

Учреждение образования
«Гомельский государственный университет
имени Франциска Скорины»

А. П. ГУСЕВ

ИСТОРИЧЕСКАЯ ГЕОЛОГИЯ : ЭВОЛЮЦИЯ БИОСФЕРЫ

Практическое пособие

для студентов специальности

1 - 51 01 01 «Геология и разведка месторождений полезных ископаемых»

Гомель
ГГУ им. Ф. Скорины
2020

УДК 551.7(076)
ББК 26.33я73
Г962

Рецензенты:

доктор геолого-минералогических наук А. Н. Галкин,
кандидат географических наук А. И. Павловский

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

Гусев, А. П.

Г962 Историческая геология : эволюция биосферы : практиче-
ское пособие / А. П. Гусев ; Гомельский гос. ун-т им. Ф. Ско-
рины. – Гомель : ГГУ им. Ф. Скорины, 2020. – 47 с.
ISBN 978-985-577-620-9

Практическое пособие включает тематику занятий, пояснительный материал, задания и вопросы для самоконтроля, литературу по разделу «Эволюция биосферы» дисциплины «Историческая геология». 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(076)
ББК 26.33я73

ISBN 978-985-577-620-9

© Гусев А. П., 2020
© Учреждение образования «Гомельский
государственный университет
имени Франциска Скорины», 2020

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие.....	4
Тема 1. Биосфера и ее строение.....	5
Тема 2. Эволюция биосферы Земли в архее.....	13
Тема 3. Эволюция биосферы Земли в протерозое.....	20
Тема 4. Эволюция биосферы Земли в фанерозое.....	28
Литература.....	47

ПРЕДИСЛОВИЕ

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 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. Наиболее существенные закономерности эволюции биосферы могут быть представлены следующими положениями:

- эволюция имеет необратимый характер (принцип Ч. Дарвина и Л. Долло);

- 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 (правило Д. Дана, 1851).

Данное практическое пособие включает тематику занятий, пояснительный материал, задания и вопросы для самоконтроля, литературу по теме «Эволюция биосферы» по дисциплине «Историческая геология».

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

ТЕМА 1. БИОСФЕРА И ЕЕ СТРОЕНИЕ

1.1. Понятие «биосфера» и её определение

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.

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 – бактерии, простейшие животные, растения 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. Предполагается, что такие условия наблюдаются уже на глубине 2–3 (до 5–6) км на континентах и 1–3 км под океанами.

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 жизни в геологическом времени на оболочки Земли. 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).

1.2. 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.

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

1.3. 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 рассматривается таксономическое разнообразие, т. е. разнообразие видов, родов, семейств и т. д.

Так, по существующим оценкам (Global Biodiversity. Earth and living resources in the 21st century. Groombridge B., Jenkins M.D. Cambridge: World Conservation Monitoring Center. Hoechst foundation, 2 000) 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-м 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 2 – Биоразнообразие современной биосферы (по Global biodiversity..., 2000)

Царство, тип	Число известных видов	Число гипотетических видов
Бактерии	4 000	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 интенсивно 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 разлагающихся 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 °С, 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 (в сотни, тысячи и даже миллионы раз) быстрее, 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 взвеси 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.

1.4. 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 которой из углекислого газа и воды производится органика и выделяется кислород. При хемо-

синтезе организмы-автотрофы используют энергию химического окисления простых неорганических соединений (аммиака в нитрит, сульфида в серу, двухвалентного железа в трехвалентное).

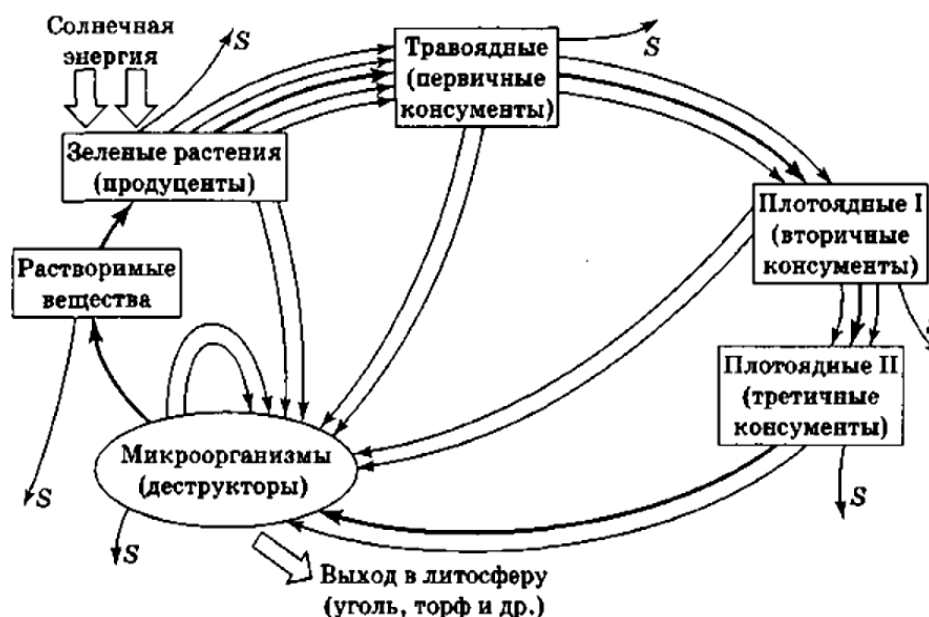


Рисунок 1 – Биологический круговорот (по Радкевичу, 1997)

