

О чем умолчали
учебники

К. Ю. Еськов

УДИВИТЕЛЬНАЯ



ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

**О чем умолчали
учебники**

К. Ю. Еськов

**УДИВИТЕЛЬНАЯ
ПАЛЕОНТОЛОГИЯ**

История Земли и жизни на ней

Москва
ЭНАС
2008

<http://jurassic.ru/>

УДК 56
ББК 28.1
Е87

Еськов К. Ю.

Е87 Удивительная палеонтология : история Земли и жизни на ней / К. Ю. Еськов. — М. : ЭНАС, 2008. — 312 с. — (О чем умолчали учебники).

ISBN 978-5-93196-711-0

Синтезируя большое количество сведений из самых разных областей науки, автор книги, ученый-палеонтолог, создаст целостную картину эволюции биосферы Земли.

Книга предназначена для всех, кому интересно побывать на «научной кухне», научиться понимать механизмы развития жизни и узнать, как менялась наша планета на протяжении миллиардов лет.

УДК 56
ББК 28.1

О чем умолчали учебники

Кирилл Юрьевич Еськов

Удивительная палеонтология

История Земли и жизни на ней

Выпускающий редактор *Н. М. Дергачева*
Редактор *Н. И. Маркин*
Дизайн обложки *Е. Г. Земцовой*
Художественный редактор *Е. Г. Земцова*
Технический редактор *Ж. М. Голубева*
Компьютерная верстка *М. А. Толкновой*

Подписано в печать 20.11.2007. Формат 60×90^{1/16}. Бумага офсетная.
Гарнитура Таймс. Усл. печ. л. 19,5. Уч.-изд. л. 19,7.
Тираж 10 000 экз. (2-й завод 3001–7000 экз.).
Изд. № 629/1. Заказ № 402.

ЗАО «Издательство НЦ ЭНАС».
115114, Москва, Дербенская наб., д. 11, Бизнес-центр «Полларс», корп. Б.
Тел./факс: (495) 913-66-20, 913-66-21.
E-mail: adres@enas.ru <http://www.enas.ru>

Отпечатано с готовых диапозитивов в ОАО «Ордена Октябрьской Революции,
Ордена Трудового Красного Знамени «Первая Образцовая типография».
115054, Москва, ул. Валуев, д. 28.

ISBN 978-5-93196-711-0

© Еськов К. Ю., 2005
© ЗАО «Издательство НЦ ЭНАС», 2005

<http://jurassic.ru/>

Оглавление

Авторское предуведомление	5
Глава 1. Возраст Земли и Солнечной системы. Абсолютный и относительный возраст. Геохронологическая шкала	8
Дополнение к главе 1. Несколько слов о методологии науки. Принцип актуализма, «бритва Оккама» и презумпции. Проверка теории: верификации и фальсификации	18
Глава 2. Образование нашей планеты: «холодная» и «горячая» гипотезы. Гравитационная дифференциация недр. Происхождение атмосферы и гидросферы	26
Глава 3. Эволюция земной коры. Дрейф континентов и спрединг океанического дна. Мангитная конвекция	35
Глава 4. Происхождение жизни: абиогенез и панспермия. Гиперцикл. Геохимический подход к проблеме	52
Дополнение к главе 4. Термодинамические подходы к сущности жизни. Второе начало термодинамики, энтропия и диссипативные структуры	64
Глава 5. Ранний докембрий: древнейшие следы жизни на Земле. Маты и строматолиты. Прокариотный мир и возникновение эукариотности	74
Глава 6. Поздний докембрий: возникновение многоклеточности. Гипотеза кислородного контроля. Эдиакарский эксперимент	91
Дополнение к главе 6. Взаимоотношения хищника и жертвы в экологическом и эволюционном масштабах времени	105
Глава 7. Кембрий: «скелетная революция» и пеллетный транспорт. Эволюция морской экосистемы: кембрий, палеозой и современность	112
Глава 8. Ранний палеозой: «выход жизни на сушу». Появление почв и почвообразователей. Высшие растения и их средообразующая роль. Тетраподизация кистеперых рыб	129

Глава 9. Поздний палеозой – ранний мезозой: криозэры и термозэры. Палеозойские леса и континентальные водоемы: растения и насекомые	143
Глава 10. Поздний палеозой – ранний мезозой: эволюция наземных позвоночных (1). Анамнии и амниоты. Две линии амниот – тероморфная и завроморфная	159
Глава 11. Поздний мезозой: эволюция наземных позвоночных (2). Завроморфный мир. Маммализация териодонтов. Динозавры и их вымирание	178
Глава 12. Мезозойские биоценотические кризисы. Ангиоспермизация мира (средний мел) и Великое вымирание (конец мела). Импактные и биотические гипотезы	196
Глава 13. Кайнозой: наступление криозэры. Новые типы сообществ – тропические леса и травяные биомы. Эволюция млекопитающих и появление человека	209
Глава 14. Четвертичный период (антропоген): Великое оледенение. Ледниковая теория. Перигляциальные сообщества и мамонтовая фауна	227
Дополнение к главе 14. Историческая биогеография. Викариантная модель и конденция «отгесненных реликтов». Фитоспредиинг	240
Рекомендуемая литература	252
Биографический словарь	254
Словарь терминов	267
Словарь названий живых и ископаемых организмов	283
Геохронологическая шкала	310

Авторское предуведомление

Цель настоящего учебного курса мне видится в том, чтобы у ученика возникла максимально целостная картина функционирования биосферы Земли в процессе ее исторического развития. Между тем одно из положений теории систем гласит: систему невозможно оптимизировать по двум независимым параметрам одновременно; в частности, добываясь целостности рисуемой картины, неизбежно приходится жертвовать ее детальностью, или наоборот. Попытка записать в голову ученика побольше конкретных фактов в отсутствие некоей обобщающей концепции неизбежно приведет нас к созданию ухудшенной копии старого университетского курса палеонтологии – унылого *мартиролога* вымерших организмов, который по сдаче экзамена следует забыть, как страшный сон. Именно поэтому во многих случаях я вполне сознательно жертвовал палеонтологической и геологической конкретикой в пользу теоретических (иногда к тому же – в достаточной степени умозрительных) обобщений.

Поскольку этот учебный курс предназначен не для «среднестатистического школьника», а для людей, собирающихся связать свою судьбу с наукой, есть смысл по мере возможности демонстрировать здесь всю «научную кухню»: ход рассуждений, приведших исследователя к обсуждаемым выводам, историю борьбы различных *теорий* и т. д. При этом я старался честно указывать на слабые стороны не только прошлых, но и ныне господствующих научных концепций; кос-кому это, возможно, покажется «подрывом авторитета науки в глазах школьника», но я думаю иначе. Выбирая форму изложения, я постарался приблизить ее (насколько это возможно) к реальному научному тексту – пусть приучаются. Кстати, выделение *светлым курсивом* терминов и названий организмов означает, что об этом есть статья в соответствующем словаре в конце книги. (Так же выделены латинские названия видов и родов.)

Эйнштейн как-то заметил (вполне справедливо), что если ученый не в состоянии объяснить ребенку суть своей работы на доступном для того уровне, это свидетельствует о его профессиональной

непригодности. Все так, однако по ходу обсуждения у нас будет возникать необходимость обращаться к знаниям, накопленным в иных, чем *палеонтология*, областях (они излагаются в дополнительных, «вставных» главах, предназначенных лишь для желающих). Честно говоря, я никак не могу поручиться, что мое изложение, к примеру, принципов неравновесной термодинамики, которая, разумеется, не входит в сферу моих профессиональных занятий, будет достаточно квалифицированным и, тем болсе, – доходчивым.

Хочу также предупредить, что иногда я буду излагать факты и обобщения последних лет, которые в принципе могут быть названы «недостаточно проверенными» или, во всяком случае, «необщепринятыми». По этому поводу придется заметить, что в палеонтологии с «общепринятостью» концепций дела вообще обстоят неважно; вероятно, это общая черта всех наук, занимающихся событиями прошлого, – ведь в них прямо подтвердить или опровергнуть некую теорию можно, лишь имея в своем распоряжении пресловутую машину времени. В этой связи мне кажется уместным изложить одну назидательную историю, коей я сам был свидетелем.

Несколько лет назад в Палеонтологическом институте Академии наук, где я имею честь работать, проходила научная конференция, посвященная климатам прошлого. Присутствовал весь цвет отечественной палеонтологии (а поскольку в этой области Россия, как ни странно, продолжает оставаться одним из признанных лидеров, – то и мировой, соответственно, тоже). При разработке представленных на ней палеоклиматических *реконструкций* были мобилизованы все возможности современной науки – от тончайшего геохимического и радиоизотопного анализа до новейших методов компьютерного моделирования. Когда дело дошло до обсуждения докладов, на трибуну вышел профессор N, известный едкостью своих оценок, и начал так: «Глубокоуважаемые коллеги! Я категорически настаиваю на том, что Земля круглая. (*Легкий шум в зале.*) Я настаиваю также на том, что Земля вертится, а ось ее вращения наклонена относительно *плоскости эклиптики*. Из этих трех обстоятельств следует, как вам должно быть известно из курса географии для шестого класса средней школы, существование *экваториально-полярного температурного градиента*, *западного переноса* в атмосфере и смены времен года. (*Шум в зале сменяется полной тишиной.*) Так вот, обращаю ваше внимание на то, что в подавляющем большинстве представленных здесь палеоклиматических реконструкций нарушается по меньшей мере одно из этих исходных условий...».

Вряд ли в палеонтологии найдется реконструкция, по поводу которой между специалистами наблюдалось бы полное единодушие.

