолиты, органогенные известняки и т. д.) и биокосное вещество (смесь живого и биогенного вещества с небиогенными горными породами).

Биомасса и продуктивность живого вещества. Биомасса – это запас (количество) живого органического вещества (растений, животных, грибов, бактерий). *Биологическая продукция* – это количество органического вещества, создаваемого за единицу времени на единицу площади. Различают продукцию первичную, создаваемую автотрофами, и вторичную, создаваемую гетеротрофами. В составе первичной продукции различают валовую – общую продукцию фотосинтеза и чистую – часть продукции, которая остается в автотрофных организмах после затрат на дыхание и выделение органического вещества в окружающую среду. *Продуктивность* – это скорость производства биомассы в единицу времени, которую оценивают в единицах энергии или накопления органического вещества.

В настоящее время биомасса Земли составляет 2 423 млрд т. На суше: растения – 2 400 млрд т (99,2 %); животные и микроорганизмы – 20 млрд т (0,8 %). Мировой океан: растения – 0,2 млрд т (6,3 %), животные и микроорганизмы – 3 млрд т (93,7 %). Ежегодно в процессе фотосинтеза образуется 150 млрд т сухого органического вещества. Характеристики биомассы и продуктивности живого вещества в биосфере по Т. А. Акимовой и др. (2001) приводятся в таблице 1.

Биоразнообразие. Конвенция о биологическом разнообразии (1992) трактует это понятие как «вариабельность живых организмов из всех источников, включая, среди прочего, наземные, морские и иные водные экосистемы и экологические комплексы, частью которых они являются; это понятие включает в себя разнообразие в рамках вида, между видами и разнообразие экосистем». Чаще всего рас-

смачивается таксономическое разнообразие, т. е. разнообразие видов, родов, семейств и т. д.

Так, по существующим оценкам (Groombridge B., Jenkins M. D. Global Biodiversity. Earth and living resources in the 21st century, 2000) на Земле в настоящее время насчитывается 14 млн видов. Причем число описанных видов (т. е. «известных науке») составляет 1 750 000, 12,5 % от предполагаемых (таблица 2). Наибольшее число видов приходится на беспозвоночных животных – 8 750 000 (63 % от всех видов). Из них наукой описано 1 098 000 (12,5 % от всех предполагаемых). На 2-ом месте – грибы – 1 500 000 видов (описано наукой только 72 000, или около 5 % от всех предполагаемых). Почетное 3-е место занимают бактерии – 1 000 000 видов (известно только 4 000 видов или 0,4 %).

Таблица 1 – Количественная характеристика биомассы и продуктивности современной биосферы

Показатель	Масса, млрд т
Биомасса живого вещества	6 065
Сухое вещество биомассы	2 135
Органическое вещество биомассы	2 064
Годовая продукция живого вещества (брутто)	590
Сухое вещество продукции	219
Органическое вещество продукции	212
Годовое потребление и выделение CO ₂	360
Годовой обмен метаболической воды	105
Годовое потребление и выделение кислорода	255
Годовой приток нетто-энергии фотосинтеза (Дж · 10 ¹⁸)	11 800

Таблица 2 – Биоразнообразие современной биосферы (по Global biodiversity..., 2000)

Царство, тип	Число известных видов	Число гипотетических видов
Бактерии	4000	1 000 000
Протисты	80 000	600 000
Животные позвоночные	52 000	55 000
Животные беспозвоночные	1 098 000	8 750 000
Грибы	72 000	1 500 000
Растения	270 000	320 000
Всего	1 750 000	14 000 000

Живое вещество биосферы обуславливает преобладающую часть химических превращений на планете, играет огромную преобразующую геологическую роль. За время существования биосферы живое вещество многократно (для разных круговоротов от 10^3 до 10^5 раз) пропустили через свою биомассу весь объем атмосферы, Мирового океана, почв, значительную часть минеральных веществ.

Живое вещество характеризуется следующими уникальными свойствами:

- стремлением заполнить собой все окружающее пространство (способность быстрого освоения пространства связана как с интенсивным размножением, так и со способностью организмов быстро увеличивать поверхность своего тела или образуемых ими сообществ);

- способностью к произвольному перемещению в пространстве (например, против течения воды, силы тяжести, ветра);

- специфическими химическими соединениями (белки, ферменты и др.), которые устойчивы при жизни и быстро разлагающиеся после смерти организмов;

- исключительным разнообразием форм, размеров, составов (биоразнообразие существенно превышает разнообразие минералов и горных пород);

- высокой способностью адаптироваться к условиям окружающей среды (некоторые организмы существуют при температурах, близких к абсолютному нулю, а другие – до $+250\text{ }^{\circ}\text{C}$, микроорганизмы встречаются в охлаждающих водах атомного реактора, в ледовых панцирях планеты, в бескислородной среде и т. д.);

- феноменально высокой скоростью протекания реакций на несколько порядков быстрее (в сотни, тысячи и даже миллионы раз), чем в абиотической среде (например, однометровый слой почвы планеты проходит через организмы дождевых червей всего за 150–200 лет; организмы-фильтраторы очищают воды Мирового океана от взвешенных веществ примерно каждые четыре года);

- высокой скоростью обновления – для биосферы в среднем скорость обновления живого вещества составляет 8 лет, для экосистем суши – 14 лет, а для экосистем океана – 33 дня.

В экологии выделяют уровни организации живого вещества (биологических систем):

- *молекулярный (генетический)* – биологические системы проявляются как функционирование биологически активных молекул – белков, нуклеиновых кислот, углеводов;

- *клеточный* – более сложные биологические системы, которые формируются из биологически активных молекул;
- *тканевый* – биологические системы представляют собой комплексы клеток, объединенных общим происхождением и функциями;
- *органный* – различные типы тканей взаимодействуют и образуют определенные органы;
- *организменный* – взаимодействие органов сводится в единую систему индивидуального организма;
- *популяционный* – биологическая система формируется однородными организмами, которые взаимосвязаны единством происхождения, образом жизни, местообитанием;
- *экосистемный* – система образована популяциями разных видов, взаимодействующими между собой и с окружающей средой;
- *биосферный* – система формируется всеми организмами в пределах планеты, жизнедеятельность которых определяет глобальные круговороты вещества и энергии.

1.2 Биологический круговорот

Центральным звеном функционирования биосферы, поддерживающим ее целостность, является биологический круговорот, в ходе которого происходит обмен веществом, энергией и информацией между живым веществом и его окружающей средой – атмосферой, гидросферой и литосферой. Суть биологического круговорота – постоянное образование и разрушение органического вещества. Малый биологический круговорот протекает в экосистемах (рисунок 1), которые формируют биосферу – глобальную экосистему. Большой (геологический) круговорот вовлекает в сферу деятельности живого вещества земную кору.

Продуцирование органического вещества организмами-автотрофами осуществляется процессами фотосинтеза и хемосинтеза. При фотосинтезе используется энергия солнечного света, с помощью которого из углекислого газа и воды производится органика и выделяется кислород. При хемосинтезе организмы-автотрофы используют энергию химического окисления простых неорганических соединений (аммиака в нитрит, сульфида в серу, двухвалентного железа в трехвалентное).

Разрушение (деструкция) *органического вещества* – гетеротрофные процессы разложения (аэробное и анаэробное дыхание, брожение), которые уравнивают продукционный процесс. Ор-

ганизмы-деструкторы разрушают органические вещества до простых минеральных веществ.

Животные активно минерализуют органические вещества и еще энергичнее – микроорганизмы. Благодаря деятельности микроорганизмов остатки животных и растений быстро минерализуются, превращаясь в углекислый газ и воду и т. д., которые частично снова используются для фотосинтеза. При минерализации происходит освобождение энергии, которая поглотилась при фотосинтезе, количество информации уменьшается. Энергия частично высвобождается в виде тепла, но главным образом, в виде химической энергии, носителями которой являются природные воды. Обогащаясь продуктами минерализации (углекислый газ, гумусовые кислоты, аммиак и т. д.) воды становятся химически высоко активными и обуславливают разрушение горных пород литосферы (выветривание), выполняют большую геохимическую работу. Противоположные процессы образования и разрушения органического вещества не могут существовать один без другого, они вместе образуют единый биологический круговорот атомов.



Рисунок 1 – Биологический круговорот (по Радкевичу, 1997)

Емкость биологического круговорота зависит от биомассы: чем больше биомасса, тем больше химических элементов вовлекается в биологический круговорот и тем больше воздействие живого веще-

ства на абиотические компоненты окружающей среды. Биологический круговорот атомов на Земле протекает миллиарды лет – с момента появления на планете живого вещества. По мере усложнения форм жизни происходила и эволюция биологического круговорота, а по мере роста биомассы увеличивалась его емкость.

Достигающее биосферы солнечное излучение несет энергию около $2,5 \cdot 10^{24}$ Дж в год. Только около 0,3 % этой энергии непосредственно преобразуется в процессе фотосинтеза в энергию химических связей органических веществ и только 0,1 % оказывается заключенной в чистой первичной продукции. Далее эта энергия передается по трофическим уровням экосистем. В соответствии с законом пирамиды энергий, или правилом десяти процентов Р. Линдемана (1942), с каждой ступени на последующую переходит приблизительно 10 % энергии. Чем больше таких ступеней, тем меньшая доля энергии достается конечному потребителю.

Участие разных групп организмов в деструкции органики имеет похожую градацию: около 90 % энергии чистой первичной продукции освобождают микроорганизмы и грибы, менее 10 % – беспозвоночные животные и менее 1 % – позвоночные животные (конечные консументы). В соответствии с последней цифрой и сформулировано правило одного процента, согласно которому указанное соотношение является важнейшим условием стабильности биосферы. Для биосферы в целом доля возможного конечного потребления чистой первичной продукции в энергетическом выражении не превышает одного процента. Для отдельных экосистем порог нарушения стационарного состояния эмпирически оценивается на уровне не выше 5–10 % отклонения от нормального протока энергии (Реймерс, 1994).

Поток солнечной энергии образует глобальные круговороты воздуха и воды на Земле, тесно связанные с биологическим круговоротом. Движение воздушных масс помимо механических эффектов (ветры, волны, течения) обуславливает аэрогенную миграцию веществ, в первую очередь паров воды и пылевых частиц, аэрозолей разного состава. Под действием солнечной радиации в атмосфере происходят различные фотохимические реакции – фотолиз воды, образование озона, образование углеводородных смогов и др.

Глобальный круговорот воды – самый значительный по переносимым массам и по затратам энергии круговорот на Земле. За год в него вовлекается всего 0,04 % массы гидросферы, но это соответствует кругообращению $16,5 \text{ млн м}^3$ воды за секунду и более 40 млрд МВт солнечной энергии. Круговорот воды, особенно по-

верхностный и подземный сток на суше, определяет гидрогенную миграцию веществ, которая помимо переноса состоит из множества процессов растворения, ионного обмена, окислительно-восстановительных реакций, кристаллизации, осаждения и т. д. Таким образом, кроме круговоротов воды и воздуха, вызываемых потоком солнечной энергии, в них вовлечены еще и круговороты многих химических элементов и их соединений.

Весь циклический процесс химических превращений, обусловленных биотой, когда речь идет о всей биосфере, называют *биогеохимическим круговоротом*.

Главным участником биологического круговорота является углерод как основа органического вещества. Масса углерода в биосфере в настоящее время составляет около 4 000 Гт. Из них 1 000 Гт приходится на биомассу. Ежегодная нетто-продукция биосферы по углероду составляет 90–100 Гт. Такое же количество углерода освобождается в процессах дыхания и деструкции. Период обновления биомассы биосферы по углероду составляет 10 лет. Несмотря на то, что фотосинтез и деструкция органики проходят множество промежуточных этапов и обусловлены деятельностью колоссального числа различных организмов и экосистем, их равенство в биосфере в целом поддерживается с исключительно высокой точностью.

Так, согласно В. Г. Горшкову (1990) концентрации биогенных элементов могут изменяться на 100 % за время порядка 100 тыс. лет. За десятки и сотни миллионов лет при отсутствии регуляции эти концентрации вышли бы за пределы, совместимые с существованием живых организмов. Однако, по палеогеохимическим и палеоботаническим данным, концентрация углерода в атмосфере за время 10^5 лет сохраняет порядок величины. Следовательно, потоки синтеза и распада органических веществ в биосфере совпадают с точностью 10^{-4} , замкнуты с точностью 10^3 и, значит, скоррелированы с точностью 10^{-7} . Ученый считает, что скоррелированность синтеза и распада органики с такой точностью доказывает наличие биологической регуляции окружающей среды (биосферы), ибо случайная связь величин с такой точностью в течение миллионов лет очень маловероятна.

1.3 Биосферные функции живого вещества

Деятельность живого вещества в биосфере условно можно свести к нескольким главным функциям, дополняющим представление о его преобразующей биосферной деятельности. Академик

В. И. Вернадский выделял следующие функции: газовую, кислородную, окислительную, кальциевую, восстановительную, концентрационную. Позже классификация была несколько видоизменена (часть функций объединена, часть переименована).

Так, химические проявления живого вещества в биосфере выражаются, по В. И. Вернадскому, биогеохимическими функциями живого вещества. Кроме химического (биогеохимического) аспекта деятельности живого вещества есть и другие, поэтому сейчас принято говорить о целом ряде функций. Выделяют следующие классы функции живого вещества:

- энергетическая;
- средообразующая;
- биогеохимические;
- биохимическая (связана с жизнедеятельностью живых организмов – их питанием, дыханием, размножением, смертью и последующим разрушениям тел);
- водная (связана с биогенным круговоротом воды и влиянием живого вещества на планетарный круговорот воды).

Биогеохимические функции живого вещества включают следующие типы:

а) газовые биогеохимические функции (закключаются в участии организмов в миграции газов и их превращениях):

- 1) кислородная – создание свободного кислорода в биосфере;
- 2) углекислотная – поглощение углекислого газа растениями и выделение его при дыхании;
- 3) азотная – создание свободного азота тропосферы за счет выделения его азотпродуцирующими бактериями при разложении органического вещества;
- 4) озонная – образование озона (из кислорода) и возникновение озонового слоя;
- 5) углеводородная – осуществление миграции и превращений многих биогенных газов;

б) сероводородная и сульфидная функции;

б) концентрационные функции (связаны с аккумуляцией живым веществом различных химических элементов):

- 1) концентрационная функция 1-го рода – накопление в организмах химических элементов, которые встречаются в теле всех без исключения живых организмов (водород, углерод, кислород, азот, натрий, магний, алюминий, кремний, фосфор, сера, хлор, калий, кальций, железо);

2) концентрационная функция 2-го рода – накопление некоторыми организмами других химических элементов;

в) окислительно-восстановительные функции:

1) окислительная функция – окисление с участием бактерий всех бедных кислородом соединений (в почвах, коре выветривания и гидросфере);

2) восстановительная функция – обратный процесс, осуществляющийся благодаря деятельности анаэробных бактерий.

Роль живого вещества в круговоротах различных химических элементов показана на рисунках 2–4.

Круговорот кислорода составляет 250 Гт/год, а общее его количество в пределах биосферы – порядка 10^{14} т. Круговорот кислорода в биосфере необычайно сложен, так как с ним в реакцию вступает большое количество органических и неорганических веществ. В результате возникает множество локальных циклов, происходящих между литосферой и атмосферой или между гидросферой и двумя этими средами. Потребление атмосферного кислорода и его возмещение первичными продуцентами происходит сравнительно быстро. Так, для полного обновления всего атмосферного кислорода требуется 2 000 лет. В современной биосфере фотосинтез и дыхание уравновешивают друг друга, поэтому его содержание (20,946 %) остается постоянным (хотя в течение фанерозоя содержание кислорода в атмосфере колебалось от 10 до 35 %).

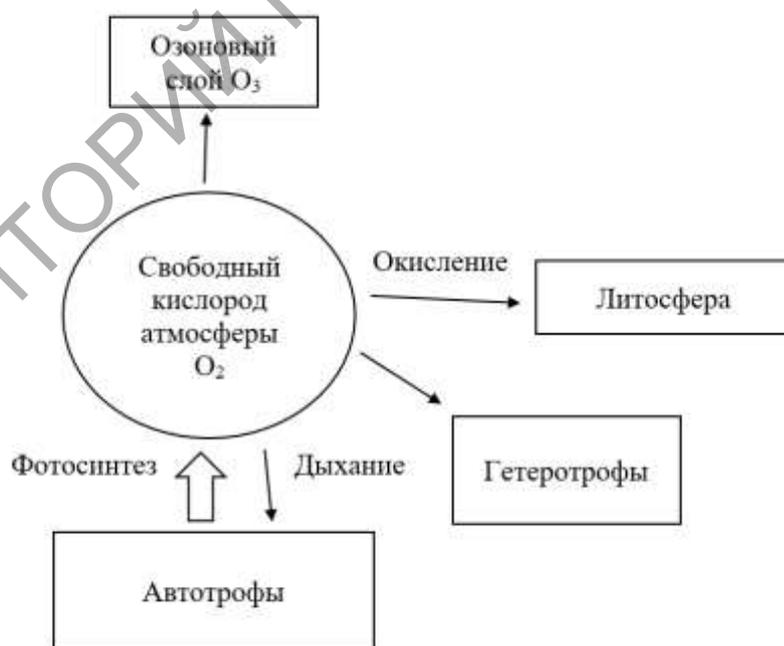


Рисунок 2 – Биосферный круговорот кислорода

Ключевую роль в круговороте серы также играют специализированные микроорганизмы, выполняющие определенные реакции окисления или восстановления (рисунок 4). Благодаря процессам окисления и восстановления происходит обмен серы между доступными сульфатами и сульфидами железа. Специализированные микроорганизмы выполняют реакции: $H_2S \rightarrow S \rightarrow SO_4$ – бесцветные, зеленые и пурпурные серобактерии; $SO_4 \rightarrow H_2S$ (анаэробное восстановление сульфата) – *Desulfovibrio*; $H_2S \rightarrow SO_4$ (аэробное окисление сульфида) – тиобациллы; органическая S в SO_4 и H_2S – аэробные и анаэробные гетеротрофные микроорганизмы соответственно.

Биогеохимические функции живого вещества в биосфере могут быть сведены к трем биогеохимическим принципам (Вернадский, 1928):

- 1) биогенная миграция атомов химических элементов в биосфере стремится к максимальному своему проявлению;
- 2) эволюция видов в ходе геологического времени, приводящая к созданию форм жизни, устойчивых в биосфере, идет в направлении, увеличивающем биогенную миграцию атомов в ней;
- 3) в течение всего геологического времени (с протерозоя) заселение планеты должно быть максимально возможным для всего существующего на данный момент живого вещества.



Рисунок 4 – Биосферный круговорот серы

Перечисленные функции живого вещества биосферы обращены в основном к факторам окружающей среды. Все вместе они составляют мощную *средообразующую функцию*. Средообразующая функ-

ция живого вещества, в свою очередь, связана со *средорегулирующей функцией*, т. е. способностью живого вещества как преобразовывать, так и регулировать параметры своих местообитаний, отдельных экосистем, а глобально – биосферы.

В синтетической теории эволюции доминирует представление, что эволюция экосистем и биосферы является следствием микро- и макроэволюционных процессов. По другой точке зрения причиной («канализирующим» фактором) биологической эволюции являются процессы на экосистемном или же биосферном уровне.

Практические задания

1 Оцените изученность царств и типов живых организмов (используйте таблицу 2).

2 Приведите примеры кислородной функции живого вещества. Опишите круговорот кислорода в биосфере.

3 Приведите примеры углекислотной функции живого вещества. Опишите круговорот углекислого газа в биосфере.

4 Приведите примеры сероводородной и сульфидной функции живого вещества. Опишите круговорот серы.

Вопросы для самоконтроля

1 Что такое биосфера?

2 Что такое живое вещество?

3 Что такое биоразнообразие?

4 Как распределяется биомасса и продуктивность живого вещества между сушей и океаном?

5 Какими уникальными свойствами обладает живое вещество?

6 Что такое биологический круговорот?

7 Какие выделяют биосферные функции живого вещества?

8 Приведите классификацию биосферных функций живого вещества.

9 Какие выделяют биогеохимические функции живого вещества?

10 В чем заключается средообразующая функция живого вещества? Приведите примеры.

11 В чем заключается средорегулирующая функция живого вещества? Приведите примеры.

2 ЭВОЛЮЦИЯ БИОСФЕРЫ В ХАДЕЕ И АРХЕЕ

2.1 Образование Земли и зарождение жизни

На основе различных данных установлено, что возраст Земли составляет 4,6 млрд лет. Научная датировка момента образования Земли базируется на возрасте самых древних горных пород, метеоритов и лунных пород.

Самые древние из горных пород Земли имеют возраст 3,9–4 млрд лет. Это метаморфические породы, т. е. преобразованные в условиях высоких температур и давлений бывшие осадочные и магматические породы. Осадочные породы, как известно, образуются при разрушении магматических пород, а последние, соответственно, должны быть еще древнее. Совсем недавно в канадской провинции Онтарио обнаружены породы (метаморфически преобразованные базальты) возрастом 4,3 млрд лет (O'Neil, Carlson, 2017). В древних метаморфических породах отдельные включения имеют возраст еще более древний. Так, в Австралии (местечко Джек Хиллс) в архейских метаморфических породах обнаружены кристаллы циркона, возраст которых 4,2–4,4 млрд лет (Valley et al., 2014).

На Землю периодически падают из космоса метеориты. Основная масса метеоритов образовалась почти одновременно с планетами. Собственно метеориты – это куски вещества, которые не вошли в состав планет, а остались в космосе. Установлено, что средний возраст метеоритов, определенный радиоизотопными методами, составляет 4,56 млрд лет. Возраст самых древних лунных пород составил 4,4–4,7 млрд лет. Погрешность определения возраста радиоизотопным методом в этих случаях составляет около 0,1–0,2 млрд лет.

Первые 0,6 млрд лет существования Земли называют *хадеем* и выносят за пределы международной хроностратиграфической шкалы (таблица 3), так как горные породы этого времени не обнаружены.

Протогора. В результате процесса «зонной плавки» из верхней мантии происходило выплавление первичной перидотитовой магмы. Энергетика процесса плавления могла быть связана с массивными метеоритными бомбардировками земной поверхности, выделением тепла при радиоактивном распаде, гравитационно-плотностной дифференцией вещества мантии и ядра. Массы выплавляемого перидотита снова погружались в магму и частично переплавлялись. Частичная плавка перидотита привела к образованию

базальтовой магмы. Удельный вес базальта на 10 % ниже, чем у перидотита, поэтому базальт, всплывал на поверхность и, остывая там, формировал твердую кору. Предполагается, что «базальтовая» протоко́ра образовалась уже 4,4 млрд лет назад. Протоко́ра подвергалась разрушению в агрессивной атмосфере и гидросфере (вероятно уже с активным участием живых организмов). Таким образом формировались осадочные породы. Примерно 4 млрд лет назад (возможно раньше – 4,3–4,2 млрд лет) началось образование ядер протоко́нтинентальной коры из магматических пород среднего состава (диориты, гранодиориты), являющихся результатом переплавления осадочных пород – продуктов разрушения первичной «базальтовой» коры.

Протоатмосфера. Согласно современным представлениям протоатмосфера образовалась в результате дегазации мантии, т. е. вулканических процессов. Исходя из этого, предполагают, что состав протоатмосферы был близок к составу вулканических газов: пары воды – 75 %; углекислый газ – 15 %; метан, аммиак, соединения серы, «кислые дымы» (HCl, HF, HBr, HI), инертные газы. Свободный кислород полностью отсутствовал. Схожий состав атмосферы наблюдается на Марсе (углекислый газ – 95,3 %; азот – 2,7 %; аргон – 1,6 %) и Венере (углекислый газ – 98,1 %; азот – 1,8 %).

Таблица 3 – Международная хроностратиграфическая шкала (докембрий)

Эонотема/ Эон	Эратема/Эра	Система/Период	Датировка нижней границы, млн лет
Протерозой	Неопротерозой	Эдиакарий	635
		Криогений	850
		Тоний	1 000
	Мезопротерозой	Стений	1 200
		Эктазий	1 400
		Калимний	1 600
	Палеопротерозой	Статерий	1 800
		Орозирий	2 050
		Рясий	2 300
		Сидерий	2 500
Архей	Неоархей		2 800
	Мезоархей		3 200
	Палеоархей		3 600
	Эоархей		4 000
Хадей			4 600

За счет парниковых газов (углекислый газ, метан) можно предполагать мощный парниковый эффект, благодаря которому протоатмосфера Земли могла быть похожа на современную венерианскую атмосферу (температура 400–500 °С, давление в 92 земные атмосферы, высокое содержание углекислого газа). Такие условия исключают наличие гидросферы. Однако, более вероятно, что на Земле парниковый эффект был слабо выражен (температура на поверхности – до 100 °С). Это связано с тем, что так как земная атмосфера в хадее была еще очень тонкой, температура на поверхности равнялась температуре лучистого равновесия, получающегося при выравнивании потока солнечного тепла, поглощаемого поверхностью, с потоком тепла, излучаемым ею. Для планеты с параметрами Земли температура лучистого равновесия – около 15 °С. Кроме того, 4,4 млрд лет назад Солнце было на 25–30 % менее ярким, чем в настоящее время.

Протогидросфера. При температуре лучистого равновесия пары воды из состава вулканических газов конденсировались и сформировали гидросферу. Так, в базальтовой лаве растворено 7–8 % воды. Большая часть этой воды пополняла гидросферу, а часть ее поглощалась обратно породами океанической коры (серпентизация). Воды протоокеана были солеными (хлоридными, но безсульфатными). Соленость протоокеана была в 2 раза выше, чем у современного.

По А. П. Виноградову анионный состав сформировался за счет дегазации мантии (ион хлора), катионный – за счет разрушения (эрозии, выветривания) горных пород протокоры. Галогеновые кислоты выщелачивали из силикатов натрий, магний, кальций, калий, литий, в результате чего рН океана становился нейтральный.

Древнейшим свидетельством существования гидросферы признаны вулканы с признаками подводного излияния в юго-западной части Гренландии, возраст которых 3,7–3,85 млрд лет и гнейсы с признаками водно-осадочной природы (3,8–4,05 млрд лет) в Северо-Западной Канаде. Кристаллы циркона (4,4 млрд лет) с изотопно-геохимическими признаками формирования в присутствии воды, обнаруженные в Западной Австралии, возможно, являются свидетельством еще более раннего существования жидкой воды на Земле. То есть гидросфера появились через 100–150 млн лет после образования самой Земли.

Изучение архейской истории подтверждает заключение В. И. Вернадского: в геологической истории Земли не удастся обнаружить периода – сколь угодно древнего – когда образование всех известных для него осадков происходило заведомо абиогенным пу-

тем (т. е. «биосфера геологически вечна»). Однако неясно до конца, как появились живые организмы.

Протоорганизмы. Лабораторные эксперименты и наблюдения в вулканических гидротермах на дне современных океанов подтверждают, что в условиях хадейской атмосферы и гидросферы возможен абиогенный синтез органических веществ – аминокислот, углеводов и липидов. Переход от органических веществ к самовоспроизводящейся молекулярной системе – протоорганизмам – описывает теория РНК-мира (т. е. мира на основе рибонуклеиновых кислот).

РНК-мир – это гипотетический этап возникновения живых организмов, когда функцию хранения генетической информации и катализ химических реакций выполняли ансамбли молекул рибонуклеиновых кислот. Впоследствии из их ассоциаций возникла современная ДНК-РНК-белковая жизнь, обособленная мембраной от внешней среды. Идея РНК-мира была впервые высказана К. Вёзе (1968), а позже развита Л. Орджелом и У. Гильбертом (1986).

Первым прообразом РНК-организма мог стать автокаталитический цикл, образованный самовоспроизводящимися молекулами РНК (рибозимами). Протоорганизмы использовали неорганические катализаторы – соединения железа и серы. Постепенно эти катализаторы замещались более эффективными органическими веществами – белками. Первоначально РНК-организмы представляли собой «живые растворы» (доорганизменный уровень), а затем обзавелись оболочками из липидов (организменный уровень). Из липидов самопроизвольно образовывались коацерваты (водно-липидные капли, которые изучал А. И. Опарин). Симбиоз коацерватов и колоний самовоспроизводящих молекул РНК, вероятно, был универсальным общим предком всех последующих организмов.

На рисунке 5 приводится одна из моделей перехода от мира РНК к миру ДНК.

Ранее предполагалось, что первые живыми существами были гетеротрофные организмы, питавшиеся «готовой органикой» (первичным бульоном), которая в избытке возникала в первичной гидросфере. На их роль предлагали гетеротрофные архебактерии, способные выживать при сильной солености, повышенной кислотности, высоких температурах. Однако архебактериям необходимо органическое вещество. Затем возникли автотрофы, синтезирующие органику из углекислого газа и воды, используя энергию окислительных химических реакций (хемоавтотрофы) или солнечного света (фотоавтотрофы). В последние десятилетия эти представления пошатну-

лись, так как стало ясно, что экосистема, в которой все организмы только производят или только потребляют, невозможна, и тем самым нефункциональна. Уже первые экосистемы должны были состоять, по крайней мере, из производителей и разрушителей. Отдельно взятый организм не может устойчиво самовоспроизводиться и поддерживать гомеостаз в окружающей среде (по сути – замкнутый биогеохимический круговорот). На это способен только комплекс организмов, разделивших между собой биогеохимические функции. То есть гипотетический протоорганизм был не отдельным видом, а целым сообществом.

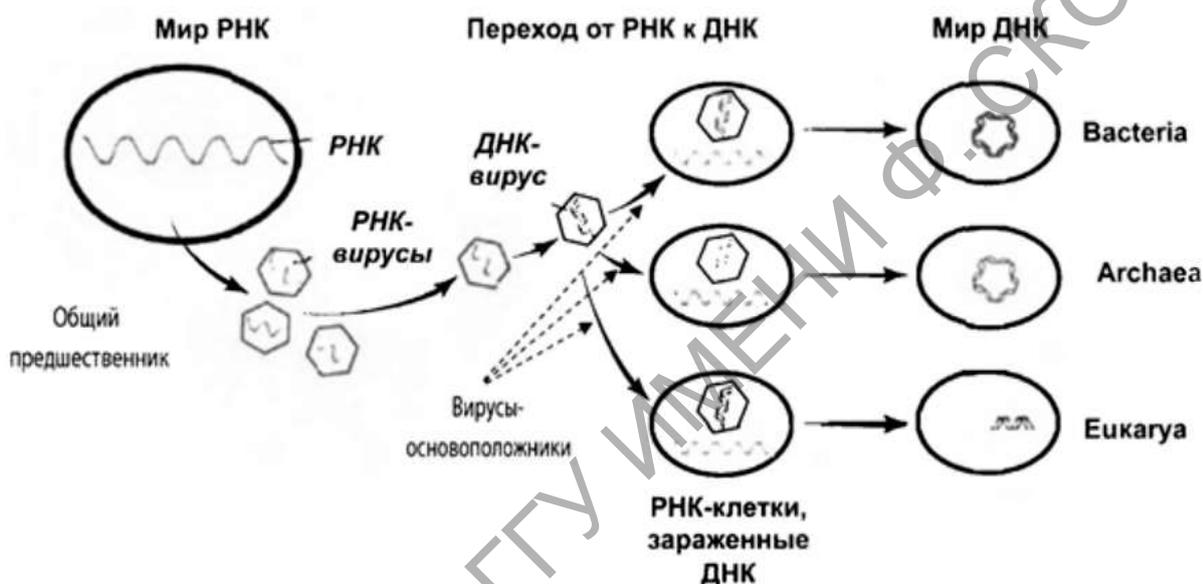


Рисунок 5 – Модель перехода от мира РНК к миру ДНК (по Forterre, 2006)

Наиболее древние следы деятельности организмов – биогенный углерод (в котором соотношение изотопов углерода С-12 и С-13 указывает на фотосинтетическое происхождение) и свободный кислород (основной источник – фотосинтез). В настоящее время имеются следующие факты:

– 4,1 млрд лет – в цирконе, найденном в Джек Хиллс (Австралия), обнаружены вкрапления графита, у которого изотопный состав указывает на фотосинтетическое происхождение;

– 3,8 млрд лет – самый древний породный комплекс («серые гнейсы» Исуа, Гренландия), содержащий графит, изотопный состав которого указывает на фотосинтетическое происхождение, и породы, для образования которых требуется свободный кислород (джеспилиты);

– 3,6 млрд лет – самые древние строматолиты – биогенные карбонатные породы, образующиеся в результате жизнедеятельности цианобактерий;

– 3,5 млрд лет – наиболее древние ископаемые остатки организмов, внешне похожие на одноклеточных цианобактерий.

2.2 Архейские экосистемы

Согласно имеющимся данным в архейском эоне уже существовали экосистемы, образованные организмами-прокариотами – бактериями и археями, представленными как автотрофами, так и гетеротрофами. Автотрофы синтезировали органическое вещество из углекислого газа, используя энергию, полученную из какой-либо окислительно-восстановительной реакции (хемоавтотрофы) или путем фотосинтеза (фотоавтотрофы). Фотоавтотрофы представлены аноксигенными (не выделяющими кислород) и оксигенными (выделяющими кислород). Большинство архей – хемоавтотрофы. Бактерии – хемоавтотрофы и фотоавтотрофы.

Самая древняя экосистема, строение и функционирование которой изучено современной наукой (в том числе по современным аналогам), – цианобактериальный мат. В результате жизнедеятельности цианобактериального мата образуются строматолиты – тонкослойчатые колонны или холмики, состоящие из карбоната кальция. Мат представляет собой плотный многослойный ковер толщиной до 2 см из цианобактерий и располагается на поверхности создаваемого им строматолита. На поверхность мата, обитающего в водной среде, постоянно выпадают кристаллы карбоната кальция. Бактерии структурируют естественное осадконакопление – образование строматолита. Такие палеоэкосистемы представляли собой высокоинтегрированные сообщества, имевшие сложную трофическую структуру, включающую бактерий продуцентов, консументов и редуцентов.

Цианобактерии из атмосферы потребляли углерод (днем) и азот (ночью), из которых, используя солнечную энергию, продуцировали органическое вещество, попутно выделяя свободный кислород. Вокруг матов формировались кислородные оазисы (в дневное время содержание кислорода росло, в ночное – падало). От ультрафиолетового излучения цианобактериальные маты могли быть защищены водной средой и прозрачной кремнистой оболочкой (0,15 мм). Кроме карбонатных построек встречаются сидеритовые, родохрозитовые,

кремниевые, что указывает на разнообразие существовавших в архее прокариотных экосистем.

О появлении свободного кислорода говорит наличие в архейских породах джеспилитов (железистых кварцитов) и сульфатов.

В то же время, для архейской биосферы в целом была характерна восстановительная анаэробная обстановка, так как в архейских комплексах распространены конгломераты из пирита; пиритовые гальки обнаруживаются в урановых и золотоносных конгломератах; в гнейсах и мраморах присутствует графит; в карбонатных породах – лазурит. В архейских породах часто встречаются сидерит, графит, уранинит и другие минералы, которые не могли образовываться в кислородной среде.

Биосферная работа прокариотов, вероятно, влияла на климат архейского эона (Журавлев, 2018). Так, метанообразующие прокариоты могли поддерживать концентрацию метана в атмосфере на уровне 0,1 %, что достаточно для создания парникового эффекта, на который указывают изотопные соотношения кислорода в осадочных породах (по этим данным температура океанических вод составляла 50–60 °С).