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

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

1.5. Биосферные функции живого вещества

Деятельность живого вещества в биосфере условно можно свести к нескольким главным функциям, дополняющим представление о его преобразующей биосферной деятельности. В. И. Вернадский выделял девять функций: 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 функции живого вещества:

- энергетическую функцию;
- средообразующую функцию;
- биогеохимическую функцию;
- биохимическую функцию (связана с жизнедеятельностью живых организмов – их питанием, дыханием, размножением, смертью и последующим разрушением тел);
- водную функцию (связана с биогенным круговоротом воды и влиянием живого вещества на планетарный круговорот воды).

Биогеохимические функции живого вещества:

– 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;

– 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;

– 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.

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.

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

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.

ТЕМА 2. ЭВОЛЮЦИЯ БИОСФЕРЫ ЗЕМЛИ В АРХЕЕ

2.1. Когда все началось?

Многие умы (ученые, богословы и др.) в последние 500 лет пытались научно определить возраст Земли. Епископ Асшер (в 1654 г. от Рождества Христова) внимательно изучил Библию и установил, что Бог создал Землю 26 октября 4004 г. до Рождества Христова. Таким образом, Земле сейчас чуть более 6 000 лет. Затем за дело взялись физики, которые в основу определения возраста Земли положили физические законы. Э. Галлей (начало 18 в.) насчитал 10 000 лет, а В. Томсон (19 в.) – 20–40 млн лет. К концу 19 в. физики давали Земле 80–100 млн лет. Геологи оценивали возраст Земли из других соображений (например, по мощности отложений осадочных пород) и предлагали сходные цифры: Ж. Бюффон – 75 000 лет, Ч. Лайель – несколько сотен миллионов лет. Появление радиоизотопного метода, основанного на радиоактивном распаде, сразу прибавило Земле 1,6 млрд лет (определил А. Холмс в 1911 г.).

В настоящее время в основу научной датировки момента образования Земли – положены возраст самых древних горных пород, возраст метеоритов и возраст лунных пород.

На сегодняшний день 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 J., Carlson R.W. // Science, 2017. Vol. 355).

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 J.W. et al. // Nature Geoscience, 2014. Vol.7).

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. Установили, что средний возраст метеоритов, определенный радиоизотопными методами, составляет 4,56 млрд лет.

С помощью автоматических станций и астронавтов были отобраны пробы лунных пород. Возраст самых древних лунных пород

составил 4,4–4,7 млрд лет. На Луне нет живых организмов, нет кислорода, нет ветра, нет воды – главных разрушителей горных пород. На Луне нет тектоники плит и соответственно нет сил, которые постоянно преобразовывали верхние слои. Следовательно, горные породы на поверхности Луны лежат там почти с момента образования этой самой Луны. Погрешность определения возраста радиоизотопным методом в этих случаях составляет около 0,1–0,2 млрд лет.

Исходя из перечисленных выше фактов, *возраст Земли составляет примерно 4,6 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.

2.2. Образование протокоры

В результате процесса «зонной плавки» из верхней мантии происходило выплавление первичной магмы – перидотитовой. Энергетика процесса плавления могла быть связана с массивованными 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, образовал твердую кору. По А. А. Маракушеву протокора имела состав, близкий к составу пироксен-плагиоклазовых метеоритов (эвкритов). Реликты этой протокоры не обнаружены, поэтому ее иногда называют «фантомной» корой. Предполагается, что «базальтовая» протокора образовалась уже 4,4 млрд лет назад. Протокора подвергалась разрушению в агрессивной атмосфере и гидросфере (и, вероятно, уже с активным участием живых организмов) – формировались осадочные породы. Примерно 4 млрд лет назад (возможно, раньше – 4,3–4,2 млрд лет) началось образование ядер протоконтинентальной коры из магматических пород среднего состава (диориты, гранодиориты), являющихся результатом переплавления осадочных пород – продуктов разрушения первичной «базальтовой» коры.

2.3. Протоатмосфера

Согласно современным представлениям протоатмосфера образовалась в результате дегазации мантии, т. е. вулканических процессов. Исхо-

дя 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, HJ), 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 градусов, давление в 92 земные атмосферы, высокое содержание углекислого газа). Такие условия исключают наличие гидросферы. Более вероятно, что на Земле парниковый эффект был слабо выражен (температура на поверхности – до 100 градусов). Это связано с тем, что (так как земная атмосфера была еще очень тонкой) температура на поверхности была равна 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 сегодня.