И можно сколь угодно глубоко сопоставлять различные точки зрения, основываясь и на литературе, и на личных оценках специалистов в данной области, однако конечный выбор – и сопряженная с ним моральная ответственность – все равно ложится на плечи составителя курса. Главное же при таком выборе, как я полагаю, – это не забывать хотя бы о том, что «Земля круглая» – и так далее...

Пользуясь случаем, выражаю глубокую признательность своим коллегам, геологам и биологам – О. А. Афанасьевой, В. Ю. Дмитриеву, А. Ю. Журавлеву, Г. А. Заварзину, Е. Н. Курочкину, А. А. Карху, О. А. Лебедеву, В. М. Моралеву, А. Ю. Розанову, А. Г. Сенникову, М. А. Федонкину, А. Б. Шипунову, чьими консультациями я пользовался в процессе работы. Особую благодарность я хотел бы выразить М. Б. Бурзину, В. В. Жерихину, А. Г. Пономаренко и А. С. Раутиану, взявшим на себя труд прочесть рукопись и высказать ценные критические замечания. Благодарю московскую гимназию № 1543 и ее директора Ю. В. Завельского за предоставленную мне возможность разрабатывать и совершенствовать этот спецкурс в 1995–1999 годах.

Глава 1

Возраст Земли и Солнечной системы. Абсолютный и относительный возраст. Геохронологическая шкала



Прежде всего заметим, что для ученых сама по себе постановка вопроса о возрасте Земли была некогда весьма революционной – ибо «возраст» подразумевает наличие «даты рождения». Конечно, в любой из религий соответствующее божество создает Землю с населяющими ее существами из первозданного Хаоса, однако европейская наука унаследовала от античных философов-материалистов принципиально иное видение Мира. Для нее Земля всегда была неотьемлемой частью той самой Вселенной, которая «единая, бесконечна и неподвижна... Она не рождается и не уничтожается... Она не может уменьшаться и увеличиваться» (Джордано Бруно). Но вот в конце Средневековья астрономы открывают существование так называемых новых звезд: оказывается, небеса не абсолютно неизменны, как считалось испокон веков! Следовательно, в принципе возможны и наиболее решительные (с точки зрения Человечества) из всех возможных изменений: начало и конец существования Земли и видимой части Вселенной. А раз так, то не можем ли мы попытаться установить, когда было это начало и каким будет этот конец – не прибегая к помощи мифологии (шести дням творения, Сумеркам богов и т. д.)?

Необходимо заметить, что людей первоначально заинтересовал возраст не Земли как небесного тела, а именно обитателей Земли – как сейчас сказали бы, *биосферы*. Однако ясно, что, определив время возникновения жизни, мы тем самым получим минимальный срок существования и самой планеты. А поскольку источником жизни на Земле вполне справедливо полагали энергию Солнца, то возраст нашего светила, в свою очередь, даст нам максимальный срок существования биосферы.

Установление же времени существования Солнца – после того как были открыты законы сохранения вещества и энергии – казалось физикам довольно простой задачей. Солнце постоянно излучает энергию в пространство, назад ничего не возвращается, так что, по идее, количество энергии в Солнечной системе должно постоянно убывать. Самый энергетически выигрышный процесс (из извест-

ных до XX века) – сжигание каменного угля; тепло и свет при этом создаются в результате химической реакции $C + O_2 \rightarrow CO_2 + Q$. А поскольку нам известны и величина Q , и количество энергии, излучаемой Солнцем за единицу времени, и масса Солнца (она была приближенно вычислена еще в XVII веке), то рассчитать суммарное время существования угольного костра таких размеров можно буквально в одно действие. Вот тут-то и выяснилось, что он должен прогореть дотла всего-навсего за полторы тысячи лет. Конечно, существуют вещества более энергоемкие, чем уголь, но это не решает проблему: расчетное время существования Солнца все равно оказывается меньше шести тысяч лет, т. е. меньше времени существования человеческой цивилизации; ясно, что это абсурд.

Необходимо было найти источник, питающий своей энергией Солнце, – иначе вообще рушился закон сохранения энергии. И вот в 1853 году Г. Гельмгольцу удалось предложить вполне приемлемую для того времени *гипотезу*. Он предположил, что Солнце постоянно сжимается – верхние его слои под собственной тяжестью как бы падают на нижние, а их потенциальная энергия при этом убывает (ведь масса слоев постоянна, а высота их «подъема» над центром Солнца уменьшается); именно «теряющаяся» потенциальная энергия верхних слоев и выделяется в виде тепла и света. Возникает вопрос: какая скорость этого сжатия необходима для того, чтобы обеспечить нынешнюю светимость Солнца? Ответ: очень небольшая – за 250 лет (т. е. за все время существования современной астрономии) всего-навсего 37 км; для сравнения: нынешний диаметр Солнца – почти 1,5 млн км. Очевидно, что такие изменения диаметра никакими измерительными приборами не ловятся.

Гипотеза эта имела и одно следствие, прямо касающееся возраста Земли. Если считать, что светимость Солнца (и, соответственно, скорость его сжатия) в прежние времена была примерно такой же, как сейчас, то, согласно расчетам Гельмгольца, 18 млн лет назад диаметр светила должен был *превышать нынешний диаметр орбиты Земли*. Следовательно, наша планета никак не старше этих самых 18 млн лет. Физиков эта цифра вполне удовлетворила, и они сочли вопрос о предельном возрасте Земли исчерпанным, но вот геологи восстали против такой датировки самым решительным образом.

Дело в том, что геология уже накопила к тому времени огромное количество *эмпирических* (т. е. основанных на непосредственном опыте) данных о строении поверхностных слоев планеты и о происходящих на ней процессах (например, о движении горных ледников, водной *эрозии* и т. д.). В 1830 году Ч. Лайель, исходя из того, что геологические процессы (прежде всего осадконакопление) в прошлом должны были протекать примерно с той же скоростью, что и ныне

(принцип актуализма¹), подсчитал, что время, необходимое для образования одних только доступных для прямого изучения осадочных толщ, должно составлять *несколько сот миллионов лет*. Расчеты Лайеля основывались на гигантском фактическом материале и казались геологам и биологам гораздо более близкими к истине, чем гельмгольцевы 18 млн лет. Однако логика Гельмгольца казалась неопровержимой – с законом сохранения энергии особо не поспоришь... Для того чтобы возобладала точка зрения геологов (а правильной, как теперь известно, оказалась именно она), необходимо было найти иной, чем гравитационное сжатие, источник энергии для Солнца.

В 1896 году А. Беккерель открыл явление **радиоактивности**. Радиоактивность оказалась одним из типов ядерных реакций – изменений в комбинациях составляющих атомное ядро протонов и нейтронов; при этих реакциях выделяется неизмеримо больше энергии, чем при любых химических превращениях. В 1905 году А. Эйнштейн установил, что в ядерных реакциях *м а с с у* можно рассматривать как чрезвычайно концентрированную форму энергии, и вывел свою знаменитую формулу их эквивалентности: $E = mc^2$, где c – скорость света. Величина c^2 чрезвычайно велика, а потому даже небольшое количество массы эквивалентно огромному количеству энергии: 1 г массы = 21,5 млрд ккал (столько энергии выделится, если сжечь 2,5 млн литров бензина). Если предположить, что Солнце черпает энергию за счет ядерных реакций (каких именно – пока неважно, эйнштейнова формула справедлива для них всех), то для обеспечения его нынешней светимости необходимо расходовать 4 600 т вещества в секунду.

Много ли это? Ничтожно мало: расчеты показывают, что происходящее при этом изменение тяготения Солнца приведет к увеличению времени оборота Земли вокруг светила – т. е. удлинению земного года – всего на 1 секунду за 15 млн лет, что, разумеется, нельзя установить никакими измерениями. Таким образом, проблема практически неиссякаемого источника энергии для Солнца была решена, и теперь уже ничто не препятствовало принятию геологической оценки возраста Земли – «не менее нескольких сот миллионов лет».

Однако открытие радиоактивности имело и еще одно следствие: это явление с а м о п о с е б е позволило создать новый метод определения возраста планеты, несравненно более точный, чем все предыдущие. Суть его заключается в следующем. Известно, что атом урана нестабилен: он испускает энергию, потоки частиц и со временем превращается в атом свинца – устойчивого элемента, не подверженного дальнейшим превращениям. Природа этого типа реакций такова, что скорость ядерного распада а б с о л ю т н о п о с т о я н н а и никакие внешние факторы (температура, давление) на нее не влияют. Значит,

¹Подробнее см. в дополнении к главе 1.

если экспериментально определить темп этих изменений за короткий промежуток времени, то его можно совершенно точно предсказать и для более длительного промежутка. Так вот, было установлено, что в любой порции урана (точнее – *изотопа* ^{238}U) половина составляющих его атомов превратится в свинец за 4,5 млрд лет; соответственно, через 9 млрд лет урана останется $1/2$ от $1/2$, т. е. четверть, и т. д. Срок в 4,5 млрд лет называют периодом полураспада ^{238}U .

Пусть мы имеем горную породу, содержащую соединения урана. Если она остается нераздробленной, то все атомы свинца (в которые постоянно превращаются атомы урана) остаются внутри породы, и в результате уран все более «загрязняется» свинцом. Поскольку, как мы помним, внешние факторы не влияют на скорость этого процесса, степень «загрязнения» будет зависеть только от времени, в течение которого порода оставалась монолитной. Последнее обстоятельство весьма важно: таким способом можно устанавливать время образования и *зверженных пород*, но не *осадочных* – те всегда разрушены, и уран-свинцовое соотношение в них необратимо нарушено миграцией этих элементов в окружающую среду.