Прокариотные экосистемы были самодостаточны для поддержания собственного существования в течение весьма долгого времени и для осуществления преобразования земных оболочек. Предполагают, что огромное разнообразие обменных процессов прокариотных организмов полностью сформировались уже к концу архея (не позднее 2,8 млрд лет назад). Обнаружены неоархейские (2,6–2,7 млрд лет назад) палеопочвы, обогащенные органическим веществом, образованным бактериальным матом (Watanabe et al., 2000).

Большие надежды приоткрыть тайны возникновения жизни и соответственно биосферы на Земле возлагались на исследования других планет, прежде всего Марса. Первая попытка обнаружить живые организмы на Марсе была предпринята в еще в 1970-х гг. (космические аппараты Викинг-1 и Викинг-2). Геологические данные показывают, что около 3–4 млрд лет назад Марс и Земли были гораздо более схожи чем сейчас. Атмосфера Марса была плотнее. На поверхности планеты имелись океаны, т. е. вода в жидком виде. На новом этапе исследования в 21 веке на Марс были отправлены два марсохода – Кьюриосити (2012) и Персеверанс (2021). Одной из задач миссии является обнаружение следов древней жизни, предположительно похожей на архейские экосистемы Земли. Были изучены древние речные и озерные отложения в кратере Гейла, возрастом около 3,5 млрд лет (сам кратер образовался около 3,8 млрд лет

назад). Какое-то время кратер был наполнен водой, на что указывают отложения глин и аргиллитов с сульфатными минералами. Кьюриосити пробурил 5 скважин. Содержание органического вещества составило 201–273 микрограмм на грамм (как в современных тропических пустынях Земли). Был изучен изотопный состав углерода – соотношение изотопов С-12 и С-13. Обнаружено, что почти половина проб имеет повышенное содержание С-12. Одной вероятных причин этого является деятельность древних микроорганизмов. Однако, по другой гипотезе, такое изотопное фракционирования могло быть обусловлено и абиотическими процессами, которые отсутствуют на Земле, но имеются (имелись) на Марсе. Вывод по результатам этих исследований: биогенное происхождение некоторого количества углерода пород Марса нельзя исключать (House et al., 2022, Stern et al., 2022).

Вопросы для самоконтроля

- 1 Назовите факты, позволяющие датировать время образования Земли.
- 2 Охарактеризуйте протокору Земли.
- 3 Охарактеризуйте протоатмосферу Земли.
- 4 Охарактеризуйте протогидросферу Земли.
- 5 Охарактеризуйте протоорганизмы.
- 6 Укажите наиболее древние следы жизнедеятельности организмов.
- 7 Что такое строматолиты?
- 8 Что такое цианобактериальный мат?
- 9 Какие косвенные признаки указывают на появление живых организмов?

3 ЭВОЛЮЦИЯ БИОСФЕРЫ В ПРОТЕРОЗОЕ

3.1 «Кислородная революция» палеопротерозоя

Результатом деятельности архейских бактериальных экосистем стали глобальные события палеопротерозоя. В течение сотен миллионов лет в атмосфере происходило накопление кислорода. Длительное время свободный кислород, который генерировали фотосинтезирующие микроорганизмы, почти весь тратился на окисление горных пород, прежде всего на окисление железа и вулканических газов (метан, сероводород, аммиак).

«Великое кислородное событие» («Great Oxygenation Event» по Г. Холланду), или «кислородный скачок», или «кислородная катастрофа», или «кислородная революция» произошла на Земле в палеопротерозое. Точной датировки этого события нет. По Р. Хейзену резкое увеличение кислорода в атмосфере более 1 % (первая точка Пастера) от современного уровня произошло между 2,4 и 2,2 млрд лет назад.

Появление кислорода в атмосфере Земли активизировало процессы выветривания железосодержащих магматических пород, превращая их в ржаво-красную кору выветривания. Суша приобрела ярко-красную окраску – цвет ржавчины, т. е. приняла «марсианский облик». По времени с «Кислородной революцией» коррелируют несколько других событий. Так, в начале палеопротерозоя резко меняется глобальный климат – начинаются первые оледенения. Обнаружены следы двух крупных оледенений, которые диагностируются по древним моренам, содержащим валуны с ледниковой штриховкой (тиллиты). Тиллиты древнейшего оледенения (2,5–2,4 млрд лет) известны в Канаде, Африке, Индии. Толща пород, содержащая тиллиты, налегает на гладкую отполированную поверхность архейских пород с ледниковыми штрихами. Следы второго оледенения (около 2 млрд лет) выявлены в Канаде, Африке и Карелии. Одной из причин оледенений является достаточное количество кислорода, благодаря которому возможно окислить атмосферный метан – главный парниковый газ.

В течение сотен миллионов лет палеопротерозоя содержание кислорода колебалось в широких пределах, но не достигало и 1 % от современного. Такие переменные условия, видимо, были благоприятны для формирования мощных толщ джеспилитов – железистых кварцитов – тонкослоистых железо-кремнистых пород, в которых тонкие железистые прослойки (магнетит, гематит, сидерит) череду-

ются с тонкозернистым кварцитом. Предполагается, что джеспилитовые толщи образовывались в прибрежной зоне палеопротерозойского океана. В условиях современной биосферы такое просто невозможно. Объяснить этот парадокс пытались с помощью различных гипотез. Вопрос о происхождении джеспилитов решается только в случае предположения о слабоокислительном или слабовосстановительном характере протерозойской атмосферы. В этих условиях железо могло находиться на поверхности Земли (или в водной среде) в закисной химически подвижной форме. Соответственно, миграция и насыщение им морских вод могли свободно осуществляться. Катализатором процесса является появление свободного кислорода; ингибитором – его высокая концентрация. Тонкослойчатое строение джеспилитов указывает на колебания окислительно-восстановительных условий среды осадконакопления.

Джеспилиты – результат периодического биохимического осаждения железа. Образование прослоев железа связано с жизнедеятельностью сине-зеленых водорослей, а периодичность их осаждения с циклами развития этих организмов. На определенной стадии цикла развития палеоэкосистемы сине-зеленых водорослей их биомасса значительно возростала и, соответственно, увеличивался поток свободного кислорода. В результате закисное железо превращалось в труднорастворимое окисное и выпадало в осадок. Затем биомасса и поток кислорода уменьшались, содержания последнего становилось недостаточно, железо не осаждалось, а формировался «обычный» кремнеземный осадок (кварцевый песок). То есть формирование джеспилитов происходило при чередовании окислительных и восстановительных обстановок, что возможно в пограничных зонах: слабоокислительная атмосфера и слабовосстановительная гидросфера; слабоокислительные верхние слои гидросферы и слабовосстановительные нижние слои гидросферы. По расчетам 10 г бактерий могут произвести 1 кг магнетита (Журавлев, 2006).

В результате таких процессов в палеопротерозое возникли крупнейшие месторождения железа (в том числе Курская Магнитная аномалия). В дальнейшем руды этого типа на Земле уже не образовывались, за исключением очень краткого эпизода в конце протерозоя. В период 2,2–1,9 млрд лет назад сформировалось 70 % мировых запасов железных руд. Кроме того, в палеопротерозое образовались крупнейшие месторождения золота, урана, меди, полиметаллов, сульфидов, оксидов марганца (медистые и золотоносные песчаники Африки и Сибири), месторождения руд кобальта, сульфидов меди и

никеля (Канада), медноколчеданных руд (Финляндия), титана и хрома (Южная Африка), ванадия (Намибия, Бразилия). В том числе золото-ураново-пиритовые конгломераты Африки, которые являются крупнейшими месторождениями золота и урановых руд. И все они образовались в то время, когда содержание кислорода колебалось в районе 1 % от современного.

Итак, кислород, который полностью расходовался на процесс окисления пород, стал теперь насыщать атмосферу. Соответственно, пиритовые конгломераты, джеспилиты и многие другие породы исчезают, а появляются терригенные породы, имеющие наземное происхождение. Красноцветы – процесс окисления железа начался на суше.

«Биосфера вывернулась наизнанку» (по Г. А. Заварзину) за счет появления кислородной атмосферы – вместо кислородных оазисов или «карманов» появились анаэробные «карманы» в местах разложения органики. Возможно, что гигантским анаэробным «карманом» до неопротерозоя была вся тогдашняя гидросфера.

Существует представление, что «кислородная революция», являющаяся побочным эффектом деятельности прокариотных экосистем, оказала на последние негативное воздействие, вызвала «кислородное отравление» анаэробных организмов, т. е. может считаться первым биосферным экологическим кризисом и даже экологической катастрофой.

В палеопротерозое происходит «минеральный взрыв» – резко возрастает минеральное разнообразие (рисунок 6). Геолог Р. Хейзен считает, что две трети из 4 500 известных видов минералов никак не могли образоваться до Великого кислородного события. По меньшей мере 3 000 новых видов минералов, ранее не существовавших в Солнечной системе, появляются после него. Причина «минерального взрыва» – рост содержания кислорода, который повлиял на распространение многих химических элементов, чувствительных к окислительно-восстановительным процессам. Появление новых минералов отразилось на формировании новых горных пород: появляются отложения сульфатов (гипс – около 2,3 млрд лет), глинистые сланцы и аргиллиты, шунгиты.

С кислородной революцией связано обогащение мантии кремнеземом, т. к. окисленные осадочные породы, поступали в зоны субдукции, где происходило их переплавление. В результате из мантии в протерозое начинают выплавляться толеитовые базальты, появляются первые настоящие андезитовые лавы, первые щелочные интрузии и близкие к ним по типу граниты рапакиви. По мере раз-

рушения кислых магматических пород стали образовываться соответствующие осадочные толщи. Состав земной коры становится более кислым по сравнению с археем.

Как уже говорилось, рост содержания кислорода в атмосфере привел значительным преобразованиям на земной поверхности, но гидросфера оставалась бескислородной еще около 1 млрд лет. Предположительно около 1,8–1,9 млрд лет назад содержание кислорода в биосфере стало снижаться за счет активной работы сульфатвосстанавливающих бактерий, окисляющих сульфат в сульфид. В результате гидросфера стала обогащаться сероводородом («эвксинизация» по Д. Кэнфилду). Образовался бескислородный мезопротерозойский океан (океана Кэнфилда), который существовал около 1 млрд лет. Согласно, модели Д. Кэнфилда воды этого океана были насыщены серой (сульфаты, сульфиды).

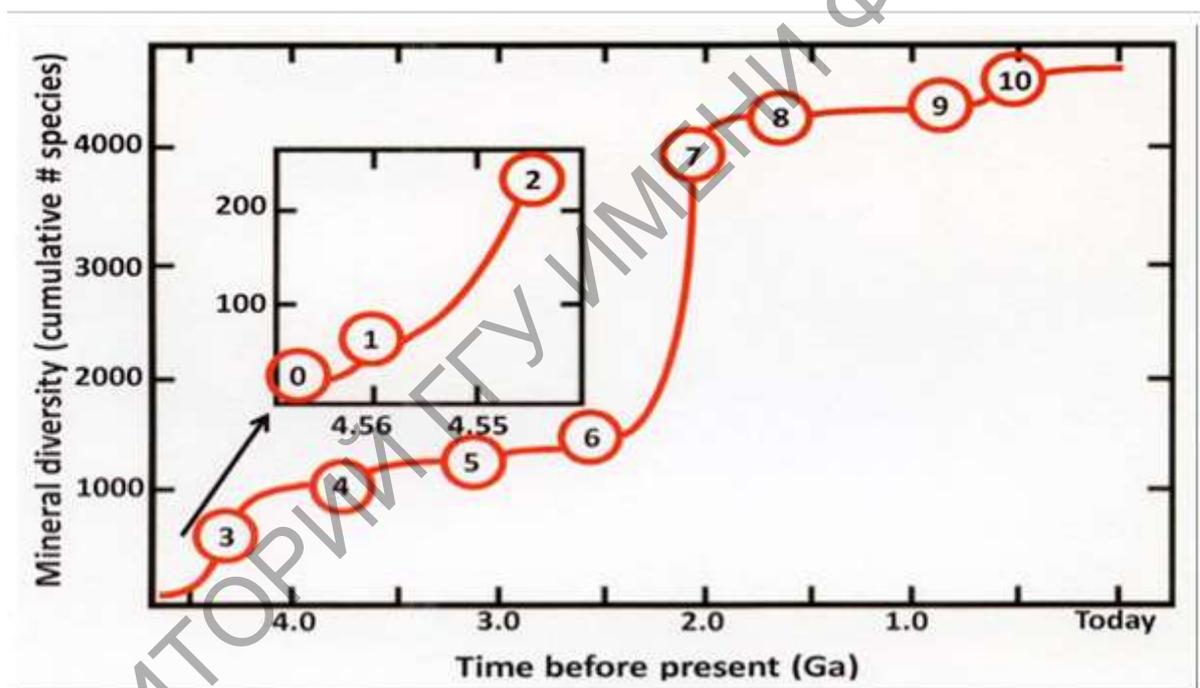


Рисунок 6 – Палеопротерозойский «минеральный взрыв»
(по данным сайта hazen.carnegiescience.edu)

Климат мезопротерозоя был теплый, на что указывают значительные объемы высокомагнезиальных известняков и доломитов. Изотопный анализ дает температуру земной поверхности 40–50 °C (1,3–1,2 млрд лет). Такие температуры и насыщенность атмосферы углекислым газом способствовали образованию строматолитов и микрофитолитов, которые получили здесь максимальное развитие за

весь докембрий. При образовании известняков выделяется углекислый газ: современные рифы, например, поставляют в атмосферу 245 млн т в год, что в несколько раз больше, чем объем вулканических выбросов. Чем больше карбонатообразование – тем выше температура атмосферы. Наряду с карбонатами были значительно развиты красноцветные терригенные толщи и эвапориты, указывающие на существование областей с аридным климатом. Все это признаки «парникового» климата мезопротерозоя.

3.2 Эукариоты

Когда содержание кислорода стало больше 1 % от современного (первая точка Пастера), стал энергетически оправданным процесс кислородного дыхания, обнаруживаются первые аэробные организмы. Около 1,9–2 млрд лет назад появляются первые эукариоты, т. е. организмы, обладающие ядром. Наиболее древние из обнаруженных эукариотов – углеродистые ленты из формации Негауни (возраст – 1,87 млрд лет) в районе озера Верхнее. Образование эукариотных клеток может рассматриваться как защитная реакция анаэробных прокариот (мембранная оболочка) от агрессивной кислородной среды.

Кроме того, после первой точки Пастера, вероятно, в атмосфере начинает формироваться озоновый слой, защищающий от ультрафиолета, и соответственно расширяется поле возможного существования живого вещества. По другой версии, озоновый слой образовался гораздо позже – в конце протерозоя.

Благодаря способности обмениваться генами эукариоты могли более быстро эволюционировать и менее чем за 1 млрд лет возникли все основные группы водорослей и простейших, появились предки грибов, растений и животных. Многоклеточные красные водоросли создали первые 3D-сообщества 1,2 млрд лет назад. До этого момента сообщества организмов – цианобактериальные маты и пленки – были плоские (2D-сообщества). Перевод фотосинтеза из 2D в 3D влечет за собой увеличение продуктивности и потока кислорода в конце мезопротерозоя и в начале неопротерозоя.

В мезопротерозое происходит эукариотизация экосистем, которая приводит:

- к усилению роли гетеротрофов в экосистемах;
- к удлинению пищевых цепей;
- к активизации биотического круговорота химических элементов;

– к росту эффективности системы обратных связей между абиотическими и биотическими процессами.

В течение мезопротерозоя постепенно развиваются эукариотные организмы, представленные фитопланктоном и нитчатými формами. Самым древним представителем макроскопических гетеротрофных эукариот, возможно, является *Horodyskia*: крупные формы – до 20 см длиной. *Horodyskia* обнаружена на территории США и в Западной Австралии. Возраст находок 1,1–1,4 млрд лет.

По молекулярным часам в мезопротерозое линия грибов отделилась от линии растений и животных (1,6 млрд лет). Сравнительный анализ полностью расшифрованных геномов показывает, что грибы генетически ближе к животным и расхождение их филогенетических линий началось 1,5 млрд лет назад. Многоклеточные животные появились не позднее 1,5 млрд лет назад, а эволюционные ветви беспозвоночных и хордовых разошлись около 1 млрд лет назад.

3.3 Биосфера в неопротерозое

«Земля-снежок». Предполагается, что именно развитие живых организмов вызвало климатические катаклизмы неопротерозоя. В начале неопротерозоя происходит массовое захоронение органического вещества в осадочных породах, что вызывает рост содержания кислорода и снижение содержания углекислого газа в атмосфере. В высоких широтах возникают зоны с холодным климатом. Снижение температуры, в свою очередь, привело к возникновению в гидросфере вертикальных потоков (холодная вода сверху погружается, теплая – всплывает). В результате происходит насыщение кислородом глубоких слоев гидросферы (одним из следствий является неожиданный эпизод осаждения в океанах джеспилитов).

Климатическая ситуация резко меняется. В криогенийском периоде происходит значительное понижение температуры, что выражается в сокращении карбонатакопления, исчезновении хемогенного кремнеобразования, несмотря на рост интенсивности вулканизма. Снижается число строматолитовых построек. На смену однообразному в температурном отношении жаркому климату, но дифференцированному по влажности, пришел климат с резкой термической зональностью. Появляются области с нивальным и экваториальным климатом. Начинаются оледенения, которые фиксируют по ледниковым отложениям – тиллитам и фациально с ними связанным морским осадкам (акваморены, айсберговые образования).

Д. Л. Киршвинк выдвинул в 1992 г. гипотезу, что в криогении Земля покрывалась льдом от полюсов до экватора («Земля-снежок»). Эту гипотезу активно поддержал и популяризировал П. Хоффман. Мощные тиллиты обнаружены в прибрежно-морских условиях в районе экватора. Кроме тиллитов имеются другие факты, указывающие на катастрофическое оледенение: анализ соотношения изотопов углерода (C-12 и C-13) показал резкое уменьшение фотосинтеза (может объясняться соответственно уменьшением продуктивности автотрофных организмов под влиянием значительного похолодания); накопление железо-кремнистых формаций (как результат снижения содержания кислорода в заледеневшем океане); «венчающие карбонаты», залегающие сверху ледниковых отложений (образовались в результате активного выветривания при быстром потеплении).

Была обоснована модель, согласно которой Земля превратилась в «снежный ком». Средняя температура на планете опустилась до -45°C , а ледяной покров мощностью до 1,5 км покрыл всю земную поверхность. По другим моделям сплошного ледяного покрова не было, сохранялись значительные пространства без льда, в районе экваторов климат был близкий к умеренному (модель «слякотный шар»).

Разрушение ледяного покрова и потепление было вызвано тектоническими и вулканическими процессами. Вулканические выбросы углекислого газа и метана, в сочетании с угнетением фотосинтеза, привели к возвращению парникового эффекта. Предполагается, что потепление произошло очень быстро – несколько тысяч лет. Затем долгое время (около 30 млн лет) преобладал теплый климат.

Одной из вероятных причин климатических «качелей» могла являться несбалансированность глобального биологического круговорота и соответственно углеродного цикла в морских экосистемах, в которых ведущую роль стали играть планктонные эукариоты.

Эдиакарская фауна. В эдиакарском периоде появляется специфическая биота, которая коренным образом отличается как от предшествующей докембрийской, так и от последующей кембрийской. Фауна эдиакария (вендобионты) представлена своеобразными многоклеточными животными, не имеющими минерального скелета. Открытие этой фауны произошло в Австралии (местечко Эдиакара, 1947 г.), где были обнаружены разнообразные остатки трех типов животных: кишечнополостных; червей; членистоногих, включая трилобитоподобных и ракообразных. Позже подобная фауна была обнаружена в СССР (на берегу Белого моря и на р. Оленек), на

Ньюфаундленде, в Англии, Швеции, Африке. Так, богатая фауна обнаружена на побережье Белого моря: более 30 видов, относящихся к 17 родам (кишечнополостные, членистоногие, плоские черви, иглокожие). Для эдиакарской фауны свойственно значительное разнообразие, наличие как мелких, так и гигантских форм (обнаружены медузоиды более 0,5 м и черви более 1 м). Хорошая сохранность и обилие отпечатков бесскелетных организмов свидетельствует, что в данное время организмы деструкторы еще не играли большой роли. Предполагается, что в океане существовали очень простые и короткие пищевые цепи. Осадки, отлагавшиеся на дне морей, слабо подвергались биологической переработке.

Эдиакарские организмы имели специфический план строения, представляя собой различные варианты широкой ленты со вздутиями (особый путь к достижению больших размеров тела бесскелетными формами). Предполагается, что форма тела эдиакарских организмов («стеганое одеяло») с ее очень высоким отношением поверхность/объем позволяла им поглощать из воды кислород и метаболиты всей поверхностью тела. У самых крупных вендобионтов нет никакого подобия рта. Они питались за счет диффузии через поверхность тела и не нуждались во внутренних органах. Вероятно, это были плоские и прозрачные существа, содержащие внутри симбиотические одноклеточные водоросли, что делало их независимыми от внешних источников пищи, т. е. представляли собой автотрофных животных.

На мелководьях эдиакарского океана существовали экосистемы из автотрофных животных, а трофические цепи были столь коротки, что полностью помещались внутри тела консумента. Поэтому, комплекс эдиакарской фауны иногда называют «Сад Эдиакары» – по аналогии с райским садом, где никто никого не ел. По одной из версий эдиакарская фауна – первая попытка создания многоклеточных животных, закончившаяся неудачей («черновики Господа Бога»), по другой – предки фанерозойских животных. Однако исследования показывают, что такие представления не совсем верны: среди вендобионтов были многочисленные формы, питающиеся бактериальными пленками, например, дикинсония, существовавшая 560–555 млн лет назад (рисунок 7). Эти организмы уже могли передвигаться с места на место.

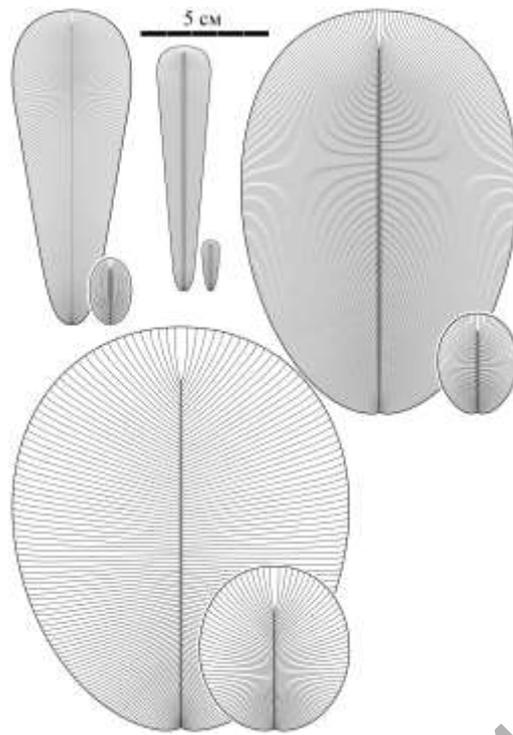


Рисунок 7 – Дикинсония

В конце эдиакарского периода появляются формы, которые могут считаться промежуточным звеном к будущей фанерозойской биоте. Так, около 555 млн лет назад существовала кимберелла – двусторонне-симметричный организм, который мог двигаться и питаться бактериальными пленками (рисунок 8). Кимберелла имела также спинной покров, характеризуемый как «неминерализованная раковина».

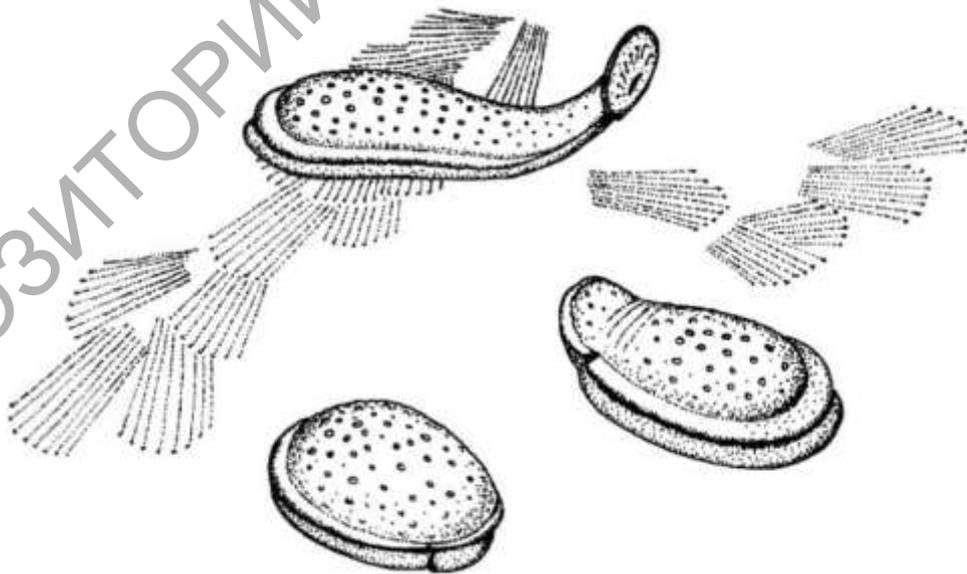


Рисунок 8 – Кимберелла

Появляются хищники, нарушающие модель «Сада Эдиакары». Так, недавно описана книдария *Auroralumina attenboroughii*, обитавшая 557–562 млн лет назад, относящаяся к медузоидам стеблевой группы и имеющая план строения уже близкий кембрийским животным. *Auroralumina*, вероятно, питалась фитопланктоном, протистами и зоопланктоном (Dunn et al., 2022).

В целом к концу протерозоя биосфера Земли по некоторым представлениям находилась в кризисном состоянии: вымерли эдиакарские многоклеточные животные, резко упало разнообразие эукариот, в упадке находились прокариоты-строматостроители. В это же время в составе бесскелетного зоопланктона возникают достаточно эффективные фильтраторы, формировавшие фекальные пеллеты. Следствием этого события становится цепная реакция: мутность воды уменьшается, расширяется освещенная зона, что обуславливает рост биопродуктивности и обогащение кислородом донных слоев воды. Органика стала поступать на морское дно в «упакованном» виде – в пеллетах. В прибрежных ландшафтах место цианобактериальных матов занимают сообщества водорослей (нитчатых и др.) – водорослевые болота. В этих болотах захоранивается огромное количество органики. В итоге, указанные процессы обуславливают увеличение содержания кислорода, которое достигает пороговой величины, начиная с которой становится «экономически оправданным» минеральный скелет.

Практические задания

1 Составьте таблицу «Основные события биосферы в протерозое». Систематизируйте экологические последствия указанных событий.

2 Используя литературные источники, опишите особенности месторождений полезных ископаемых, сформировавшихся в течение протерозоя.

3 Используя литературные источники, дайте характеристику протерозойских оледенений, их причин и механизмов. Опишите влияние оледенений на осадконакопление.

4 Используя литературные источники, дайте характеристику эдиакарской фауны (вендобионтов).

Вопросы для самоконтроля

- 1 Что такое «кислородная революция»?
- 2 Какие последствия имело появление кислородной атмосферы?
- 3 Что такое тиллиты?
- 4 Опишите роль живых организмов в формировании месторождений джеспилитов.
- 5 Дайте характеристику протерозойских эукариотов.
- 6 Как изменялся климат в протерозое?
- 7 Опишите связь между деятельностью организмов и изменениями климата в протерозое.
- 8 Что такое «Сад Эдиакары»?

4 ЭВОЛЮЦИЯ БИОСФЕРЫ В ПАЛЕОЗОЕ

4.1 «Кембрийский взрыв» и «ордовикская радиация»

Наиболее четким отличием кембрийского периода, как и всего фанерозоя, от предшествующих этапов развития биосферы Земли является массовое появление сложноорганизованных животных с твердым скелетом – «кембрийский взрыв». С этого момента, собственно, и стала формироваться палеонтологическая летопись биосферы. Так, еще в 1841 г. Джон Филипс по особенностям ископаемых организмов выделил «эры жизни»: палеозой, мезозой и кайнозой (таблица 4).

Появление скелетных организмов произошло в течение нескольких миллионов лет. Такое ускорение эволюции трудно объяснить без допущения стимулирующего влияния того или иного глобального фактора земного или космического происхождения. Имеются различные гипотезы:

- резкое увеличение солености Мирового океана;
- жесткое космическое излучение, воздействующее на генную и хромосомную структуру организмов, усиливая их мутации;
- миграция скелетных организмов из неких рефугиумов, например, внутриконтинентальных водоемов в морские бассейны;
- возникновение озонового слоя;
- распад суперконтинента с образованием протяженных шельфов – областей высокой подвижности водной среды, которая требовала защитного панциря для морских животных;
- достижение порогового содержания свободного кислорода в океанах, после которого имеющаяся до того фауна быстро обзаводится скелетом (содержание кислорода к началу фанерозоя достигает 10 % от современного).

Изучение мест захоронений кембрийской фауны показало, что наряду со скелетными формами обнаруживается немало бесскелетных форм. Образование твердых частей тела (покровы, раковины, скелет), как проявление биоминерализации, происходило у разных групп организмов в разное время. Так, у низкоорганизованных групп оно началось еще в середине эдиакария, у большинства – в кембрии, у наиболее высокоорганизованных – в ордовике. Твердые части тела строились преимущественно карбонатов кальция, фосфатов и кремнезема. Причем, первоначально 2/3 морских организмов образуют фосфоритовую твердую часть, 1/3 – карбонатно-кальциевую.

Но за относительно короткое время (20 млн лет) уже 50 % организмов приобретают карбонатный скелет.

Животный мир кембрия весьма разнообразен – описано около 1 500 ископаемых форм, который представлен исключительно водными морскими формами (трилобитами, брахиоподами, граптолитами, археоциатами, наутилоидеями, иглокожими). Появляются первые ракообразные, фораминиферы, радиолярии. Активно развивались кишечнополостные – гидроидные и сцифоидные формы, коралловые полипы, моллюски. Мир первых скелетных организмов, сложившийся в начале кембрия, был крайне своеобразен и в чистом виде просуществовал недолго – лишь до середины периода, хотя отдельные его представители дожили до середины ордовика.

Таблица 4 – Международная хроностратиграфическая шкала (фанерозой)

Эратема/Эра	Система/Период	Датировка нижней границы, млн лет
Кайнозойская	Четвертичная	2,58
	Неоген	23,03
	Палеоген	66,0
Мезозойская	Меловая	145,0
	Юрская	201,3
	Триасовая	251,9
Палеозойская	Пермская	298,9
	Каменноугольная	358,9
	Девонская	419,2
	Силурийская	443,8
	Ордовикская	485,4
	Кембрийская	538,8

Важнейшей группой организмов были трилобиты (класс членистоногих). Эти организмы имели мощный панцирь (экзоскелет), рот, конечности, усики-антенны, сложные фасеточные глаза (рисунок 9). Их размер достигал 90 см. Активно эволюционируя, трилобиты заняли различные экологические ниши и местообитания (иловые отложения, придонные слои воды, пелагиаль). Пищевыми ресурсами трилобитов являлись ил, планктон, мелкие беспозвоночные. Трилобиты имели приспособления как для нападения, так и для защиты. В кембрийских отложениях описано более 250 видов этой группы. В течение почти всего палеозоя трилобиты играли существенную роль в морских экосистемах и вымерли только на рубеже пермь-триас (Приложение А, рисунок А.1).

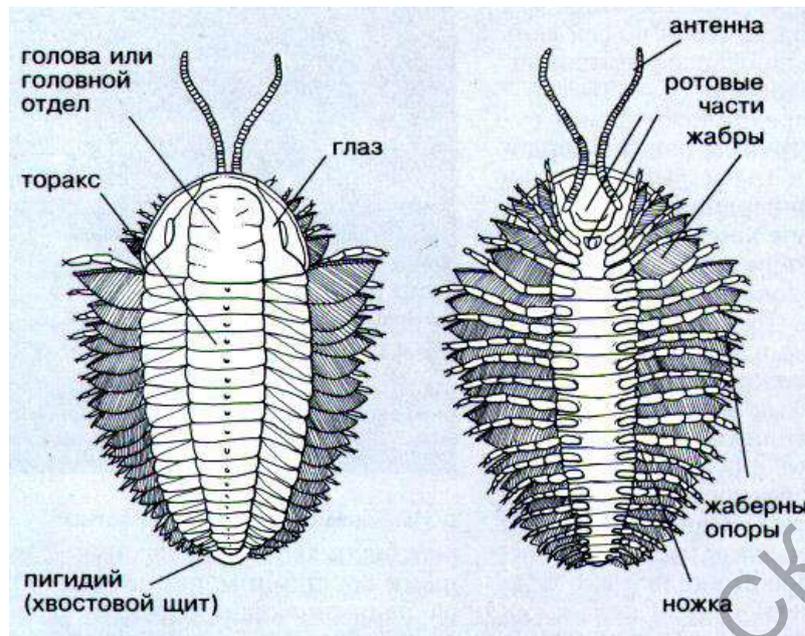


Рисунок 9 – Строение трилобита

По сравнению с эдиакарской биотой в кембрийской значительную роль играют хищники. Начинается «гонка вооружений» хищников и их жертв, которая ускоряет темпы эволюции в фанерозое. «Гонка вооружений» приводит к появлению относительно крупных хищников. Так, одним из первых хищников на Земле (около 520 млн лет назад) является аномалокарис (рисунок 10). Аномалокарис представлял собой сегментированный организм длиной около 1 м, имеющий сложные фасеточные глаза и мощные членистые околоротовые конечности, служившие для захвата добычи.

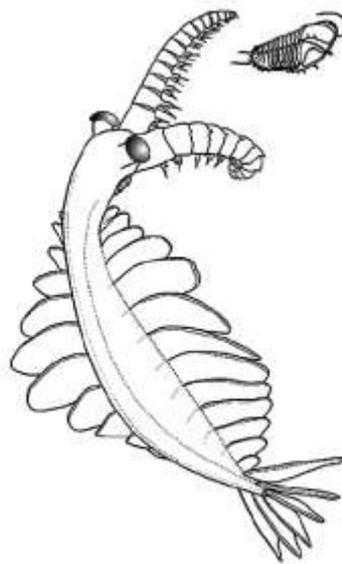


Рисунок 10 – Аномалокарис

Появляются первые позвоночные животные. Самая древняя находка позвоночных животных – раннекембрийские юньнаноэи (*Yunnanozoon*), у которых обнаружены клетки хрящей жаберных дуг (признак позвоночных). Юньнаноэи обитали 518 млн лет назад и, таким образом, могут считаться самыми древними предками хордовых (Q. Tian et al., 2022). В среднекембрийских сланцах Берджес обнаружен другой претендент на древнейшего предка хордовых – пикайя (*Pikaia gracilens*). Пикайя имела длину тела 1,5–6 см, узкие гребни (плавники) на верхней и нижней части тела, ротовое отверстие и щупальцы на голове, выполняющие роль органов осязания и обоняния. Пикайя могла активно перемещаться и являлась фильтратором.

Важное биосферное значение сразу приобретают появившиеся в кембрии новые трофические группы – фильтраторы, супензиефаги и биотурбаторы. Их деятельность способствовала очищению океана от органики и насыщению его кислородом. Так, геохимическое и механическое значение биотурбаторов в преобразовании дна океанов подчеркивает термин «субстратная революция» (Журавлев, 2018). Различия эдиакарских и кембрийских экосистем видны на рисунке 11.