2.4. 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 бессульфатными). 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 натрия, магния, кальция, калия, лития – 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 появилась через 100–150 млн лет после образования самой Земли.

2.5. Протоорганизмы

Лабораторные эксперименты и наблюдения в вулканических гидротермах на дне океана подтверждают, что в условиях хадейских 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.

Мир РНК – это гипотетический этап возникновения живых организмов, когда как функцию хранения генетической информации, так 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 – 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 2 приводится одна из моделей перехода от мира РНК к миру ДНК.

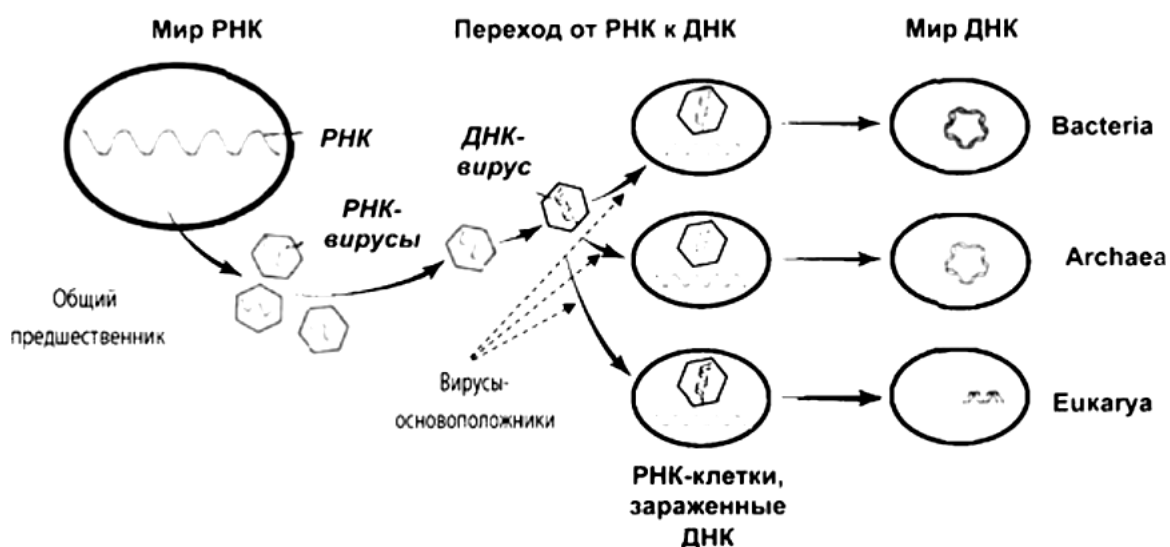


Рисунок 2 – Модель перехода от мира РНК к миру ДНК (по Forterre, 2006)

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:

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

б) 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);

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

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

2.6. 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 бактерии 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 (по Y. Watanabe et al. // Nature, 2000. V. 408).

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?

ТЕМА 3. ЭВОЛЮЦИЯ БИОСФЕРЫ ЗЕМЛИ В ПРОТЕРОЗОЕ

3. 1. Великое кислородное событие»

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 Oxigenation Event» (по Г. Холланду) или «кислородный скачек», или «кислородная катастрофа» или «кислородная революция», произошло 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. Можно сказать, приобрела «марсианский облик». По времени с «Великим кислородным событием» совпадают несколько других событий. Так, в начале протерозоя 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.

Одна из причин оледенений: кислорода стало достаточно, чтобы 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) чередуются с тонкозернистым кварцитом. Предполагается, что джеспилитовые толщи образовывались в прибрежной зоне древних морей. В современном мире 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. Образования прослоев железа связано с жизнедеятельностью синезеленых водорослей, а периодичность их осаждения с циклами развития этих организмов. На определенной стадии цикла развития палеоэкосистемы синезеленых водорослей их биомасса значительно возрастала и, соответственно, возрастал поток кислорода. В результате закисное железо переводилось 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 1 000 г магнетита (Журавлев, 2006).

В результате таких процессов в палеопротерозое возникли все крупнейшие месторождения железа (в том числе Курская магнитная аномалия). В дальнейшем руды этого типа на Земле уже не образовывались, за исключением очень короткого 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 по-

являются терригенные породы, имеющие наземное происхождение, краснокветы – 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.

В палеопротерозое происходит «минеральный взрыв» – резко возрастает минеральное разнообразие (рисунок 3). 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. Образование новых минералов отразилось по формированию новых горных пород: появляются отложения сульфатов (гипс – около 2,3 млрд лет), глинистые сланцы и аргиллиты, шунгиты.

С кислородной революцией связано обогащение мантии кремнеземом, так как 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 разрушения 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 к значительным преобразованиям на земной поверхности, но несмотря на это, 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).