Определять возраст *изверженных пород уран-свинцовым методом* (впоследствии появились *калий-аргоновый, рубидий-стронциевый* и другие²) начали в 1907 году и очень скоро обнаружили граниты с возрастом 1 млрд лет. По мере дальнейших поисков этот «максимальный известный возраст» быстро увеличивался, пока не достиг 3,5 млрд лет, после чего, несмотря на все усилия, почти не прирастал; древнейшие же из известных минералов были недавно найдены в Австралии и Канаде – 4,2 млрд лет³. Значит, Земля никак не моложе 4,2 млрд лет; но, может быть, она еще старше, и породы с возрастом 7 или, скажем, 20 млрд лет просто пока не найдены? Судя по всему, нет – и вот почему. Дело в том, что возраст всех изученных на этот предмет метеоритов составляет 4,5–4,6 млрд лет; возраст всех горных пород, собранных в девяти районах Луны американскими экспедициями «Аполлон» и советскими автоматическими станциями «Луна», также варьирует от 4 до 4,5 млрд лет. Все это свидетельствует о том, что цифра «4,6 млрд лет» верно отражает реальный возраст не только Земли, но и всей Солнечной системы.

Итак, физики преподнесли геологам поистине царский подарок: стало возможным достаточно точно определить время существования Земли и протяженности различных периодов ее истории (палеозоя, мезозоя и т. д.). Как же отнеслись к этому геологи? Спокойно, если не

² Самым точным продолжает оставаться уран-свинцовый метод – когда соотношение этих элементов определяют в зернах минерала *циркон*.

³ Недавняя (в 2000 году, опять же в Австралии) находка минералов с возрастом 4,4 млрд лет нуждается в подтверждении.

сказать – равнодушно: дело в том, что к собственно геологическим проблемам все это, как ни странно, имеет весьма косвенное отношение.

Физики мыслят в категориях абсолютного времени: для них существенно, когда именно произошло некое событие, а главная проблема, которую они при этом решают – это проблема часов (ведь распадающийся уран – это, по сути дела, песочные часы хитрой конструкции). Однако совершенно очевидно, что время существует вне зависимости от того, есть ли у нас приборы для его измерения. Во множестве случаев для нас существенна лишь очередность событий («это произошло после ..., но до ...»), тогда как строгие их датировки куда менее важны; рассказывая о некоем происшествии, часто говорят не «в 15 часов», а «после обеда»; не «20 марта», а «как только сошел снег»; не «в 1939 году», а «перед войной» – и в этом есть достаточно глубокий смысл. Любая последовательность событий уже сама по себе является временем – относительным временем. Так вот, геологи всегда работали в мире этого самого относительного времени. Точность, с которой мы можем определить положение некоего события на шкале относительного времени, прямо зависит от ее дробности (т. е. числа составляющих шкалу событий) и полноты (события должны распределяться по шкале более или менее равномерно, не оставляя «пустот»). Поэтому геологи видели свою задачу не в поиске «часов», а в том, чтобы совершенствовать в указанных направлениях шкалу относительного времени – *палеонтологическую летопись* (это не метафора, а термин).

Есть два фундаментальных принципа (фактически это аксиомы), которыми пользуются геологи при изучении истории. Первый – **принцип Стено**, или **закон напластования**: если один слой (пласт) горных пород лежит на другом, то верхний слой образовался позднее, чем нижний. Второй – **принцип Гексли**, или **закон фаунистических и флористических ассоциаций**: слои, содержащие ископаемые остатки одних и тех же видов *животных* и растений, образовались в одно и то же время. Первый принцип позволяет установить хронологический порядок образования горных пород в одном месте, второй – синхронизировать между собой пласты, залегающие в разных местах (рис. 1, а).

Принципы эти, казалось бы, предельно просты, однако при их практическом применении нас подстерегает целый ряд ловушек. Так, исходная последовательность слоев в результате *тектонических* движений зачастую сминается в более или менее горизонтальные складки. Если в дальнейшем вышележащая половинка складки (с «правильной» последовательностью) окажется полностью уничтоженной эрозией, то установить, что в нашем распоряжении осталось лишь искаженное, *запрокинутое* залегание слоев, будет весьма непросто (рис. 1, б). Еще большие проблемы возникают

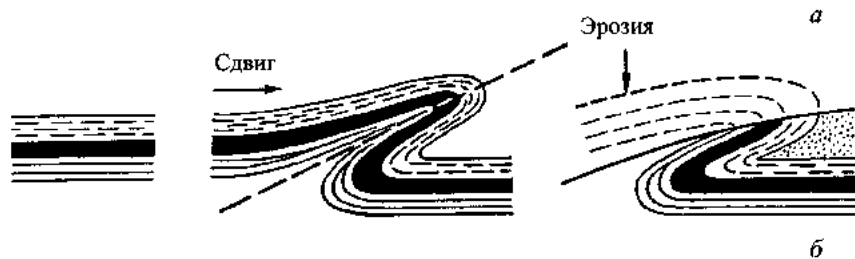
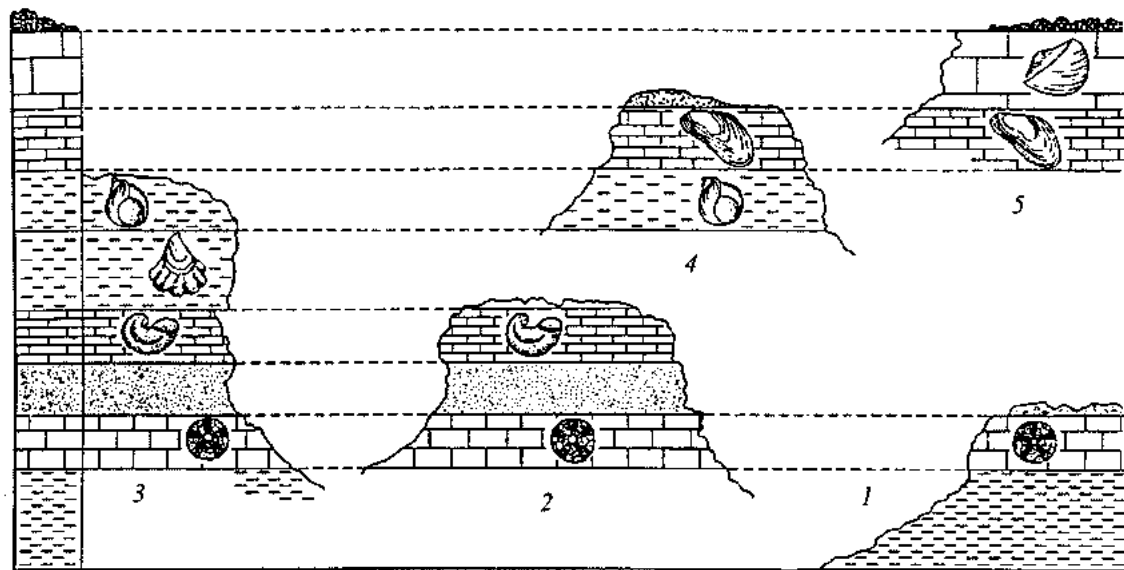


Рис. 1. Составление сводной стратиграфической шкалы на пяти (1–5) разрезах – *а*; образование запрокинутого залегания (линия, складка и эрозия «нормальной» половинки) – *б* (по Фентон, 1997)

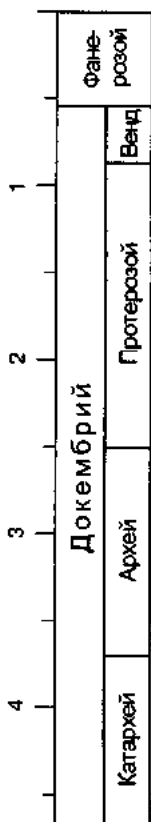
с законом фаунистических ассоциаций. Синхронные, но пространственно удаленные фауны всегда будут отличаться друг от друга; в частности, они будут иметь в своем составе разную долю *реликтов*, унаследованных от предшествующих эпох. Представьте-ка себе, что вам предложено «вслепую» сопоставить выборки из современных фаун *млекопитающих* Европы и Австралии (со всеми ее *сумчатыми* и *однопроходными*). Много ли у вас будет оснований для заключения об их синхронности? Сведение множества региональных последовательностей фаун и флор в единую глобальную шкалу – одна из основных задач специального раздела геологии, *стратиграфии* (от латинского *stratum* – слой).

Трудности, возникающие на этом пути, велики, но вполне преодолимы. Последовательное применение принципов Стено и Гексли (плюс накопление огромного эмпирического материала) позволило геологам уже в самом начале XIX века разделить все отложения на **первичные, вторичные, третичные и четвертичные**; это деление полностью соответствует современному делению осадочных толщ на **палеозойские, мезозойские и кайнозойские** (объединяющие два последних подразделения). А к 30-м годам XIX века в составе этих отложений были выделены и почти все принятые ныне системы (**юрская, меловая, каменноугольная** и пр.); последняя из них – пермская – была выделена Р. Мурчисоном в 1841 году.

Так была создана всеобъемлющая шкала относительного времени – **геохронологическая шкала**, к которой может быть однозначно «привязана» любая содержащая ископаемые осадочная порода. Шкала эта оказалась столь совершенной, что XX век не внес в нее сколь-нибудь существенных корректив, за исключением чисто формального изменения ранга некоторых ее подразделений (в 50-е годы единый третичный период был разделен на два – палеогеновый и неогеновый, а ордовик, считавшийся частью силура, получил ранг самостоятельного периода)⁴, и лишь снабдил ее подразделения абсолютными датировками. Основная проблема, которую с той поры пришлось решать геологам, – это создание такой же шкалы для наиболее древних пород, которые считались «немыми», т. е. лишенными сколь-нибудь сложных (и, соответственно, диагностичных) ископаемых остатков (см. рис. 2, а также табл. на с. 310–312).