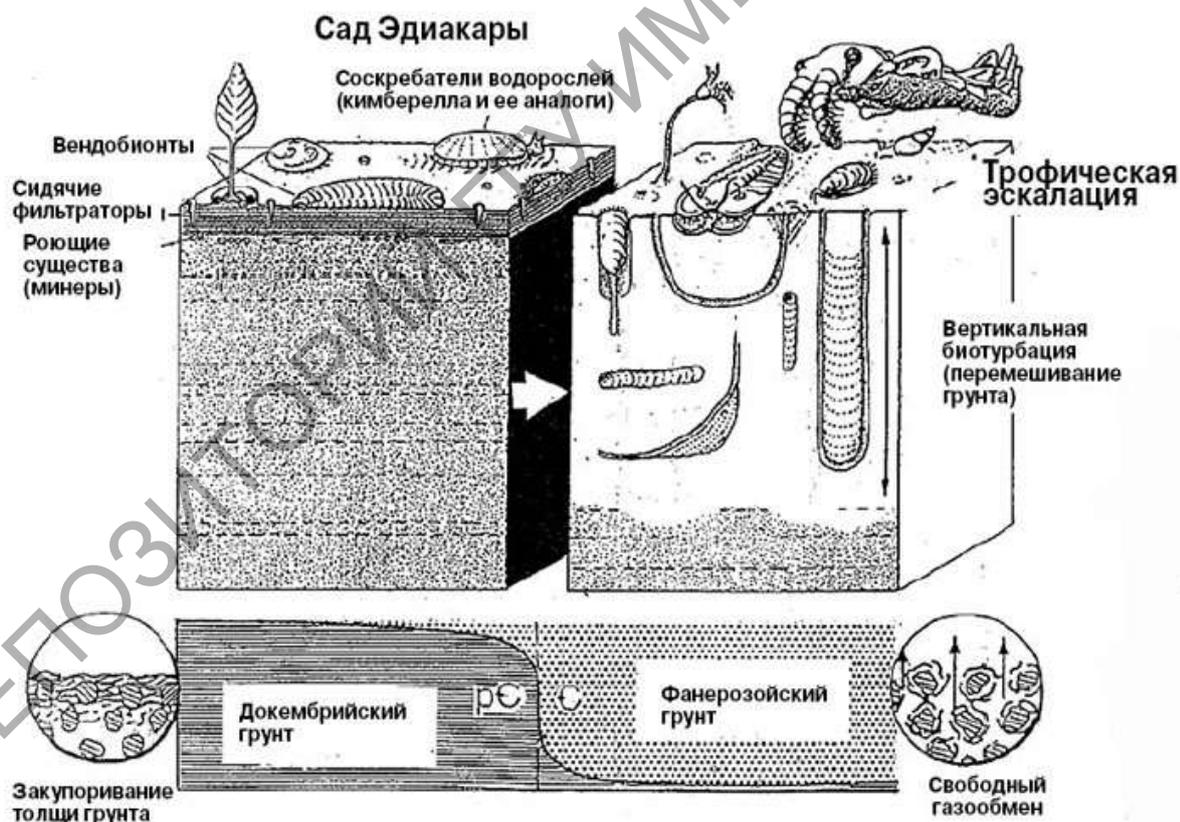


Рисунок 11 – Механизм субстратной революции (Ястребов, 2016)

Результатом биосферной работы новых групп организмов стали:

- появление новых экологических ниш;
- усложнение пищевых цепей;
- рост биоразнообразия;
- новое илообразование;
- цефализация биоты;
- рост содержания кислорода в атмосфере и гидросфере.

«Гонка вооружений», начавшаяся в кембрии, резко активизировала эволюционные процессы в ордовикском периоде, который представляет собой время «взрывной» эволюции («ордовикская радиация»). Для ордовика характерен максимальный прирост разнообразия. Появилось 29 новых отрядов: 8 отрядов кораллов; 4 отряда брахиопод; 1 отряд двухстворчатых моллюсков; 8 отрядов головоногих, 6 отрядов морских лилий, 2 отряда морских ежей. Для сравнения: в кембрии появилось только 14 отрядов, а в силуре – 8 отрядов.

В ордовике развиваются трилобиты (до 900 видов), граптолиты, брахиоподы, иглокожие, моллюски, конодонты, мшанки, кораллы и другие. Появились брахиоподы беззамковые с фосфатной раковиной и замковые с известковой раковиной. Среди иглокожих – морские пузыри (цистоидеи), морские лилии (криноидеи), хомалозои, астерозои, эхинозои; головоногих моллюсков – наутилоидеи, эндоцератоидеи, ортоцератоидеи, которые вели активный образ жизни. На ордовик приходится пик видового разнообразия головоногих моллюсков (около 150 родов). Головоногие моллюски занимают в ордовикских экосистемах верхний трофический уровень. Появляются бесчелюстные рыбообразные организмы. Ордовикские палеоэкосистемы оставили после себя множество следов в виде коралловых, мшанковых, кораллово-мшанковых биогерм. На рубеже ордовик-силур происходит массовое вымирание биоты (до 50 % родов), которое обновляет доминирующие таксоны брахиопод, мшанок, трилобитов, граптолитов и других групп.

В ордовике также появляются следы присутствия животных на суше. Так, в ордовикских палеопочвах были обнаружены вертикальные норки, прорытые какими-то достаточно крупными животными – членистоногими или олигохетами (червями). В этих же палеопочвах обнаружены остатки наземных зеленых водорослей.

Появление скелетных организмов оказало масштабное воздействие на процессы образования осадочных пород и месторождений полезных ископаемых. Становится возможным формирование месторождений нефти, фосфоритов, бокситов. Образуются мощные толщи органогенных пород.

4.2 Выход биоты на сушу

В силурийском периоде начинается формирование наземных экосистем. Событие биосферного значения – появление на суше первых высших растений – риниофитов (предполагаемые предки – харовые водоросли). Риниофиты – примитивные высшие растения с голыми стеблями, высотой 0,5–1 м, которые образовывали заросли на влажных местах – берегах водоемов, на мелководьях. Внешний облик первых сосудистых растений показан на рисунке 12.

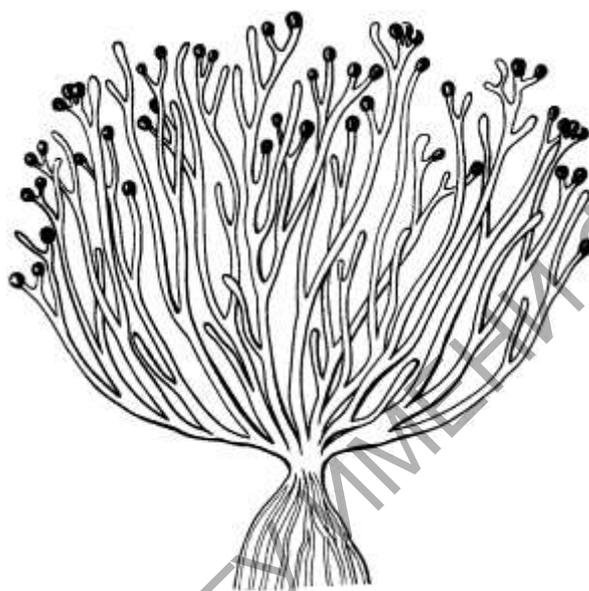


Рисунок 12 – Куксония – одно из самых древних растений (428-423 млн лет назад)

Появление сосудистых растений – одно из ключевых событий, так как по своей средообразующей способности эта группа организмов не имеет себе равных. Только с их появлением начинают формироваться наземные ландшафты современного облика. С пражского века девонского периода растительный покров захватывает низменную часть суши: в начале девона до 10 %, в конце девона – 70 %. Из маломощного (менее 1 м) прибрежного превратился в мощный (20–30 м) лесной покров.

Сосудистые растения с их жесткими вертикальными осями вызвали целый каскад экосистемных инноваций, изменивших облик биосферы. Фотосинтезирующие структуры стали располагаться в трехмерном пространстве, а не на плоскости, что резко увеличило интенсивность образования органического вещества и продуктив-

ность биосферы. Вертикальное расположение стволов сделало растения более устойчивыми к занесению осадками, сократило безвозвратные потери углерода и привело к совершенствованию углеродного цикла.

Вертикальные стволы наземных растений стали возможными с появлением древесины, которая после гибели растения разлагается относительно медленно (самые древние находки древесных растений – 407–397 млн лет назад). Углеродный цикл экосистем суши обретает дополнительное резервное депо и стабилизируется. Появление запаса трудноразложимой органики вело к радикальной перестройке пищевых цепей. С этого времени большая часть вещества и энергии оборачивается через детритные, а не пастбищные цепи (как было в водных экосистемах).

Для разложения целлюлозы и лигнина древесины требуются новые типы редуцентов – сапрофаги.

Для поддержания ствола в вертикальном положении возникает развитая корневая система, которая закрепляет почвы и ведет к снижению эрозии. Благодаря корневым системам растений закрепляются берега рек – образуется долговременная разветвленная речная сеть (до этого момента – «блуждающие» реки, непротяженные мелководные потоки). Изменяется состав речных отложений – возрастает доля илов и глин, тонкозернистых песчаников. Увеличивается мощность речных отложений.

Сосудистая система растений, подводящая воду к устьицам, делает возможным процесс транспирации – испарения воды. В настоящее время половина воды возвращается в атмосферу через транспирацию растительным покровом (в лесных ландшафтах – 80–90 %). В результате внутренние области континентов стали получать осадки – заработал «водяной насос» (по В. Г. Горшкову), контролируемый лесной растительностью.

Появление наземной растительности отразилось на составе атмосферы: содержание кислорода увеличивается с 14–15 % в начале девона до 17–18 % в конце девона. Содержание углекислого газа, наоборот, уменьшается с 0,4 % в начале девона до 0,25 % в конце девона.

В среднедевонскую эпоху появляется гиениевая флора, включающая древесные растения, от которых остаются наиболее древние угольные слои. В позднедевонскую эпоху появляются лесные экосистемы, оставившие после себя археоптериевую флору. Археоптерис (дерево с мощным стволом до 1,5 м в диаметре) сыграл большую роль в эволюции растительного покрова (рисунок 13).

Археоптериевые леса покрывали обширные площади (например, в Северной Америке и Евразии). Появляются папоротниковидные, папоротники, членистостебельные, плауновидные, лепидофиты и к концу девонского периода на значительной части суши формируется растительный покров, вследствие чего, к началу каменноугольного периода на Земле образуются уже практически все типы осадков, характерные для современной биосферы. Появление угленакопления указывает, что на пути стока вод уже стоят мощные растительные фильтры, не будь которых, остатки растений непрерывно смешивались с песком и глиной и получались бы углистые сланцы и углистые песчаники, но не уголь.



Рисунок 13 – Археоптерис (реконструкция)

Наземные растения тесно взаимодействуют с грибами, которые формируют микоризу или грибокорень (неразрывное сплетение грибницы – основного тела гриба – и корней). Микориза обеспечивает растения водой и питательными микроэлементами, а растения обеспечивают гриб органическим веществом и защищают от солнечного излучения. За счет микоризы процесс выветривания горных пород идет в 4–10 раз быстрее.

Гниение растительной органики приводит к образованию органических кислот, воздействие которых один из важных факторов выветривания. Сосудистые растения по сравнению с мхами производят в 6 раз больше органических кислот; по сравнению с водорослями и лишайниками – в 60 раз больше. Соответственно покров из сосудистых растений с микоризами резко усиливает процессы выветривания.

Активизация процессов биохимического выветривания (скорость выветривания увеличилась на несколько порядков) обусловила рост притока органики и биогенных веществ в океан. В позднем девоне в океане имела место *эвтрофикация* – увеличение продуктивности водорослей, падение содержания кислорода и, как следствие, гибель рифовых экосистем. Франско-фаменское событие зафиксировано в массовом вымирании морских организмов и безжизненных, но обогащенных органикой, черных сланцах.

Развитие растительности подстегивает эволюцию потребителей фитомассы. В девоне появляются первые насекомые – архаичные формы из подкласса первичнобескрылых (*Apterygota*), похожие на чешуйниц. Появляются первые пауки и клещи.

С возникновением водоемов на суше связано появление в позднем девоне (фаменский век) первых тетрапод (четвероногих животных). Первые девонские тетраподы – примитивные амфибии лабиринтодонты – ихтиостега и акантостега (водные организмы, способные передвигаться по дну водоемов и от водоема к водоему). Появление новых экологических ниш на суше в сочетании с падением содержания кислорода в прибрежных и мелководных бассейнах – одна из возможных причин превращения рыб в амфибий. Так, около 385 млн лет появляются необычные рыбы пандерихты, имеющие некоторые признаки, сходные с амфибиями. Пандерихты обитали на морских отмелях и в лагунах, умели дышать воздухом и ползать на плавниках. Через 5 млн лет появляется тиктаалик – рыба с головой крокодила или рыбоног. Еще через 15 млн лет появляются ихтиостега, акантостега, а также более продвинутый тулерпетон. Весь процесс превращения рыб в амфибий длился около 20 млн лет и охватывал значительные территории Евразии (Лавруссии).

4.3 Биосфера в каменноугольном периоде

В каменноугольном периоде развитие наземных экосистем продолжается и приводит к образованию лесов с доминированием гигантских древовидных плауновидных (лепидофиты), папоротников

и хвощей. Реконструкция широко распространенного представителя лепидофитов – лепидодендрона – приведена на рисунке 14.

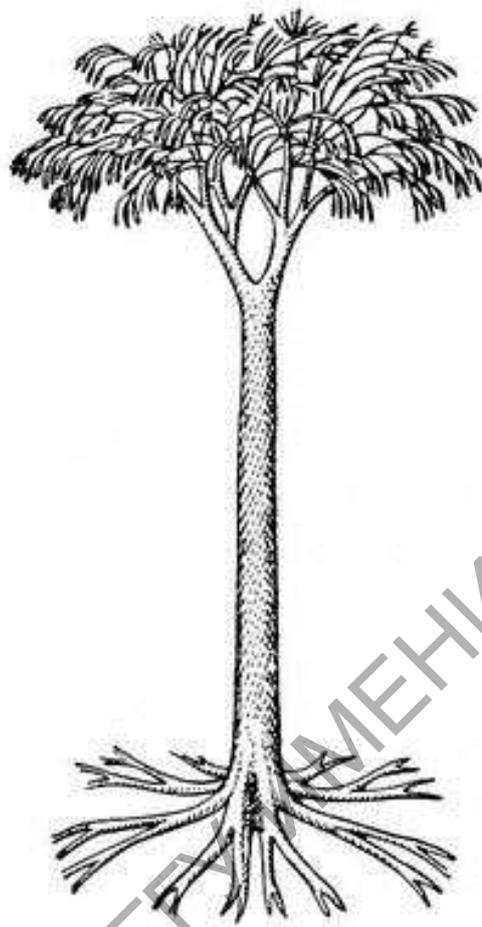


Рисунок 14 – Лепидодендрон (реконструкция)

Лепидофитные экосистемы имели своеобразную экологическую структуру: они представляли собой неглубокие (первые метры), переполненные органическими остатками водоемы, а высокоствольный «древостой» (до 40 м) из плауновидных и хвощеобразных стоял «по колено в воде». Корневые системы лепидофитов (стигмариин) располагались ниже торфяной органической массы, а сами деревья прорастали сквозь нее и многометровый слой мертвой органики.

Основные фотосинтезирующие поверхности этих древовидных растений составляли не листья, а периодически опадающая толстая зеленая кора («коропадные» леса). Лепидофитные леса имели большую биомассу (2 000–3 000 и более т/га) и высокую продуктивность.

В крупной подстилке развивалась богатая фауна членистоногих, среди которых встречались гиганты до метра длиной. Расти-

гельминты были основными потребителями опавшей листвы и коры.

Лепидофитные леса занимали приморские низменности, на которых до них господствовали прокариотные маты, а затем заросли риниофитов. В этих приморских бассейнах шли основные процессы углеобразования. Предполагается, что у лепидофитов выпадение подроста происходило на поздних стадиях роста, т. е. практически одновременно отмирала значительная часть фитомассы. Эти неритмические поступления большого количества мертвой органики создавали проблемы по ее минерализации. С другой стороны, противозерозионные свойства этой растительности, по сравнению с современной, были весьма слабы. Водоразделы продолжали интенсивно размываться, как и прежде. Признаком слабого развития растительности на водоразделах являются очень частые прижизненные захоронения деревьев вместе с их корневыми системами. Причина – оползни и селевые потоки, которые погребали целые экосистемы. Большой отпад фитомассы при активной эрозии (обеспечивает быстрое захоронение) приводил к тому, что значительная часть неокисленного углерода безвозвратно уходила из экосистем и превращалась в уголь. Такая активная деятельность карбоновых экосистем может являться одной из причин повышения содержания кислорода в атмосфере и последовавших за этим изменений климата.

Из-за обилия органики в лесах-водоемах была бескислородная, сероводородная обстановка. Кислород слабо расходовался на окисление органики и накапливался в атмосфере. При содержании кислорода в атмосфере 35 % резко увеличился масштаб пожаров, на что указывают обильные прослойки фюзена (ископаемой сажи). Показано, что сильные пожары были каждые 3–6 лет во влажных лесах и ежегодно в сухих лесах.

Накопление угля, т. е. переработанной и захороненной органики, является следствием отставания в эволюции фитофагов и редуцентов-деструкторов от продуцентов-растений.

В середине карбона изменения климата в Сибири приводят к резкому уменьшению количества лепидофитов, доминирование переходит к папоротникам и кордаитам. На низинах формируется «кордаитовая тайга». *Кордаиты* – предполагаемые предки голосеменных растений – представляли собой высокие (более 30 м) стройные деревья с крупными листьями (рисунок 15).

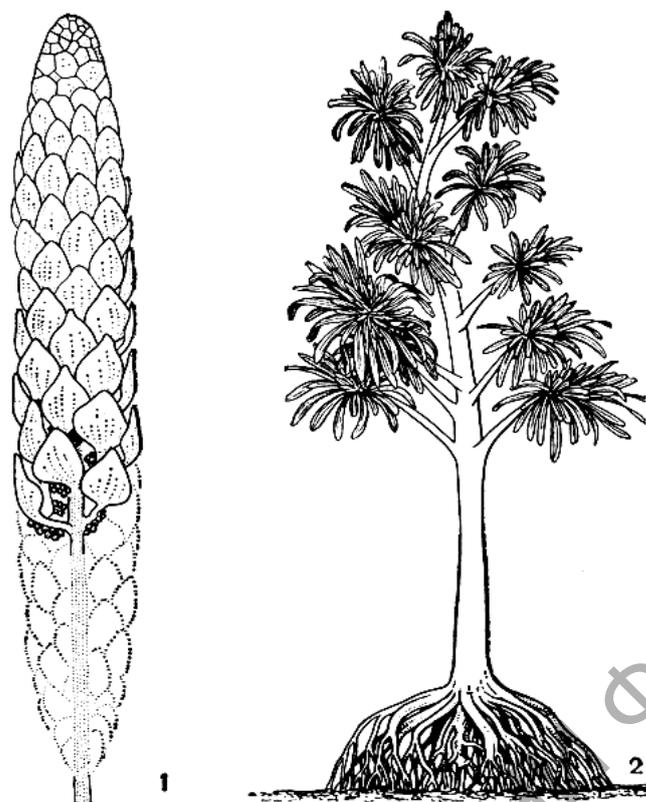


Рисунок 15 – Кордаит (реконструкция)

Следствием резкого увеличения биомассы в биосфере было усиление воздействия на земную кору за счет кислотного выщелачивания, которое, в свою очередь, ухудшало условия существования растительности. Отставание развития фитофагов и редуцентов обуславливала выпадение из биологического круговорота значительной части химических элементов в виде угленосных толщ. Предполагается, что эти процессы вызвали смену лепидофитных лесов в пермском периоде более экономными с точки зрения потребления минеральных веществ экосистемами с доминированием голосеменных растений.

Деятельность высокопродуктивных лесных экосистем привела не только к образованию значительных объемов угля, но и к мощному потоку свободного кислорода в атмосферу. Содержание кислорода в начале карбона составляло 15–20 %, а в конце карбона достигло 30–35 %. И наоборот: содержание углекислого газа в начале карбона составляло 0,3–0,4 %, а к концу карбона снизилось до 0,05 %. Эти геохимические изменения, вероятно, вызвали изменения климатические: средняя глобальная температура в раннем карбоне составила 26 °С (абсолютный рекорд фанерозоя), а ближе к концу – только 20 °С. Прогрессирующее похолодание повлекло за собой покровное оледенение. В высоких широтах температуры упали на 10–15 °С.

Южный материк Гондвана покрылся ледниками. Следствием похолодания являлось также расширение аридных областей.

Появление новых ресурсов и экологических ниш активизировало эволюцию животных. В каменноугольном периоде активно развиваются насекомые, которые получают способность летать. Насекомые достигают высокого разнообразия – более 1 000 видов. Всего в карбоне появляется 9 новых отрядов насекомых (в девоне – 1 отряд). В конце раннего карбона появляются крылатые насекомые – подкласс *Pterygota*. Первичным типом питания была палинофагия (питание пылью и спорами) и высасывание семезачатков. Например, у найденных карбоновых насекомых кишечники заполнены пылью, а до 70 % семезачатков кордаитов повреждено. Первые летающие насекомые летали плохо, позже появляются стрекозы – воздушные хищники. Как эволюционный ответ последовало вымирание крупно-размерных открыто-живущих палинофагов (диктионеврид), совершенствование летных качеств, появление полного превращения (в личинку и куколку). Ответом на появление хищников был переход к скрытому образу жизни – появляются тараканы, прямокрылые, а в начале пермского периода – жуки.

Некоторые насекомые достигают значительных размеров. Например, летающие хищники меганевры (род вымерших стрекозоподобных насекомых), имевшие размах крыльев до 65 см. Развиваются паукообразные (3 отряда пауков и 1 отряд скорпионов), которые также достигают рекордных размеров, например, скорпион пульмоноскорпиус (1 м). Самым крупным из известных сухопутных беспозвоночных считается гигантская многоножка артроплевра, имеющая длину тела от 0,3 до 2,6 м (рисунок 16).

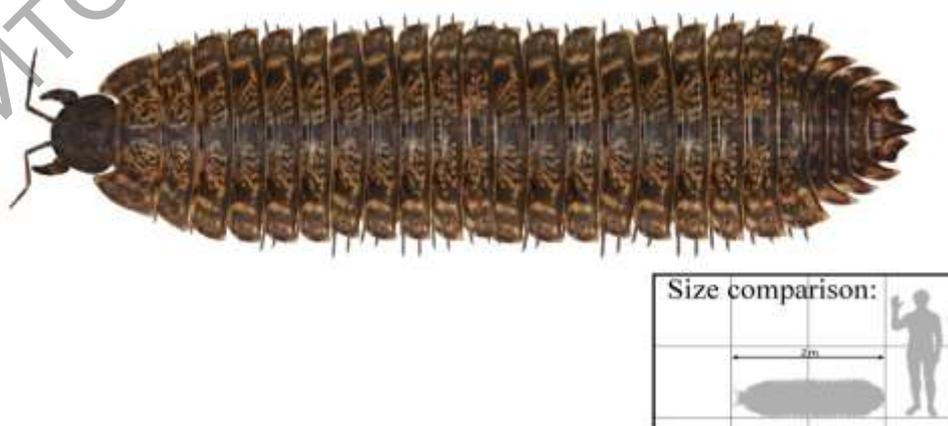
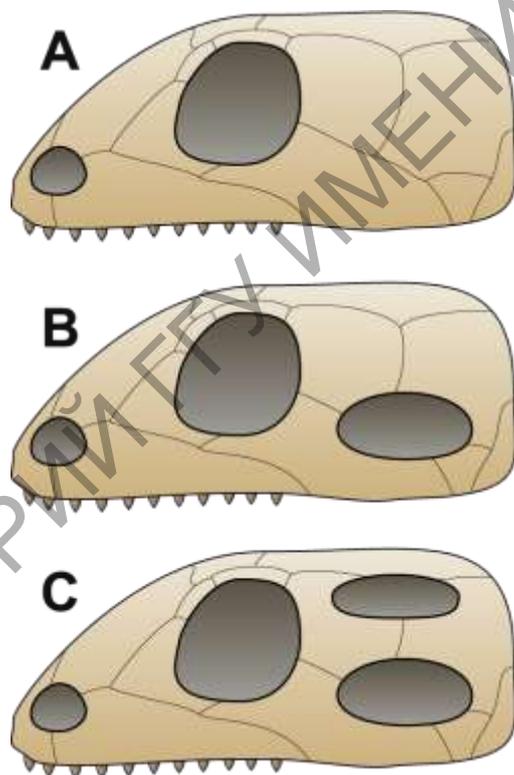


Рисунок 16 – Артроплевра (реконструкция)

Верхние трофические уровни экосистем заняли позвоночные животные – амфибии и рептилиоморфы. Разнообразие рептилиоморф представлено антракозабрами, синапсидами и завропсидами. По характеру питания – хищные, растительноядные и насекомоядные формы.

Котилозавры – примитивные рептилиоморфы, переходное звено от амфибий к амниотам. В начале своего существования котилозавры – плотоядные животные небольшого размера. От котилозавров, возможно, произошли амниоты (около 310–330 млн лет назад), среди которых различают клады синапсид и завропсид (анапсиды и диапсиды), которых делят по строению черепа (рисунок 17). По другой версии, котилозавры – тупиковая ветвь. Существуют две гипотезы:

- 1) синапсиды и завропсиды произошли от одного предка,
- 2) синапсиды и завропсиды имели разных амниотных предков (рептилиоморф).



А – анапсиды; В – синапсиды; С – диапсиды

Рисунок 17 – Строение черепа

Амниоты отличались наличием зародышевых оболочек (обеспечивают развитие эмбриона в воздушной среде), внутренним оплодотворением, откладыванием яиц и другими эволюционными инно-

вазиями. Появление амниот, свободных от «водной зависимости», вероятно, было связано с похолоданием и аридизацией климата во второй половине карбона, соответственно, с сокращением влажных лесов и болот. Амниоты заняли пустовавшие экологические ниши – ландшафты, удаленные от водоемов.

Ранние синапсиды были похожи на современных ящериц или варанов. Древнейший из обнаруженных синапсид – пеликозавры семейства офиакодонт – протоклепсидропс (314 млн лет назад) и археотирис (около 306 млн лет назад). В конце карбона появляются сфенакодонты, варанопсеиды, эдафозавры, которые заселили Лавразию. Синапсиды и завропсиды были представлены хищными растительноядными и насекомоядными формами.

4.4 Биосфера в пермском периоде

В пермском периоде растительность продолжает осваивать все новые экологические обстановки – от прибрежных низменностей к возвышенным равнинам в глубине континентов. Значительную роль играет дифференциация климата, которая обусловила зональность растительного покрова. Из-за аридизации климата влаголюбивые экосистемы снижают площади, вымирают тепло- и влаголюбивые элементы карбоновой флоры. Смена флоры приходится на середину пермского периода, когда доминанты каменноугольной флоры (древовидные плауновидные, хвощи, кордаиты и т. д.) сменяются голосеменными растениями – хвойными, гинкговыми, цикадофитами. Появляются новые рода папоротников.

Предполагается, что экосистемы нового типа были более экономными с точки зрения потребления питательных веществ, как следствие, захоронение органики в земной коре и поток кислорода в атмосферу снижаются. Содержание кислорода в течение пермского времени падает с 25 до 10–15 %, а содержание углекислого газа, наоборот, возрастает с 0,05 до 0,1–0,15%.

В пермском периоде животный мир суши продолжает активно развиваться. Предполагают, что рост засушливости климата привел к снижению распространения амфибий и благоприятствовал рептилиям (рептилиоморфам). Начиная с поздней перми, развитие амфибий протекает уже в «тени» амниот. Сохраняются только высокоспециализированные крупные водные амфибии, не способные или практически не способные выходить на сушу. Увеличивается разнообразие амниот. Пермские завропсиды представлены анапсидами (предки че-

репах), парарептилиями (отряд – проколофоны, капториниды); диапсидами (предки крокодилов, динозавров и птиц); лепидозавроморфами (предки ящериц и змей). Эволюционная схема амниот приведена на рисунке А.2 (Приложение А).

Пермские диапсиды, в свою очередь, были представлены эозухиями (мелкие полуводные животные) и предками архозавров – проторозаврами. Проторозавры (перваящеры) или архозавроморфы появляются в конце пермского периода (похожи на крупных до 2 м ящериц). К архозаврам относятся протерозухии («первокрокодилы»). Самый древний протерозух – архозавроморф, который был одним из крупнейших хищников конца пермского периода в Восточной Европе. В конце пермского периода, вероятно, недиапсиды начинают осваивать воздушную среду – обнаружены мелкие формы (до 40 см) с кожаными перепонками по бокам тела для полета на небольшие расстояния – с дерева на дерево (целурозавр). Часть недиапсид направляется обратно в море (ихтиоптеригии, предки триасовых ихтиозавров).

Но главную роль среди наземных животных играли синапсиды. Синапсиды постепенно выработали свои эволюционные инновации: забота о потомстве (впервые появляется репродуктивная стратегия – качество вместо количества), кожа с железами, вскармливание потомства молоком, шерстяной покров и теплокровность, двигательная активность.

В начале пермского периода синапсиды составляли до 70 % известных родов амниот. В составе класса синапсидов выделяют 2 отряда: пеликозавры (появились в карбоне и существовали до конца перми) и терапсиды (появились в середине перми и существовали до раннего мела).

Наиболее примитивные синапсиды – пеликозавры (ранее их выделяли в отряд с двумя подотрядами – казеазавры с семействами хищных или насекомоядных эотирид и растительноядных казеид и эупеликозавры – хищные офиакодонты, варанопсеиды, сфенакодонты, растительноядные эдафозавры). Всего описано около 50 родов пеликозавров.

Расцвет пеликозавров приходится на первую половину пермского периода. Пеликозавры имели кожу без чешуи и без шерсти. Теплокровными, они видимо, не были. Так, у многих пеликозавров имелся парус для терморегуляции. Спинной парус помогал согреваться по утрам и охлаждаться днем. По другой версии, парус имеет другое назначение (для привлечения самок как хвост павлина). Гео-

лог и писатель А. И. Ефремов предполагал, что пеликозавры вели ночной образ жизни, чтобы меньше перегреваться на солнце.

Наиболее известный хищный пеликозавр – диметродон (род из семейства сфенакодонтов). Диметродоны (описано около 20 видов, появились около 298,9 млн лет назад, вымерли около 268,8 млн лет назад) были представлены как мелкими, так и крупными формами (до 5,5 м). Основная пища – рыбы и амфибии.

С помощью паруса, согласно расчетам, диметродон разогревался с 26 ° до 32 ° без паруса за 205 минут, а с парусом – за 80 минут («кто первый вышел на охоту, тот и поел»).

Во второй половине перми пеликозавров (сфенакодонтов) сменяют терапсиды, отличавшиеся более активным образом жизни и высоким уровнем метаболизма. Предполагается, что смена пеликозавров терапсидами могла быть связана с климатическими изменениями – аридизацией ландшафтов суши. У ранних терапсид кожа была гладкая, с железами, выделяющими вязкий секрет, образующий мелкие чешуйки. У поздних терапсид имелся шерстяной покров. Среди терапсид, вероятно, были как холоднокровные, так и теплокровные формы. Теплокровными формами с высокой вероятностью считают цинодонтов. Самый древний терапсид – тетрацератопс («морда с четырьмя рогами») жил в первой половине периода в районе Техаса. Первые терапсиды появились около 285 млн лет назад. Массовое появление терапсид происходит около 270 млн лет назад.

Терапсиды выделены как отряд с несколькими подотрядами: биармозухии, дейноцефалы, аномодонты, горгонопсы, тероцефалы и цинодонты.

Горгонопсы – хищные терапсиды в составе группы териодонтов в ранге подотряда. Выделяют несколько семейств – фтинозухы, рубиджеиды, иностранцевииды, горнонопиды. Описано от 10–15 до 30 родов. Размеры от 0,6–0,7 до 4–5 м. Самый известный горгонопс – иностранцевия, описанная В. П. Амалицким в 1897 г. и названная в честь профессора А. А. Иностранцева. Горгонопсы, вероятно, имели шерсть и заботились о потомстве. Многие горгонопсы являлись ночными и сумеречными хищниками.

Аномодонты («страннозубые») – первоначально насекомоядные, а затем растительноядные терапсиды. Среди них появляются дицинодонты («двуклыкозубые»), которые существовали до мелового периода. Самый известный дицинодонт – листрозавр, переживший пермь-триасовое вымирание и в начале триаса заселивший почти всю Пангею.

В конце пермского периода (около 260 млн лет назад) в Гондване появляются цинодонты (рисунок 18) – новоцинодон, процинозух, тринаксодон. Цинодонты имели шерстяной покров и были теплокровными. Цинодонты также пережили пермь-триасовое вымирание, а в триасе от них произошли предки млекопитающих.

В конце пермского периода происходит вымирание, которое затронуло синапсид, – полностью исчезли пеликозавры. Пережили катастрофу дицинодонты, мелкие формы тероцефалов и цинодонтов.

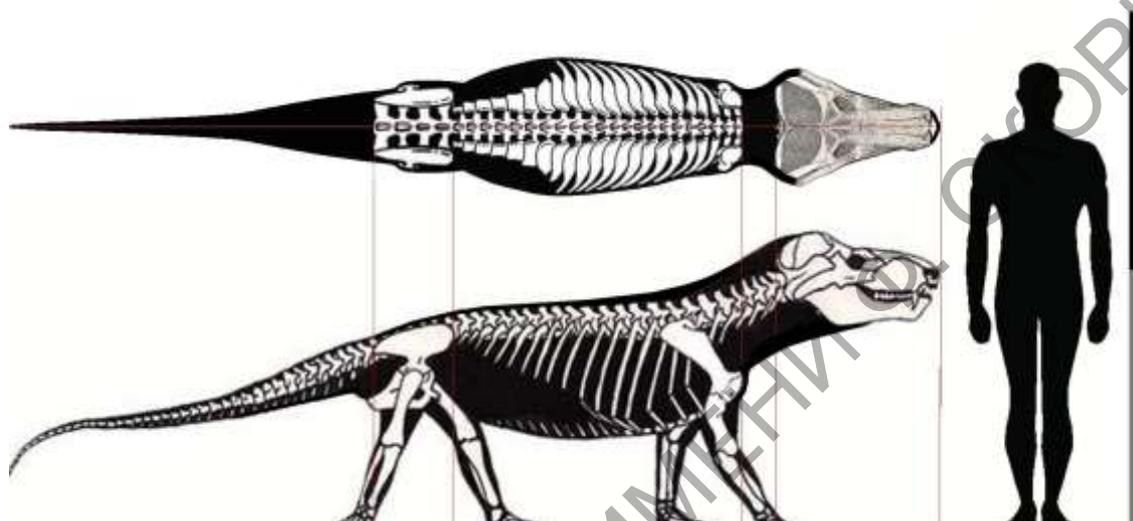


Рисунок 18 – Крупная форма цинодонтов (реконструкция)

Практические задания

1 На основе анализа научной литературы обоснуйте роль эволюции живых организмов для разработки международной стратиграфической шкалы палеозойской эратемы.

2 Используя Приложение А, дайте характеристику эволюционных трендов амниот. С какими экологическими факторами могут быть связаны эволюционные изменения амниот в палеозое?

3 Систематизируйте биосферные события палеозоя (таблица 5).

Таблица 5 – Биосферные события палеозоя

Эпоха, век	Событие	Последствия для биосферы	Отражение в осадочных породах

4 Проведите SWOT-анализ (за и против) вероятных причин биосферных кризисов, выразившихся в массовых вымираниях живых организмов и падении таксономического разнообразия в палеозое.