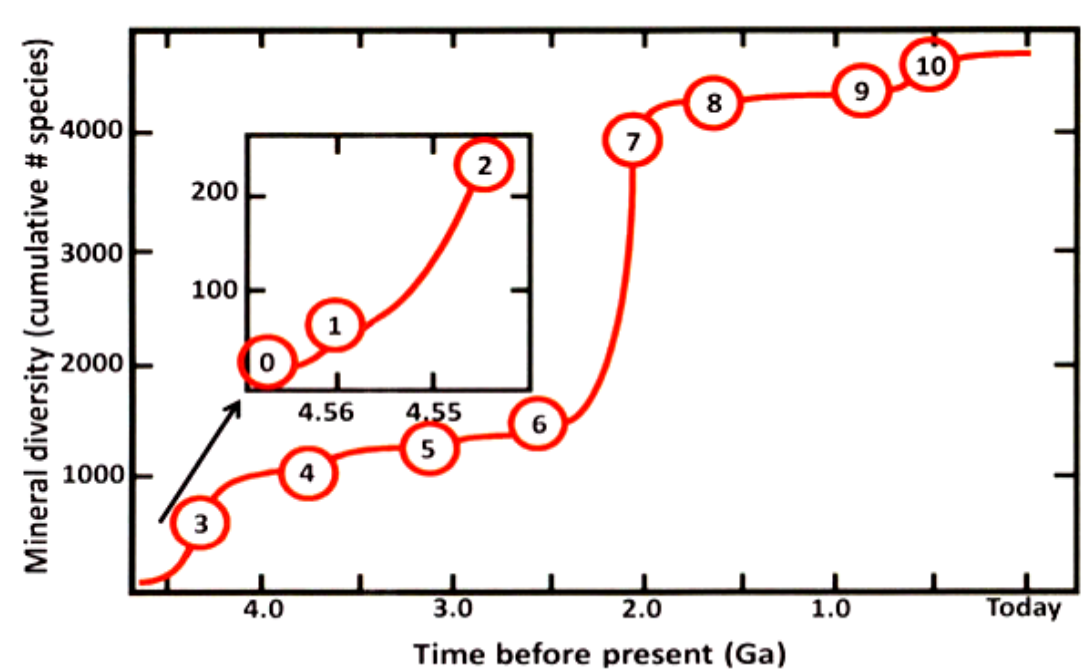


Рисунок 3 – Палеопротерозойский «минеральный взрыв»
(по данным сайта hazen.carnegiescience.edu)

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 – углеводородистые ленты из формации Негауни (возраст 1,87 млрд лет назад)

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. 1,2 млрд лет назад многоклеточные красные водоросли создали первые 3D-сообщества. 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 соответственно потока кислорода в конце мезопротерозоя и в начале неопротерозоя.

В мезопротерозое происходит *эукариотизация экосистем*, которая приводит к усилению роли гетеротрофии, удлинению пищевых цепей, активизации биотического круговорота химических элементов, 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 назад.

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. Оледенения

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).

П. Хоффман выдвинул гипотезу, что в криогении Земля покрывалась льдом от полюсов до экватора. Мощные тиллиты обнаружены в прибрежно-морских условиях в районе экватора. По сценарию Хоффмана Земля превратилась в «снежный ком». Средняя температура на планете опустилась до -45°C , а ледяной покров толщиной до 1,5 км покрыл всю земную поверхность. По другим сценариям сплошного ледяного покрова не было, сохранялись значительные пространства без льда, в районе экватора климат был близкий к умеренному (модель «слякотный шар»).

Разрушение ледяного покрова и потепление были вызваны 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.

3.4. 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 и 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 морей 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.

В целом к концу протерозоя биосфера Земли 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, достигающего пороговой величины, начиная с которой становится «экономически оправданным» минеральный скелет.

Задание

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

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

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»?

ТЕМА 4. ЭВОЛЮЦИЯ БИОСФЕРЫ ЗЕМЛИ В ФАНЕРОЗОЕ

4.1. «Кембрийский взрыв»

Наиболее четким отличием кембрийского периода, от предшествующих этапов развития биосферы Земли, как и всего фанерозоя (таблица 4), является *массовое появление сложноорганизованных животных с твердым скелетом*.

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. Таких гипотез множество:

- резкое увеличение солености Мирового океана;
- жесткое космическое излучение, воздействующее на генную и хромосомную структуру организмов, усиливающее их мутации;
- скелетные организмы мигрировали из неких рефугиумов, например, внутриконтинентальных водоемов, в морские бассейны, где и обнаружены;
- 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 местозахоронений кембрийской фауны показало, что наряду со скелетными формами обнаруживается немало и 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 из 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) и представлен исключительно водными морскими формами – трилобитами, брахиоподами, граптолитами, археоциатами,

наутилоидеями, иглокожими. Появляются первые ракообразные, фораминиферы, радиолярии. Активно развивались кишечноротовые – 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. По сравнению с эдиакарской биотой в кембрийской значительную роль играют хищники. Начинается «гонка вооружений» хищников и их жертв, которая ускоряет темпы эволюции в фанерозое. Важное биосферное значение сразу приобретают появившиеся 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).