⁴ Американские палеонтологи предпочитают делить каменноугольный период, или карбон, на два – **миссисипий** (соответствующий европейскому раннему карбону) и **пенсильваний** (средний и верхний карбон), что отражает неполную адекватность событий на разных континентах.

Время,
млрд лет



Фанерозой

Эра	Период
Кайнозой, KZ	Четвертичный, Q (антропоген)
	Неоген, N
	Палеоген, P
Мезозой, MZ	Мел, K
	Юра, J
	Триас, T
Палеозой, PZ	Пермь, P
	Карбон, C
	Девон, D
	Силур, S
	Ордовик, O
	Кембрий, C

Рис. 2. Геохронологическая шкала

Для того чтобы запомнить последовательность периодов, составляющих фанерозой (кембрий, ордовик, силур, девон, карбон, пермь, триас, юра, мел, палеоген, неоген, антропоген), студенты испокон веков пользуются мнемонической фразой не вполне педагогического свойства: «Каждый отдельный студент должен купить пол-литра. Ты, Юрик, мал – подожди немного, а то...»

Самыми крупными подразделениями геохронологической шкалы являются эоны. Хорошо известные вам **палеозой, мезозой и кайнозой** – это эры, на которые подразделяется последний из **эонов – фанерозой** (от греческих слов *phanerós* – видимый, явный и *zōē* – жизнь), начавшийся 0,54 млрд лет назад. Эоны, предшествующие фанерозою, – **протерозой** (0,54–2,5 млрд лет) и **архей** (2,5–4,6 млрд лет) – часто объединяют под названием **криптозой** (от греческого *kryptós* – скрытый), или **докембрий** (кембрий – самый первый период фанерозоя). Фундаментальное деление геохронологической шкалы на фанерозой и докембрий основано на наличии или отсутствии в соответствующих осадочных породах ископаемых остатков организмов, имевших твердый скелет. Первая половина архея, **катархей** – время, из которого осадочные породы не известны по причине отсутствия тогда гидросферы. Последний отрезок до-

кембрия, венд – время появления бесскелетных многоклеточных животных.

С каждой из единиц, составляющих существующую последовательность осадочных пород, можно однозначно соотнести определенное подразделение временной шкалы – и наоборот; так, все отложения, образовавшиеся на Земле на протяжении юрского периода, образуют юрскую систему, или просто юру. Системы объединяются в группы (юра входит в состав мезозоя) и делятся на отделы (нижняя, средняя и верхняя юра), ярусы (верхняя юра – на келловей, оксфорд, кимеридж и титон), а далее на зоны (*Cardioceras cordatum*). Временным эквивалентом группы является эра, отдела – эпоха, яруса – век, зоны – время (рис. 3).

Названия подразделений геохронологической шкалы происходят от названий мест, где были впервые описаны «эталонные» для того или иного времени осадочные породы (пермский период, оксфордский век); исключение составляет низшая единица шкалы, всегда называемая по руководящему ископаемому, характерному для этого момента геологической истории (время *Cardioceras cordatum*). Например, пермский период следует определить как время, когда на Земле образовывались горные породы такого же типа, что ныне выходят на поверхность в окрестностях уральского города Пермь. Имея дело с геохронологической шкалой, необходимо всегда помнить, что первичен здесь определенный тип геологических тел, а время производно, вторично. (Тот же самый принцип используется и в археологии: мезолит и бронзовый век – исторические периоды, время, когда люди делали орудия и украшения определенного типа.) Именно по этой причине геохронология спокойно обходилась и без датировок ее подразделений в миллионах лет, ставших привычными лишь в последние три-четыре десятилетия. Вообще роль абсолютных датировок (*радиоизотопных датировок*) очень велика для стратиграфии докембрийских толщ, где отсутствуют достаточно сложные ископаемые; радиоуглеродный метод⁵ широко применяется для датировки новейших отложений, возрастом менее 40 тыс. лет. В остальном же эти методы играют в стратиграфии сугубо подчиненную роль, и мы в дальнейшем будем в основном обозначать время в терминах не абсолютной, а относительной шкалы.

⁵ Радиоуглеродный метод позволяет датировать древесину и ее производные (например, древесный уголь); он основан на содержании в углероде древесины нестабильного изотопа ¹⁴C. Этот изотоп возникает в верхних слоях атмосферы при воздействии космического излучения на атом обычного азота (¹⁴N), а затем в виде CO₂ ассимилируется растениями. Доля ¹⁴C в живом растении стабильна (и равна доле ¹⁴C в атмосферном углекислом газе), а после гибели растения начинает закономерно уменьшаться.

1	Мезозой (группа)	Мезозойская эра
2	Юра (система)	Юрский период
3	Верхняя юра (отдел)	Позднеюрская эпоха
4	Оксфорд (ярус)	Оксфордский век
5	Зона «Cardioceras cordatum»	Время «Cardioceras cordatum»

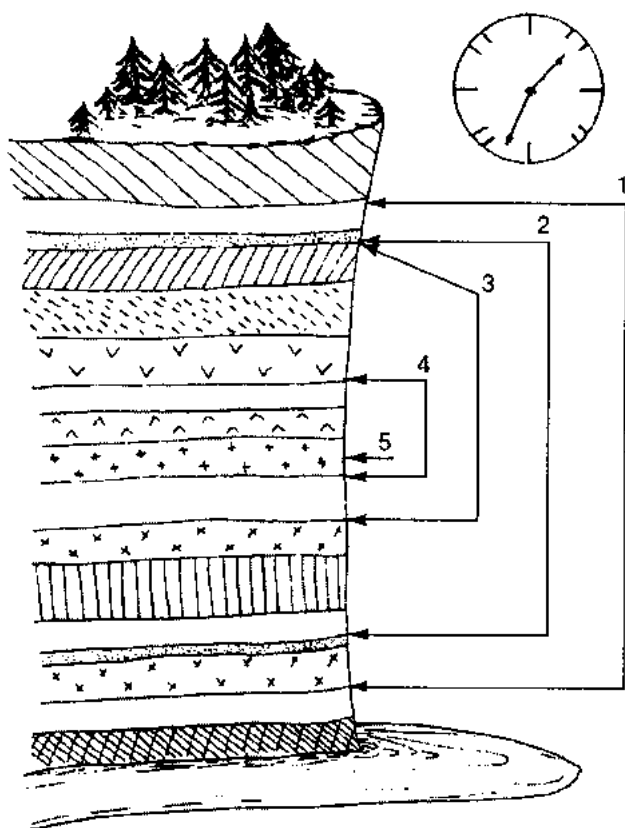


Рис. 3. Соответствие стратиграфических и временных подразделений

Однажды академику А. Л. Яншину задали вопрос: в чем состоит разница между абсолютной и относительной геохронологиями? Тот, согласно преданию, ответил: «Главная разница в том, что относительная геохронология точна, а абсолютная – нет». Радиоизотопные методы дают нам датировку с точностью до 1–2 %, которая, на первый взгляд, кажется вполне приемлемой. Но на отрезках времени в сотни миллионов лет (которыми оперирует геология) эта погрешность измерения тоже будет исчисляться миллионами лет. Пусть мы определили абсолютный возраст некой осадочной толщи как 154 ± 2 млн лет; в течение этих двух миллионов лет могли накопиться многие сотни метров (или даже километры) осадков. Палеонтологи же способны распознать в этой толще однообразных пород слой толщиной всего в несколько метров, руководствуясь известным им «адресом»: верхняя юра, оксфордский ярус, зона *Cardioceras cordatum* (ибо только в это «мгновение» геологической истории жил на Земле головоногий моллюск *Cardioceras cordatum*). Определить столь ничтожный отрезок времени методами абсолютных датировок нельзя ни в каком приближении.

Здесь опять напрашивается сравнение с археологией. Предположим, мы обнаружили древнеегипетский саркофаг. Можно отколоть от него щепку и установить, что дерево, из которого он был изготовлен, срублено $4\,500 \pm 300$ лет назад. Археолог же поглядит на орнамент саркофага и без колебаний скажет: «Среднее царство, XIII династия... конец, но не самый». Ну и какая из датировок, на ваш взгляд, более содержательна?

Дополнение к главе 1

Несколько слов о методологии науки.

Принцип актуализма, «бритва Оккама» и презумпции.

Проверка теории: верификации и фальсификации

Принцип актуализма (этот термин был введен в 1830 году Ч. Лайелем): при любых реконструкциях событий прошлого мы исходим из того, что в те времена должны были действовать такие же законы природы, что и ныне. «Настоящее есть ключ к прошлому» – так формулировал принцип сам Лайель. Пусть, к примеру, в докембрии существовали экосистемы, которым нет сегодня аналогов, но камень-то, надо думать, и тогда падал на землю с ускорением $9,8 \text{ м/с}^2$, вода замерзала при нуле градусов Цельсия, молекула хлорофилла исправно поглощала *кванты света*... А, собственно говоря, почему? Вопрос этот вовсе не так уж прост.

Непосредственно в прошлое заглянуть невозможно, машина времени – это несбыточная мечта человечества. Любые наши суждения о прошлом есть лишь более или менее вероятные предположения, основанные на *интерпретации* фактов и событий современности. *Динозавры* (столь полюбившиеся широкой публике после «Парка юрского периода») – это, вообще-то говоря, лишь куски песчаника, напоминающие своей формой кости современных *рептилий*; все остальное – чистые домыслы. Понятно, что цена домыслам режиссера С. Спилберга и академика от палеонтологии Л. П. Татаринова несколько разная, однако экспериментально проверить нельзя ни первые, ни вторые – ни сегодня, ни в будущем. Поэтому вначале нам следует решить для себя принципиальный вопрос: *познаваемо ли прошлое вообще?* При этом необходимо признать, что на логическом уровне проблема неразрешима, т. е. это вопрос не разума, а веры.