Вопросы для самоконтроля

- 1 Какие существуют гипотезы причин «кембрийского взрыва»?
- 2 Как появление скелетных организмов отразилось на осадочных породах, на полезных ископаемых?
- 3 Как образование растительного покрова на суше отразилось на осадочных породах, на полезных ископаемых, на экзогенных геологических процессах?
- 4 Как изменило биосферу появление деревьев?
- 5 Как менялись ключевые группы видов морских экосистем в течение палеозоя?
- 6 Как менялись экосистемы суши в течение палеозоя?
- 7 Как менялись доминирующие группы организмов в экосистемах суши в палеозое?
- 8 Какие эволюционные преимущества получили амниоты?

5 ЭВОЛЮЦИЯ БИОСФЕРЫ В МЕЗОЗОЕ

5.1 Становление и развитие мезозойских экосистем

Триасовый период характеризуется как время восстановления биосферы после глобального кризиса конца пермского периода и формирования новых типов экосистем. Таксономическое разнообразие морских и наземных экосистем постепенно восстанавливается. На основе анализа палеонтологических коллекций доказано, что вымирание на рубеже пермь-триас привело к радикальному изменению структуры морских экосистем. До этого в морях преобладали сообщества с простой структурой, слабыми экологическими связями между видами, низким видовым разнообразием и доминированием неподвижных фильтраторов (кораллы, брахиоподы, морские лилии и т. д.). Появившиеся мезозойские сообщества оказались более сложными и разнообразными, с более тесными межвидовыми связями (Wagner et al., 2006). Доминирование перешло к подвижным животным – «современной эволюционной фауне» по Д. Сепкоски (двустворчатые и брюхоногие моллюски, морские ежи, ракообразные и другие).

Согласно М. Бентону, восстановление экосистем произошло за два миллиона десятка лет, массовое вымирание активизировало эволюционные процессы, которые вызвали формирование не только новых видов организмов, но новых типов экосистем (Benton, Wu, 2022).

На суше формируются экосистемы, в которых ключевыми (системообразующими) группами являются голосеменные растения и рептилии.

Растительный покров образует голосеменная растительность – гинкговые (гинкго), цикадовые (цикадофиты), беннеттитовые (беннеттиты). В конце триаса к ним присоединяются чекановские. Изменяется состав хвойных: вместо палеозойских групп появляются новые (сосновые, араукариевые, кипарисовые). Развиваются папоротники.

Считается, что доминирование голосеменных тесно связано с климатом триаса, который характеризуется как теплый и сухой. Значительные площади внутри суперконтинента Пангея занимали аридные ландшафты. Голосеменные растения, эволюционируя, вырабатывали различные приспособления к засушливому климату.

Аналогично распространением засушливого климата часто объясняется доминирование рептилий. При этом, среди рептилий наибольшим разнообразием отличаются диапсиды – по сравнению с

пермским периодом их разнообразие увеличивается на порядок. Среди диапсидов наиболее активно развиваются архозавроморфы – круротарзы (Приложение А, таблица А.3). Круротарзы («скрещенные лодыжки») возникают в оленекском веке и к ладинскому веку доминируют в экологических нишах сухопутных хищников. От круротарзов отделяются две клады – архозавры и фитозавры. Фитозавры представляют собой длиннорылых, хорошо бронированных, крокодилоподобных, хищных, крупных рептилий, ведущих полуводный образ жизни. Они появляются в карнийском веке и расселяются по всей Пангее. Под архозаврами понимают кладу, от которой произошли современные крокодилы и птицы. Архозавры в триасе поделились на псевдозухии (ближе к крокодилам) и авеметатарзалии (ближе к птицам). «Крокодильная» клада архозавров – псевдозухии – в течение триаса развивались и конкурировали с фитозаврами в околородных экосистемах. Авеметатарзалии и их потомки орнитодиды являются предками динозавров и птерозавров, сочетая признаки обоих. Примером базального орнитодиды некоторые считают склеромохла, который жил в карнийском веке (рисунок 19).

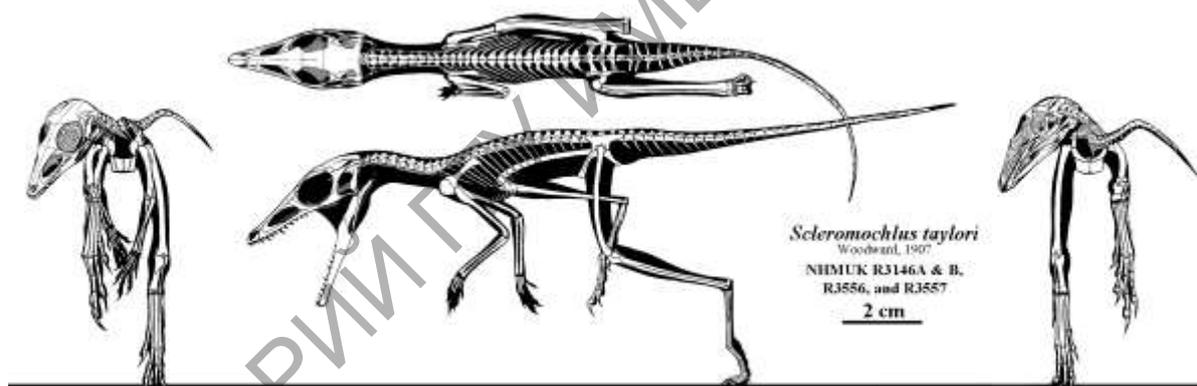


Рисунок 19 – Склеромохл (реконструкция)

Орнитодиды, эволюционируя, занимают разнообразные экологические ниши. *Птерозавроморфы* – представители отряда птерозавров захватывают воздушную среду. Крылья птерозавров формируются мембраной сложного состава, которая крепилась к удлинённому четвертому пальцу передней конечности. У них имелась система воздушных мешков и скелетный насос, которые обеспечивали проточную вентиляцию легких, аналогичную птицам. Родословная птерозавров не ясна. В позднем триасе (норийский век) водились мелкие птерозавры (размах крыльев – до 1 м) – преодактиль, австриадактиль, эудимор-

фодон. Они заняли экологическую нишу околводного, мелкого, рыбо-ядного хищника. Вторая клада орнитодиров – динозавры – в начале юрского периода становится ключевой группой животных и занимает разнообразные экологические ниши от водной среды до воздушной, от сверххищников до крупных и мелких фитофагов.

Другие диапсиды, предки которых разошлись с архозавроморфами еще в пермском периоде, ихтиоптеригии, окончательно расстались с сухопутным образом жизни и эволюционировали в ихтиозавров (т. е. рыбащеров). Древнейшие ихтиозавры обнаружены в отложениях оленекского яруса. Они уже к этому времени имели удлиненную морду, очень большие глаза, преобразованные в плавники конечности и вели водный образ жизни. В позднем триасе ихтиозавры достигают гигантских размеров – шонизавр (10–21 м, вес до 30–40 т).

Потомки лепидозавроморф – пантестудины также направляются в околводные и водные экосистемы. Пантестудины разделились на две клады – тестудинаты и завроптеригии. Тестудинаты, т. е. пресмыкающиеся с настоящим черепашиным панцирем, появились в раннем триасе. Завроптеригии в триасе представлены двумя группами – плакодонтами и эозавроптеригиями. Плакодонты, вероятно, были полуводными животными, питавшимися моллюсками и ракообразными, существовавшими весь триасовый период. Эозавроптеригии были представлены нотозаврами и плезиозавроидами. Эти животные были 3–6 м длиной, вели полностью водный образ жизни, питались рыбой и моллюсками. В конце триаса плакодонты и нотозавры вымирают, а плезиозавроиды выживают и в юре увеличивают свое разнообразие.

Синапсиды, многие из которых вымерли на рубеже пермь-триас, были представлены в триасе цинодонтами и дицинодонтами. Дицинодонты (с роговым клювом) – растительноядные, в том числе крупного размера (с носорога). В раннем триасе были широко распространены листрозавры (в Америке, Африке, Индии, Австралии и Антарктиде), которые значительно уменьшились в размерах. Из крупных дицинодонтов известна каннемейрия (до 3 м) – массивное животное с большой низко посаженной головой. Среди цинодонтов были как хищники, так насекомоядные и растительноядные формы. В конце триаса цинодонты (вероятно, были теплокровными, с шерстью, откладывали яйца) дали начало настоящим млекопитающим. Самые древние (более 210 млн лет назад) – млекопитающие яйцекладущие дроматериум (похожий на мыш) и морганукодон

(похожий на крысу). Многочисленные остатки морганукодона обнаружены в Китае, Европе, Северной Америке.

В юрском периоде голосеменные растения и рептилии продолжают занимать ключевые позиции в экосистемах суши. Для теплоумеренного и субтропического гумидного климата характерны леса со значительным участием гинкговых (листопадные голосеменные растения). Гинкговые леса распространялись преимущественно в северном полушарии, особенно на территории Сибири (гинкговая тайга) и Средней Азии. Значительные территории занимали цикадовые и беннетитовые леса с участием древовидных папоротников и араукарий (часть Евразии и южные материка). Араукариевые леса (араукария – хвойное дерево высотой до 50–60 м) занимали юг Африки, Южную Америку. Для Европы были характерны смешанные леса с участием как гинкго, так и цикадофитов. Специфичны для теплого мезозоя фотосезонные листопадные леса (арктические и антарктические), в которых, вероятно, доминировали хвойные.

В наземных экосистемах доминирующее положение занимают разнообразные динозавры (смотри п. 5.2).

Специфические экологические ниши в юрском периоде занимали крокодилоформы протозухии (архаичные крокодилomorфы небольшого размера (1–1,5 м), сухопутные животные); талаттозухии (морские крокодилomorфы с длинной мордой, 4–7 м длиной, 2 семейства); мезозухии (наземные, полуводные и водные крокодилomorфы; 3 семейства появились в поздней юре, а в мелу 12 семейств жили на всех континентах). В меловом периоде крокодилomorфы представлены семействами аллигаторов и параллигаторов. Из аллигаторов самый известный познемеловой дейнозух – 12 м и более, более 8,5 т, доминирующий сверххищник в прибрежных районах Северной Америки. Параллигаторы населяли Евразию, Америку, Африку. Обитали в водоемах.

Продолжали развиваться птерозавры. В юрском периоде они представлены несколькими семействами птеродактелей: анурогнатиды (мелкие насекомоядные птерозавры, жили в Евразии и Северной Америке); ктенохазматиды (Европа); истиодактилиды (с утиными клювами, среднего размера рыбоядные, жили в Евразии). В меловом периоде появились самые крупные птерозавры, представленные семействами аждархидов (размах крыльев от 3–4 до 12 и более метров), птеранодонтидов, тапеяридов. Размах крыльев ящеров говорит о том, что они ловили восходящие потоки воздуха, чтобы парить. Находились они в воздухе недолгое время из-за своего веса, хотя ко-

сти этих птерозавров были полыми и лёгкими. Некоторые птерозавры, вероятно, имели перьевого покров (например, раннемеловой тупандактиль из семейства тапеярид). Предполагается, что птерозавры имели высокий уровень метаболизма и были теплокровными. Крупные птерозавры занимали ниши сухопутных хищников или падальщиков. Птерозавры проиграли конкуренцию с птичьими динозаврами и собственно птицами и были вытеснены практически со всех экологических ниш, которые они занимали в течение мезозоя.

В юрских экосистемах экологические ниши мелких насекомоядных и растительноядных животных занимают синапсиды – млекопитающие. На смену цинодонтам приходят триконодонты (жившие почти по всей Пангее и занимавшие экологическую нишу грызунов), волатикотериевые (мелкие насекомоядные животные, обитающие на деревьях (154 млн лет назад)), докодонты (164 млн лет назад), растительноядные харамииды (165–157 млн лет назад), шуотерии, морганукодонты.

С начала мелового периода распространяются териевые млекопитающие, которые разделяются на две группы: эутерии (плацентарные) и метатерии (сумчатые). Представители плацентарных и сумчатых появляются почти одновременно – в барремский век. Древнейшее из плацентарных – эомайя (баррем), мелкий зверек (14 см). Древнейшее из сумчатых – синодельфис (баррем, 125 млн лет назад). В Лавразии развивались представители отряда многобугорчатых млекопитающих, занимавших разнообразные экологические ниши – подземные, наземные, древесные обитатели, похожие на грызунов.

К концу мела млекопитающие были представлены растительноядными копытными, насекомоядными, хищниками. Так, сумчатый дидельфодон – хищник и падальщик с мощным укусом (аналог барсука), живший 69 млн лет назад.

В течение юрского и мелового периода морские и сухопутные черепахи увеличивались в размерах. Так, в кампанском веке жил архелон – гигантская, хищная, морская черепаха, достигавшая в длину 4,6 м и веса в 2,2 т.

Развиваются насекомые (тараканы, цикады, сетчатокрылые, скорпионницы и прочие), – увеличивается их разнообразие и, вероятно, роль в экосистемах. Активно эволюционирует отряд прямокрылых – семейство хаглидов (похожие на кузнечиков) было самой массовой группой. Из сетчатокрылых появляется семейство златоглазок. До средней юры дотянули представители отряда миомоптеров (крылатые насекомые), появившиеся еще в карбоне, а их потом-

ки – перепончатокрылые – достигают значительного разнообразия. В ранней юре обнаружены представители семейства ксиелиды – пилльщики. Продолжали развиваться представители древнекрылых насекомых (инфракласс) – поденки, стрекозы, *Coxoplectoptera*, древнейшие общественные насекомые, появившиеся еще в триасе, – термиты, которые являются одним из главных разрушителей древесины и важным фактором почвообразования.

В морских экосистемах юрского периода рептилии, представленные ихтиозаврами и плезиозавроидами, продолжают развиваться и доминировать на верхнем этаже пищевой пирамиды. Ихтиозавры достигают пика разнообразия. Так, в юре широко распространились ихтиозавры семейства офтальмозавридов. Большинство офтальмозавридов имели длину 3–7 м, обтекаемую форму, позволяющую развивать высокую скорость, питались рыбой и головоногими моллюсками. Ихтиозавры были живородящими и, вероятно, теплокровными. В меловом периоде эта эволюционно успешная группа организмов угасает, таксономическое разнообразие сокращается и до начала позднемеловой эпохи доживает только один род (платиптеригиус).

Отряд плезиозавров разделяется на плиозавроидов (с короткой шеей) и плезиозавроидов (с длинной шеей). Плезиозавры питались моллюсками, рыбой, другими рептилиями, могли ловить птерозавров и птиц. Плезиозавры были живородящими, могли достигать 15–20 м в длину (плиозавры – 10–15 м). Скелетная реконструкция плиозавра приведена на рисунке 20. Разнообразие плезиозавров в меловом периоде также сокращалось, но плезиозавроиды с самой длинной шеей (76 шейных позвонков, отношение к голове 1:14) – эласмозавриды – существовали до этого периода.

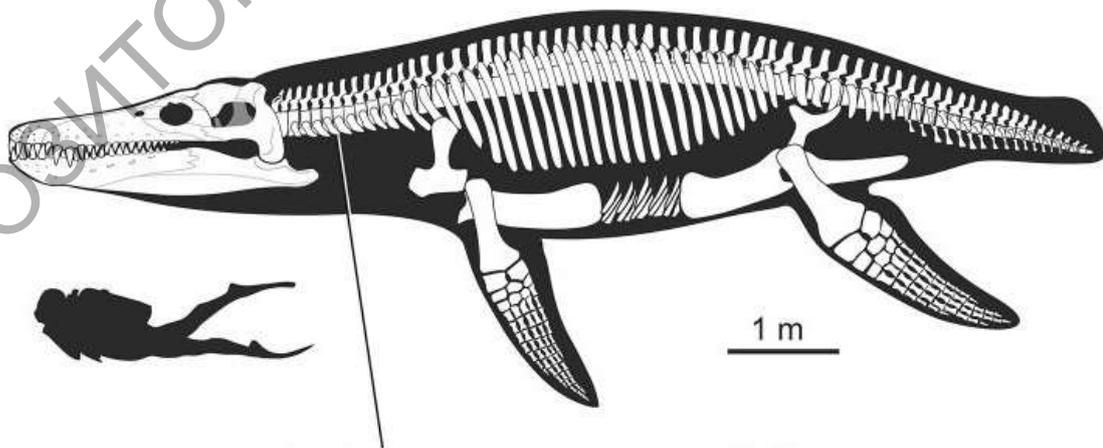


Рисунок 20 – Плиозавр (реконструкция)

Вымирание ихтиозавров (около 94 млн лет назад) объясняется несколькими причинами. Так, в середине мелового периода потепление климата отразилось на обеднении кислородом океанических вод (аноксия), что вызвало цепь экосистемных перестроек, повлиявших на пищевые ресурсы ихтиозавров. Одним из факторов угасания ихтиозавров и плезиозавров в меловом периоде было появление сильных конкурентов – мозазавров (отряд чешуйчатые), которые произошли от семейства водных ящериц айгиалозаврид (предполагаемый предок ящерицы каганаяс, имеющей змеевидную форму и короткие конечности) в позднемеловую эпоху. Начиная с туронского века, мозазавры становятся главными морским хищниками. Мозазавры достигали в длину до 13–17 м, были теплокровными (температура тела составляла 33–39 °) и живородящими. Рацион питания мозазавров полностью совпадал с рационом плезиозавров. Скелетная реконструкция мозазавра представлена на рисунке 21.

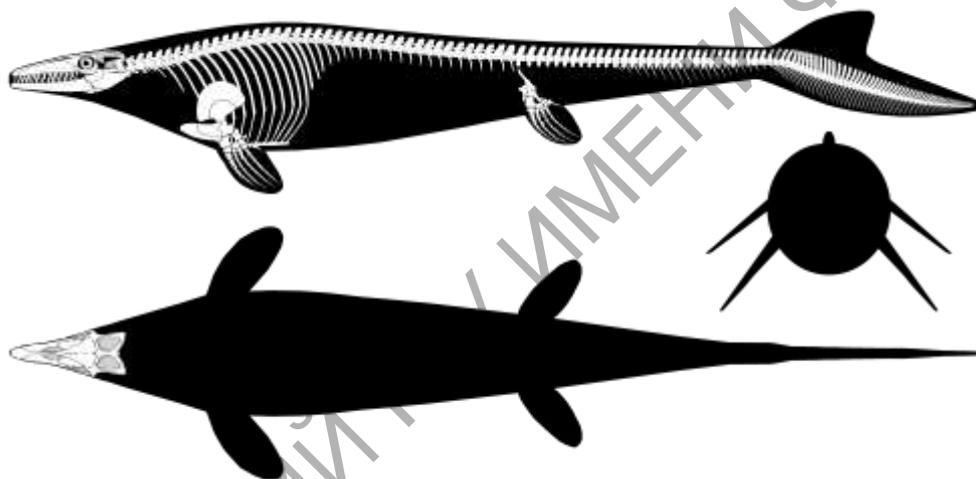


Рисунок 21 – Мозазавр Хофмана (реконструкция)

В океане важное биосферное значение имело появление в триасе новых одноклеточных водорослей – динофлагеллят, кокколитофорид, диатомовых, которые в юрском периоде совершили «красную» революцию (по П. Фальковски).

В юрском периоде происходит трансформация биогеохимического цикла карбоната кальция в Мировом океане («мезозойская морская революция»). Это событие является результатом эволюционного успеха планктонных одноклеточных организмов с известковым скелетом (фораминифер, кокколитофорид). Их деятельность превратила океан в буфер, сглаживающий колебания концентрации углекислого газа в атмосфере. Рост потока углекислого газа (например, в результате вулканизма) компенсируется увеличением продуктивности планктона.

Планктон, потребляя углекислый газ для формирования известкового скелета и отмирая, захоранивает его в виде карбонатных пород.

Таким образом, в течение юрского и мелового периодов планктон сформировал мощные толщи карбонатных пород, в том числе кокколитофориды – пещего мела, регулировал содержание углекислого газа в атмосфере и влиял на глобальный климат.

5.2 Динозавры – ключевые виды мезозойских экосистем

Среди орнитодиров между 243 и 233 млн лет на территории современной Южной Америки появляются первые динозавры. Из наиболее древних (228–225 млн лет назад) обнаружены ставрикозавр, герреразавр, эораптор. Скелетные реконструкции первых динозавров приведены на рисунке Б.1 (Приложение Б). Ранние динозавры (т. е. предки всех последующих динозавров) представляли собой хищных, бипедальных животных, имеющих небольшой размер (герреразавр – до 6 м, ставрикозавр – до 2,5 м, эораптор – до 1 м). Динозавры почти сразу разделяются на две клады – орнитисхии (птицетазовые) и заврисхии (ящеротазовые). Примерно в это же время ящеротазовые делятся на две крупные клады – тероподы и завроподы. Тероподы сохраняют исходный двуногий облик и плотоядность. Завроподы (завроподоморфы) постепенно переходят с хищничества на всеядность, позже – на растительность, а также возвращаются в квадропедальное (четырёхногое) состояние. Взрывной характер развития и распространения динозавров наблюдается после поздне триасового вымирания, которое устранило круротарзов и фитозавров, доминирующих в экологических нишах крупных и средних хищников экосистем суши.

Тероподы активно эволюционировали, приспособившись к различным условиям окружающей среды (от сухого жаркого до холодного климата), и захватывали экологические ниши хищников всех размерных классов.

Тероподы разделились на цератозавров и тетанур. Цератозавры (Приложение Б, рисунок Б.2) представляют собой наиболее раннюю группу терапод, появившуюся в оксфордском веке юрского периода (161–155 млн лет назад). Типичный представитель – цератозавр – хищник позднеюрской эпохи (до 7 м длиной, 0,3–0,9 т весом), обитавший около водоемов и питавшийся водными и земноводными животными. В меловом периоде цератозавры были представлены абелизавридами (размер 5–9 м; обитали на гондванских континентах), последние из которых вымерли около 66 млн лет назад. Если

цератозавры слабо менялись от момента появления до вымирания, то тетануры, появившиеся около 190 млн лет назад, породили значительное разнообразие двуногих хищников. В ходе эволюции среди них независимо и в разных экологических условиях возникали крупные формы. Среди них выделяют мегалозавроидов, в состав которых включают крупных земноводных хищников – спинозавров, аллозавроидов, тираннозавроидов (Приложение Б, рисунки Б.3, Б.4). Все перечисленные группы представляют крупных хищников, которые часто конкурировали между собой в разных регионах планеты. Эволюционным верхом (или, скорее, тупиком) среди них является тираннозавр рекс, обитавший в Ларамидии (часть нынешней Северной Америки) в маастрихском веке. Тираннозавр достигал длины 12–13 м, имел массу до 10 т и, вероятно, был сверххищником, т. е. занимал вершину пищевой пирамиды.

Другим эволюционным путем двинулись тетануры, которых объединяют в клады манирапториформов, включающие орнитомимозавров и манирапторов (Приложение Б, рисунок Б.5). Манирапторы явились группой, эволюционные инновации которой позволили расширить экологические ниши, перейти на другие пищевые ресурсы и местообитания. Среди манирапторов появляется группа паравесов (Приложение Б, рисунок Б.6), включающая дромеозавров, троодонтид и авиалов. Авиалы (Приложение Б, рисунок Б.7) дали начало ветви динозавров – птицам, которые не только пережили катастрофу на рубеже мел-палеоген, но и до сих пор успешно населяют различные экосистемы современной биосферы. Самые древние их представители – археоптериксы – обитали 150–147 млн лет назад на территории Европы. Если по поводу других групп динозавров ведутся дискуссии об оперенности, теплокровности и высоких темпах обмена веществ, то для манирапторов указанные свойства подтверждаются значительным палеонтологическим материалом.

Вторая группа ящеротазовых динозавров – завроподы – шли совершенно другим эволюционным путем. Таксономия завроподов представлена 13 семействами и 70 родами. Первые завроподы появились в конце триаса (вероятно, на территории Гондваны). Видимо, уже в конце триаса завроподы вернулись от двуногого способа передвижения к четвероногому и стали расти в размерах. К средней юре они захватили важную экологическую нишу крупных растительноядных животных в экосистемах суши и достигли максимального разнообразия.

Среднетриасовые предки завроподов (например, маразух) жили на территории нынешней Аргентины, были небольшого размера и весили около 1 кг.

Семейство диплодоцидов с подсемействами апатозавров (апатозавры, бронтозавры) и диплодоков (барозавр, диплодок, суперзавр) в юрском периоде пошли по пути увеличения размера. Все они имели длинную шею, маленькую голову (1/200 по сравнению с общим размером), большой торс и длинный хлыстообразный хвост. Передние конечности были несколько короче задних. Предположительно хвост мог служить для защиты (как хлыст). Диплодоки могли достигать 30–35 м в длину и массы 10–20 т, бронтозавры имели длину 21–22 м, массу до 15 т, апатозавры, соответственно, 21–23 м и 15–20 т. Они питались папоротниками, голосеменными растениями, хвощами. Пищу не пережевывали, а глотали полностью, переваривая ее с помощью микроорганизмов в желудке. Для улучшения пищеварения глотали камни (гастролиты).

Представители семейства брахиозавридов (типовой род – брахиозавр) обитали со средней юры по ранний мел, представляли собой четвероногих животных, у которых передние конечности были больше, чем задние (рисунок 22). Они также имели длинную шею и хвост. Брахиозавры обитали в конце юры на территории современной Северной Америки. Достигали длины 18–21 м. Предполагают, что, в отличие от диплодоцидов, эти завроподы могли вставать на задние конечности и поедали листья деревьев на высоте до 9 м.



Рисунок 22 – Брахиозавр (реконструкция)

Меловые титанозавры также являлись растительноядными динозаврами, которые в эволюционной «гонке вооружений» пошли по пути увеличения размера (рисунок 23). Представители клады появились около 140 млн лет назад на территории нынешней Аргентины.

Крупнейшие титанозавры – патагонотитан и аргентинозавр – достигали 30 м в длину и 50 т массы. На островах в отсутствие хищников титанозавры уменьшались в размере (мадьянозавр – 5,4 м в длину и 0,5 т массы). Многие титанозавры дополнительно имели защитные кожные окостенения (остеодермы).

В районе таза у завроподов располагалось расширение позвоночного канала, которое предположительно было занято спинным мозгом (размер в 20 раз больше головного мозга). Гипотетически, спинной мозг помогал головному мозгу управлять гигантским телом.

Вероятно, почти все завроподы вели стадный образ жизни. Дыхательная система была схожа с птичьей, имела воздушные мешки и проточные легкие. Хвоста и шеи кости, как и у теропод, были полыми (пневматизированными). В шее находились воздушные мешки. По некоторым предположениям эти завроподы быстро росли и к 10 годам достигали размеров, близких к взрослым. Продолжительность жизни – 20–30 лет.

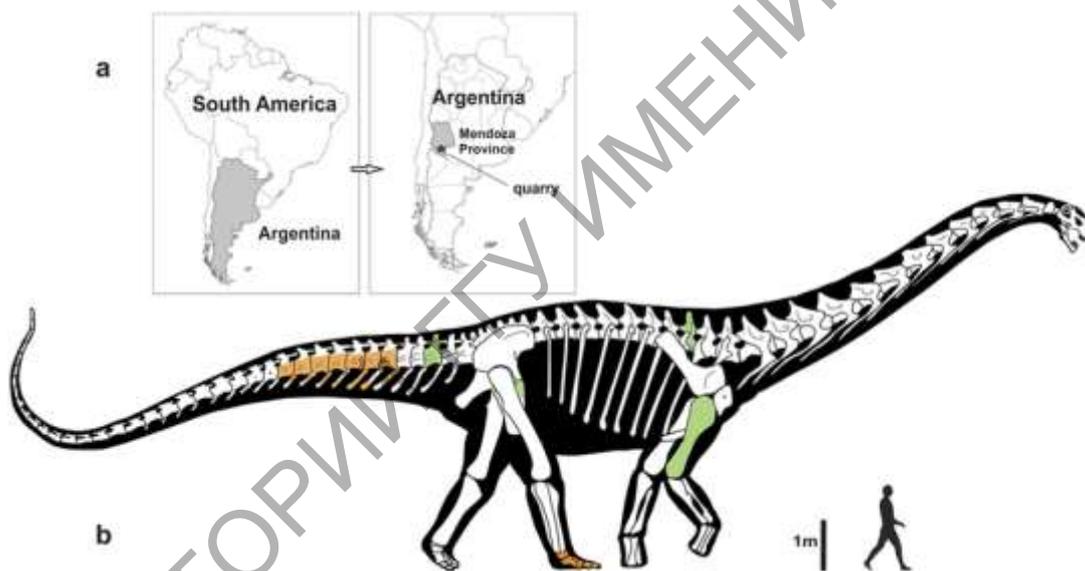


Рисунок 23 – Титанозавр (реконструкция)

Предполагается, что гигантский размер завроподов был обусловлен повышенной скоростью роста, которая стала возможной за счет тахиметаболической эндотермии. Например, апатозавр имел температуру тела выше 41 °С. Еще одна возможная причина гигантского размера – особенности питания, основу которого составляли низкокалорийные голосеменные растения, для переваривания которых требовался как можно более длинный кишечник. Вероятно также, что крупное животное успешнее противостоит экстремальным условиям. И наконец величина тела – одно из самых эффективных средств защиты от хищни-

ков. Поэтому тенденцию на гигантизм завропод чаще всего можно объяснить «гонкой вооружений» среди динозавров.

Наиболее древний птицетазовый динозавр – пизанозавр (не позднее 229 млн лет назад), представляющий собой мелкое (1,3 м длиной и 2 кг весом) бипедальное животное. Птицетазовые динозавры эволюционировали, занимая ниши растительноядных животных. Выделяют две крупные клады птицетазовых динозавров: тиреофоры и цератопды. Тиреофоры появились в раннеюрскую эпоху, их первые представители были как двуногими, так и уже четвероногими. В среднеюрскую эпоху широко распространились стегозавры, которые потом существовали почти на всех континентах до конца мелового периода. Защитные приспособления стегозавров – пластины и шипы на спине. В позднеюрскую эпоху появляются анкилозавры, пик разнообразия которых приходится на меловой период. Размер анкилозавров колебался от 2 до 8–10 м. Для защиты от хищников они имели панцирь и шипы, а некоторые виды – костную булаву на хвосте (до 0,6 м шириной). Цератопды были представлены маргиноцефалами и орниподами. Маргиноцефалы – цератопсы и пахицефалозавриды. Цератопсы появляются в позднеюрскую эпоху. Наиболее известный представитель – трицератопс (рисунок 24), живший в маастрихте. Его размеры составляли 6–8 м длиной, 2–3 м высотой, масса тела – 7–11 т. Трицератопсы обладали 3–5 зубными батареями (по 36–40 зубов в каждой группе), способные тщательно пережевывать растительность. Пахицефалозавриды появились в середине мелового периода и представляли собой растительноядных среднего размера (2–6 м) животных, передвигавшихся на двух ногах.

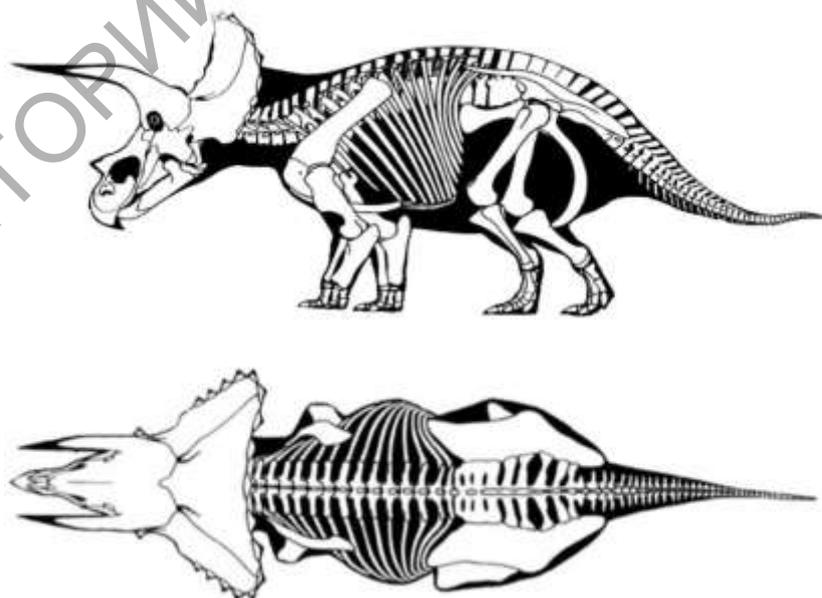


Рисунок 24 – Трицератопс (реконструкция)

Эволюционно успешными были орнитоподы, существовавшие от позднеюрской эпохи до конца мелового периода. Передние лапы орнитопод короче задних в 1,5–2 раза. Тип передвижения – двуногий, четырехногий. Размеры некоторых орнитопод достигали 10–13 м. Наиболее известные орнитоподы – игуанодоны.

Всего описано около 900 родов (более 1 120 видов) нептичьих динозавров. Предполагаемое количество составляет 1 500–2 500 видов. По некоторым оценкам обнаруженные рода составляют около 25 % видов от существовавших и сохранившихся в палеонтологической летописи.

Преимущества динозавров, позволившие им в юрском и меловом периодах доминировать в биосфере:

– теплокровность, способность поддерживать постоянную температуру тела, эндотермность. По данным изотопного анализа (Dawson et al., 2020), температура тела теропод составила 25–37 °, некоторых орнитисхий – около 40 °, зарвипод – около 35 °. Вероятно, степень и способы достижения «теплокровности» у динозавров изменялись в широких пределах. Биохимический анализ показал, что мелкие птицетазовые и все ящеротазовые динозавры были теплокровными, а некоторые имели уровень метаболизма близкий к птичьему (Wiemann et al., 2022);

– бипедальность, двуновость, позволяющая быстро передвигаться (тероподы, часть орнитисхий);

– вертикально расположенные конечности, позволяющие легко дышать, что способствовало выносливости и активности;

– «влагоэкономная» физиология – мочевиная кислота, а не мочевина, которая позволяет не расходовать воду на мочу;

– система воздушных мешков, обеспечивающая проточную вентиляцию легких;

– «воздушный» скелет, позволяющий достигать крупных размеров.

Динозавры заполнили многочисленные экологические ниши: крупные, средние и мелкие ночные и дневные хищники, крупные, средние и мелкие растительноядные, всеядные животные (троодоны, овираторы, галлимимы, отчасти гадрозавры). По среде обитания – наземные, земноводные, летающие.

5.3 Цветковая революция и ее последствия

В меловом периоде появляются покрытосеменные (цветковые) растения. Начинается новый виток эволюции наземных экосистем.

Первые цветковые растения обнаруживаются в раннемеловую эпоху (вероятно, в околоводных местообитаниях – на речных отмелях, оползнях, горях; наиболее достоверные ископаемые остатки цветковых датируются 120 млн лет назад); в барремском и аптском веках они представлены единичными находками, а в сеномане они составляют большую часть ископаемых флор. Меловая экспансия этих растений была сравнительно быстрой: фактически уложилась в отрезок от 115 до 108 млн лет.

Древнейшими цветковыми растениями являются представители групп нимфейных или кувшинковых, которые известны в ископаемом состоянии с раннемеловой эпохи. Базальная группа цветковых растений – амборелловые, представленная единственным видом – амбореллой. *Амборелла* – вечнозеленое невысокое дерево, эндемик Новой Каледонии. Считается наиболее примитивным цветковым растением.

Пра родиной цветковых растений, по мнению А. Л. Тахтаджяна, считается Юго-Восточная Азия (Индия, Индокитай, Китай), а основным условием быстрого распространения цветковых растений была их высокая эволюционная пластичность, их необычайная приспособляемость.