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	541,0

Растительный мир кембрийской биосферы был представлен низшими растениями – синезелеными и зелеными водорослями, его эволюционные изменения пока не затронули.

Ордовикский период представляет собой время «взрывной» эволюции («ордовикская радиация»). Для него 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. Тогда как в кембрии появилось только 14 отрядов, а в силуре – 8 отрядов.

В ордовике 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.

На протяжении ордовика климат претерпел существенные изменения. В раннем ордовике он был теплый с некоторым преобладанием аридных условий, а в позднем ордовике началось похолодание и возникновение в полярных районах ледниковых шапок, развитие покровного оледенения, которое продолжалось и в силурийском периоде.

При этом химический состав атмосферы от кембрия до силура существенно не менялся: содержание кислорода составляло около 10–15 %, а содержание углекислого газа – 0,4–0,5 %.

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. Начало формирования наземных экосистем

В силурийском периоде начинается формирование наземных экосистем. Событие биосферного значения – появление на суше первых высших растений – риниофитов (предполагается предки – харовые водоросли). Риниофиты – примитивные высшие растения с голыми стеблями, высотой 50–100 см, которые образовывали заросли на влажных местах – берегах водоемов, на мелководьях.

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 сушу: в начале девона до 10 %, в конце девона – 70 %. Из маломощного (менее 1 м) прибрежного – 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 продуктивность биосферы. Вертикальное расположение стволов сделало растения более устойчивыми к занесению осадками, сократило безвозвратные потери неокисленного углерода и привело к совершенствованию углеродного цикла.

Вертикальные стволы наземных растений стали возможными с появлением древесины, которая после гибели растения, разлагается относительно медленно. Углеродный цикл экосистем суши обретает дополнительное резервное депо и стабилизируется. Появление запаса трудно-разложимой 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 растительный 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 до 1,5 м в диаметре стволом) сыграл большую роль в эволюции растительного покрова. 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 бы с песком и глиной и получались бы углистые сланцы и углистые песчаники, но не уголь.

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. Около 385 млн лет назад появляются необычные рыбы пандерихты, по некоторым признакам 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. Такие экосистемы имели своеобразную экологическую структуру: 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 (2000–3000 и более т/га) и высокую продуктивность.

В крупной подстилке развивалась богатая фауна членистоногих, среди которых встречались гиганты до метра длиной. Растительные многоножки 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, противоэрозионные 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 высокой 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.

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 обуславливало 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.

Появление новых ресурсов и экологических ниш активизирует эволюцию животных. В каменноугольном периоде активно развиваются насекомые, которые получают способность летать. Насекомые достигают высокого разнообразия – более 1000 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 крупноразмерных 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), имели 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 (длина тела от 0,3 до 2,6 м). Существование таких гигантов подтверждает предположение о высоком парциальном давлении кислорода в карбоновой атмосфере (выше современного). Повышенное содержание кислорода обусловлено захоронением больших количеств органики (неокисленного углерода) лесными экосистемами.

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

Деятельность высокопродуктивных лесных экосистем привела не только к образованию значительных объемов угля, но и к мощному потоку 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 климатические: средняя глобальная температура в раннем карбоне составила 26 °С (абсолютный рекорд фанерозоя), а ближе к концу – только 20 °С. Прогрессирующее похолодание влечет за собой покровное оледенение. В высоких широтах температуры падают на 10–15 °С. Южный материк Гондвана покрывается ледниками. Следствием похолодания является расширение аридных областей.

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 роды 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 перми 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 «тепни» рептилий. Сохраняются только высокоспециализированные крупные водные амфибии, не способные или практически не способные выходить на сушу. Увеличивается разнообразие рептилий. Всех пермских рептилий делят на 2 класса: завропсиды – предки современных рептилий; зверозубые (синапсиды) – предки млекопитающих. Завропсиды и синапсиды разделились еще в карбоне (310–330 млн лет назад). Завропсиды были представлены анапсидами (предки черепах), парарептилиями (отряд – проколофоны, капториниды); диапсидами (предки крокодилов, динозавров и птиц); лепидозавроморфами (предки ящериц и змей). От наземных анапсид отделяется отряд мезозавров – рептилий, вернувшихся к водному образу жизни. 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).

Расцвет пеликозавров приходится на первую половину пермского периода. Среди них были как хищники, так и растительноядные. Наиболее известный крупный хищник – диметродон. Многие пеликозавры имели парус для терморегуляции. Во второй половине перми пеликозавров сменяют терапсиды, отличавшиеся более активным образом жизни и высоким уровнем метаболизма. Терапсиды были представлены несколькими группами: биармозухии, тероцефалы, цинодонты, диноцефалы, дицинодонты.

Были как растительноядные, так и хищные формы. Роль доминирующих наземных хищников играли горгонопсы (в том числе, иностранцевия).