Если ответ будет «нет», то мы можем дальше по собственному усмотрению населять прошлое атлантами и лемурийцами, разумными спрутами и крылатыми огнедышащими драконами, а можем, наоборот, отрицать существование всего, что не упомянуто – черным по белому – в Ветхом Завете. Пожалуйста. Мы теперь находимся в сфере мифологии, можно ни в чем себе не отказывать. Отправившись по этому пути, мы с неизбежностью должны прийти к отрицанию существования Хеопса, Ивана Грозного, а то и товарища Сталина – чем они в этом смысле лучше динозавров?

Если же мы примем, что прошлое принципиально познаваемо (а подавляющее большинство людей решают для себя этот вопрос именно так), и останемся при этом на позициях *рационального мышления* (т. е. будем полагаться не на «откровения свыше», а на свои собственные наблюдения и умозаключения), то упомянутый выше кусок песчаника немедленно превратится в бедренную кость *тиранозавра*. Структура ее поверхности позволит нам сделать выводы о местах прикрепления мышц и, соответственно, о типе походки, скорости передвижения и возможных способах охоты; внутренняя структура кости – о характере кровоснабжения и, соответственно, о возможной теплокровности этих существ. Ископаемая древесина с годовыми кольцами позволит заключить, что климат в этом месте тогда был сезонным, а ископаемый коралловый риф – что температура окружающей его морской воды превышала 20 °С. Все эти выводы будут основаны на *аналогиях* – на том, как ведут себя кости позвоночных, древесина и коралловые рифы в наши дни. Но вправе ли мы исходить из такой предпосылки? Не только вправе – мы обязаны поступать именно так, и вот почему.

Мы уже оговорили, что действуем в сфере рационального мышления. Рациональный тип мышления – отнюдь не единственно воз-

возможный; бывает мышление художественное, мистическое, религиозное и т. п. Надо отчетливо осознавать, что ни одно из них не «хуже» и не «лучше» остальных – они просто разные и имеют свои собственные «своды законов». Мы вольны в выборе типа мышления – но, раз выбрав, обязаны будем в дальнейшем подчиняться определенным правилам.

Одним из фундаментальных принципов рационального мышления является «бритва Оккама» – по имени средневекового английского философа У. Оккама, который формулировал его так: «Не умножай сущностей сверх необходимого». Применительно к правилам научного исследования это означает следующее: выбирая одну из нескольких гипотез, объясняющих некое явление, надо начинать с самой простой из них, и только убедившись в том, что она «не работает», переходить к более сложной, повторяя эту процедуру до тех пор, пока не будет найдено простейшее удовлетворительное объяснение.

Приведем такой пример. На тихоокеанском острове Пасхи имеются циклопические статуи, которые, казалось бы, не могли быть воздвигнуты примитивным племенем, населяющим остров в наши дни. Можем ли мы высказать гипотезу, что статуи эти поставлены пришельцами с другой планеты? Конечно, можем. Однако, находясь в рамках рационального подхода, мы вправе принять подобное объяснение лишь после того, как будут исчерпаны все более простые – «земные» – гипотезы. Тур Хейердал, сделавший успешную попытку установить пасхианскую статую с помощью лишь тех средств, что есть в наши дни в распоряжении тамошних аборигенов, действовал строго в рамках «бритвы Оккама», хотя наверняка не задумывался над этим. Последнее весьма существенно: дело в том, что принцип «бритвы Оккама» и впоследствии развившийся из него принцип *парсимонии* для любого ученого (по крайней мере, в сфере естественных наук) настолько фундаментальны, что обычно их просто не замечают – как мы не замечаем воздуха, которым дышим.

Возвращаясь к методам реконструкции картин далекого прошлого, отметим, что с этой точки зрения актуализм (стремление в исторических реконструкциях отталкиваться от современных аналогов) совершенно корректен. Существование же в прошлом принципиально иных, чем ныне действующие, законов природы будет той самой «избыточной сущностью», которую и отсекает «бритва Оккама». Собственно говоря, прошлое вообще познаваемо ровно настолько, насколько точные аналогии былым ситуациям существуют в современности. Однако в следующих главах мы регулярно будем сталкиваться и с такими совокупностями фактов, для объяснения которых нам придется предполагать, что в природе существовали и ситуации, ныне

совершенно немыслимые, как-то: экосистемы, не имевшие в своем составе хищников (с. 102); ландшафты, которые были не сушей и не морем, а чем-то средним (с. 86); атмосферная циркуляция, при которой число конвективных ячеек (с. 147) отлично от нынешнего. Не оказываются ли такие реконструкции отступлением от принципа актуализма? Нет, потому что принцип актуализма не является аксиоматическим положением. Аксиома – это принимаемое без доказательств положение, на основе которого строится внутренне непротиворечивая система взглядов. Если мы принимаем за аксиому утверждение, что через точку, лежащую вне прямой, можно провести одну (только одну) прямую, параллельную данной, то получаем внутренне непротиворечивую геометрию Евклида. А если принять, что через такую точку можно провести несколько прямых, не пересекающих данную, то возникнет геометрия Лобачевского, такая же внутренне непротиворечивая, как и «нормальная», евклидова.

Выше мы уже сталкивались с одним аксиоматическим утверждением – законом напластования («если один слой горных пород лежит на другом, то верхний слой образовался позднее, чем нижний»), на котором основана такая внутренне непротиворечивая система взглядов, как стратиграфия. Поэтому если бы вдруг удалось доказать (напрягите воображение!), что вышележащий слой может образоваться прежде нижележащего, это означало бы полное разрушение картины мира, что создана стратиграфией.

Принцип актуализма принадлежит к иному типу утверждений – *презумпциям*. Презумпция – юридический термин, означающий признание факта достоверным, пока не будет доказано обратное. Всем известна используемая в юриспруденции презумпция невиновности. Она может быть сформулирована так: поскольку большинство людей не являются преступниками, то каждый отдельно взятый человек должен считаться невиновным до тех пор, пока не доказано обратное. Последнее – чрезвычайно важно: в понятие «презумпция» заложена возможность опровержения; презумпция лишь устанавливает очередность, в которой следует рассматривать соответствующие гипотезы (применительно к презумпции невиновности это означает, что обвиняемый не обязан ничего доказывать – это дело обвинителя).

Палеонтолог А. П. Расницын показал, что этот тип утверждений используется в естественных науках чрезвычайно широко, хотя практически всегда – в неявном виде. Например, постоянно практикуемое биологами определение степени родства организмов по степени их сходства – не что иное, как презумпция, которую можно сформулировать так: более сходные между собой организмы должны считаться более близко родственными между собой до тех пор, пока не

доказано обратное (т. е. конвергентное возникновение этого сходства). В дальнейшем мы будем часто сталкиваться с этим типом логических конструкций. Одной из презумпций и является принцип актуализма, который может быть переформулирован таким образом: в процессе исторического исследования мы должны исходить из того, что любые системы в прошлом функционировали так же, как их современные аналоги, до тех пор, пока не доказано обратное.

Раз уж зашла речь о научном мышлении, то следует рассказать о взглядах К. Поппера, одного из крупнейших философов XX века, математика по базовому образованию. Он одним из первых задался вопросом «*когда теорию можно считать научной?*».

«Меня интересовал не вопрос о том, «когда теория истинна?» [...] Я поставил перед собой другую проблему, – уточняет Поппер. – Я хотел провести различие между наукой и псевдонаукой, прекрасно зная, что наука часто ошибается, а псевдонаука может случайно натолкнуться на истину». Издавна существует стандартный ответ: наука отличается от псевдонауки (или от «*метафизики*») своим эмпирическим методом, т. е. исходит из наблюдений и экспериментов. Однако такой ответ вряд ли можно счесть исчерпывающим: например, астрология (которая наукой в строгом смысле не является) оперирует громадной массой эмпирического материала, опирающегося на наблюдения, – гороскопами и биографиями.

Поппер вспоминает, что в 1919 году, когда он начинал учиться в Венском университете, все были увлечены новыми, поистине революционными, концепциями: теорией относительности Эйнштейна, а также историческим материализмом Маркса и новейшими психологическими теориями – психоанализом Фрейда и так называемой индивидуальной психологией Адлера. Быстро ощутив (сперва на каком-то подсознательном уровне) некое принципиальное различие между двумя этими группами теорий, Поппер попытался сформулировать для себя: чем марксизм, психоанализ и индивидуальная психология так отличаются от физических теорий, например от теории относительности? Ясно, что дело тут было не в математическом аппарате (или отсутствии такового), а в чем-то ином, более серьезном.

«Я обнаружил, что те из моих друзей, которые были поклонниками Маркса, Фрейда и Адлера, находились под впечатлением некоторых моментов, общих для этих теорий, в частности под впечатлением их явной *объяснительной силы*. Казалось, эти теории способны объяснить буквально все, что происходило в той области, которую они описывали. Изучение любой из них как бы приводило к полному духовному перерождению или к откровению, раскрывающему наши глаза на новые истины, скрытые от непосвященных. Раз ваши глаза однажды были раскрыты, вы будете видеть подтверждающие

примеры всюду: мир полон *верификациями* теории. Все, что происходит, подтверждает ее».

Итак, главная черта этой группы теорий – непрерывный поиск *верифицируемых* их эмпирических результатов (наблюдений): чем больше, тем лучше. Более того, невозможно представить себе, например, такую форму человеческого поведения, которая не укладывалась бы в рамки соответствующей психологической теории. В примере, рассматриваемом Поппером, один человек толкает ребенка в воду с намерением утопить его, а другой жертвует жизнью в попытке спасти этого ребенка: «Каждый из этих случаев легко объясним и в терминах Фрейда, и в терминах Адлера. Согласно Фрейду, первый человек страдает от подавления некоего комплекса (скажем, Эдипова), а второй достиг *сублимации*. Согласно Адлеру, первый человек страдает от чувства неполноценности (которое вызывает у него необходимость доказать самому себе, что он способен отважиться на преступление); то же самое происходит и со вторым (у которого возникает потребность доказать самому себе, что он способен спасти ребенка)». С такой же легкостью обе эти теории переинтерпретируют и любые другие человеческие поступки.