Важной особенностью цветковых растений является наличие у них специализированного генеративного органа – цветка, который берет на себя функции полового размножения и привлечения опылителей. У цветковых растений семязачатки (семяпочки) находятся в полости завязи, которая образована срастанием открытого плодолистика. Стенки завязи после оплодотворения разрастаются и видоизменяются, формируя плод.

Появление и распространение покрытосеменных – одно из ключевых событий в истории биосферы. Вызванные им изменения сопоставимы по своим масштабам с появлением наземных (сосудистых) растений или животных с минеральным скелетом. С этого времени голосеменные и споровые растения занимают лишь слабо пригодные для цветковых растений местообитания, а в некоторых ландшафтах полностью отсутствуют (в тропических лесах, в пустынях).

Наиболее важные свойства цветковых растений, благодаря которым радикально изменилась структура мезозойских экосистем, следующие:

– способность к неотении, т. е. к образованию травянистых форм (среди голосеменных трав представителей нет), которые способны

быстро формировать растительный покров, в том числе в климатических условиях неблагоприятных для деревьев и кустарников;

– «мягкие» листья (листья с большим объемом фотосинтезирующей паренхимы, что обусловило появление и развитие листогрызущих насекомых и коренные изменения среди животных-фитофагов);

– энтомофилия цветков (открывшая покрытосеменным растениям путь к сложной коэволюции с насекомыми).

Опыление цветков при помощи насекомых, видимо, помогло цветковым растениям вытеснить ветроопыляемые голосеменные растения. Постепенно цветковые растения заняли практически все климатические зоны биосферы и разнообразные среды, в том числе водную. Всего их насчитывается 350 тысяч видов (ископаемые и современные).

Смена голосеменных растений цветковыми — это глобальная трансформация пищевых ресурсов растительной фауны. Так, ранее была популярна гипотеза о том, что растительноядные динозавры якобы не сумели приспособиться к новой диете (цветковой растительности): отравились алкалоидами или сточили зубы о содержащийся в их клетках кремнезем. Соответственно, снижение численности растительноядных динозавров по пищевым цепям отразилось на хищниках. Этому противоречит тот факт, что на поздне меловую эпоху приходится максимальный расцвет динозавров: из этого времени известно столько же видов динозавров, сколько за весь предыдущий мезозой. Судя по палеонтологическим данным, динозавры явно приспособились к новой пище — в поздне меловую эпоху появляются специализированные формы с зубными батареями (потребители высокоабразивных кормов) среди цератопсов и орнитомид.

Таким образом, появление новой растительности потребовала приспособления к ней растительноядных животных. Так, для крупных растительноядных динозавров позднего мела характерно наличие клювов и других изменений, указывающих на смену основных пищевых ресурсов (связанную с массовым распространением цветковых растений).

Коренная перестройка наземных ландшафтов, связанная с появлением цветковых растений, могла гипотетически оказать влияние на морскую биоту. В поздне меловую эпоху распространяются травянистые растения, способные образовывать дернину и подавлять эрозию. Снижение потока биогенных химических элементов (азот, фосфор и т. д.) с суши могло вызвать вымирание в сообществах фито-

планктона, после чего вымирание по цепи распространилось на другие трофические уровни морских экосистем.

Практические задания

1 На основе анализа литературы обоснуйте роль эволюции живых организмов для разработки международной стратиграфической шкалы мезозойской эратемы.

2 Дайте характеристику эволюционных трендов орнитодиров. Какие экологические факторы могли влиять на эволюцию орнитодиров?

3 На основе Приложения Б обоснуйте основные закономерности эволюции теропод. С какими экологическими факторами могут быть связаны эволюционные тренды теропод? Какие экологические ниши занимали ранние тероподы? Какие экологические ниши занимали цератозавры? Какие экологические ниши занимали аллозавроиды? Какие экологические ниши занимали тираннозавроиды? Какие экологические ниши занимали манирапторы? Какие экологические ниши занимали паравесы? Дайте сравнительную характеристику.

4 На основе изучения научной литературы дайте характеристику «мезозойской морской революции» и обоснуйте ее роль в биосферных процессах.

5 Систематизируйте биосферные события мезозоя (таблица 6).

Таблица 6 – Биосферные события мезозоя

Эпоха, век	Событие	Последствия для биосферы	Отражение в осадочных породах

6 Проведите SWOT-анализ (за и против) вероятных причин биосферных кризисов, выразившихся в массовых вымираниях живых организмах и падении таксономического разнообразия в мезозое.

Вопросы для самоконтроля

1 Какие ключевые события биологической эволюции имели место в мезозое?

2 Какие особенности имели морские экосистемы мезозоя?

3 Какие особенности имели сухопутные экосистемы мезозоя?

4 Как менялись ключевые группы видов наземных экосистем в течение мезозоя?

5 Дайте характеристику освоения рептилиями водной среды в течение мезозоя.

6 Дайте характеристику освоения организмами воздушной среды в течение мезозоя. Выделите основные этапы освоения воздушной среды.

7 Как в мезозое развивались млекопитающие?

8 Как в мезозое развивались крокодиломорфы?

9 Каковы биосферные последствия цветковой революции?

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРИНЫ

6 ЭВОЛЮЦИЯ БИОСФЕРЫ В КАЙНОЗОЕ

6.1 Эволюция кайнозойских экосистем

В палеогене формируются экосистемы, в которых ключевую роль играют покрытосеменные растения и млекопитающие. Этот процесс идет параллельно с тектоническими и климатическими катаклизмами. В палеогене продолжают расширяться океаны, возникают и растут горные системы Альпийско-Гималайского пояса, Кордильер, Анд; происходит вспышка мощного траппового вулканизма в Индостане.

Похолодание климата было вызвано значительными изменениями рельефа планеты, обусловленными столкновением литосферных плит. Рост горных систем вызвал нарушение движения воздушных масс от экватора к полюсам, изменение конфигурации континентов нарушило систему океанических течений в экваториальном поясе. Кроме того, быстрый орогенез привел к активизации процессов выветривания и эрозии, за счет которых увеличилось изъятие углекислого газа из атмосферы и осаждение углерода в виде карбоната кальция биотой в океанах. Снижение содержания углекислого газа, в свою очередь, вызвало снижение глобальной температуры и появление покровного ледника на южном полюсе уже в конце палеогена.

В олигоцене вследствие глобального похолодания возникают зоны с умеренно-холодным и холодным климатом. Понижение температуры приводит к образованию в Антарктиде горных, а затем покровных ледников. Средняя глобальная температура воздуха в олигоцене составила 17–18 °С (последний раз она была такой низкой в кембрии). С конца палеогена в атмосфере стабилизируется содержание кислорода (20–21 %) и углекислого газа (около 0,05 %).

Для палеогена характерна активная эволюция («радиация») млекопитающих животных на суше, выразившаяся в увеличении их таксономического разнообразия, что является результатом заполнения экологических ниш, освободившихся в ходе массового вымирания мезозойских доминантов (рисунок 25).

Появляется 12 новых отрядов плацентарных млекопитающих (в меловом периоде появился 1 отряд). Общим предком копытных, хоботных, китообразных становятся кондилартры (архаические копытные). В эоцене широко распространяются основные отряды кайнозойских грызунов, хищников, непарнокопытных, парнокопытных. Возникают насекомоядные и зайцеобразные. Уже в начале палеогена

появляются лемуры, в конце эоцена – настоящие обезьяны. Появляются крупные растительноядные животные: диноцераты, пантодонты; примитивные непарнокопытные, в том числе огромные титанотерии или бронтотерии, индрикотерии – дальние родственники носорогов; хоботные – меритерии, мастодонты.

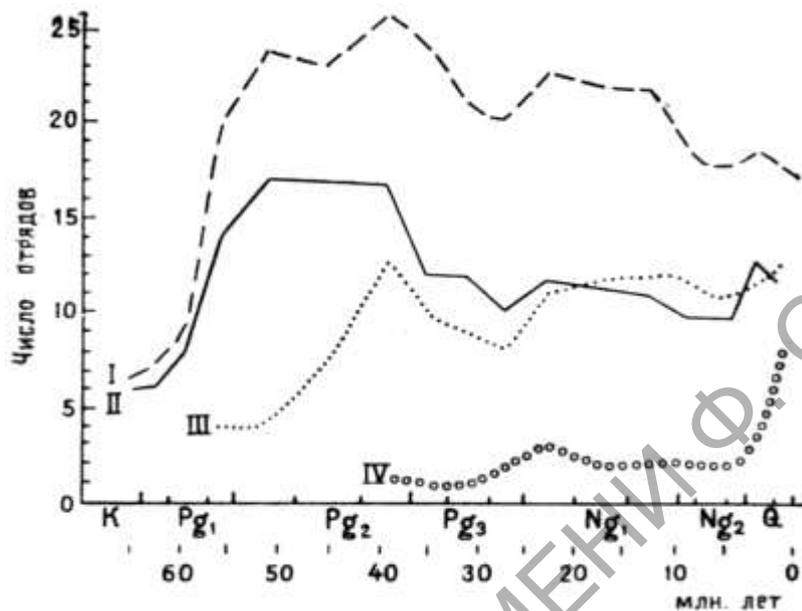


Рисунок 25 – Изменение таксономического разнообразия млекопитающих в кайнозое: I – все континенты; II – Северная Америка; III – Азия; IV – Австралия (Lillegraven, 1972)

Появление комплекса травоядной фауны связано с существенным преобразованием ландшафтов на значительных территориях. В палеогене впервые в истории Земли появляются новые типы экосистем – степи и саванны, ключевыми группами биоты которых являются злаки (травы) и крупные травоядные млекопитающие. Такие экосистемы возникают в эоцене. Их особенностью является пастбищный тип цепей питания. В олигоцене появляются современные группы копрофагов (высшие навозники и навозные мухи), а также комплекс насекомых – некрофагов (мясные мухи, жуки-мертвоеды), ответственный за эффективную переработку трупов травоядных млекопитающих. Коэволюция млекопитающих, насекомых и цветковых растений приводит к образованию новых земных ландшафтов.

Эволюция такой группы, как титанотерии (Приложение В, рисунок В.1), показывает, как мелкие изначально всеядные животные превратились в ландшафтоформирующих крупных фитофагов. *Титанотериевые* (бронтотериевые) – семейство непарнокопытных,

существующее в палеогене на территории Евразии и Северной Америки. Первые их представители были мелкими (до 80 см в холке, до 50 кг весом) и безрогими животными, обитавшими в лесах или зарослях кустарников. Постепенно бронотерии увеличивались в размере. В раннем олигоцене они достигали 2,5 м в холке, а голову украшали мощные рога, образованные разросшимися носовыми костями. Предполагают, что бронотерии обитали в околородных экосистемах и вымерли под воздействием конкурентов, изменения климата и растительности.

Более успешная группа ключевых фитофагов кайнозоя – хоботные. Их всеядные предки (эритерий, фосфотерий) появились около 60–58 млн лет назад и были размером с современную собаку. Нумидотерии (около 45–30 млн лет назад) и меритерии (37–28 млн лет назад) уже питались только растительностью и достигли размера современной коровы. На рисунке 26 показана реконструкция меритерия.



Рисунок 26 – Меритерий – предок слонов и мамонтов (реконструкция)

Около 35 млн лет назад появляются палеомастодонты, которые достигали более 2 м в холке и до 3 т весом. От палеомастодонтов произошли гребнезубые мастодонты – крупные хоботные с четырьмя бивнями. Все эти формы обитали в лесах и лесных болотах. Около 25 млн лет назад появляются дейнотерии, а около 15 млн лет назад – гомфотерии. И наконец около 7 млн лет назад появляются слоновые, которые широко распространяются по разным типам ландшафтов – от лесных до тундростепных. В изоляции на островах слоновые образуют разнообразные карликовые формы – кипрский, сицилийский и другие карликовые слоны. В степях и саваннах слоновые достигают гигантских размеров. Например, палеолоксодонт намадийский –

самое крупное млекопитающее (рисунок 27). Около 5 млн лет назад появляются мамонты, которые успешно заселяют области Евразии и Северной Америки, подверженные оледенениям.

Пищевой рацион слоновых – листья и ветки деревьев и кустарников, фрукты, травы. Взрослой особи требуется до 50–180 кг пищи в сутки. Такие животные оказывают мощное воздействие на растительный покров, играя важнейшую роль в степных, лесостепных, саваннах, лесосаваннах, тундростепных и лесотундростепных экосистемах четвертичного периода.

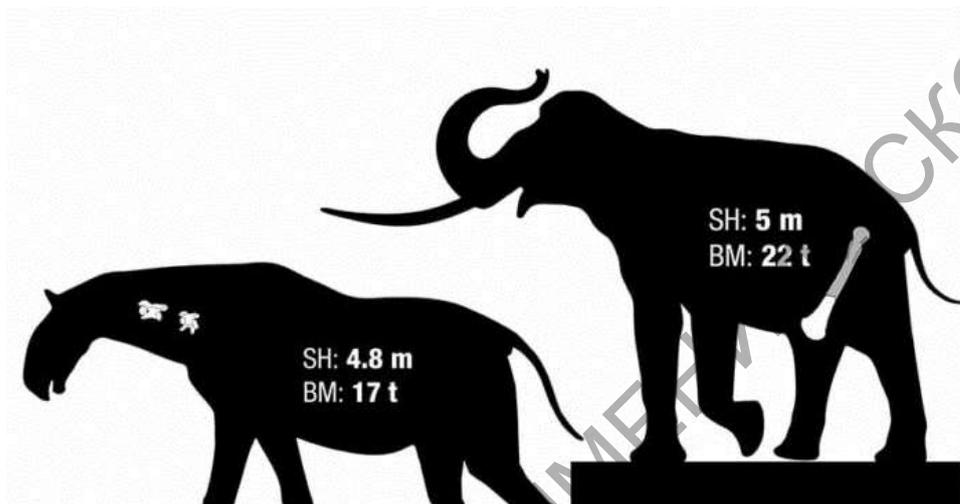


Рисунок 27 – Крупнейшие млекопитающие – палеолоксодон и индрикотерий

Ранее считалось, что смена динозавров на млекопитающих резко изменили экологические процессы на суше. На поддержание обмена веществ теплокровные тратят большую часть энергии (мелкие млекопитающие и птицы – более 95 %). В мезозойских экосистемах фитомасса превышала зоомассу лишь в 4–5 раз. Не менее 15 % продукции переходило на следующий трофический уровень. В кайнозойских экосистемах фитомасса составляла 99 % от всей биомассы. Это связано с увеличением скорости метаболизма в десятки раз, что делает млекопитающих катализатором биосферных процессов. Однако, согласно новым данным, динозавры (во всяком случае их немалая часть – тероподы) были теплокровными животными и соотношение энергии между трофическими уровнями в экосистемах с динозаврами несильно отличалось от экосистем с млекопитающими.

Более мелкие, но не менее важные для пастбищных экосистем, представители семейства лошадиных (*Equidae*) также прошли свой эволюционный путь в кайнозое (Приложение В, рисунок В.2). Предком лошадей считается небольшое лесное животное (пропалеоте-

рий), не имеющее копыт. Около 55 млн лет назад в Евразии и Северной Америке в болотистых лесах обитал гиракотерий (высота 20 см). Около 50 млн лет назад появляется орогиппус, а 40 млн лет назад – мезогиппус, обитающий в саванных ландшафтах. Эволюция лошадиных шла по пути приспособления к быстрому бегу на открытых пространствах и питанию травянистой растительностью.

Как и рептилии в триасе, млекопитающие стали осваивать земноводные, а затем и водные экосистемы. Рассмотрим эволюцию китовых (Приложение В, рисунок В.3). Предки современных китов – древние млекопитающие из семейства мезонихидов отряда мезонихиев, которые появились около 65 млн лет назад. Это были хищные млекопитающие, конечности которых оканчивались небольшими копытами. Отмечают, что короткие ноги этих животных были анатомически похожи на ноги примитивных копытных, а пальцы ног заканчивались короткими и тупыми копытоподобными когтями. Некоторые мезонихиды достигали около 4 м и веса 300–400 кг. Такие животные населяли Землю в палеоцене (66–56 млн лет назад) и эоцене (56–33,9 млн лет назад). Переходная, земноводная, форма между исключительно сухопутными мезонихидами и исключительно водными китами представлена пакицетами (появились в ипрском веке – 56–48 млн лет назад). Пакицетус вел земноводный образ жизни: мог бегать вокруг водоемов и хватать всех зазевавшихся. Его потомок – амбулоцетус (длина 3 м, вес 300 кг) вел практически полностью водный образ жизни. В эоцене появляются семейство протоцетидов, которые были исключительно водными организмами. Так, уже в лютетском веке (47,1–41,2 млн лет назад) появляется родоцет. 45–36 млн лет назад обитали базилозавры. По сравнению со своими предками базилозавры увеличились в несколько раз – до 18–21 м.

Травяные биомы и сообщества наземных позвоночных развивались независимо на трех разобщенных территориях, между которыми контакты практически отсутствовали. Палеогеновая и неогеновая разобщенность отражается в современном разделении биосферы на три зоогеографические области: Нотогея (Австралия); Неогейя (Южная Америка); Арктогея (Евразия, Африка, Северная Америка). Во всех этих трех областях травяные биомы возникали независимо, на базе совершенно различных комплексов крупных млекопитающих.

Раньше всего (в среднем эоцене) этот процесс начался в Южной Америке. Там появляются первые травоядные формы, в том числе гигантские травоядные броненосцы-глиптодонты. В среднем эоцене здесь обнаруживаются пыльцевые спектры с высоким содержанием пыльцы злаков, палеопочвы степного типа, а также следы дея-

тельность жуков-навозников (навозные шары). Блок хищников был представлен сумчатыми (сумчатый саблезубый тигр), сухопутными крокодилами (себекозухии), нелетающими хищными птицами (фороракосы, гигантские журавлеобразные птицы до 3 м ростом, появились в эоцене и дожили до плейстоцена).

В Евразии травяные биомы стали формироваться также в эоцене. Фаунистический комплекс образовался на основе кондилартровой фауны (кондилартры). Пастбищные млекопитающие первоначально были представлены непарнокопытными (тапиры, носороги, халикотерии) и нежвачными парнокопытными (свинообразные и верблюды). Помимо потомков кондилартр нишу крупных травоядных пытались освоить потомки примитивных териевых млекопитающих – диноцераты (вымерли в эоцене). В Центральной Азии саванны возникают уже в конце эоцена. Здесь ключевую роль играют гигантские безрогие носороги – индрикотерии (самые крупные наземные млекопитающие, 6 м в холке). Блок хищников в Евразии был представлен мезонихидами (всеядные копытные животные, различных размеров – от гиены до медведя и больше; от мезонихид произошли китообразные); сухопутными крокодилами (баурузухии), гигантскими нелетающими птицами (диатримы). В Северной Америке травяные биомы появляются в олигоцене; в Африке – только в неогене; в Австралии экосистемы такого типа появляются также только в неогене.

В целом до конца палеогена ситуация в травяных биомах Арктогеи и Южной Америки развивалась параллельно. Основные травоядные – потомки кондилартр; примитивные хищники (сумчатые, мезонихиды), дефицит которых возмещался за счет сухопутных крокодилов и гигантских нелетающих птиц.

В неогене происходит резкая дифференциация растительного покрова, которая приводит к образованию новых зональных типов растительности: тайга, смешанные и широколиственные леса, тундра, степи, пустыни. Расширяются площади степных, лесостепных, саванных, опустыненных ландшафтов. Соответственно начинают доминировать виды животных, приспособленные к жизни в открытых и относительно сухих местообитаниях типа лесостепей и саванн, например, многие группы парнокопытных (олени, жирафы, антилопы). Многие формы, тяготевшие к влажным лесам и болотам, вымерли в олигоцене. В неогене максимального расцвета достигли хоботные – разнообразные формы мастодонтов, настоящие слоны. Обилию растительных млекопитающих неогена соответствует обилие хищников.

В позднем миоцене и плиоцене получила широчайшее распространение так называемая лесостепная «гиппарионовая фауна», состав которой вместе с гиппарионом (трехпалая лошадь) входили антилопы, олени, жирафы, мастодонты, динотерии, носороги, страусы, а также хищники (саблезубы, псовые, гиены, росوماхи), грызуны, зайцеобразные, обезьяны. Такая фауна существовала на огромных площадях Европы, Азии, Африки, Северной Америки.

В миоцене в Южной Америке сложился своеобразный комплекс пастбищных травоядных: неполнозубые (глиптодонты, наземные ленивцы), копытные (литоптерны, пиротерии, нотоунгуляты), гигантские грызуны. Блок хищников был представлен архаичными животными – сухопутными крокодилами, фороракосами, сумчатыми. Образование Панамского перешейка привело к контакту североамериканской (арктогейской) и южноамериканской фауны. Результатом коллизии биот стало вымирание южноамериканской фауны (исчезли все крупные травоядные, гигантские грызуны, хищные сумчатые, фороракосы и т. д.).

К началу четвертичного периода современная конфигурация материков и океанов полностью сформировалась. Основные изменения береговой линии были связаны с трансгрессиями и регрессиями океана, обусловленными оледенениями. *Оледенения* – это наиболее характерная черта четвертичного периода. В эпохе оледенений значительные территории Евразии (до 20 %) и Северной Америки (до 60 %) покрывались ледниковыми покровами. В период максимума оледенения площадь ледников занимала 30 % суши (сейчас 11 %). Среднепланетарная температура воздуха падала на 5–6 °. Центрами оледенений в северном полушарии были Балтийский щит (Скандинавский центр), Альпы, Канадский щит, Гренландия; в южной полушарии – Антарктида. Формирование гигантских ледников (более 3 км толщиной), которые вбирали в себя огромный объем воды морей и океанов, приводило к резкому понижению уровня Мирового океана, а следовательно, к глобальным регрессиям. Таяние ледников, наоборот, сопровождалось увеличением уровня Мирового океана, т. е. глобальными трансгрессиями. В Евразии во время максимальных оледенений осушались огромные площади шельфов, острова Северного Ледовитого океана примыкали к материку; на месте Северного, Баренцева и частично Карского морей возникала суша, покрытая ледником; присоединялись к материку Британия и Сахалин; возникал мост между Евразией и Северной Америкой – Берингия. Южнее также происходили значительные изменения: уменьшались в размерах Средиземное и Черное моря; пересыхало Азовское море, Босфор и Дарданеллы.

В четвертичном периоде произошла существенная перестройка биоты на большей части внетропических областей Евразии и Северной Америки. Если от олигоцена до плиоцена биота средних широт в значительной мере была субтропической с включением тропических экзотов, то в течение квартера она обрела современный вид. Экосистемы внетропических областей постоянно изменялись под влиянием оледенений, в результате которых к голоцену сформировался современный состав биоты. В плейстоцене были широко распространены ландшафты, представляющие собой так называемые тундростепи или лесолугостепи (открытые пространства плакоров и лесные сообщества в понижениях). Например, растительность позднего плейстоцена на большей части северной Евразии не имела четко выраженного лесного пояса. Это обусловлено, прежде всего, огромным средообразующим воздействием крупных фитофагов – видов «мамонтового комплекса» (мамонт, бизон, тур, сайгак, овцебык, шерстистый носорог, лошадь, кулан), которые подавляли развитие древесной растительности на плакорах.

6.2 Антропоцен

На рубеже плейстоцена и голоцена происходит массовое вымирание, которое избирательно коснулось почти исключительно фауны крупнейших млекопитающих. В других группах животных и растений наблюдаются лишь более или менее резкие изменения ареалов, но случаи полного вымирания были весьма редки и касаются видов, тесно связанных с мегафауной. В Голарктике вымерли все животные весом более 1 т (слоны, носороги, мегатерии). Полностью вымерли или отступили на юг, в Эфиопскую и Восточную области, многие крупные копытные (полорогие, жирафы, бегемоты), где они сохранились только на охраняемых территориях.

Массовое вымирание в Северной и Южной Америке приходится на период 12–5 тыс. лет назад. Вымерли 4 вида мамонтов, 3 вида мастодонтов, 3 вида верблюдов, лошадь, гигантские наземные ленивцы (мегатерии), гигантские броненосцы (глиптодонты), саблезубые кошки. Пик вымирания приходится на период 12–10 тыс. лет и совпадает с массовым заселением территории человеком.

Вымирание мегафауны обычно связывали с резкими ландшафтными перестройками, вызванными окончанием очередной фазы оледенения. Резкое сокращение распространенности травяных биомов прежде всего перигляциальной зоны поставило крупных млекопитающих, нуждающихся для устойчивого поддержания численно-

сти своих популяций в обширных угодьях, в особенно трудное положение. Такое объяснение представляется по крайней мере неполным, поскольку: 1) сохранилась обширная ландшафтная зона евразийских степей и североамериканских прерий, в частности, сохранивших многие элементы, входящие в состав мамонтовой фауны; 2) вымирание мегафауны имело место в Австралии и Южной Америке, затронуло Африку, где хотя и происходили крупные ландшафтные перестройки на том же рубеже, но связь их с окончанием оледенения в Северном полушарии была, несомненно, лишь опосредованной; 3) предшествующие межледниковья плейстоцена и связанные с ними ландшафтные перемены не наносили мегафауне такого катастрофического урона. Наиболее вероятной причиной вымирания мегафауны является деятельность человека, которая наложилась на климатические изменения.

Инвазия кроманьонца (человека разумного) в плейстоцене и голоцене вызвала экологическую катастрофу мирового масштаба. Распространение по миру кроманьонца коррелирует с массовым вымиранием мегафауны – крупных животных (рисунок 28). Вымирание мегафауны, т. е. исчерпание пищевых ресурсов, вызвало кризис в человеческих популяциях и способствовало переходу к новым технологиям – земледелию и скотоводству.

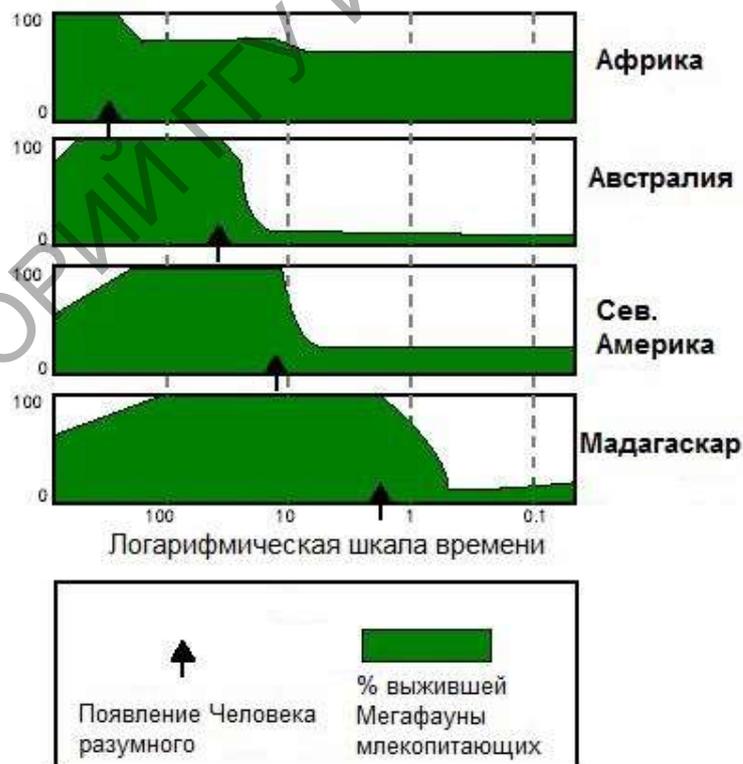


Рисунок 28 – Вымирание мегафауны в плейстоцене и голоцене

Заселение Австралии началось 40–45 тыс. лет назад (древнейшие остатки человека, обнаруженного на территории Австралии, датируются 40 тыс. лет назад). И после этого массовое вымирание постигло мегафауну Австралии. Как пишет Flannery (1990), сочетание аридизации климата, охотничьих талантов аборигенов, выжигания ими лесов и беззащитности непуганых зверей не оставили последним никаких шансов. Причем, вымирание австралийской мегафауны происходило в течение относительно короткого времени – несколько тысяч лет. По оценкам исчезло 85 % всех крупных животных.

Например, самым крупным представителем австралийской мегафауны был дипротодон (травоядное животное высотой в холке 2 м, в длину – 3 м, весом более 2,5 т) – крупнейший представитель сумчатых. Питался листьями деревьев, кустарников, травой. Местообитания – редколесья и саванны. На рисунке 29 показана реконструкция событий, отраженных в палеонтологической летописи Австралии. В верхней части – смены растительности; в средней части – время существования дипротодонов; в нижней – появление человека.

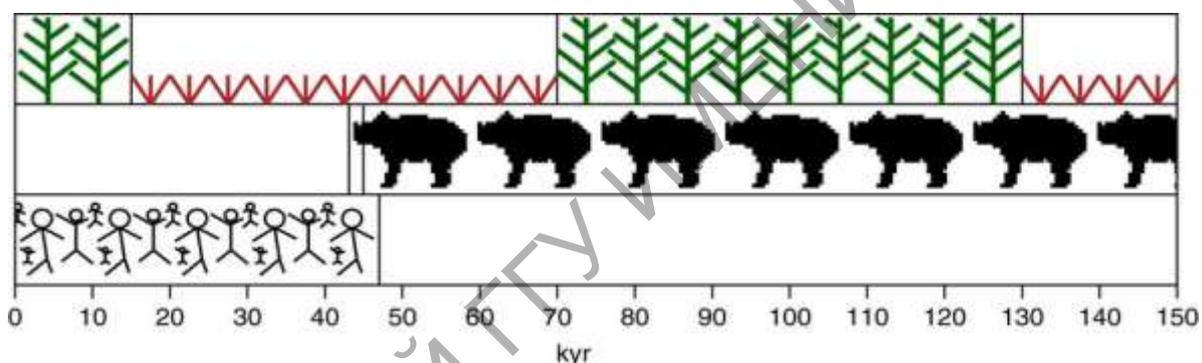


Рисунок 29 – Инвазия человека и вымирание дипротодона в Австралии

С точки зрения межвидовых отношений человек выступает как конструктор-аменсал (формирование антропогенных ландшафтов, разрушение природной среды, загрязнение, пожары, перевыпас и проч.), хищник (охота, рыболовство), мутуалист (разведение домашних животных, выращивание культурных растений). Благодаря человеку широко распространяются антропохорные и синантропные виды. Под влиянием деятельности человека ускоренно идет формирование – селекция доместификатов, появление новых сорняков и вредителей и проч. Все перечисленные аспекты так или иначе способствуют инвазионным процессам.

Проблема экологических последствий перемешивания флоры и фауны приобрела глобальный масштаб, начиная с эпохи Великих географических открытий.

С появлением земледелия, которое в существенной степени трансформировало растительный покров суши и оказало влияние на круговороты углерода, серы, азота, фосфора, железа и т. д., начинается новый этап влияния человека на биосферу.

Главное геологическое последствие деятельности человека – изменение растительного покрова, который замещается:

- техногенным покровом – застроенные земли, где большая часть почвы запечатана асфальтом или каменными строениями;

- обрабатываемыми землями – агрофитоценозы, сеgetальные и рудеральные сообщества – начальные стадии восстановительных сукцессий (с характерным режимом постоянных нарушений);

- деградирующей растительностью (различные стадии дигрессии, которая выражается в снижении природного видового разнообразия, продуктивности и фитомассы).

Растительный покров – главный фактор эрозии. По Н. Ф. Реймерсу (1992) за счет плоскостной водной эрозии 20 см почвы смывается на пашне при монокультуре кукурузы – за 15 лет, при севообороте – за 100 лет, под луговой растительностью – за 29 тыс. лет, под пологом леса – за 174 тыс. лет. Антропогенное преобразование растительного покрова вызвало активизацию эрозии в различных регионах планеты.

Коренным образом изменились лесные ландшафты, т. к., по некоторым подсчетам, занимаемая лесами площадь за исторический период сократилась в 2 раза. Некоторые леса подверглись особенно сильному воздействию: уже сведено 40–50 % первоначальной площади смешанных и широколиственных лесов, 85–90 % – муссонных, 70–80 % – средиземноморских сухих. На Великой Китайской и Индо-Гангской равнинах осталось менее 5 % лесов. В результате своей деятельности человек уничтожил не менее 10 млн км² лесов, содержащих 36 % фитомассы суши. Главная причина уничтожения лесов – увеличение площади пашни и пастбищ вследствие роста численности населения. Обезлесение приводит к прямому уменьшению органического вещества, потере каналов поглощения углекислого газа растительностью и проявлению широкого спектра изменений круговоротов энергии, воды и питательных веществ.

Развитие земледелия привело к широкому распространению агроландшафтов, для которых характерны следующие особенности: культурные почвы (с измененными химическими и физическими свойствами); круговороты вещества и энергии определяются деятельностью человека; значительная трансформация биоты; программированный человеком состав биоты; ликвидация «ненужных» элементов биоты; регулирование человеком режимов влаги, питатель-

ных веществ и т. д.; крайне неустойчивое состояние (функционирование должно непрерывно поддерживаться человеком).

Гидротехническое строительство сильнейшим образом преобразовало гидрографическую сеть и нарушило водообмен в речных бассейнах. В настоящее время водообмен суши замедлился в 5 раз. В естественном состоянии период условного водообмена в реках планеты составлял 19 суток. В результате гидротехнического строительства скорость водообмена стала в 1960 г. – 40 суток, в 1980 г. – 100 суток. Наиболее сильно водообмен замедлился в речных системах Азии (в 14 раз), Европы (в 7 раз), а в бассейнах Волги и Днепра – в 7–11 раз. Замедление водообмена привело к дополнительным потерям на испарение с поверхности водоемов (около 5 % от стока рек), к уменьшению скорости течения рек и к нарушению стока взвешенных веществ.

Нарушенные человеком экосистемы характеризуются следующими особенностями:

- трансформация функционирования в сторону преобладания и усиления абиотических потоков над биотическими;
- нестабильное состояние, резкие колебания параметров;
- потеря равновесия (нарушение балансов между компонентами и элементами);
- активизация гравитационных, гидрогенных и прочих геологических процессов (как следствие потери равновесия);
- смена автономных экосистем (деградирующими в нестабильных условиях) транзитными, адаптированными к интенсивной миграции веществами и энергией;
- смещение гомеостаза биоты на уровень популяций и консорциев;
- направление траектории развития на «омоложение» ландшафта.

По существующим представлениям деятельность человека оказывает существенное влияние на круговорот углерода в биосфере, что является причиной роста концентрации CO_2 в атмосфере Земли. В настоящее время глобальный баланс углерода в биосфере имеет вид, приведенный на рисунке 30.

Эмиссия углекислого газа за счет антропогенной деятельности составляет около 4,7 % от его общего потока и составляет $11,2 \pm 0,5$ Гт (Quere et al., 2016). На выбросы от сжигания ископаемого топлива приходится $9,9 \pm 0,5$ Гт, на изменения в землепользовании – $1,3 \pm 0,5$ Гт. Из этого потока $3,0 \pm 0,5$ Гт поглощается океаном, а $2,0 \pm 0,9$ Гт – экосистемами суши. Повышение концентрации в атмосфере происходит за счет некомпенсируемой разницы в $6,2 \pm 0,2$ Гт.