В конце пермского периода происходит вымирание, которое затронуло синапсид – полностью вымирают пеликозавры. Пережили катастрофу дицинодонты, мелкие формы тероцефалов и цинодонтов. Цинодонты активно развивались потом в триасе, а в позднем триасе породили предков млекопитающих. В перми резко увеличивается таксономическое разнообразие рептилий: число семейств достигает около 50 (в карбоне – меньше 15), число родов – 304 (в карбоне – до 50). На границе с триасом число семейств рептилий падает до 20; число родов – до 70.

4.5. Биосферный кризис конца палеозоя

В конце пермского периода происходит самое крупное из всех массовых вымираний, зафиксированных в геологической летописи (рисунок 4). По данным Дж. Сепкоски (1984) по морским беспозвоночным в конце перми вымерли представители 98 семейств; 336 родов из 605 (55 %) 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 (22 %).

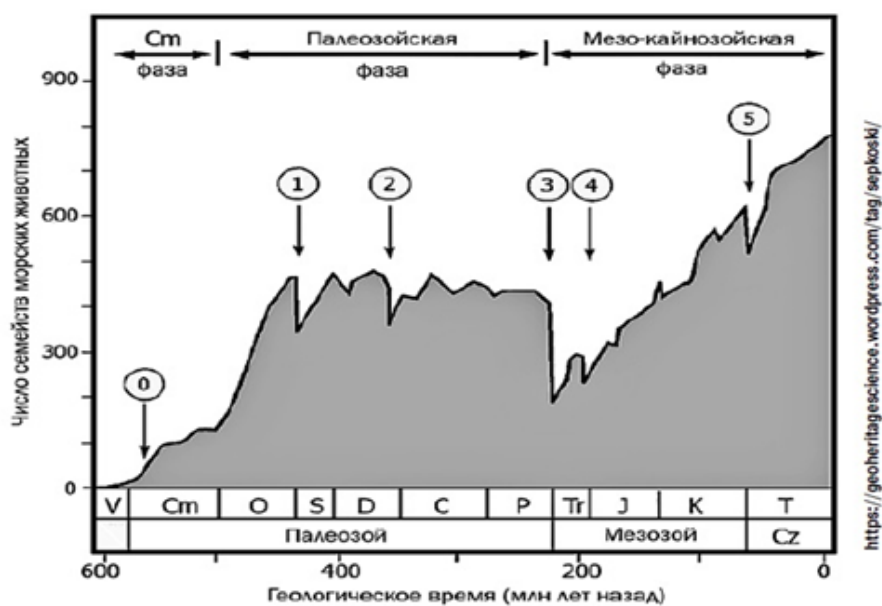


Рисунок 4 – Массовые вымирания на графике изменений таксономического разнообразия морских животных в фанерозое

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 многие факторы, как абиотические, так и биотические: 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 и 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). В атмосферу были выброшены миллионы куб. км 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, в температура – с 20 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).

Х. Таппан (1986) предлагает механизм, описанный ниже. 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, и между изменениями в назем­ной растительности и вызванным ими фитопланктонным кризисом в оке­ане происходит весьма большой срок.

4.6. Биосфера в мезозойскую эру

В триасовом периоде таксономическое разнообразие морских и наземных экосистем постепенно восстанавливается (в течение 5 млн лет). На суше формируются экосистемы, в которых ключевыми (системообра­зующими) группами являются голосеменные растения и рептилии. Расти­тельный покров формируется голосеменной растительностью – 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. Среди рептилий наиболь­шим разнообразием отличаются диапсиды – по сравнению с пермским пе­риодом их разнообразие увеличивается на порядок. Среди диапсидов наиболее активно развиваются архозавры. Подкласс архозавров включает надотряды текодонтов, динозавров, птерозавров, крокодилов. От текодон­тов происходят динозавры, летающие ящеры, крокодилы. Рептилии осва­ивают воздушное пространство (птерозавры) и морские экосистемы (ихтиозавры, нотозавры, плезиозавры). В конце триаса от цинодонтов (ко­торые, вероятно, были теплокровными, с шерстью и откладывали яйца) происходят млекопитающие.

В юрском периоде голосеменные растения и рептилии продолжают занимать ключевые позиции в экосистемах. 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 беннеттитовые леса с участием древовид­ных папоротников и араукарий (часть Евразии и южные материки). 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. Животный мир суши характеризуется доминированием рептилий, среди которых в течение юры появилось 2 новых отряда. Наиболее многочисленной и разнообразной группой рептилий были динозавры, размеры которых варьировали от мелких животных, величиной с кошку, до гигантов, достигавших 30 м в длину и весивших 40–50 т.