С теорией относительности дело обстоит совершенно иначе. Как раз во время, описываемое Поппером, А. Эддингтону впервые удалось подтвердить одно из предсказаний, сделанных Эйнштейном. Согласно его теории гравитации, большие массы (такие, как Солнце) должны притягивать свет точно так же, как они притягивают материальные тела. Поэтому свет далекой фиксированной звезды, видимой вблизи Солнца, достигает Земли по такому направлению, что звезда кажется смещенной по сравнению с ее реальным положением. В обычных условиях этот эффект наблюдать невозможно, поскольку близкие к Солнцу звезды совершенно теряются в его ослепительных лучах. Однако звезды можно сфотографировать во время полного солнечного затмения, а затем сравнить их положение с тем, что наблюдается ночью, когда масса Солнца не влияет на распространение их лучей. Именно это и проделал Эддингтон. И получил эффект, предсказанный Эйнштейном.

«В рассматриваемом примере, – пишет Поппер, – производит впечатление тот риск, с которым связано подобное предсказание. Если наблюдение показывает, что предсказанный эффект определенно отсутствует, то теория просто-напросто отвергается. Данная теория несовместима с определенными возможными результатами наблюдения – с теми результатами, которых до Эйнштейна ожидал бы каждый. Такая ситуация совершенно отлична от описанной мною ранее, когда соответствующие (психологические. – К. Е.) теории оказывались совместимыми с любым человеческим поведением, и было

практически невозможно описать какую-либо форму человеческого поведения, которая не была бы подтверждением этих теорий».

Все это и привело Поппера к заключению о том, что подтверждения (верификации) теории недорого стоят – их при желании можно набрать сколько угодно, почти для любой теории. Собственно говоря, принимать во внимание *подтверждающее свидетельство* следует лишь в тех случаях, когда оно является результатом реальной «проверки теории на прочность» – *попытки ее опровергнуть*, которая оказалась безуспешной. Теория же, которая не опровергается никаким мыслимым событием, является *н е н а у ч н о й*; принципиальная неопровергаемость представляет собой не достоинство теории (как часто думают), а ее порок. Итак, критерисм научного статуса теории является ее проверяемость и принципиальная опровергаемость (*фальсифицируемость*)⁶. Иными словами, наука (в отличие от псевдонауки) должна делать *проверяемые предсказания* («Будет так-то и так-то, в противном случае я съем свою шляпу»), причем предсказания эти должны быть *р и с к о в а н н ы м и*, не очевидными априори (не типа «Солнце завтра по-прежнему взойдет на востоке»).

Из рассмотренных выше теорий критерию фальсифицируемости отвечает лишь теория относительности: даже если в период ее выдвижения существующие измерительные инструменты не позволяли осуществить проверку, принципиальная возможность опровержения этой теории существовала уже тогда. Случай с астрологией – обратный; астрологи попросту игнорируют неблагоприятные для них свидетельства, а в своих прогнозах прибегают к обычному трюку всех прорицателей: предсказывают события неопределенно, чтобы предсказания всегда сбывались, т. е. чтобы они были неопровергаемыми. Вспомним истории о Ходже Насреддине. «Буду ли я счастлива в своем новом браке?» – трепетно спрашивала какая-нибудь почтенных лет вдова и замирала в ожидании ответа. «Да, будешь счастлива, если на рассвете не влетит в твое окно черный орел, – гласил ответ гадалщика. – Остерегайся также посуды, оскверненной мышами, никогда не пей и не ешь из нее». И вдова удалялась, полная смутного страха перед черным орлом, тягостно поразившим ее воображение, и вовсе не думая о каких-то презренных мышах; между тем в них-то именно и крылась угроза ее семейному благополучию, что с готовностью растолковал бы ей гадалщик, если бы она пришла к нему с жалобами на неправильность его предсказания.

⁶ Отсюда и всю методологическую концепцию Поппера называют фальсификационализмом. Слова «фальсифицируемость» и «фальсифицированный» употребляются здесь, разумеется, не в обиходном их значении («Таможня обнаружила партию фальсифицированной водки...»).

Сложнее ситуация с марксистской социологией. В ранних своих формулировках она действительно давала проверяемые предсказания (например, Марксов анализ движущих сил и сроков грядущей «социальной революции»), которые все оказались опровергнутыми (революции происходили не в промышленно развитых, а в самых отсталых странах, и т. п.). Однако последователи Маркса, вместо того чтобы признать это опровержение, переинтерпретировали и теорию, и свидетельства так, чтобы привести их в соответствие. Они «спасли» свою теорию, но при этом сделали ее непроверяемой – и тем самым лишили ее научного статуса (в Советском Союзе марксизм превратился уже в чистое богословие, т. е. в комментирование священных текстов). Что же касается двух упомянутых психоаналитических теорий, то они являются изначально непроверяемыми и непроверяемыми. Как подчеркивает Поппер, «это не означает, что Фрейд и Адлер вообще не сказали ничего правильного. [...] Но это означает, что те «клинические наблюдения», которые, как наивно полагают психоаналитики, подтверждают их теорию, делают это не в большей степени, чем ежедневные подтверждения, обнаруживаемые в своей практике астрологами». Итак, по Попперу: теория относительности – научная и правильная, т. е. не опровергнутая, несмотря на все усилия; марксизм (ранний) – научная, но неправильная; психоанализ – правильная (в том смысле, что дает позитивные практические результаты), но ненаучная.

Разумеется, Поппер нарисовал умышленно упрощенную картину. Ведь, согласно его методологическим правилам, если теории противоречит некий факт, то она становится фальсифицированной и должна быть немедленно отброшена. Однако в реальности научное сообщество сплошь и рядом вынуждено сохранять заведомо «фальсифицированные» теории до тех пор, пока не появятся новые, более совершенные (за неимением гербовой...); с этим был вынужден согласиться и сам Поппер. Попперовский **фальсификационализм** пережил пик своей популярности в 60–70-е годы, а ныне уступил место более утонченным методологическим концепциям. Тем не менее главные попперовские положения (что цена непроверяемой гипотезе, сколь бы красива она ни была, пятак в базарный день и что суть научного исследования – не в подборе примеров, подтверждающих теорию, а в поиске всё новых способов ее критической проверки) остаются в силе. Тем из вас, кто собирается в дальнейшем заниматься наукой, следует иметь это в виду.

Образование нашей планеты:

«холодная» и «горячая» гипотезы.

Гравитационная дифференциация недр.

Происхождение атмосферы и гидросферы



Рассказ о происхождении Земли и Солнечной системы нам придется начать издали. В 1687 году И. Ньютон вывел закон всемирного тяготения: каждое тело во Вселенной притягивает остальные с силой, прямо пропорциональной произведению их масс и обратно пропорциональной квадрату расстояния между ними. Теоретически закон всемирного тяготения позволяет рассчитать движения любого тела во Вселенной под влиянием тяготения других тел. Но – увы! – только теоретически: уравнения, необходимые для описания движения всего трех изолированных тел под влиянием притяжения друг друга, столь сложны, что их решение не удавалось получить почти три столетия, до 60-х годов XX века. Понятно, что о полном решении для такой системы тел, как Солнечная система, и говорить не приходится. Что же до приближенных расчетов, которыми занимались многие выдающиеся математики и астрономы (Ж. Лагранж, П. Лаплас и другие), то они показывают, что возмущения в орбитах планет носят периодический характер: параметры орбиты мменяются в одном направлении, затем в противоположном, и так до бесконечности. В самой по себе определяемой тяготением структуре Солнечной системы вроде бы нет ничего, что мешало бы ей существовать вечно; недаром сам Ньютон вопрос о происхождении Солнечной системы вообще не ставил.

Давайте, однако, задумаемся: если бы причиной движения планет было одно лишь тяготение, то что с ними произошло бы? Правильно, они «упали» бы на Солнце. Но планеты благополучно движутся по своим орбитам перпендикулярно действующей на них силе тяжести и при этом еще вращаются вокруг собственной оси. Это движение не могло возникнуть – и не возникло! – под влиянием тяготения Солнца. Откуда же оно взялось? Дело в том, что всякое вращающееся тело обладает определенным качеством, которое называется моментом количества движения (МКД). Величина МКД зависит от трех параметров: массы тела, его круговой скорости и

расстояния до центра вращения. К XVIII веку было установлено, что МКД не возникает из ничего и не исчезает бесследно, а может лишь передаваться от тела к телу. Это закон сохранения момента количества движения, принадлежащий к ряду законов сохранения (таких, как законы сохранения вещества, энергии и пр.). А коли так, то любая теория возникновения Вселенной (или Солнечной системы) как минимум не должна ему противоречить.

Итак, все тела, составляющие Солнечную систему, обладают собственным МКД. Создать МКД невозможно – откуда же он взялся? Рассмотрим следующий выход из этого тупика. МКД могут различаться в зависимости от направления вращения: *по* и *против* часовой стрелки – положительный и отрицательный МКД. Если телу (или системе тел) сообщить два МКД (равной величины, но разного знака), то оба момента взаимно уничтожатся, и возникнет система, лишенная МКД. Но в таком случае верно и обратное: система, изначально не обладавшая МКД, может разделиться на две: одну с положительным, другую – с равным ему отрицательным МКД. Таким образом, МКД как бы появляется и исчезает без нарушения закона сохранения. Исходя из этого, можно предположить, что Вселенная вначале не обладала МКД, но затем одни ее части получили положительный момент, а другие – одновременно – отрицательный.