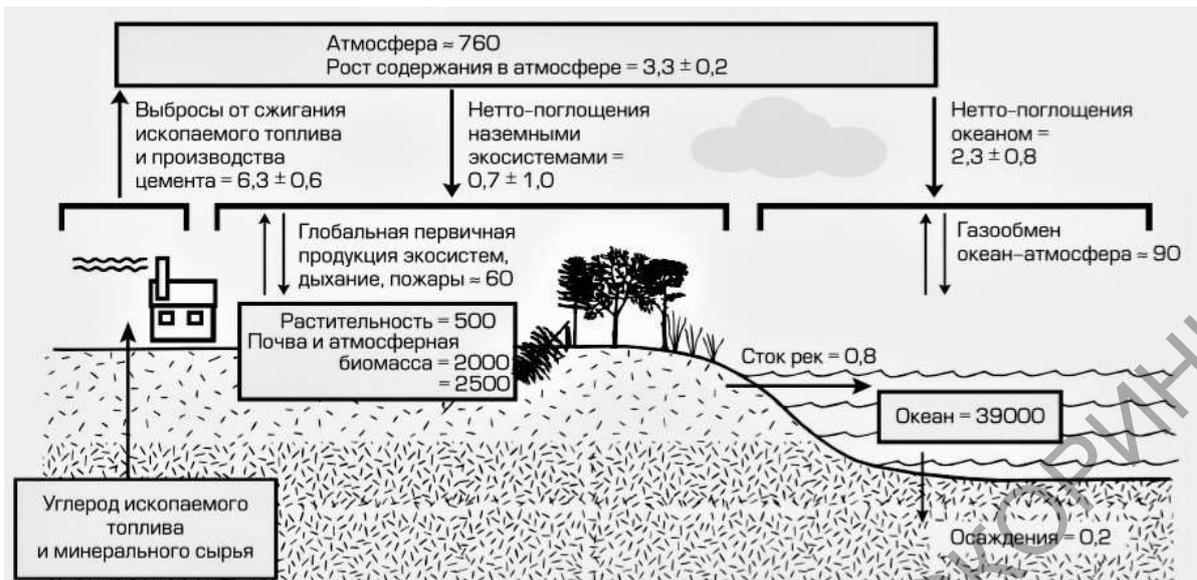


Рисунок 30 – Глобальный баланс углерода в конце 20 века (запасы – млрд т; потоки – млрд т в год)

Как указал В. И. Вернадский, деятельность человека стала геологической силой. Термин *антропоцен* был предложен П. Крутценом (2002) для обозначения современной геологической эпохи, в которой доминирует человек. По Крутцену антропоцен начался во второй половине 18 века, когда резко возросло сжигание ископаемого угля и стала увеличиваться концентрация углекислого газа и метана в атмосфере, что зафиксировано, например, в пузырьках льда гренландских ледников (рисунок 31).

Международная комиссия по стратиграфии (<https://stratigraphy.org>) рассматривает вопрос о введении в международной хроностратиграфическую шкалу нового стратиграфического подразделения уровня отдела (серии) – антропоцена. В статье “Diachronous beginnings of the Anthropocene: the lower bounding surface of anthropogenic deposits” (Edgeworth et al., 2015) перечислены события, которые можно использовать как нижнюю границу антропоцена. К ним относятся:

- 13 800 лет назад – вымирание мегафауны в результате охотничьей деятельности человека, приведшее к быстрому росту лесов и региональному изменению климата (Doughty et al., 2010);
- 11 700 лет назад – одомашнивание растений и животных, развитие первых аграрных хозяйств и ландшафтов (Smith, Zeder, 2013);
- 8 000–5 000 лет назад – рост сельскохозяйственной деятельности и связанной с ней вырубки лесов, приведшее к увеличению в атмосфере уровней метана и углекислого газа, измеряемых в кернах льда (Ruddiman, 2003, 2013);

– 1750–1800 гг. – начало промышленной революции в конце 18 века (Crutzen, Stoermer, 2000); эпоху более постепенных антропогенных изменений, которые ему предшествовали, следует характеризовать как «палеоантропоцен» (Foley et al., 2013);

– 1945–1950 гг. – испытания ядерного оружия и глобальное распространение радионуклидов, полученных из атомной бомбы, с указанием даты первого взрыва ядерной бомбы в штате Нью-Мексико в 1945 году в качестве маркера начала антропоцена (Zalasiewicz et al., 2014).

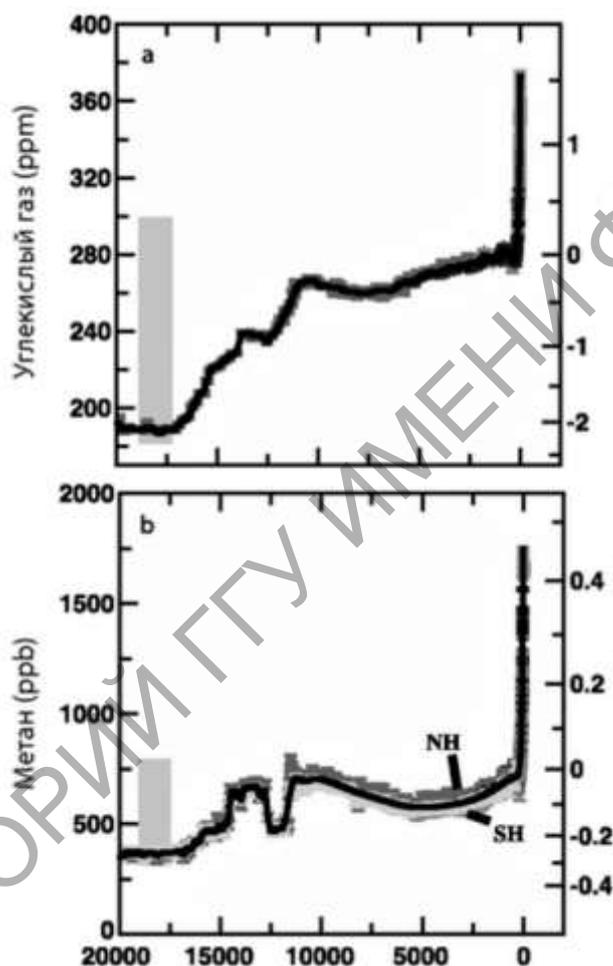


Рисунок 31 – Изменения концентраций углекислого газа (верх) и метана (низ) в керне льда из Гренландии

Рабочая группа (Jan Zalasiewicz, Mark Williams и др., 2014) склонилась к мнению, что таковым глобальным событием может служить применение и испытания ядерного оружия, вследствие которых резко увеличилось содержание радиоактивных элементов в осадках. Таким образом, нижняя граница эпохи антропоцена – середина 20 века.

Практические задания

1 На основе анализа литературы обоснуйте роль эволюции живых организмов для разработки международной стратиграфической шкалы кайнозойской эратемы.

2 На основе Приложения В дайте характеристику основных закономерностей эволюции млекопитающих в палеогене и неогене. Как эволюция млекопитающих была связана с изменениями климата и ландшафтов?

3 Систематизируйте биосферные события кайнозоя (таблица 7).

Таблица 7 – Биосферные события кайнозоя

Эпоха, век	Событие	Последствия для биосферы	Отражение в осадочных породах

4 Проведите SWOT-анализ (за и против) вероятных причин биосферных кризисов, выразившихся в массовых вымираниях живых организмов и падении таксономического разнообразия в кайнозое.

5 На основе научной литературы дайте характеристику роли человека в круговоротах химических элементов – углерода, кислорода, азота, фосфора, серы.

Вопросы для самоконтроля

1 Какие существуют гипотезы причин «радиации» млекопитающих?

2 Как менялись ключевые группы видов наземных экосистем в течение кайнозоя?

3 Какие факторы привели к формированию современного зоогеографического и фитогеографического разнообразия?

4 Когда и как образовались степные и саванные ландшафты?

5 Как изменения климата повлияли на экосистемы суши?

6 Какова роль крупных фитофагов в формирование ландшафтов?

7 Дайте обзор причин массовых вымираний биоты в кайнозое.

8 В чем заключается геологическая работа человека?

9 Что понимается под термином «антропоцен»?

7 БИОСФЕРНЫЕ КРИЗИСЫ

7.1 Массовые вымирания в фанерозе

Проблема вымирания всегда привлекала внимание исследователей, начиная с классических работ Ж. Кювье (J. Cuvier, 1812) относительно причин смены последовательных фаун. В русскоязычную научную литературу термин «массовое вымирание» ввел Б. Л. Личков (1945). В 1973 г. Л. Ван Вален (L. Van Valen) сформулировал закон вымирания организмов или закон «Красной Королевы». В 1980-е гг. Д. Рауп (D. Raup) и Дж. Сепкоски (J. J. Sepkoski) количественно описали изменения таксономического разнообразия морской фауны в фанерозе и выявили периодичность ее массовых вымираний (около 26 млн лет). Впервые была научно обоснована импактная модель мел-палеогенового массового вымирания (Alvarez et al., 1980). В 1990-е гг. были разработаны модели экологических кризисов (Каландадзе, Раутиан, 1993; Жерихин, 1997; Алексеев, 1998).

Согласно А. С. Алексееву (1998), вымирание таксонов биоты происходит постоянно (фоновое вымирание), но оно прерывается кратковременными событиями вымирания большого числа организмов в ходе биотического кризиса (массовое вымирание). *Глобальный биотический кризис* – это относительно длительное событие существенной перестройки биосферы. Модель биотического кризиса включает дестабилизирующее событие, ступенчатое массовое вымирание, за которым следует период низкого таксономического разнообразия и диверсификацию.

Массовые вымирания являются важнейшей составной частью таких кризисов, так как благодаря им освобождаются экологические ниши и происходит «омоложение» сообществ различного уровня, что обеспечивает ускоренную эволюцию переживших эти события групп организмов.

Вымирание таксонов, как и появление новых, является неотъемлемой чертой эволюции биосферы. Ученый Л. Ван Вален (Van Valen, 1973, 1985) считал, что для каждой крупной группы организмов вероятность вымирания на протяжении длительных промежутков времени (около 50 млн лет) сохраняется неизменной и кривые выживания могут быть аппроксимированы прямой линией. Это возможно только в том случае, если вымирание непрерывно и равномерно. Однако, Д. Рауп и Дж. Сепкоски (Raup, Sepkoski, 1984;

Raup, 1986) предположили, что вымирание таксонов высокого ранга (например, семейств) приурочено целиком к определенным, весьма кратковременным моментам.

Вымирание должно рассматриваться как непрерывный процесс, идущий с постоянной скоростью, который нарушается сравнительно кратковременными экстраординарными событиями, характеризующимися крайне интенсивным вымиранием. Первое из состояний следует рассматривать как фоновое вымирание, а второе – как массовое вымирание в ходе биотического кризиса (Raup, Sepkoski, 1982; Алексеев, 1998).

Для оценки вымирания таксонов используют уровень вымирания – количество вымирающих таксонов (в процентах от общего числа существовавших в течение данного отрезка времени); фоновый уровень вымирания – средняя величина уровня вымирания, рассчитанная для нескольких ближайших отрезков времени, которые можно считать «спокойными»; интенсивность вымирания – отношение уровня вымирания на критическом рубеже к фоновому уровню вымирания.

Массовое вымирание – это относительно кратковременное в масштабе геологического времени вымирание в ходе биотического кризиса большого числа таксонов организмов, принадлежащих различным систематическим и экологическим группам, которое приводит к временному глобальному снижению таксономического разнообразия биосферы (Алексеев, 1998).

Выделяют следующие массовые вымирания, зафиксированные в изменениях таксономического разнообразия морской фауны:

- раннекембрийское (вымерло 40–50 % родов);
- ордовикско-силурийское (50–60 % родов);
- позднедевонское (50 % родов, 15–20 % семейств);
- миссисипско-пенсильванское (35 % родов, 10 % семейств);
- пермско-триасовое (80 % родов, 50 % семейств);
- триасово-юрское (50 % родов, 20 % семейств);
- мел-палеогеновое (50 % родов, до 20% семейств);
- олигоценное (15% родов).

Из указанных вымираний на рисунке 32, показывающих изменения таксономического разнообразия в фанерозое, четко выделяются 5 групп, которые носят название «великих вымираний»: 1 – ордовикско-силурийское, 2 – позднедевонское; 3 – пермско-триасовое, 4 – триасово-юрское, 5 – мел-палеогеновое. Указанные вымирания зафиксированы в палеонтологической летописи, которые проявля-

лись, как правило, во всех доминирующих на тот момент группах организмов, приводили к значительной трансформации состава и структуры экосистем, к нарушениям в глобальном биологическом круговороте, т. е. к изменениям всей биосферы.

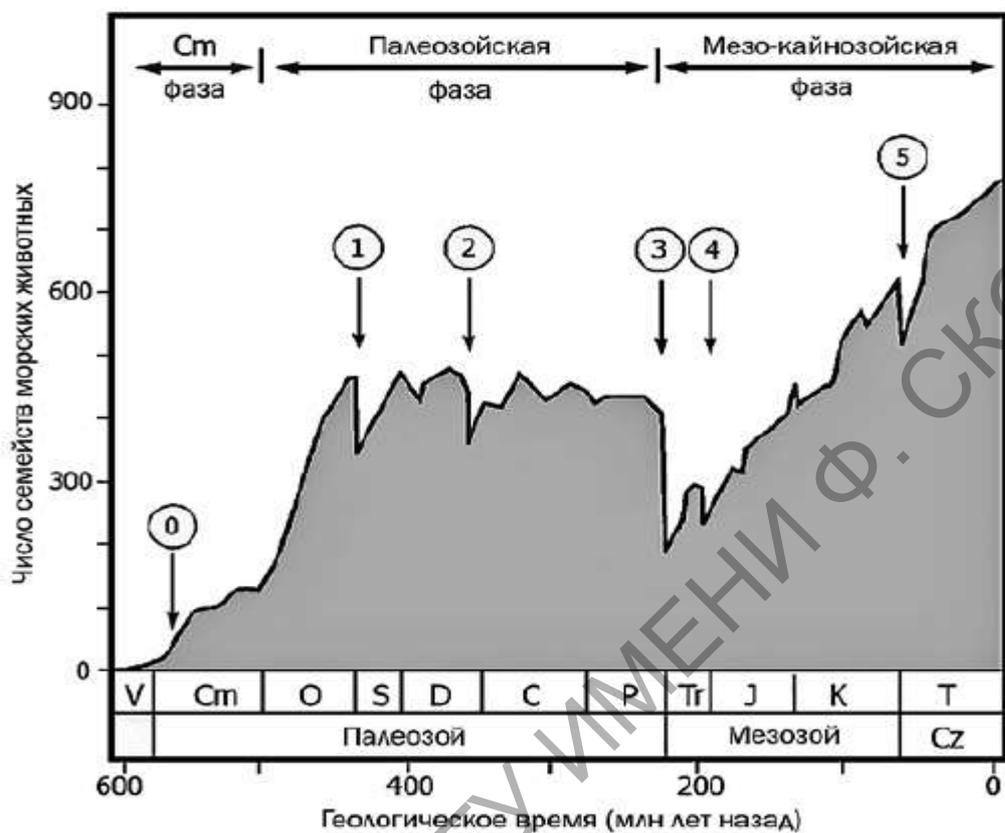


Рисунок 32 – Массовые вымирания на графике изменений таксономического разнообразия морских животных в фанерозое

7.2 Причины массовых вымираний

Биосферный кризис, сопровождаемый массовым вымиранием, вызван такими событиями, которые способны изменить состояние этой громадной и сложнейшей системы, обладающей к тому же мощными механизмами гомеостаза. Эти причины по отношению к биосфере могут быть как внешними, так и внутренними, поэтому все системы причин в первую очередь классифицированы на этом основании. Любые предложенные объяснения рассматриваются как гипотезы, а их названия даны по спусковой причине.

Внешние системы причин должны генерироваться космическими процессами, протекающими вне Земли, – в пределах Солнечной системы или далеко за ее границами.

Галактическая гипотеза. По этой гипотезе переломные моменты в развитии жизни, сопровождающиеся массовыми вымираниями, связаны с обращением Солнечной системы вокруг центра Галактики. Периодические изменения потока космических лучей, интенсивности магнитного и гравитационного полей, встреча с пылевыми облаками могли оказывать при этом неблагоприятное воздействие на живое вещество. В крайнем случае предполагается, что эпохи активизации тектоно-магматических процессов, в т. ч. внутри мантии и ядра Земли, сильные климатические изменения, глобальные трансгрессии и регрессии мирового океана, изменения состава атмосферы и гидросферы происходили тогда, когда Солнечная система периодически на протяжении нескольких миллионов лет пересекала газопылевые струи Галактики (Ясаманов, 1993). Ученый В. Л. Лелешус (1985) предполагает, что на протяжении фанерозоя было четыре эпохи гигантизма организмов, которые завершались вымираниями. Эпохи гигантизма связаны с повышенным уровнем космической радиации в одной из половин Галактики, куда периодически попадала Солнечная система.

Колебания солнечной активности. Многие исследователи считали, что периодические колебания солнечной активности должны были сопровождаться изменениями уровня космических излучений и напряженности магнитного поля, эффективности озонового экрана, потока ультрафиолета, вызывавших климатические флюктуации, приводившие в свою очередь к вымиранию организмов (Зигель, 1974).

Импактная гипотеза. Причиной биосферных кризисов является падение на Землю крупных метеоритов или астероидов. Импактная гипотеза получила популярность после работ Л. Альвареса и др. (Alvarez et al., 1980). Обнаружение на границе мела и палеогена глобально распространенной «иридиевой аномалии», а в последствии ударно-метаморфизованных зерен кварца и полевого шпата, микротектитов-сфероидов, а также сажи, однозначно свидетельствуют о том, что на этом рубеже имело место экстраординарное импактное событие – падение астероида (Alvarez et al., 1984; Альварес и др., 1990; Алексеев и др., 1990; Назаров и др., 1988). В качестве общей причины всех массовых вымираний импактный сценарий был предложен Д. Раупом и Дж. Сепкоски (Raup, Sepkoski, 1984), которые аргументировали четкую периодичность массового вымирания (МВ) с интервалом около 26 млн лет. Такая периодичность могла иметь только космическую природу и связана с кометами из облака Оорта.

Гипотеза взрыва сверхновой звезды. В качестве причины массовых вымираний рассматривается взрыв в окрестностях Земли сверхновой звезды и резкое усиление потока космических лучей, прежде всего нейтронной их составляющей, что вело к гибели организмов в результате роста числа мутаций (Красовский, Шкловский, 1957; Салоп, 1977).

Внутренние причины можно разделить на абиотические (несвязанные с живыми организмами) и биотические (вызванные деятельностью живых организмов). Среди абиотических причин выделяют следующие гипотезы.

Гипотеза диастрофизма. В начале XX в. обычно генератором резких климатических изменений считали периодические процессы горообразования (Сушкин, 1922; Яковлев, 1922). Согласно Л. Б. Рухину (1957), во время тектонических циклов происходят изменения рельефа Земли, прогрессивно направленные в сторону сокращения мелководных морей и появления глубоких океанов, уменьшения площади заболоченных приморских низменностей. Изменения ландшафта (Рухин, 1957), а не климата были спусковой причиной коренных смен в составе органического мира. Геолог Б. Л. Личков (1945, 1965) считал, что тектонические диастрофы (кратковременные импульсы складко- и горообразования) приводили к появлению в конце геологических циклов ксеротермических (засушливых) фаз, сопровождавшихся деградацией почв и истощением пищевых ресурсов, что могло вызывать массовые вымирания организмов.

Гипотеза вулканизма. Вероятной причиной массовых вымираний могли являться катастрофические извержения вулканов. Выделение в ходе вулканизма громадных количеств углекислого газа, окислов азота и серы приводит к резким изменениям климата и глобальному вымиранию организмов.

Гипотеза повышенной радиации. Рост радиационного фона на Земле в результате активизации тектонических процессов накануне орогенических этапов рассматривался как причина смены морских фаун Е. А. Ивановой (1955, 1958). Ученый С. Г. Неручев (1988) считает, что причиной массовых вымираний могло быть поступление из рифтов и зон субдукции радиоактивных элементов. Высокий радиационный фон обусловил резкий рост мутаций у организмов, что и привело к их вымиранию.

Гипотеза инверсий геомагнитного поля. Во время инверсии (т. е. обращения) интенсивность магнитного поля значительно падает, что должно было приводить к заметному (в несколько раз) увели-

чению интенсивности космических излучений, вызывавших повышение частоты мутаций. Давление последних вызывало гибель различных таксонов организмов. Так, показано, что на юге Тихого океана целый ряд видов радиолярий вымирает во время инверсии рубежа палеомагнитных эпох Брюнес и Матуяма (Watkins, Goodell, 1967).

Гипотеза трансгрессий и регрессий мирового океана. Причиной массовых вымираний предполагаются резкие изменения уровня океана (глобальные регрессии и трансгрессии). Так, пересыхание мелководных эпиконтинентальных морей, а также шельфов приводит к вымиранию бентоса (Hallam, 1987). Геолог Н. Д. Робинсон (Robinson, 1995) предположил, что позднемеловая трансгрессия привела к огромному росту площади обитания кокколитофорид – главных производителей диметилсульфида, который, попадая в атмосферу, окислялся с образованием серной кислоты. Это приводило к выпадению кислотных дождей, вызывавших вымирание.

Гипотезы нарушения океанической циркуляции. В качестве причины вымирания на рубеже мел-палеоген рассматривают катастрофическое событие прорыва прохладных и опресненных вод из прежде изолированного Полярного океана в Северную Атлантику (Gartner, McGuirk, 1979). Это событие должно было привести к резким изменениям климата, вымиранию динозавров и смене растительности. Во время крупных климатических изменений может происходить глобальное нарушение стратификации водной массы океанов, сопровождавшееся переворотом последней и подъемом в фотическую зону токсических (с сероводородным заражением) глубинных вод.

Гипотезы изменения химического состава гидросферы. Для объяснения причин массового вымирания на рубеже пермь-триас выдвигалось предположение о резком снижении солености морских вод в связи с изъятием громадных масс солей в течение позднепермской эпохи обширными лагунными бассейнами, в которых шло накопление эвапоритов (Beurlen, 1956; Fischer, 1960).

Гипотезы изменения химического состава атмосферы. Предполагается, что аномально низкое или токсически высокое содержание кислорода в атмосфере могли вызывать селективное вымирание чувствительных групп животных. Академик М. И. Будыко (1981) предложил, что неравномерность термической конвекции в мантии приводила к периодическим колебаниям степени дегазации литосферы и изменениям содержания углекислого газа в атмосфере. В периоды повышенного содержания углекислого газа из-за увеличения продуктивности наземной растительности существенно под-

нималась концентрация кислорода. Это способствовало росту разнообразия и появлению новых групп организмов, особенно среди позвоночных, тогда как падение концентрации кислорода вызывало усиленное их вымирание.

Гипотеза разрушения озонового слоя. Геолог В. Л. Сывороткин (1993, 1997) считает, что деградацию озонового слоя в результате фотохимических реакций вызывает природный поток водорода, источником которого являются вулканически активные участки рифтовой системы Земли. Резкие колебания этого потока должны были происходить и в прошлом, особенно в эпохе тектонической активизации. Рост мутационного давления в ответ на повышение радиационного фона и приводил к массовым вымираниям.

Климатическая гипотеза. Многие ученые предлагают рассматривать в качестве спускового механизма массовых вымираний резкие изменения климата, прежде всего глобальные похолодания и оледенения (Stanley, 1984). На это указывает совпадение некоторых вымираний (ордовикско-силурийское, эоцен-олигоценное) с периодами похолодания климата.

Биотические гипотезы предлагают следующие объяснения массовых вымираний.

Гипотеза эволюционного дисбаланса сообществ. По В. В. Жерихину (1987) причиной массовых вымираний является собственно сам характер биологической эволюции, ее неравномерность. Появление новых конкурентно успешных видов сначала нарушает устойчивость, а затем вызывает деструкцию прежде существовавших экосистем. Разрушение сообществ и лавинообразное вымирание множества популяций приводят к ослаблению ценотического контроля и вспышке видообразования. Абиотические события (вулканизм, колебания уровня мирового океана, изменения климата и т. д.) провоцируют кризис в биоте. Этот механизм обеспечивает автоколебательный характер развития биосферы.

Гипотеза истощения пищевых ресурсов. Совершенно иной механизм предусматривает группа гипотез, опирающихся на представление о возможности периодического истощения биогенных элементов в масштабе всей биосферы и, прежде всего, морским фитопланктоном, стоящим в основании пищевой пирамиды (Bramlette, 1965; Tappan, 1968; Worsley, 1974).

Одной из биотических причин массовых вымираний являются *коллизии биот* – столкновения биоты, которые длительное время формировались изолированно друг от друга. Вторжение чужеродных

видов на какую-либо территорию может вызвать экологическую катастрофу. Такие события неоднократно случались в истории биосферы, а наиболее ярко проявились с появлением человека (смотри раздел 6.2). Одно из крупнейших событий такого рода, зафиксированное в геологической летописи, – это коллизия биот Северной и Южной Америк в плиоцене.

Южноамериканская биота существовала в изоляции около 30 млн лет (после того, как в палеогене в результате движения литосферных плит распался суперконтинент Гондвана). В плиоцене тектонические процессы привели к образованию Панамского перешейка, который воссоединил Северную и Южную Америки. Пик миграции приходится на конец плиоцена – около 3 млн лет назад. В Южную Америку пробрались кролики, белки, еноты, медведи, волки, куницы, выдры, пумы, скунсы, олени (рисунок 33).



Рисунок 33 – Вторжение североамериканской биоты в Южную Америку (по Симпсону, 1983)

Североамериканские плацентарные хищники (кошачьи, псовые, медведи) и фитофаги (хоботные и настоящие копытные) выбили из экологических ниш своих южноамериканских сумчатых (и не только) аналогов. Кроме того, в Южную Америку перебрались членистоногие, земноводные, пресмыкающиеся и рыбы. Из южноамериканской фауны в Северную Америку пришли и закрепились только опоссум, дикобраз и броненосец. В результате в Южной Америке вымерли все местные копытные, большая часть сумчатых и значительная часть птиц.

7.3 Великие вымирания как биосферные кризисы

Самое крупное из всех вымираний произошло в конце пермского периода. По данным Дж. Сепкоски (1984) по морским беспозвоночным в конце перми вымерли представители 98 семейств; 336 родов из 605 и более 90 % видов. Вымерли представители двух классов (в том числе трилобиты), двух подклассов (табуляты и четырехлучевые кораллы), отряд фузулинид из фораминифер; два отряда табулят; все четыре отряда тетракораллов (ругоз), два отряда головоногих моллюсков, четыре отряда брахиопод, четыре отряда мшанок, три отряда иглокожих (криноидеи, морские ежи). Всего на границе перми и триаса вымерли 29 таксонов ранга выше семейств.

Сильно пострадали рифовые сообщества (вымерли основные рифостроители – фузулиниды, ругозы, мшанки). Помимо прямого исчезновения множества палеозойских групп произошла радикальная смена структуры морских экосистем (роль рифостроителей перешла от мшанок к кораллам; донных фильтраторов – от брахиопод к двустворчатым моллюскам). Среди фитопланктона произошли перемены таксономического состава, связанные с уменьшением роли акритарх и зеленых водорослей, сократилось его общее количество.

Вымирание затронуло экосистемы суши – более 70 % наземных видов исчезло. Происходит смена доминирующих таксонов рептилий: число семейств сокращается в 2,5 раза, число родов – в 4 раза. Вымерло 57 % родов и 83 % видов насекомых. Массовое вымирание длилось по разным оценкам 30–60 тыс. лет. Восстановление разнообразия произошло только через 5–10 млн лет.

В качестве причин кризиса предлагаются как абиотические, так и биотические факторы: похолодание, регрессия океана, глобальный катастрофический вулканизм, взрыв сверхновой звезды, изменение силы тяжести, изменение газового состава атмосферы, конкурентные

отношения, уменьшение продуктивности фитопланктона из-за падения количества питательных веществ, изменение химизма, опреснение вод и т. д. Наиболее широко известной является вулканическая гипотеза. На рубеже пермь-триас в Сибири образуется обширная вулканическая область извержения траппов (в течение 800 тыс. лет базальтовые лавы покрыли 5 млн км²). Формирование траппов происходило относительно быстро в масштабе геологического времени (около 1 млн лет). По новейшим датировкам это извержение происходило в интервале 252,4–251,4 млн лет назад (Burgess, Bowring, 2015). В атмосферу были выброшены миллионы км³ пепла и газов (углекислый газ, сероводород, метан, водород, соляная кислота). Развитие событий описывает несколько сценариев:

1) парниковый эффект – содержание углекислого газа увеличилось в 4–5 раз, температура – с 20 °С до 35 °С, что вызвало резкие изменения климатической зональности;

2) вулканические выбросы вызвали эффект «ядерной зимы», глобальное похолодание и аридизацию климата;

3) вулканические газы (водород, метан, фреоны) полностью или частично разрушили озоновый слой, что привело к увеличению потока ультрафиолетового излучения;

4) вулканические газы (сероводород) вызвали аноксию океана (сероводородное заражение);

5) вулканический пепел выпал в океан и вызвал «цветение» планктона, что привело к снижению содержания кислорода (образовалась многометровая толща черных сланцев).

Выбросы CO₂ привели к резкому росту его содержания в атмосфере (от 0,05 до 0,4–0,8 %). Такое увеличение CO₂ привело к закислению океана и гибели морской биоты. Парниковый эффект вызвал разогрев морских вод в тропической зоне с 22–25 °С до 30 °С (Cui, Kump, 2014). Имеются геологические данные, указывающие на распространение бескислородных условий на морских шельфах в конце пермского периода. Изучение изотопов бора показало катастрофическое закисление вод океана около 251,88 млн лет назад. В этот момент осаждение карбонатов в бассейне океана Тетис почти полностью прекратилось. Согласно расчетам, чтобы вызвать такое катастрофическое закисление вод океана необходим выброс около 24 трлн т углерода (Clarkson et al., 2015). Кроме того, при извержениях траппов в атмосферу были выброшены летучие соединения хлора, брома, йода, которые могли вызвать разрушение озонового слоя, что

привело к резкому увеличению потока ультрафиолетового излучения (Broadley et al., 2018).

Имеются данные палеоклиматических реконструкций, показывающие, что серьезные климатические изменения начались еще до траптовых извержений. По одной из гипотез триггером позднепермских климатических перестроек были магматические процессы на окраинах Гондваны, активизация которых произошла 260–250 млн лет назад. Пик извержения, обнаруживаемый по мощному слою тефры (более 100 м), занимающему более 950 тыс. км², датируется около 253 млн лет и совпадает с гибелью лесов почти по всей Гондване и сокращением таксономического разнообразия (Charman et al., 2022). Отложения этого времени представляют собой мощные угольные толщи с прослоями тефры и игнибритов (вулканических обломочных пород).

Исследователь Х. Таппан (1986) предлагает следующий механизм. Начиная с девонского периода наземные экосистемы играют роль управляющего центра биосферы, а океанические зависят от них. Необходимые для жизнедеятельности планктона вещества (азот, фосфор и т. д.) поступают с суши, за счет эрозии. Наземная растительность подавляет эрозионную активность, задерживая тем самым поток веществ на суше. В результате эволюционные успехи наземной растительности (засухоустойчивые голосеменные растения заселяют водоразделы и тормозят их размыв) замедляют поступление питательных веществ в океан, что со временем вызывает вымирание соответствующих групп фитопланктона. Фитопланктон, в свою очередь, – основа первого трофического уровня любых морских экосистем. Вымирание или угнетение фитопланктона вызывает цепную реакцию. Инерция всей этой системы огромна. Между изменениями в наземной растительности и вызванным ими фитопланктонным кризисом в океане происходит весьма большой срок.

На рубеже мезозой-кайнозой происходит очередное массовое вымирание и падение таксономического разнообразия биоты. Наибольшее внимание привлекает исчезновение гигантских рептилий (динозавров и птерозавров на суше, плезиозавров и мозазавров в море). Хотя помимо рептилий в это же время вымирают аммониты, белемниты, иноцерамы, рудисты и еще множество морских организмов. Особенно сильно пострадал планктон – раковинные простейшие (радиолярии и фораминиферы, кокколитофорида и диатомеи). В результате экологической катастрофы исчезло 50 % семейств радиолярий, 75 % семейств брахиопод, 25–75 % семейств двустворчатых и брюхоногих моллюсков, морских ежей, морских лилий. В це-

лом, на границе мелового периода и палеогена вымерли представители около 15 % семейств, 40 % родов и 60–75 % видов. Однако вымирание таксонов выше семейства было незначительным. В течение позднего мела вымерли представители 7 отрядов; на самой границе мел-палеоген – представители 2 отрядов. Вымирание представителей разных групп шло постепенно и разными темпами, начинаясь в ряде случаев значительно раньше основного рубежа.

На границе маастрихт-даний наблюдаются также изменения в растительном покрове суши. Так, спорово-пыльцевые спектры показывают уменьшение пыльцы голосеменных (семейств сосновых и таксодиевых), увеличение пыльцы цветковых и особенно папоротников, на фоне исчезновения значительной части меловых таксонов (рисунок 34).

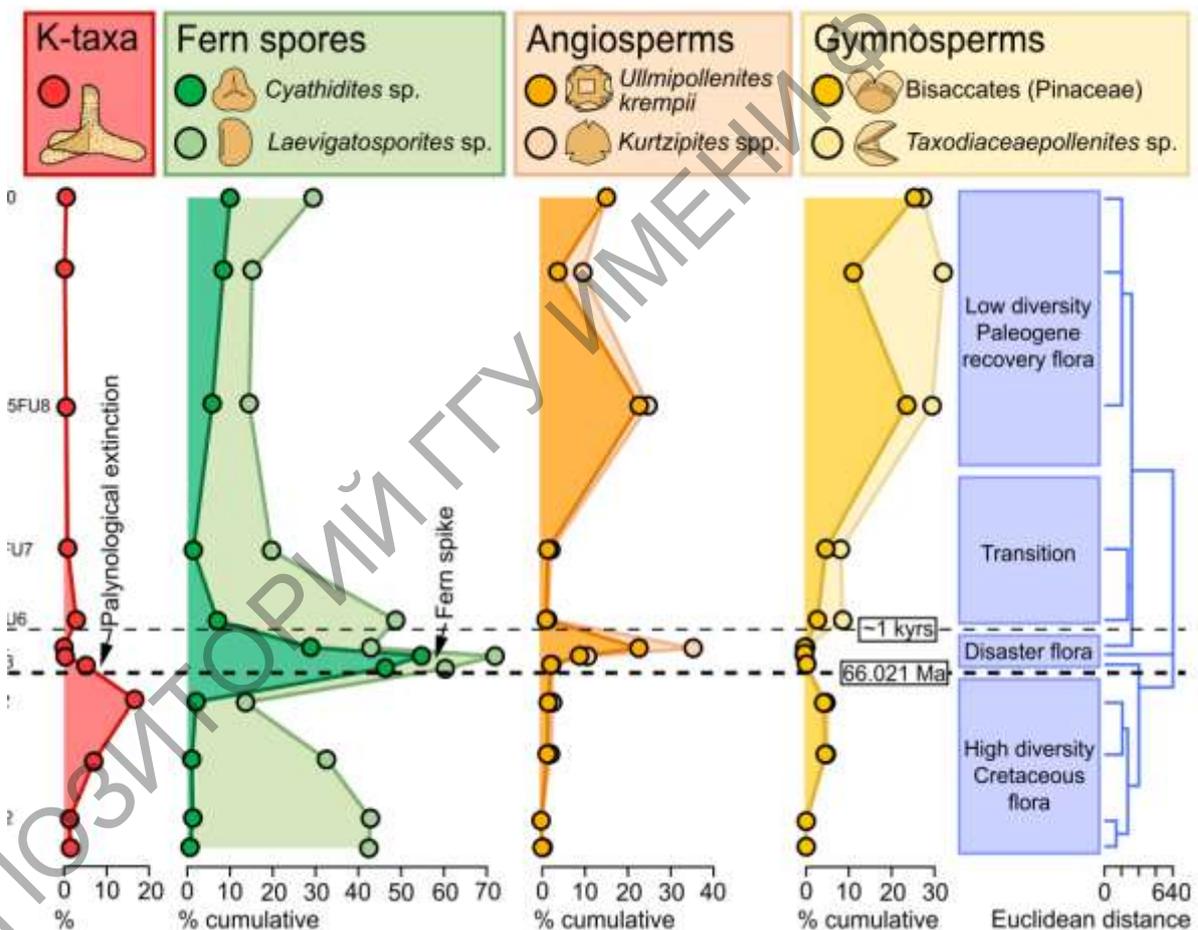


Рисунок 34 – Изменение палинофлоры на границе мел-палеоген (Palynostratigraphy of..., 2012)

Массовое вымирание в конце мезозоя объясняется импактной гипотезой. На территории Италии в тонком слое глины, имеющем

возраст 66–67 млн лет, была обнаружена высокая концентрация иридия (в 20 раз выше кларка в земной коре). Иридиевые аномалии были обнаружены на мел-палеогеновой границе и в других регионах. В ряде случаев содержание иридия превышало кларк в 120 раз. Протяженность времени отложения этого слоя – не более 10 тыс. лет. Ученый Л. Альварес (1980) предположил, что *иридиевая аномалия* – следствие удара о Землю крупного астероида. Согласно его расчетам, астероид имел диаметр около 10 км и массу 10^{10} т, а при его падении на сушу возникла воронка диаметром около 100 км (кратер Чиксулуб на Юкатанском полуострове). Предположительно в атмосферу было выброшено огромное количество пыли (более 60 тыс. т). Пылевое загрязнение перекрыло поступление солнечного света, что явилось причиной ослабления фотосинтеза и привело к гибели растений (прежде всего фитопланктона, имеющего очень короткий жизненный цикл). По цепям питания вымирание распространилось на животных. Кроме того, падение астероида могло вызвать резкое охлаждение поверхности планеты («астероидная зима») за счет потери атмосферой прозрачности.