Верхние трофические уровни экосистем мезозоя в целом и юры в частности были полностью сформированы динозаврами. Предполагается, что динозавры по своему метаболизму занимали не просто промежуточное положение между «теплокровными» и «холоднокровными» животными, а принципиально отличались от обоих. В условиях ровного и теплого (субтропического) климата с малыми суточными и сезонными колебаниями температуры крупное животное способно поддерживать постоянную температуру тела выше 30° (теплоемкость воды, из которой состоит тело, достаточно велика, чтобы охладиться за ночь). За счет поступления тепла извне без всякого участия собственного метаболизма (на что млекопитающие тратят 90 % потребляемой пищи) динозавры были способны достигать той же степени температурного контроля, что и млекопитающие, сохраняя при этом уровень метаболизма рептилий. Этому благоприятствовал ровной и теплый климат юры.

В поздней юре рождается последний по времени своего появления класс позвоночных животных – птицы. Самые древние их представители – первоптицы (археоптериксы), которые обитали 150–147 млн лет назад на территории Европы.

Развиваются насекомые – тараканы, цикады, сетчатокрылые, скорпионницы и прочие. Увеличивается их разнообразие и, вероятно, роль в экосистемах. Активно эволюционирует отряд прямокрылых – семейство хаглюдов (похожие на кузнечиков) было самой массовой группой. Из сетчатокрылых – появляется семейство златоглазок. До средней юры дотянули представители появившегося еще в карбоне отряда миомоптеров (крылатые насекомые). А их потомки – перепончатокрылые, достигают значительного разнообразия. В ранней юре обнаружены представители семейства ксиелиды – пилильщики. Продолжали развиваться представители древнекрылых насекомых (инфракласс) – поденки, стрекозы, *Sohorplectoptera*, древнейшие общественные насекомые, появившиеся еще в триасе, – термиты, которые являются одним из главных разрушителей древесины и важным фактором почвообразования.

В меловом периоде появляются покрытосеменные (цветковые) растения – и начинается новый виток эволюции наземных экосистем. Первые цветковые обнаруживаются в раннемеловую эпоху (вероятно, в околоводных местообитаниях – на речных отмелях, оползнях, гаях; наиболее

достоверные ископаемые остатки цветковых датируются 120 млн лет назад); в барреме и апте они представлены единичными находками, а в сеномане цветковые составляют большую часть ископаемых флор. Меловая экспансия цветковых была сравнительно быстрой: фактически уложилась в отрезок с 115 до 108 млн лет.

Прародиной 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.

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 слабопригодные 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 – 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 путь к сложной коэволюции с насекомыми).

Появление новой растительности потребовало 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).

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 течение юрского и мелового периодов этот водорослевый планктон сформировал мощные толщи кремнистых и карбонатных пород (в том числе кокколитофориды – писчего мела), залежи нефти и газа, регулировал содержание углекислого газа в атмосфере и влиял на климат.

4.7. Биосферный кризис конца мезозоя

На рубеже мезозой–кайнозой происходит очередное массовое вымирание и падение таксономического разнообразия биоты (рисунок 4). Наибольшее внимание привлекает исчезновение гигантских рептилий (динозавров и птерозавров на суше, плезиозавров и мозозавров 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, кокколитофориды 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 целом, 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.

Основной гипотезой причины массового вымирания в конце мезозоя является импактная, согласно которой массовое вымирание вызвано падением крупного метеорита. 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. Л. Альварес (1980) предположил, что иридиевая аномалия – следствие удара о Землю крупного астероида. Согласно его расчетам астероид имел диаметр около 10 км и массу 10¹⁰ 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 организмов 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.

4.8. Биосфера в кайнозойскую эру

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. В олигоцене наступает похолодание климата – 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 характерно господство млекопитающих животных на суше. Появляется 12 новых отрядов плацентарных млекопитающих (в меловом периоде появился 1 отряд). Из рептилий продолжали существовать крокодилы, ящерицы, черепахи, змеи. 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 растительно-

ядные животные: диноцераты, пантодонты; примитивные непарнокопытные, в том числе огромные титанотерии или бронтотерии, индрикотерии – дальние родственники носорогов; хоботные – меритерии, мастодонты. Появление этого 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.

Смена рептилий на млекопитающих резко изменила 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 – 99 % от всей биомассы. Это связано с увеличением скорости метаболизма в десятки раз, что делает млекопитающих катализатором биосферных процессов. Коэволюция млекопитающих, насекомых и цветковых растений приводит к образованию новых земных ландшафтов.

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 растительноядных млекопитающих неогена соответствует обилие хищников.

В позднем миоцене и плиоцене получила широчайшее распространение так называемая лесостепная «гиппарионовая фауна», в 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 – сухопутными крокодилами, фороракосами, сумчатыми. Образование Панамского перешейка привело к контакту североамериканской фауны (арктогейской) и южноамериканской. 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 эпохи 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 градусов. 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 – глобальным регрессиям. Таяние ледников, наоборот, сопровождалось увеличением уровня Мирового океана – 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 квартала 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 «мамонтowego комплекса» (мамонт, бизон, тур, сайгак, овцебык, шерстистый носорог, лошадь, кулан), которые подавляли развитие древесной растительности на плакорах.