Так вот, если посмотреть на Солнечную систему «с высоты» – из некой точки над Северным полюсом Земли (и, соответственно, над плоскостью ее орбиты), то окажется, что Земля, Солнце и большинство иных тел вращаются вокруг своей оси против часовой стрелки; планеты вокруг Солнца и спутники вокруг планет – тоже. Значит, положительные и отрицательные МКД всех тел, составляющих Солнечную систему, отнюдь не уравниваются между собой; суммарный МКД этой системы очень велик, и необходимо выяснить его происхождение.

В 1796 году П. Лаплас сформулировал **небулярную теорию**, согласно которой последовательность событий при образовании Солнечной системы такова. Имеется первичное газо-пылевое облако (туманность – по латыни «небула»), возникшее в результате концентрации рассеянного межзвездного вещества под действием взаимного притяжения его частиц (в соответствии с законом всемирного тяготения). Небула не является идеальным паром, и ее края – просто по теории вероятности – находятся на неодинаковом расстоянии от ближайшей небулы (или звезды), а потому притягиваются той с неодинаковой силой (которая, как мы помним, обратно пропорциональна квадрату расстояния). Этой неравновесности достаточно для того, чтобы наша небула получила первичный толчок, который и придаст ей вращательное движение, пусть и чрезвычайно слабое.

Как только небула начинает поворачиваться вокруг своей оси, в ней возникает сила тяжести (как в космическом корабле, который специально «раскручивают» для противодействия невесомости). Под действием силы тяжести небула должна начать сжиматься, т. е. ее радиус уменьшается. А мы с вами помним, что МКД (который есть величина постоянная) зависит от трех параметров: *массы* тела, *радиуса* и *скорости* его вращения; масса – тоже величина неизменная, поэтому уменьшение радиуса может быть компенсировано только увеличением скорости вращения. В результате огромный газовый шар будет вращаться все быстрее и быстрее, работая как центрифуга: под действием центробежной силы его экватор вспухает, придавая шару форму все более сплющенного эллипсоида. Наступает момент, когда все возрастающая центробежная сила на экваторе уравновешивает силу притяжения и от него (экватора) начинает отслаиваться кольцо, а затем, по мере дальнейшего сжатия небулы, еще и еще. Вещество этих вращающихся колец начинает под действием взаимного притяжения его частиц конденсироваться в планеты, от которых, в свою очередь, отрываются их спутники.

Теория Лапласа, согласно которой Земля была изначально холодной, сохраняла популярность на протяжении почти столетия, хотя ей и противоречили некоторые астрономические данные (например, вращение Венеры и Урана в сторону, обратную всем остальным планетам и Солнцу). Однако ближе к концу XIX века, когда было твердо установлено, что температура в недрах нашей планеты чрезвычайно высока (по современным данным, свыше 1 000 °С), большинство ученых стало разделять мнение об изначально горячей Земле – огненном шаре, постепенно остывающем с поверхности. Поиски источника этого раскаленного вещества вполне естественно было начать с Солнца. В начале XX века астрономы Т. Чемберлен и Ф. Мультон выдвинули, а Дж. Джинс математически обосновал планетезимальную теорию происхождения планет Солнечной системы. Суть ее состоит в том, что некогда поблизости от Солнца («поблизости» – это по космическим масштабам) прошла другая звезда. При этом взаимное притяжение вырвало из каждой из них по гигантскому протуберанцу звездного вещества, которые, соединившись, составили «межзвездный мост», распавшийся затем на отдельные «капли» – планетезимали. Остывающие планетезимали и дали начало планетам и их спутникам.

Однако вторая половина XX века стала временем возвращения к концепции изначально холодной Земли. Во-первых, нашлись серьезные, чисто астрономические, возражения против планетезимальной теории. Г. Рессел, например, обратил внимание на то простое обстоятельство, что если между Солнцем и проходящей звездой про-

тянется лента из звездного вещества, то ее средняя часть (где притяжение двух светил взаимно уравновешивается) должна будет пребывать в полной неподвижности. И напротив, выяснилось, что некоторые оказавшиеся ошибочными положения Лапласа вполне могут быть откорректированы в рамках дальнейшего развития небулярной теории. В качестве примера можно привести гипотезу О. Ю. Шмидта (в ней газо-пылевое облако захватывается уже существующим на тот момент Солнцем) или более популярную ныне модель К. фон Вайцзеккера (в ней вращающаяся небула представляет собой уже не *гомогенный шар*, как у Лапласа, а систему разноскоростных вихрей, несколько напоминающую шарикоподшипник). Полагают также, что газ и пыль во вращающейся газо-пылевой туманности ведут себя по-разному: пыль собирается в плоский экваториальный диск, а газ образует почти шарообразное облако, густеющее по направлению к центру туманности. Впоследствии пыль экваториального диска слипается в планеты, а газ под собственной тяжестью разогревается так, что «вспыхивает» в виде Солнца.

Более существенным для победы «холодной» концепции оказалось другое: был найден убедительный и при этом достаточно простой ответ на вопрос – откуда же берется тепло, разогревшее недра изначально холодной Земли до столь высоких температур? Этих источников тепла, как сейчас полагают, два: энергия распада радиоактивных элементов и **гравитационная дифференциация недр**. С радиоактивностью все достаточно ясно, да и источник это второстепенный – на него приходится, согласно современным оценкам, не более 15 % энергии разогрева. Идея же гравитационной *дифференциации* недр (ее детальную разработку связывают с именем О. Г. Сорохтина) заключается в следующем.

Зная массу и объем Земли (они были рассчитаны еще в XVIII веке), легко определить у с р е д н е н н у ю плотность земного вещества – $5,5 \text{ г/см}^3$. Между тем плотность доступных нам для прямого изучения горных пород в д в о е м е н ь ш е : средняя плотность вещества земной коры составляет $2,8 \text{ г/см}^3$. Отсюда ясно, что вещество в глубоких недрах Земли должно иметь плотность много выше средней.

Известно, что почти 9/10 массы Земли приходится на долю всего четырех химических элементов – кислорода (входящего в состав окислов), кремния, алюминия и железа. Поэтому можно с достаточной уверенностью утверждать, что более «легкие» наружные слои планеты состоят преимущественно из соединений кремния (алюмосиликатов), а «тяжелые» внутренние – железа.

В момент образования Земли («горячим» или «холодным» способом – для нас сейчас неважно) «тяжелые» и «легкие» элементы и

их соединения не могли не быть полностью перемешаны. Однако дальше начинается их гравитационная дифференциация: под действием силы тяжести «тяжелые» соединения (железо) «тонут» – опускаются к центру планеты, а «легкие» (кремний) – «всплывают» к ее поверхности. Давайте теперь рассмотрим этот процесс в мысленно вырезанном вертикальном столбе земного вещества, основание которого – центр планеты, а вершина – ее поверхность. «Тонущее» железо постоянно смещает центр тяжести этого столба к его основанию. При этом потенциальная энергия столба (пропорциональная произведению массы тела на высоту его подъема, что в нашем случае составляет расстояние между центром Земли и центром тяжести столба) постоянно уменьшается. Суммарная же энергия Земли, в соответствии с законами сохранения, неизменна; следовательно, теряющаяся в процессе гравитационной дифференциации потенциальная энергия может преобразовываться лишь в кинетическую энергию молекул, т. е. выделяться в виде тепла.

Расчеты геофизиков показывают, что эта энергия составляет чудовищную величину $4 \cdot 10^{30}$ кал (что эквивалентно триллиону суммарных ядерных боезапасов всех стран мира). Этого вполне достаточно для того, чтобы – даже не прибегая к помощи энергии радиоактивного распада – разогреть недра изначально холодной Земли до расплавленного состояния. Однако, рассчитывая тепловой баланс Земли за всю ее историю, геофизики пришли к выводу, что температура ее недр лишь местами могла достигать до $1\ 600\ ^\circ\text{C}$, в основном составляя около $1\ 200\ ^\circ\text{C}$; а это означает, что наша планета, вопреки бытовавшим ранее представлениям, *никогда не была полностью расплавленной*. Разумеется, планета постоянно теряет тепловую энергию, остывая с поверхности, но этот расход в значительной степени (если не полностью) компенсируется излучением Солнца.

Итак, Земля на протяжении всей своей истории представляет собой твердое тело (более того, в глубинах, при высоких давлениях – очень твердое тело), которое, однако, парадоксальным образом ведет себя при очень больших постоянных нагрузках как *чрезвычайно вязкая жидкость*. Сама форма планеты – эллипсоид с чуть выпяченным Северным полюсом и чуть вдавленным Южным – идеально соответствует той, что должна принимать жидкость в состоянии равновесия. В толще этой «жидкости» постоянно происходят чрезвычайно медленные, но немыслимо мощные движения колоссальных масс вещества, с которыми связаны вулканизм, горообразование, горизонтальные перемещения континентов и т. д. – их закономерности мы будем обсуждать в следующей главе. Здесь важно запомнить, что источником энергии для всех этих процессов является в конечном счете все та же гравитационная дифференциация ве-

щества в недрах планеты. Соответственно, когда этот процесс завершится полностью, наша планета станет геологически неактивной, «мертвой» – подобно Луне. Согласно расчетам геофизиков, к настоящему моменту уже 85 % имеющегося на Земле железа опустилось в ее ядро, а на «оседание» оставшихся 15 % потребуется еще около 1,5 млрд лет.