Астероидная зима вызвала целый ряд негативных для жизни процессов: сократились пищевые ресурсы, изменился состав морских и пресных водоемов, изменилось распределение питательных веществ на поверхности суши. Вследствие того, что падение астероида вызвало различные изменения условий среды, это привело к селективному вымиранию. Одни организмы – наземные и водные динозавры, планктон и т. д. – не смогли перенести такие нарушения среды обитания; другие организмы пытались к ним приспособиться; третьи – резко изменили ареалы своего обитания; четвертые – дали начало новым, уже приспособленным к новым условиям формам.

Существует представление, что импактные воздействия не представляют угрозы для сбалансированных экосистем. Но если экосистемы уже находятся в состоянии кризиса (по другим причинам), то кратковременная «астероидная зима» может сыграть роль триггера или «соломинки, ломающей спину верблюда» (Еськов, 2008). Так, максимальное разнообразие динозавров достигается к середине мела, а затем оно начинает снижаться. Начиная с некоторого момента эта убыль перестает компенсироваться возникновением новых таксонов. Таким образом, вымирание динозавров – достаточно растянутый во времени процесс. Мезозойские экосистемы после внедрения в них цветковых растений уже находились в процессе перестройки, метеоритная катастрофа только ускорила процесс смены ключевых видов,

однако для однозначной интерпретации изменений таксономического разнообразия динозавров в конце мелового периода в «доастероидное» время пока данных недостаточно (Chiarenza et al., 2019). В разных группах динозавров и регионах мира таксономическое разнообразие колебалось в широких пределах (рисунок 35).

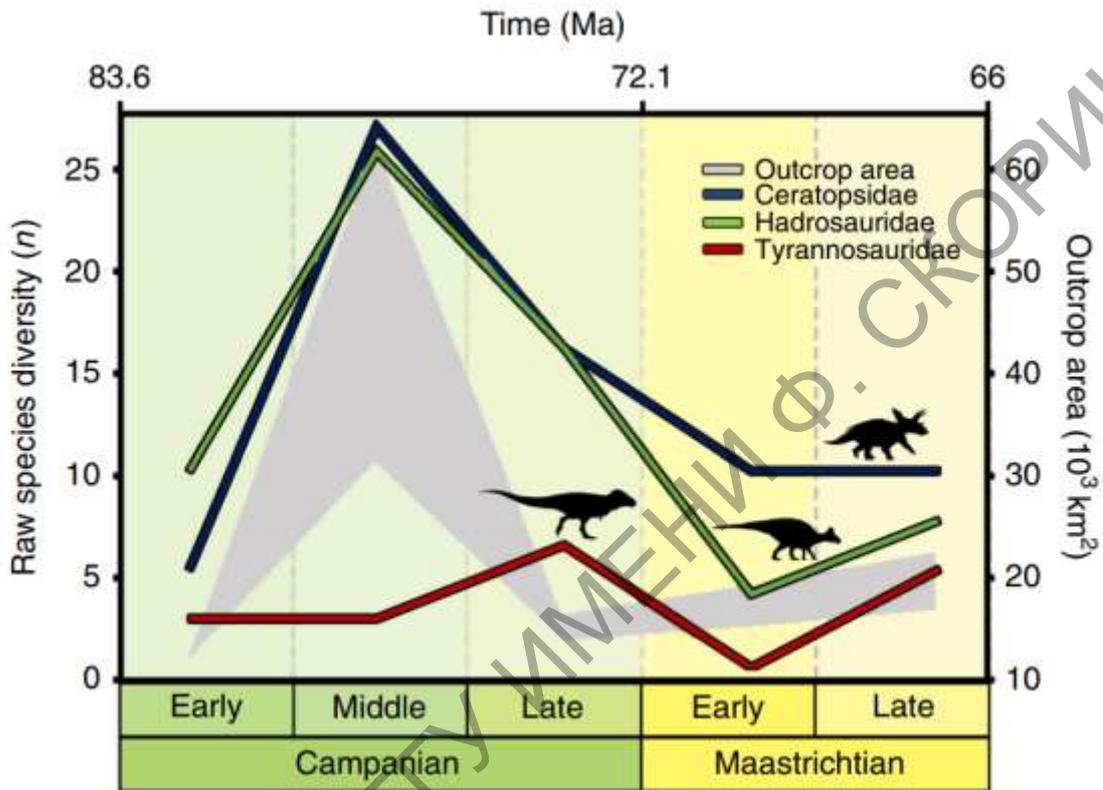


Рисунок 35 – Тренды таксономического разнообразия динозавров в конце мелового периода (Chiarenza et al., 2019)

Таким образом, в настоящее время практически для каждого биосферного кризиса и связанного с ним массового вымирания предлагается специфическое объяснение; универсальные теории, объясняющие все фанерозойские кризисы, пока фактического доказательства не получили.

Такая теория биосферных кризисов должна учитывать взаимосвязи, существующие в биосфере (рисунок 36).

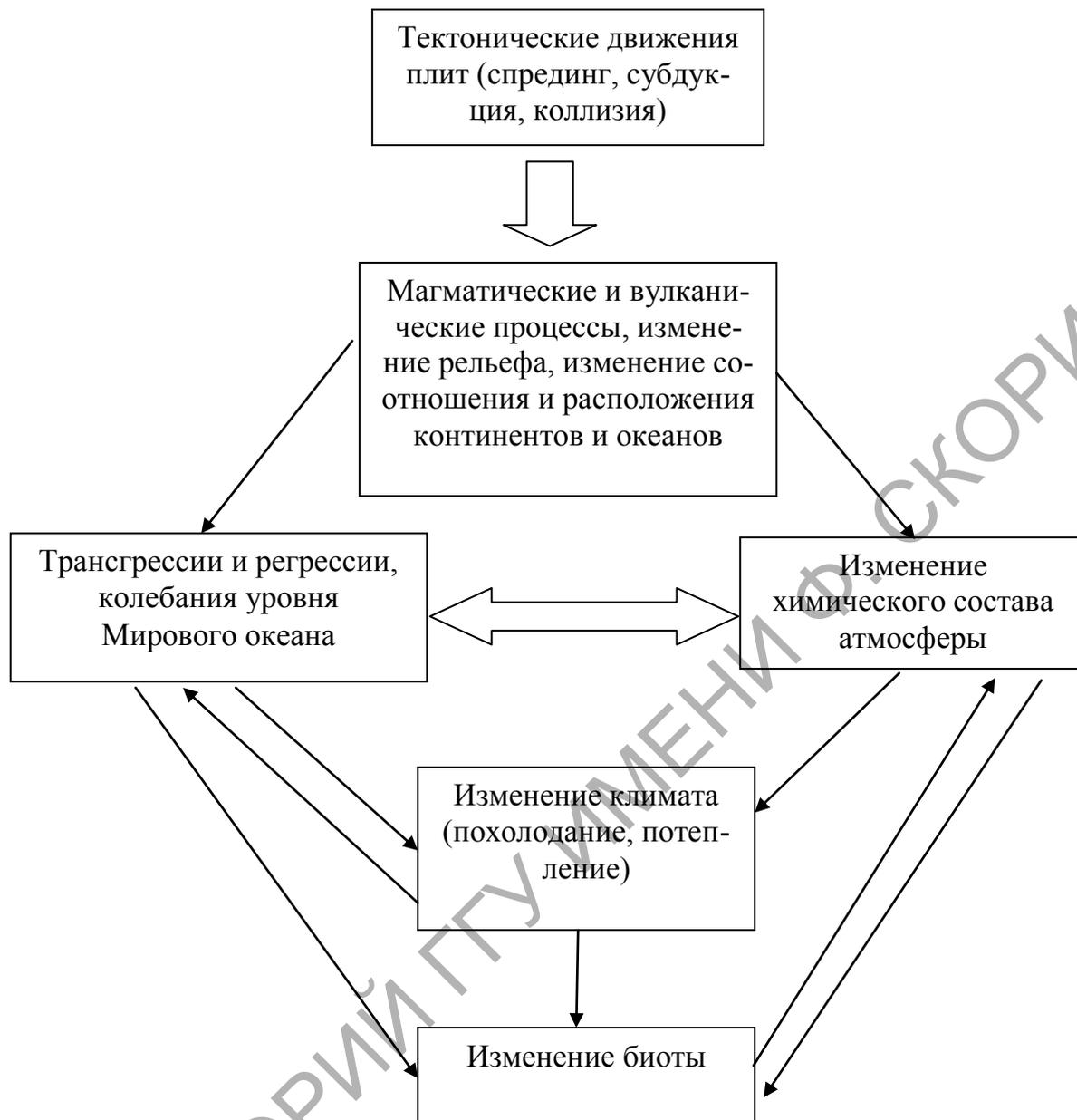


Рисунок 36 – Основные биосферные взаимосвязи

Тектонические движения и связанные с ними вулканические процессы влияют на трансгрессии и регрессии мирового океана и состав атмосферы. Например, рост потока углекислого газа за счет вулканизма вызывает потепление климата и увеличение продуктивности биоты. Биота, в свою очередь, поглощает углекислый газ и выводит его из атмосферы в виде мертвой органики, которая захоранивается в земной коре в виде горных пород. Тем самым биота «контролирует» климатическую систему. На рисунке 36 показаны наиболее «быстрые» взаимосвязи.

На более продолжительных временных отрезках (десятки млн лет) работают другие взаимодействия. Так, органогенные породы в зонах субдукции погружаются в мантию, что вызывает изменение химического состава формирующихся магм и соответственно характера вулканизма (Журавлев, 2018).

На протяжении всей истории основным направлением эволюции экосистем биосферы было увеличение их устойчивости за счет снижения потерь энергии и вещества в биологическом круговороте, стабилизации окружающей среды. Биосферные кризисы, выраженные в массовых вымираниях, можно рассматривать как инструмент эволюционного отбора наиболее устойчивых и эффективных биот и соответственно формируемых ими экосистем.

Практические задания

1 На основе анализа научной литературы обоснуйте роль массовых вымираний для разработки международной стратиграфической шкалы, для выделения границ между стратиграфическими подразделениями. Какие стратиграфические границы непосредственно связаны с массовыми вымираниями фауны?

2 Какие экологические процессы и факторы могут вызывать массовые вымирания биоты? Какова роль таких процессов, как конкуренция за ресурсы, «гонка вооружений», появление новых экологических ниш, появление новых видов, появление новых экологических групп в массовых вымираниях? Приведите примеры.

3 Систематизируйте массовые вымирания биоты в фанерозое (таблица 8).

Таблица 8 – Массовое вымирание биоты в фанерозое

Временной интервал	Массовое вымирание	Последствия для биосферы	Предполагаемые причины

Вопросы для самоконтроля

1 Какие великие массовые вымирания зафиксированы в геологической летописи?

2 Какие экзогенные (космические) факторы могут быть причинами массовых вымираний?

3 Какие абиотические и процессы факторы в биосфере могут быть причинами массовых вымираний биоты?

4 Какие биотические процессы могут быть причиной массовых вымираний биоты?

5 Дайте характеристику биосферного кризиса на рубеже пермь-триас.

6 Дайте характеристику биосферного кризиса на рубеже мел-палеоген.

ЛИТЕРАТУРА

- 1 Акимова, Т. А. Экология. Природа-человек-техника : учебник для вузов / Т. А. Акимова, А. П. Кузьмин, В. В. Хаскин. – М., 2001. – 343 с.
- 2 Алексеев, А. С. Эволюция таксономического разнообразия / А. С. Алексеев, В. Ю. Дмитриев, А. Г. Пономаренко. – М. : Геос, 2001. – 126 с.
- 3 Богданов, Д. В. Звероящеры и другие пермские монстры / Д. В. Богданов. – М. : Фитон XXI, 2018. – 280 с.
- 4 Будыко, М. И. Эволюция биосферы / М. И. Будыко. – Ленинград : Гидрометеиздат, 1984. – 485 с.
- 5 Вернадский, В. И. Живое вещество / В. И. Вернадский. – М. : Наука, 1978. – 358 с.
- 6 Вернадский, В. И. Биосфера и ноосфера / В. И. Вернадский. – М. : Наука, 1989. – 261 с.
- 7 Гусев, А. П. Историческая геология. Методы исследования : практическое руководство / А. П. Гусев. – Гомель : ГГУ им. Ф. Скорины, 2016. – 41 с.
- 8 Гусев, А. П. Био- и экостратиграфия : практическое пособие / А. П. Гусев. – Гомель : ГГУ им. Ф. Скорины, 2018. – 40 с.
- 9 Гусев, А. П. Экология инвазий : практическое пособие / А. П. Гусев, Н. С. Шпилевская. – Гомель : ГГУ им. Ф. Скорины, 2019. – 40 с.
- 10 Гусев, А. П. Историческая геология : эволюция биосферы / А. П. Гусев. – Гомель : ГГУ им. Ф. Скорины, 2020. – 47 с.
- 11 Жерихин, В. В. Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике / В. В. Жерихин. – М. : Т-во научных изданий КМК, 2003. – 542 с.
- 12 Журавлев, А. Сотворение Земли. Как живые организмы создавали наш мир / А. Журавлев. – М. : Альпина нон-фикш, 2018. – 514 с.
- 13 Журавлев, А. Ю. До и после динозавров / А. Ю. Журавлев. – М. : Вече, 2006. – 352 с.
- 14 Журавлев, А. Похождения видов. Вампириноги, паукохвосты и другие переходные формы в эволюции животных / А. Журавлев. – М. : Альпина нон-фикш, 2022. – 514 с.
- 15 Еськов, К. Ю. Удивительная палеонтология: история Земли и жизни на ней / К. Ю. Еськов. – М. : ЭНАС, 2008. – 312 с.
- 16 Камшилов, М. М. Эволюция биосферы / М. М. Камшилов. – М. : Наука, 1974. – 254 с.

17 Костицын, В. А. Эволюция атмосферы, биосферы и климата / В. А. Костицын. – М. : Наука, 1984. – 96 с.

18 Красилов, В. А. Эволюция биосферы / В. А. Красилов. – М. : Наука, 1977. – 256 с.

19 Лапо, А. В. Следы былых биосфер, или рассказ о том, как устроена биосфера и что осталось от биосфер геологического прошлого / А. В. Лапо. – М. : Знание, 1987. – 208 с.

20 Левченко, В. Ф. Биосфера: этапы жизни / В. Ф. Левченко. – СПб. : Свое издательство, 2012. – 264 с.

21 Нэйш, Д. Динозавры. 150000000 лет господства на Земле / Д. Нэйш, П. Барретт. – М. : Альпина нон-фикшн, 2018. – 286 с.

22 Ранняя колонизация суши. – М. : ПИН РАН, 2012. – 194 с.

23 Свиточ, А. А. Палеогеография : учебник / А. А. Свиточ, О. Г. Сорохтин, С. А. Ушаков. – М. : Академия, 2004. – 448 с.

24 Уорд, П. Новая история происхождения жизни на Земле / П. Уорд, Д. Кишвинк. – СПб. : Питер, 2016. – 464 с.

25 Хаин, В. Е. Историческая геология : учебник / В. Е. Хаин, Н. В. Короновский, Н. А. Ясаманов. – М. : Академия, 2008. – 464 с.

26 Хейзен, Р. История Земли. От звездной пыли – к живой планете. Первые 4 500 000 000 лет / Р. Хейзен. – М. : Альпина нон-фикшн, 2017. – 352 с.

27 Эволюция биосферы и биоразнообразия. К 70-летию А. Ю. Розанова. – М. : Т-во научных изданий КМК, 2006. – 600 с.

28 Benton, M. J. Triassic Revolution / M. J. Benton, F. Wu // *Frontiers in Earth Science*. – 2022. – V. 10. – P. 1–19.

29 Ecological niche modelling does not support climatically-driven dinosaur diversity decline before the Cretaceous/Paleogene mass extinction / A. A. Chiarenza [et al.] // *Nature communications*. – 2019. – Vol. 10. – P. 1091.

30 Hendrickx, C. An Overview of Non-Avian Theropod Discoveries and Classification / C. Hendrickx, S. A. Hartman, O. Mateus // *PalArch's Journal of Vertebrate Palaeontology*. – 2015. – Vol. 12. – № 1. – P. 1–73.

31 Palynostratigraphy of John's Nose, a new Cretaceous-Paleogene boundary section in southwestern North Dakota, USA / A. Bercovici [et al.] // *Palynology*. – 2012. – Vol. 36. – P. 36–47.

32 Sereno, P. C. The Evolution of Dinosaurs / P. C. Sereno // *Science*. – 1999. – Vol. 284. – P. 2137–2147.

33 The Working Group on the Anthropocene: Summary of evidence and interim recommendations / Jan Zalasiewicz [et al.] // *Anthropocene*. – 2017. – Vol. 19. – P. 55–60.

ПРИЛОЖЕНИЕ А (справочное)

Эволюция ключевых групп организмов

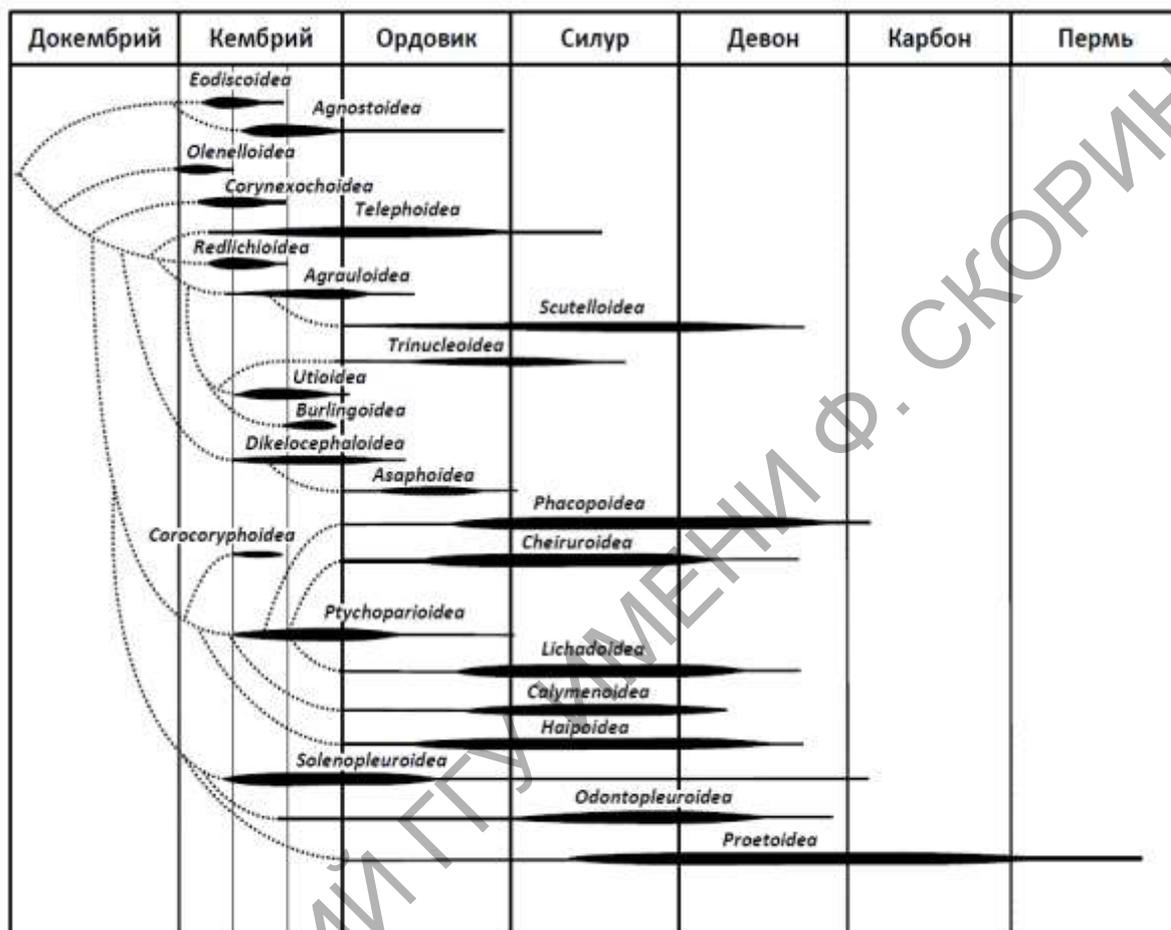


Рисунок А.1 – Эволюция трилобитов в палеозое

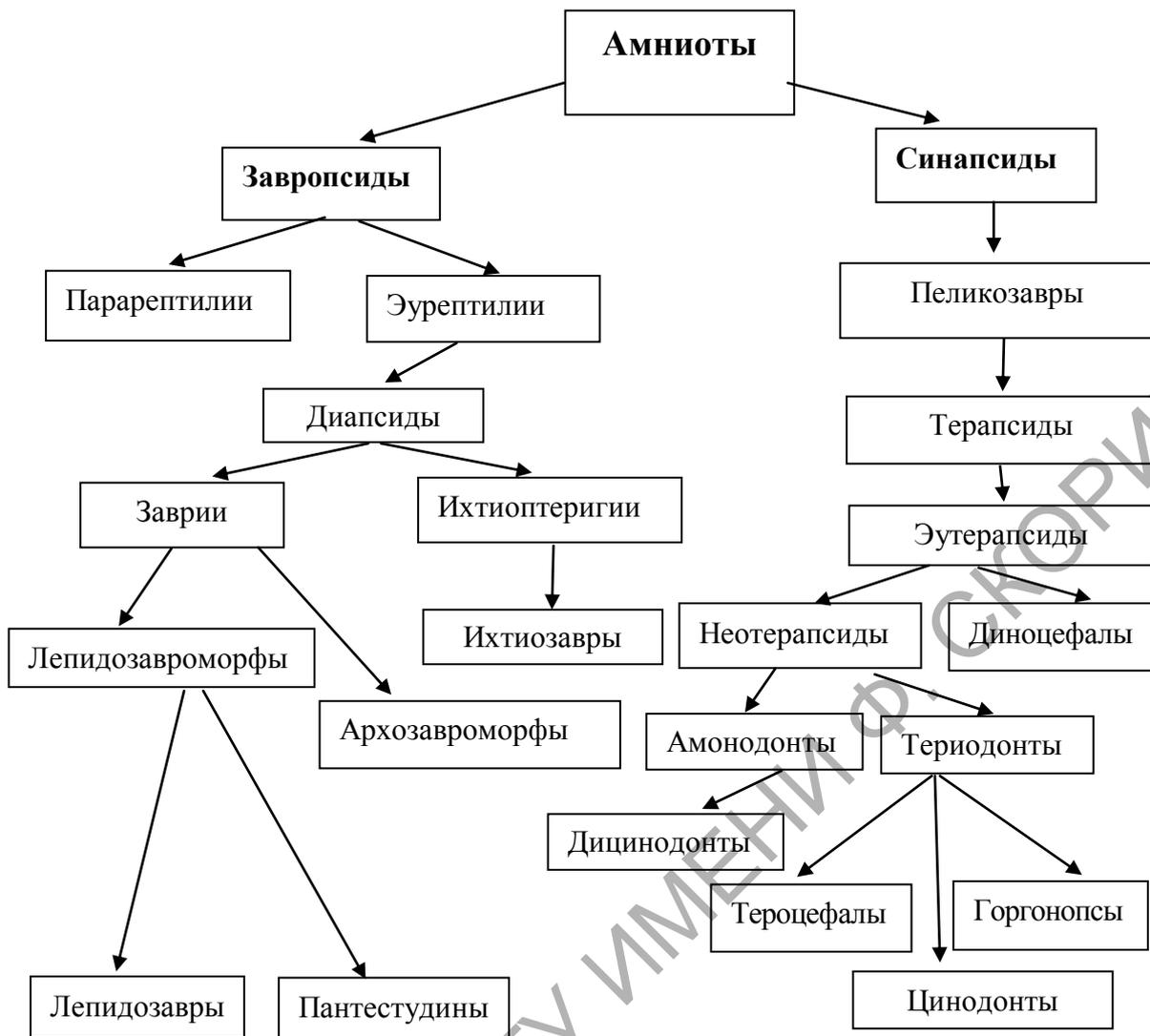


Рисунок А.2 – Эволюция амниот (карбон-пермь)

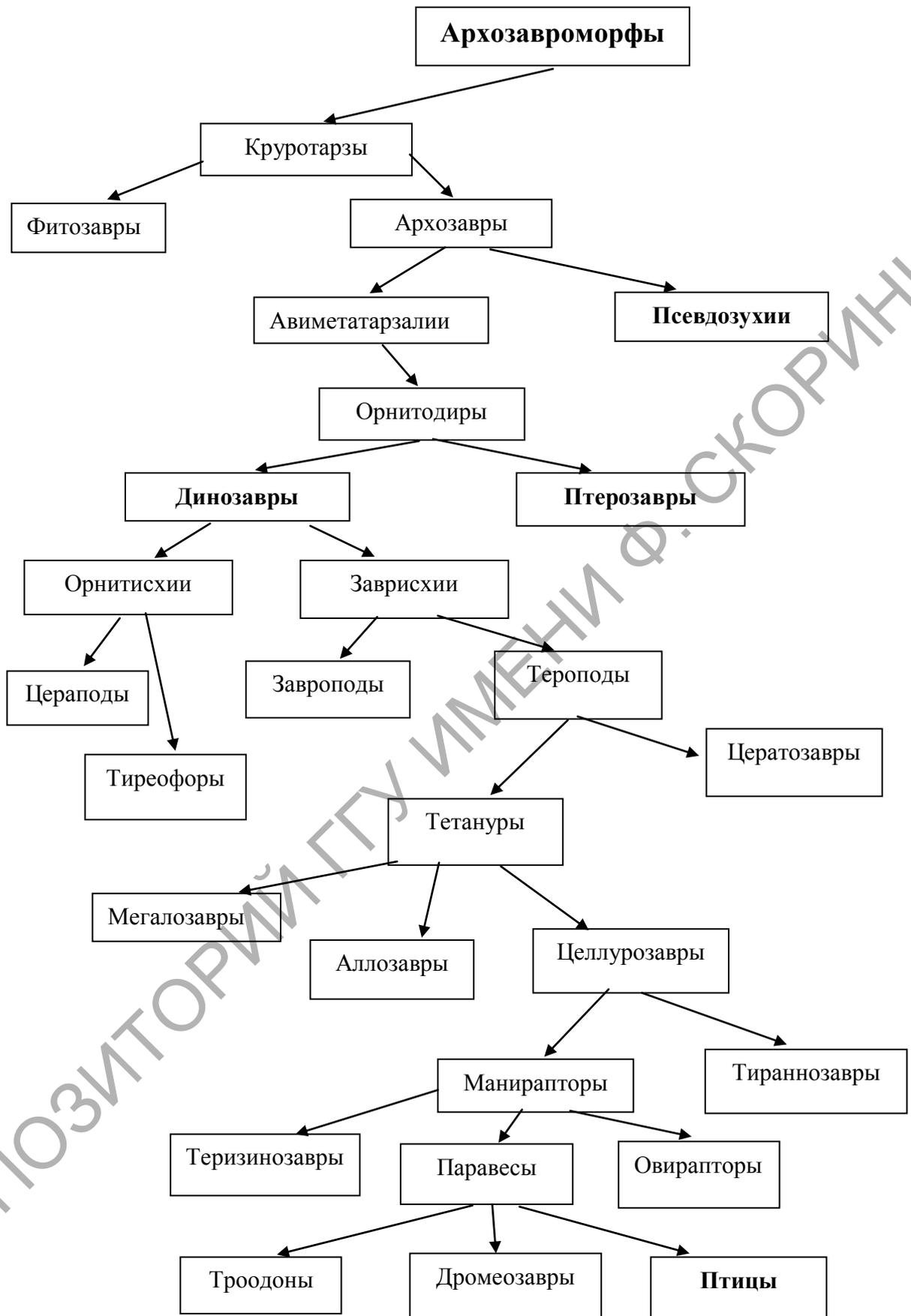


Рисунок А.3 – Эволюция архозавроморф (триас-мел)

ПРИЛОЖЕНИЕ Б (справочное)

Эволюция динозавров

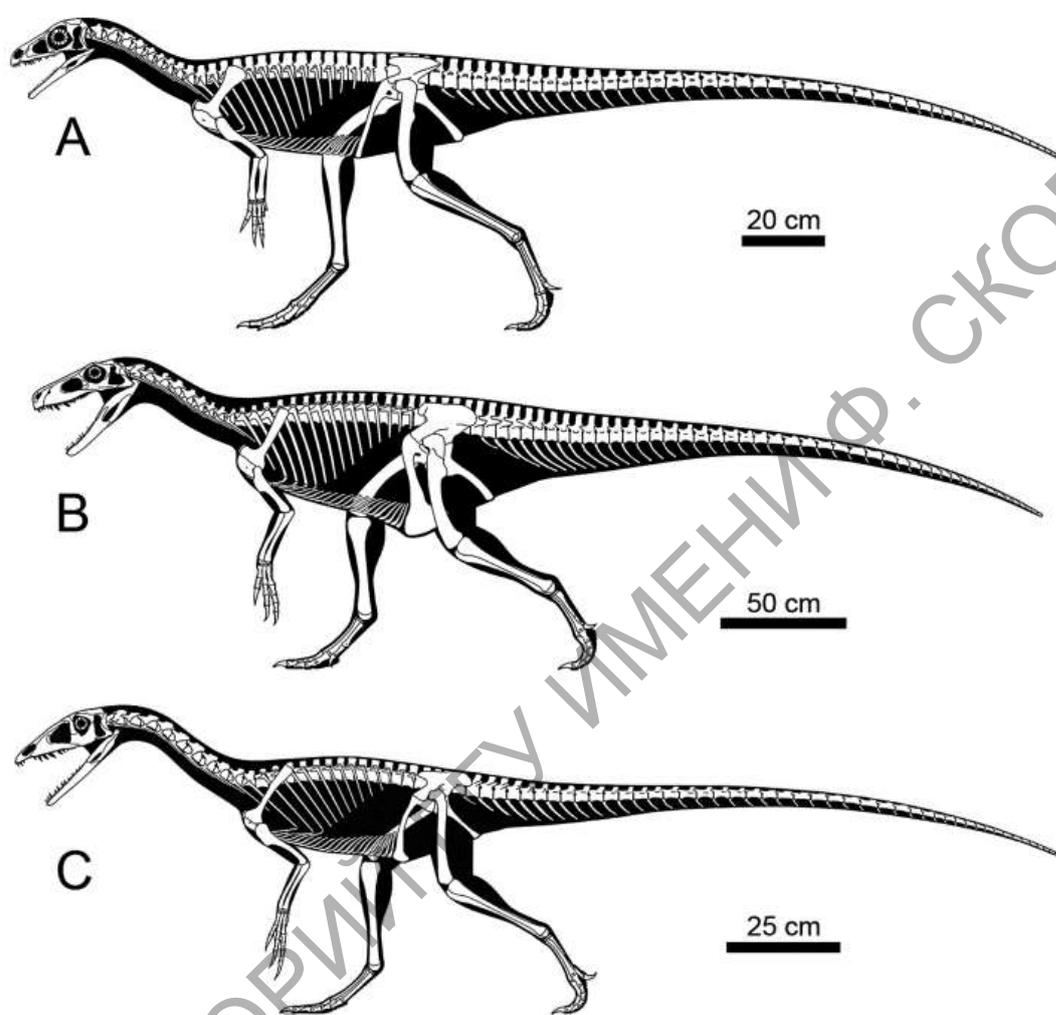


Рисунок Б.1 – Скелетные реконструкции ранних теропод:

А – *Eoraptor lunensis*;

В – *Herrerasaurus ischigualastensis*;

С – *Tawa hallae* (Hendrickx, 2015)