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 более 1 т весом – 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 численности 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, сохранившие 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 столь катастрофического урона. Наиболее вероятной причиной вымирания мегафауны является деятельность человека, которая наложилась на климатические изменения.

В голоцене значительную роль начинает играть деятельность человека, которая в существенной степени трансформировала растительный покров суши и оказала влияние на круговороты углерода, серы, азота, фосфора, железа и т. д. Глобальный, т. е. охватывающий всю биосферу,

масштаб человеческой деятельности обусловил предложение геологов выделить с середины 20 века новую эпоху четвертичного периода – антропоцен.

Задание

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

2. Систематизируйте биосферные события палеозоя в виде таблицы 5:

Таблица 5

Период, эпоха, век	Событие	Последствия для биосферы	Отражение в осадочных породах
--------------------	---------	--------------------------	-------------------------------

3. Систематизируйте биосферные события мезозоя в виде таблицы 5.

4. Систематизируйте биосферные события кайнозоя в виде таблицы 5.

5. Проведите SWOT-анализ (за и против) вероятных причин биосферных кризисов, выразившихся в массовых вымираниях живых организмов и падении таксономического разнообразия (пермь-триас, мел-палеоген).

Вопросы для самоконтроля

1. Какой смысл заложен в названиях стратиграфических подразделений – криптозой, фанерозой, палеозой, мезозой, кайнозой? Почему?

2. Какие существуют гипотезы причин «кембрийского взрыва»?

3. Как появление скелетных организмов отразилось на осадочных породах, на полезных ископаемых?

4. Как образование растительного покрова на суше отразилось на осадочных породах, на полезных ископаемых, на экзогенных геологических процессах?

5. Как менялись ключевые группы видов наземных экосистем в течение фанерозоя?

6. Дайте обзор причин массовых вымираний биоты в фанерозое.

ЛИТЕРАТУРА

1. Акимова, Т. А. Экология. Природа-человек-техника : учебник для вузов / Т. А. Акимова, А. П. Кузьмин, В. В. Хаскин. – М. : [б. и.], 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. Будыко, М. И. Эволюция биосферы / М. И. Будыко. – Ленинград: Гидрометеиздат, 1984. – 485 с.
4. Вернадский, В. И. Биосфера и ноосфера / В. И. Вернадский. – М. : Наука, 1989. – 261 с.
5. Гусев, А. П. Историческая геология. Методы исследования : практическое руководство / А. П. Гусев. – Гомель: ГГУ им. Ф. Скорины, 2016. – 41 с.
6. Гусев, А. П. Экология инвазий : практическое пособие / А. П. Гусев, Н. С. Шпилевская. – Гомель : ГГУ им. Ф. Скорины, 2019. – 40 с.
7. Жерихин, В. В. Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике / В. В. Жерихин. – М. : Т-во научных изданий КМК, 2003. – 542 с.
8. Журавлев, А. Сотворение Земли. Как живые организмы создавали наш мир / А. Журавлев. – М. : Альпина нон-фикш, 2018. – 514 с.
9. Журавлев, А. Ю. До и после динозавров / А. Ю. Журавлев. – М. : Вече, 2006. – 352 с.
10. Еськов, К. Ю. Удивительная палеонтология: история Земли и жизни на ней / К. Ю. Еськов. – М. : ЭНАС, 2008. – 312 с.
11. Камшилов, М. М. Эволюция биосферы / М. М. Камшилов. – М. : Наука, 1974. – 254 с.
12. Костицын, В. А. Эволюция атмосферы, биосферы и климата / В. А. Костицын. – М. : Наука, 1984. – 96 с.
13. 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.
14. Левченко, В. Ф. Биосфера: этапы жизни / В. Ф. Левченко. – СПб : Свое издательство, 2012. – 264 с.
15. Свиточ, А. А. Палеогеография : учебник / А. А. Свиточ, О. Г. Сорохтин, С. А. Ушаков. – М. : Академия, 2004. – 448 с.
16. Хаин, В. Е. Историческая геология : учебник / В. Е. Хаин, Н. В. Короновский, Н. А. Ясаманов. – М. : Академия, 2008. – 464 с.
17. Хейзен, Р. История Земли. От звездной пыли – к живой планете. Первые 4500000000 лет / Р. Хейзен. – М. : Альпина нон-фикшн, 2017. – 352 с.

Производственно-практическое издание

Гусев Андрей Петрович

ИСТОРИЧЕСКАЯ ГЕОЛОГИЯ : ЭВОЛЮЦИЯ БИОСФЕРЫ

Практическое пособие

Редактор *В. И. Шкредова*
Корректор *В. В. Калугина*

Подписано в печать 10.03.2020. Формат 60x84 1/16.
Бумага офсетная. Ризография. Усл. печ. л. 2,8.
Уч.-изд. л. 3,1. Тираж 25 экз. Заказ 140.

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, 246019, Гомель.