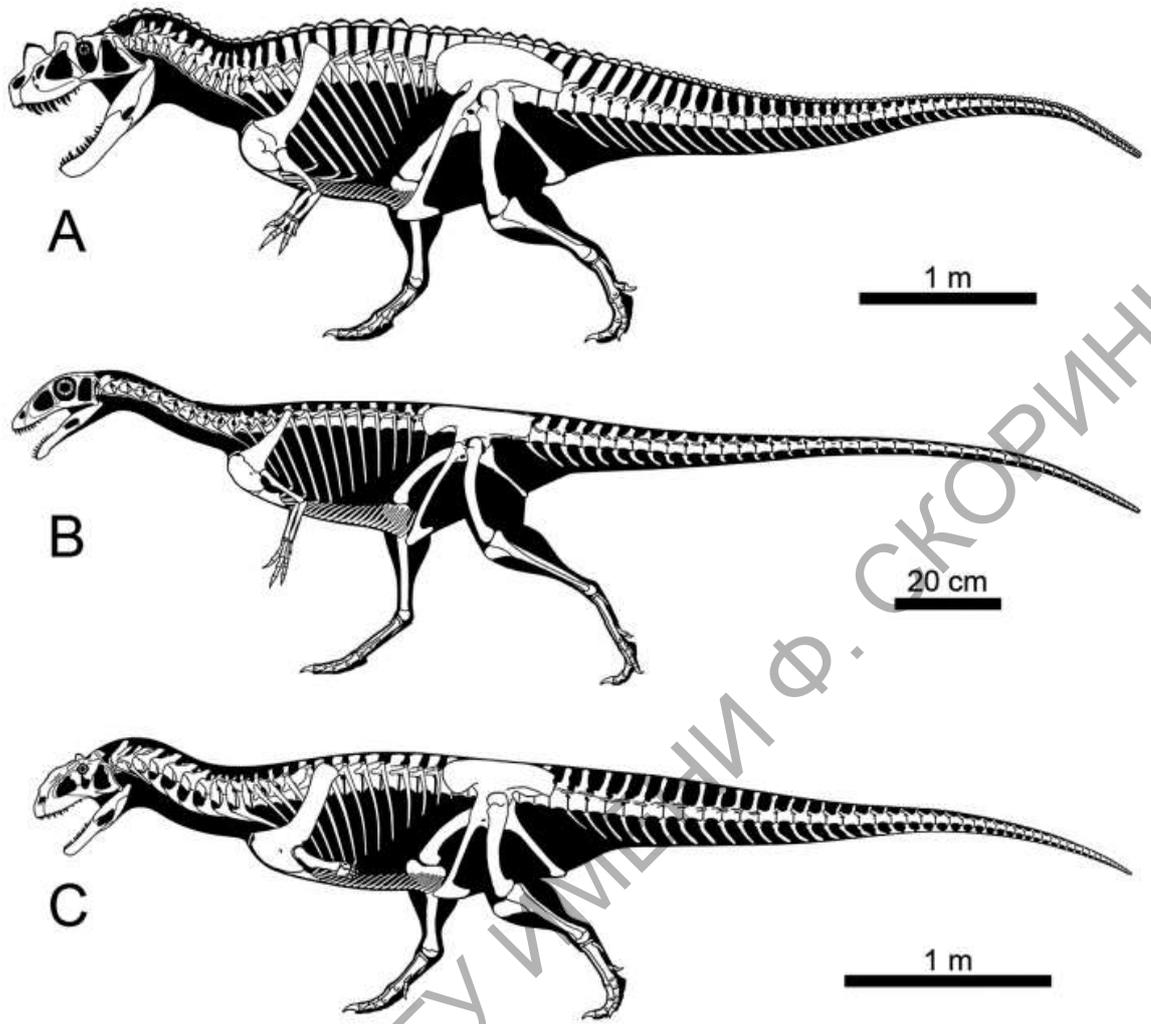


Рисунок Б.2 – Скелетные реконструкции цератозавров:
А – *Ceratosaurus nasicornis*;
В – *Masiakasaurus knopfleri*;
С – *Majungasaurus crenatissimus* (Hendrickx, 2015)

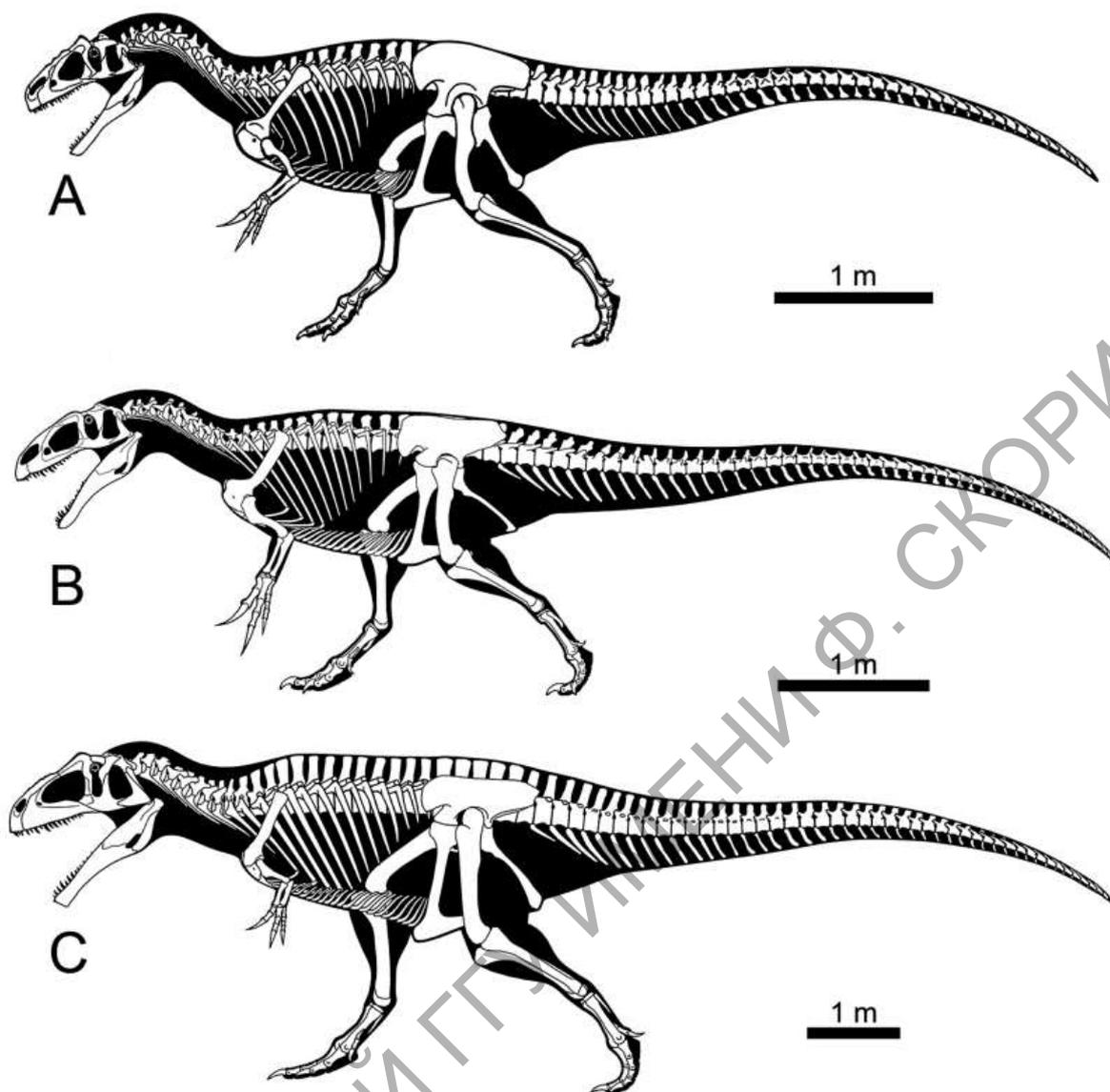


Рисунок Б.3 – Скелетные реконструкции аллозавроидов:

A – *Allosaurus «jimmadseni»*;

B – *Neovenator salerii*;

C – *Giganotosaurus carolinii* (Hendrickx, 2015)

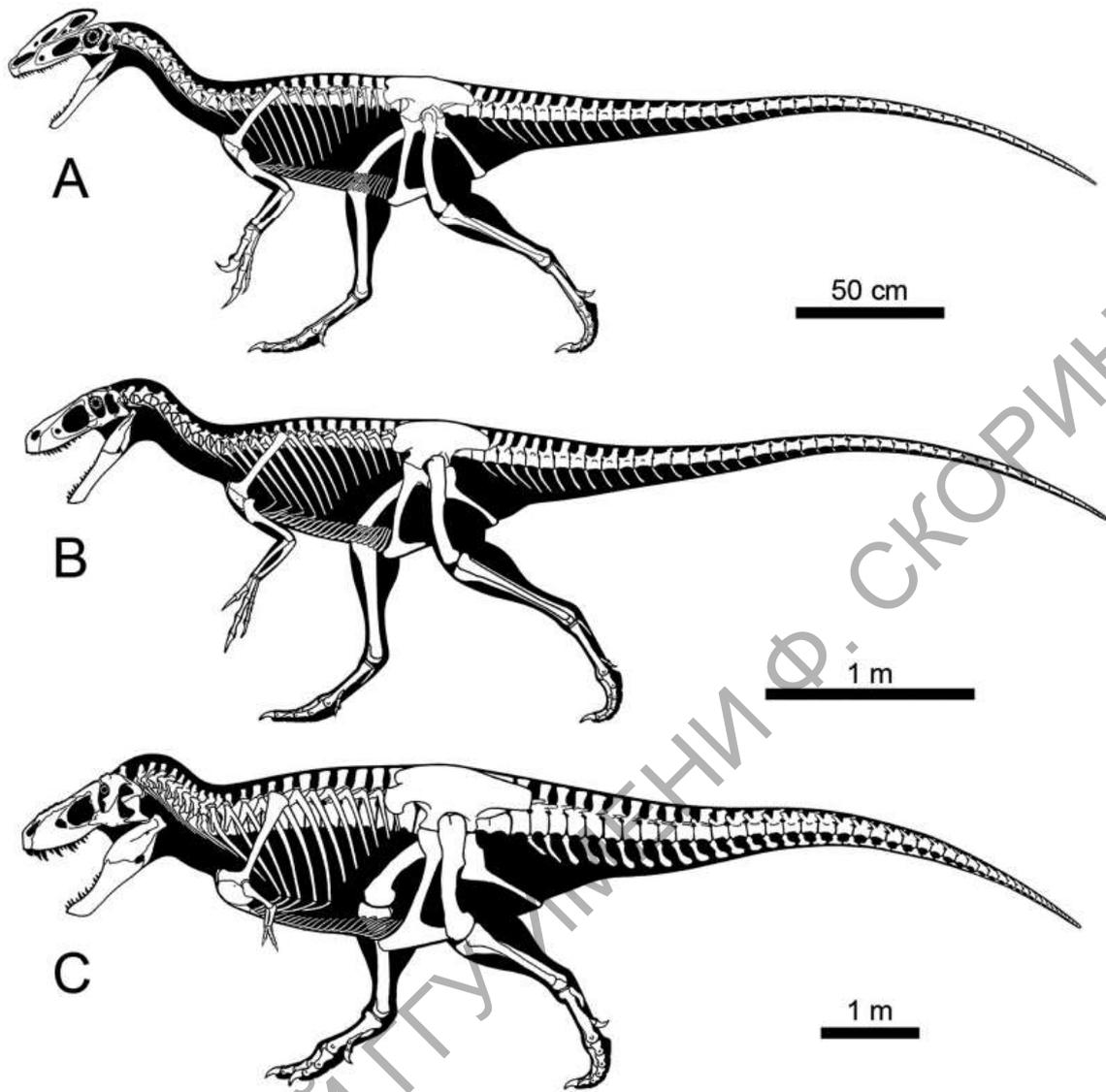


Рисунок Б.4 – Скелетные реконструкции тираннозавроидов:
A – *Guanlong wucuii*;
B – *Eotyrannus lengi*;
C – *Tyrannosaurus rex* (Hendrickx, 2015)

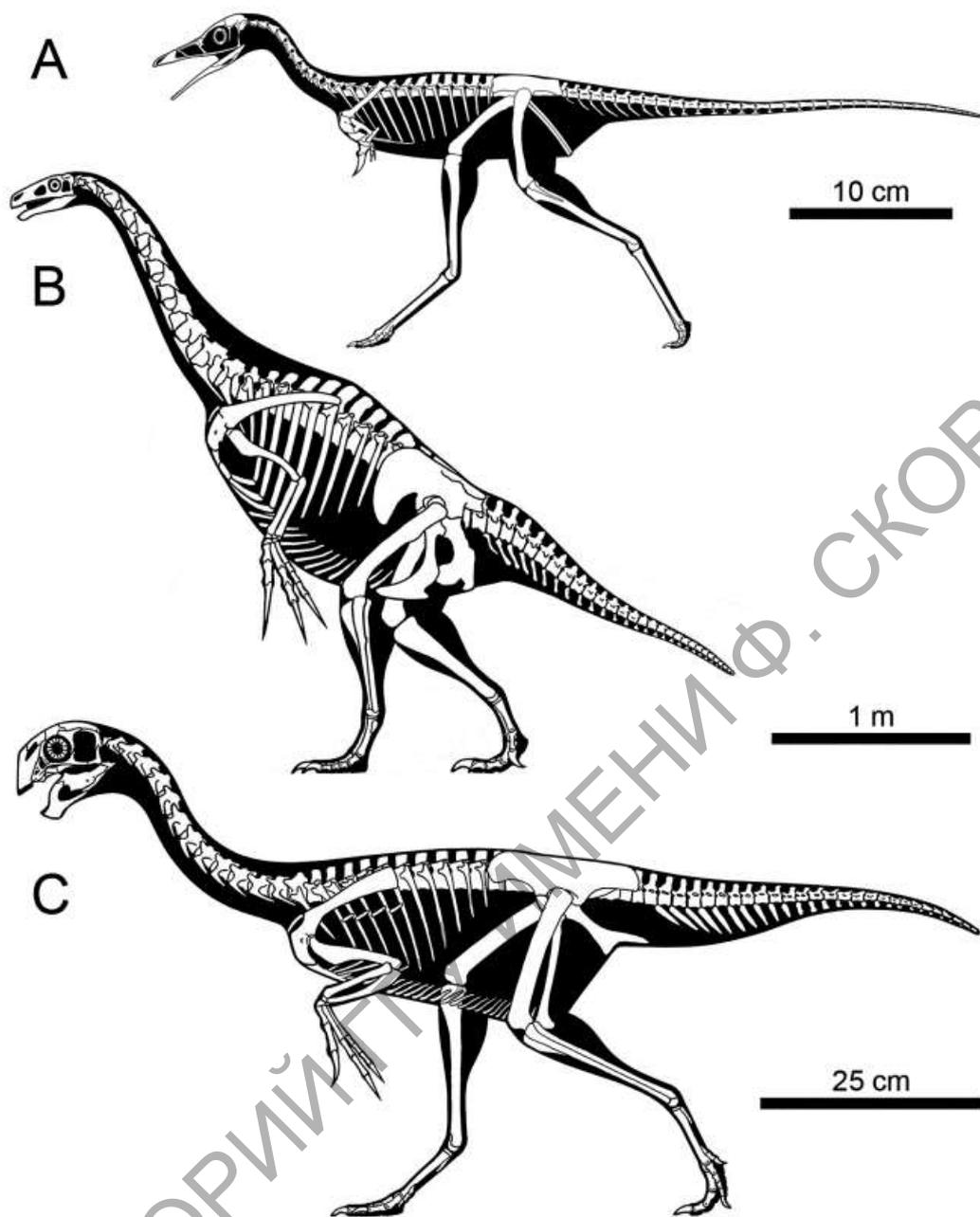


Рисунок Б.5 – Скелетные реконструкции манирапторов:

A – *Shuvuuia deserti*;

B – *Nothronychus graffami*;

C – *Khaan mangas* (Hendrickx, 2015)

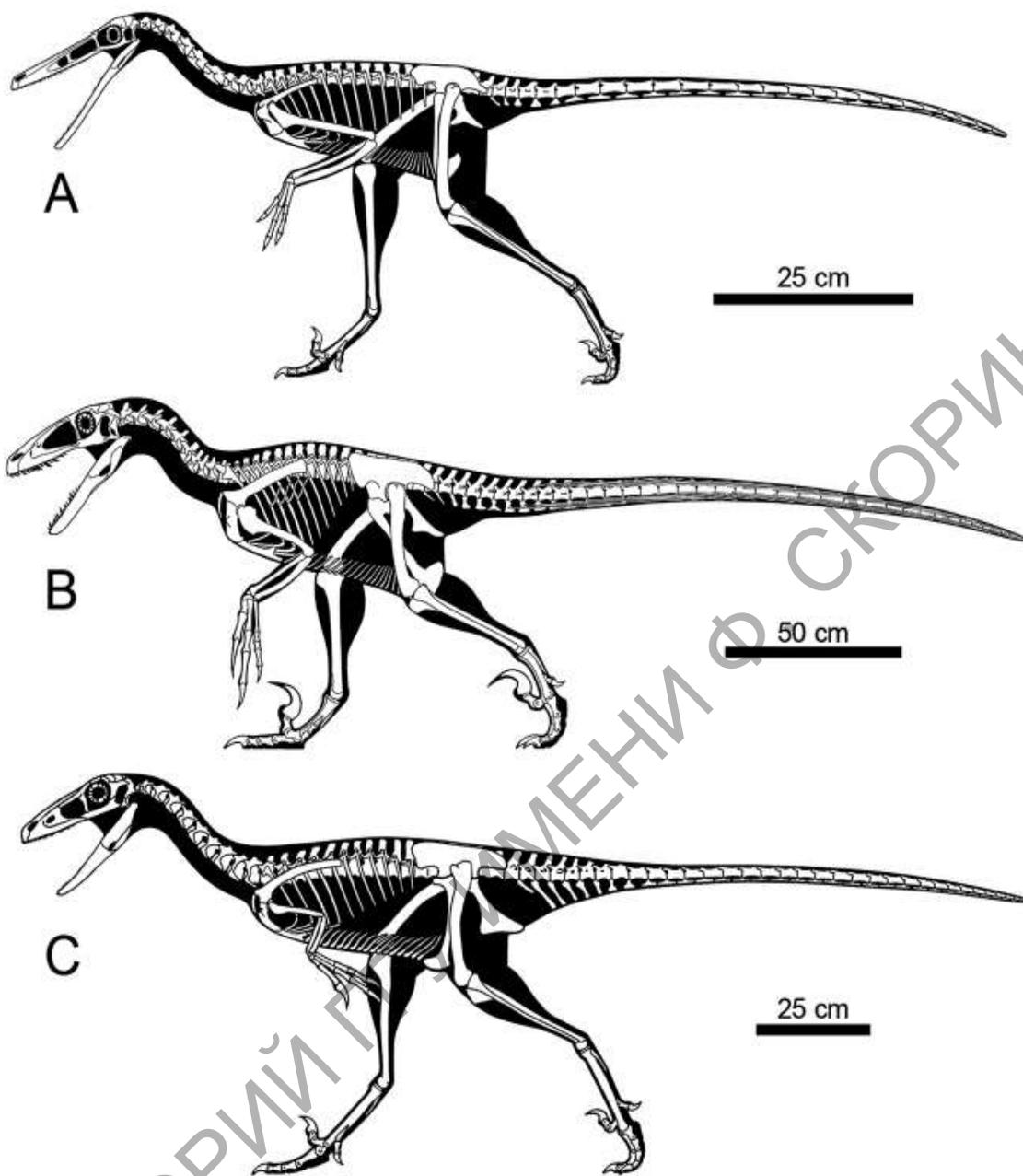


Рисунок Б.6 – Скелетные реконструкции паравесов:

A – *Buitreraptor gonzalezorum*;

B – *Deinonychus antirrhopus*;

C – *Troodon formosus* (Hendrickx, 2015)

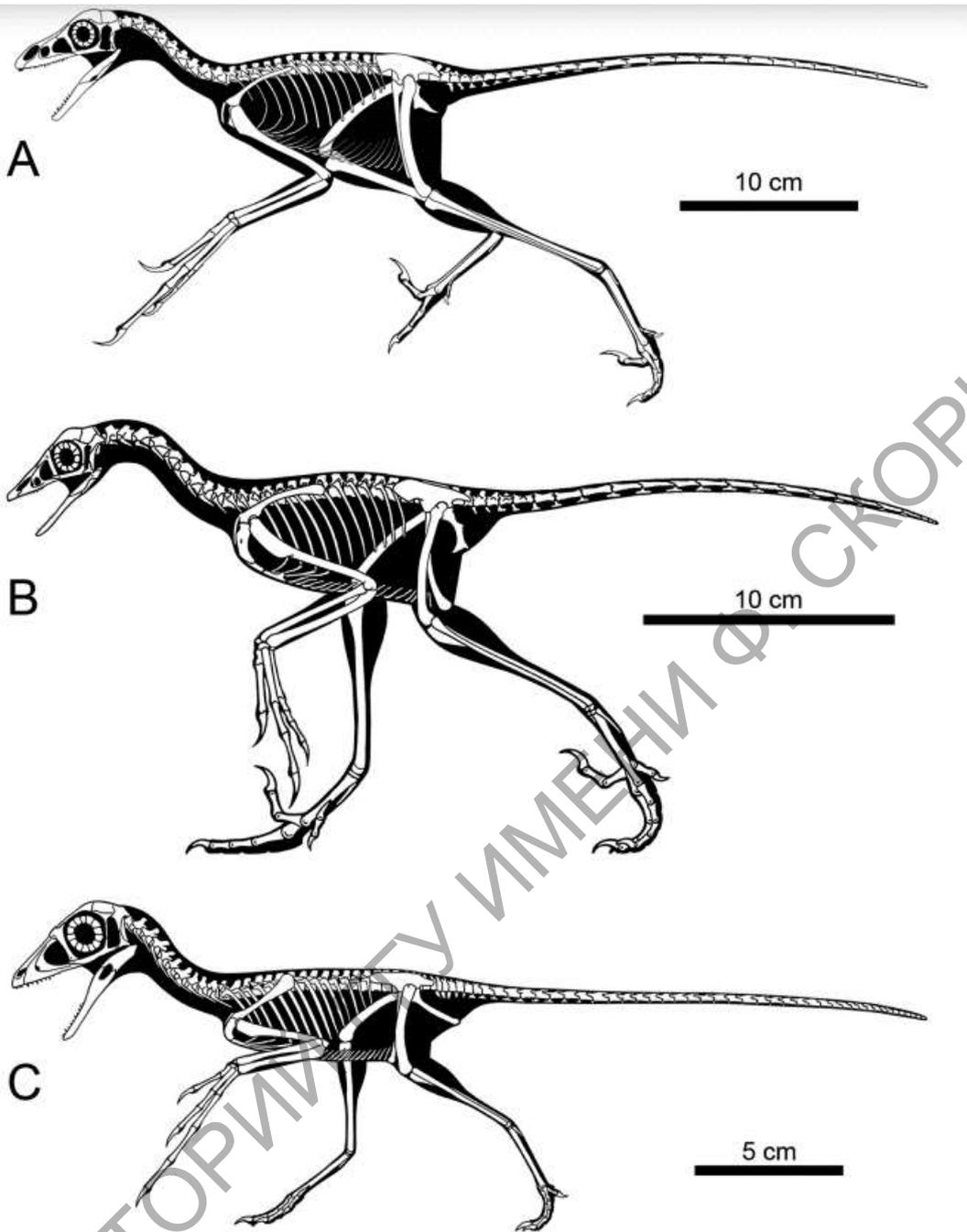


Рисунок Б.7 – Скелетные реконструкции авиалов:
А – *Anchiornis huxleyi*;
В – *Archaeopteryx* sp.;
С – *Epidendrosaurus ninchengensis* (Hendrickx, 2015)

ПРИЛОЖЕНИЕ В (справочное)

Эволюция млекопитающих

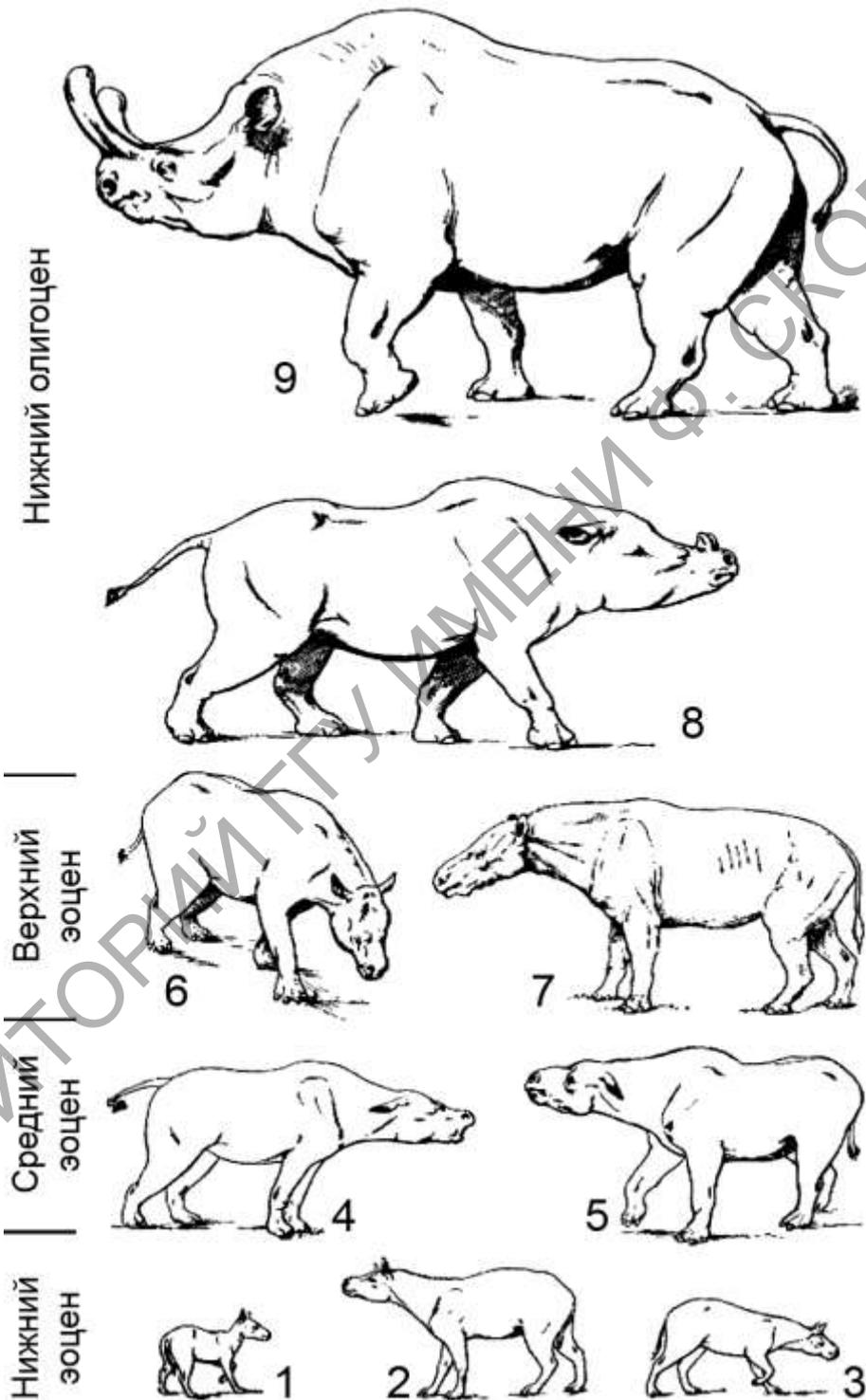


Рисунок В.1 – Эволюция титанотериев

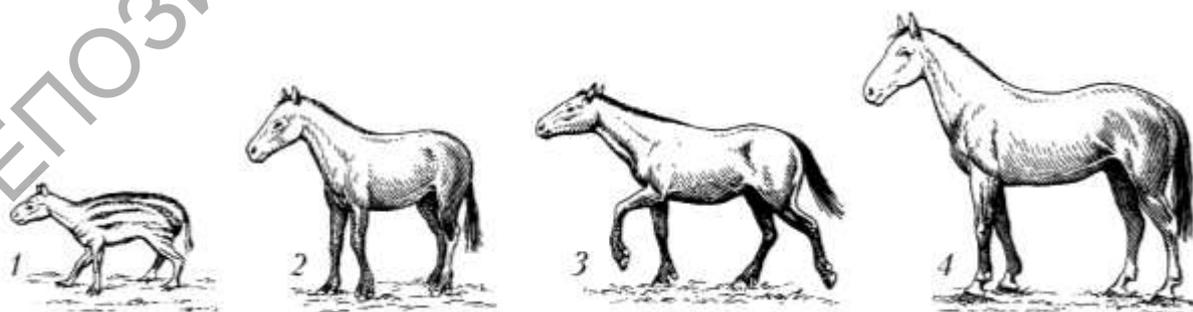
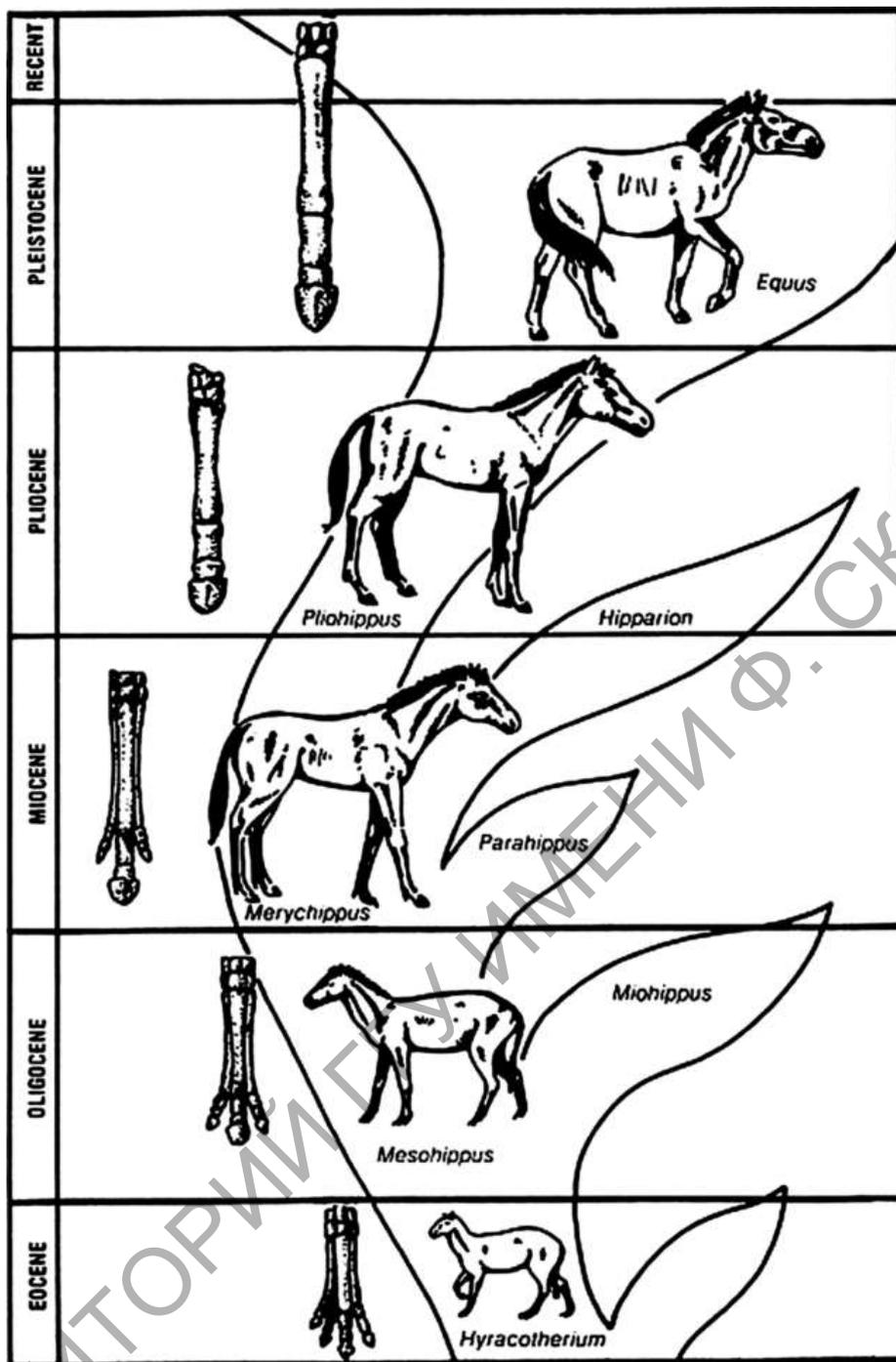


Рисунок В.2 – Эволюция лошадей

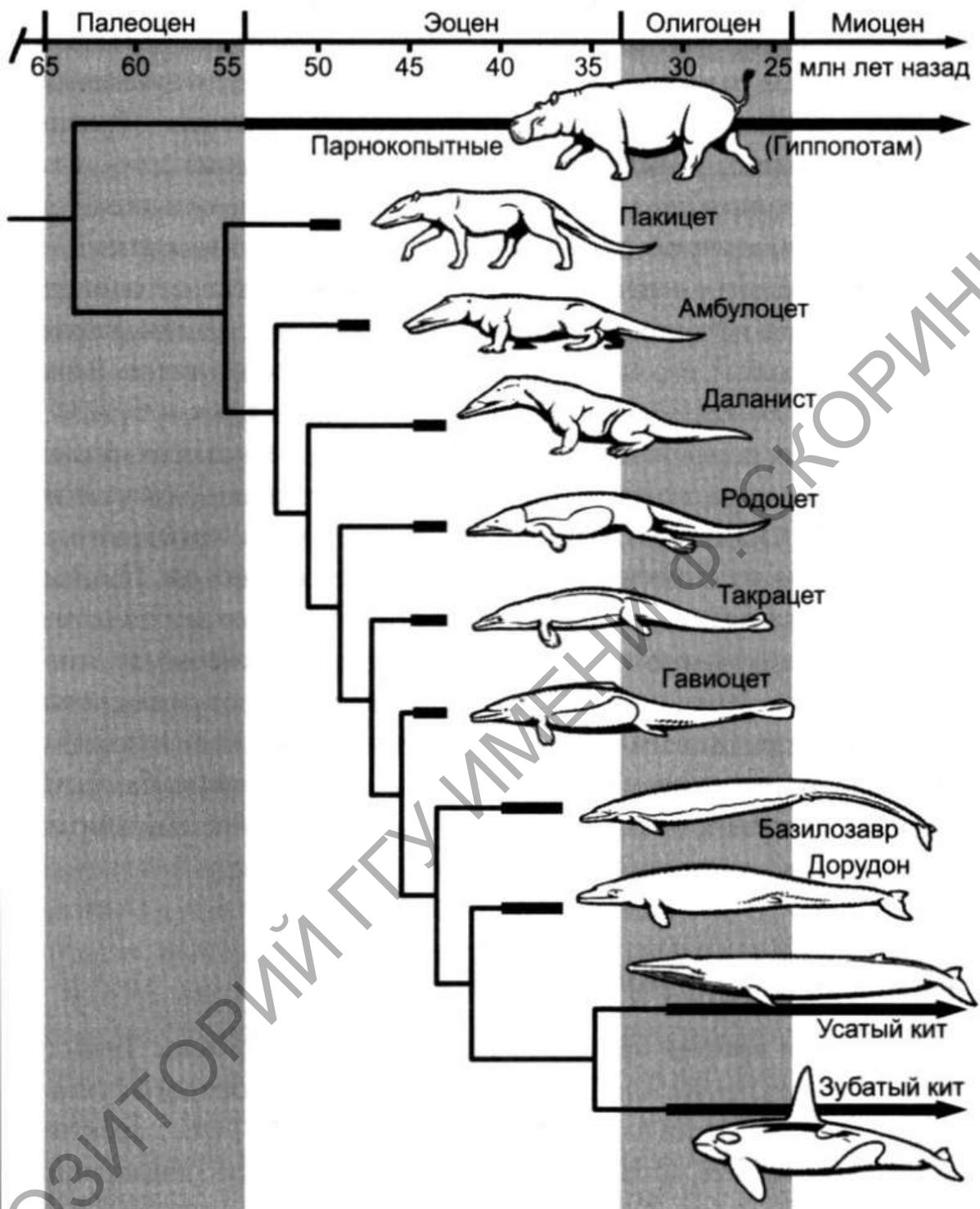


Рисунок В.3 – Эволюция китовых

Учебное издание

Гусев Андрей Петрович

ЭВОЛЮЦИЯ БИОСФЕРЫ

Учебное пособие

Редактор А. А. Банчук
Корректор В. В. Калугина

Подписано в печать 17.03.2023. Формат 60x84 1/16.

Бумага офсетная. Ризография.

Усл. печ. л. 7,21. Уч.-изд. л. 7,88.

Тираж 20 экз. Заказ 131.

Издатель и полиграфическое исполнение:
учреждение образования

«Гомельский государственный университет имени Франциска Скорины».

Свидетельство о государственной регистрации издателя, изготовителя,
распространителя печатных изданий № 3/1452 от 17.04.2017.

Специальное разрешение (лицензия) № 02330 / 450 от 18.12.2013.

Ул. Советская, 104, 246028, Гомель.