В результате гравитационной дифференциации недра планеты оказываются разделенными (как молоко в сепараторе) на три основных слоя: «тяжелый», «промежуточный» и «легкий». Внутренний «тяжелый» слой (с плотностью вещества около 8 г/см^3) – центральное **ядро**, состоящее из соединений железа и иных металлов; из 6 400 км, составляющих радиус планеты, на ядро приходится 2 900 км. Поверхностный «легкий» слой (плотность его вещества около $2,5 \text{ г/см}^3$) называется **корой**. Средняя толщина коры всего навсего 33 км; она отделена от нижележащих слоев **поверхностью Мохоровичича**, при переходе через которую скачкообразно увеличивается скорость распространения упругих волн. Между корой и ядром располагается «промежуточный» слой – **мантия**; ее породы имеют плотность около $3,5 \text{ г/см}^3$ и находятся в частично расплавленном состоянии. **Верхняя мантия** отделена от **нижней мантии** лежащим в 60–250 км от поверхности расплавленным слоем базальтов – **астеносферой**; верхняя мантия вместе с корой образует твердую оболочку планеты – **литосферу** (рис. 4). В астеносфере находятся магматические очаги, питающие вулканы, деятельности которых Земля обязана своей подвижной оболочкой – **гидросферой** и **атмосферой**.

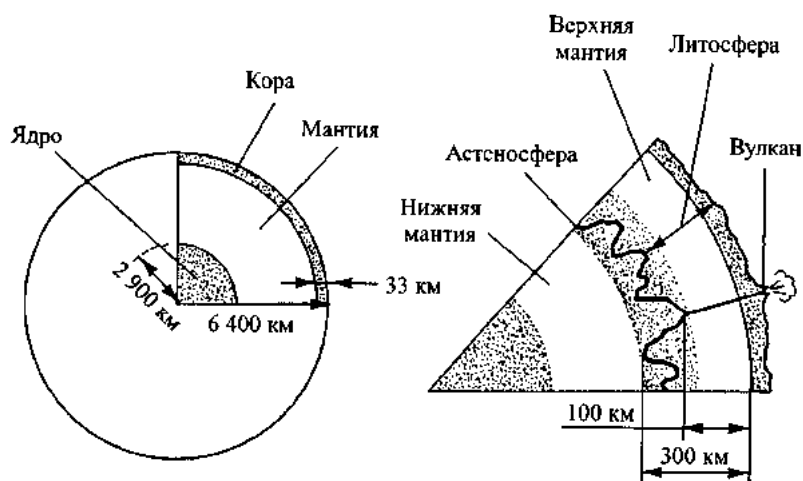


Рис. 4. Структура недр планеты (со схематическим вулканом)

Согласно современным представлениям, атмосфера и гидросфера возникли в результате *дегазации магмы*, выплавляющейся при вулканических процессах из верхней мантии и создающей земную кору. Атмосфера и гидросфера состоят из легких летучих веществ (соединений водорода, углерода и азота), содержание которых на Земле в целом очень мало – примерно в миллион раз меньше, чем в космосе. Причина такого дефицита состоит в том, что эти летучие вещества были «вымыты» еще из протопланетного облака *солнечным ветром* (т. е. потоками солнечной плазмы) и *давлением света*. В момент образования Земли из протопланетного облака все элементы ее будущей атмосферы и гидросферы находились в связанном виде, в составе твердых веществ: вода – в гидрокислах, азот – в нитридах (и, возможно, в нитратах), кислород – в окислах металлов, углерод – в графите, карбидах и карбонатах.

Современные вулканические газы примерно на 75 % состоят из паров воды и на 15 % – из углекислого газа, а остаток приходится на метан, аммиак, соединения серы (H_2S и SO_2) и «кислые дымы» (HCl , HF , HBr , HI), а также инертные газы; свободный кислород полностью отсутствует. Изучение содержимого газовых пузырьков в древнейших (катархейских) кварцитах Алданского щита показало, что качественный состав этих газов полностью соответствует тому, что перечислено выше. Поскольку эта **первичная атмосфера** была еще очень тонкой, температура на поверхности Земли равнялась **температуре лучистого равновесия**, получающейся при выравнивании потока солнечного тепла, поглощаемого поверхностью, с потоком тепла, излучаемым ею; для планеты с параметрами Земли температура лучистого равновесия равна примерно $15^\circ C$.

В итоге почти весь водяной пар из состава вулканических газов должен был конденсироваться, формируя гидросферу. В этот **первичный океан** переходили, растворяясь в воде, и другие компоненты вулканических газов – большая часть углекислого газа, «кислые дымы», окиси серы и часть аммиака. В результате первичная атмосфера (содержащая – в равновесии с оксаном – водяные пары, CO_2 , CO , CH_4 , NH_3 , H_2S , инертные газы и являющаяся в о с т а н о в и т е л ь н о й) оставалась тонкой и температура на поверхности планеты не отклонялась сколь-нибудь заметно от точки лучистого равновесия, оставаясь в пределах существования жидкой воды. Это и предопределило одно из главных отличий Земли от других планет Солнечной системы – постоянное наличие на ней гидросферы.

Как же изменялся объем гидросферы на протяжении ее истории? В расплавленном базальте (в астеносфере) при температуре $1\ 000^\circ C$ и давлении 5–10 тыс. атмосфер растворено до 7–8 % H_2O : именно столько воды, как установлено вулканологами, дегазируется при из-

лиянии лав. Большая часть этой воды (имеющей, таким образом, мантийное происхождение) пополняла собою гидросферу, но часть ее поглощалась обратно породами **океанической коры** (этот процесс называется **серпентинизацией**). Расчеты геофизиков показывают, что в катархее и архее воды в океанских впадинах было мало и она еще не прикрывала **срединно-океанические хребты**. В океаническую кору вода поступала не из океанов, а снизу – непосредственно из мантии. В начале протерозоя уровень океанов достиг вершин срединно-океанических хребтов, но на протяжении всего раннего протерозоя практически весь объем поступавшей в океаны воды поглощался породами океанической коры. К началу среднего протерозоя процессы серпентинизации закончились и океаническая кора обрела современный состав. С этого времени объем океанов вновь начал нарастать. Это будет продолжаться (с постепенным замедлением), пока на Земле не прекратятся вулканические процессы.

Если спросить человека: «Отчего море соленое?», он почти наверняка ответит: «Оттого же, отчего солончухи бессточные озера (вроде озера Эльтон, снабжающего нас поваренной солью): впадающие в море реки несут некоторое количество солей, потом вода испаряется, а соль остается». Ответ этот неверен: соленость океана имеет совершенно иную природу, чем соленость **внутриконтинентальных конечных водоемов стока**. Дело в том, что вода первичного океана имела различные примеси. Одним источником этих примесей были водорастворимые атмосферные газы, другим – горные породы, из которых в результате эрозии (как на суше, так и на морском дне) вымываются различные вещества. «Кислые дымы», растворяясь в воде, давали галогеновые кислоты, которые тут же реагировали с силикатами (основным компонентом горных пород) и извлекали из них эквивалентное количество металлов (прежде всего щелочных и щелочноземельных – Na, Mg, Ca, Sr, K, Li). При этом, во-первых, вода из кислой становилась практически нейтральной, а во-вторых, соли извлеченных из силикатов элементов переходили в раствор; таким образом, **вода океана с самого начала была соленой**. Концентрация катионов в морской воде совпадает с распространенностью этих металлов в породах земной коры, а вот содержание основных анионов (Cl, Br, SO₄, HCO₃) в морской воде намного выше того их количества, которое может быть извлечено из горных пород. Поэтому геохимики полагают, что все анионы морской воды возникли из продуктов дегазации мантии, а все катионы – из разрушенных горных пород.

Главным фактором, определяющим кислотность морской воды, является содержание в ней углекислого газа (CO₂ – водорастворим, сейчас в океанах его растворено 140 трлн т – против 2,6 трлн т, со-

держащихся в атмосфере). В океанах существует динамическое равновесие между нерастворимым карбонатом кальция CaCO_3 и растворимым бикарбонатом $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$: при недостатке CO_2 «лишний» бикарбонат превращается в карбонат и выпадает в осадок, а при избытке CO_2 карбонат превращается в бикарбонат и переходит в раствор. **Карбонатно-бикарбонатный буфер** возник в океане на самом начальном этапе его существования, и с тех пор он поддерживает кислотность океанской воды на стабильном уровне.

Что касается атмосферы, то ее состав стал меняться в протерозое, когда фотосинтезирующие организмы начали вырабатывать (в качестве побочного продукта своей жизнедеятельности) свободный кислород; сейчас считается твердо установленным, что *вся свободный кислород планеты имеет биогенное происхождение*. Кислород, в отличие от углекислого газа, плохо растворим в воде (соотношение между атмосферным и растворенным в воде CO_2 составляет, как мы видели, 1:60, а для O_2 оно составляет 130:1), и потому почти весь прирост кислорода идет в атмосферу. Там он окисляет CO и CH_4 до CO_2 , H_2S – до S и SO_2 , а NH_3 – до N_2 ; самородная сера, естественно, выпадает на поверхность, углекислый газ и сернистый ангидрид растворяются в океане, и в итоге в атмосфере остаются только химически инертный азот (78 %) и кислород (21 %). Атмосфера из *восстановительной* становится современной, *окислительной*; впрочем, подробнее историю кислорода на Земле мы обсудим позднее, там, где речь пойдет о ранней эволюции живых существ (глава 5).

Помимо кислорода и азота, в атмосфере содержится небольшое количество так называемых **парниковых газов** – углекислый газ, водяной пар и метан. Составляя ничтожную долю атмосферы (менее 1 %), они, тем не менее, оказывают важное влияние на глобальный климат. Все дело в особых свойствах этих газов: будучи сравнительно прозрачными для коротковолнового излучения, поступающего от Солнца, они в то же время непрозрачны для длинноволнового – излучаемого Землей в космос. По этой причине вариации в количестве атмосферного CO_2 могут вызывать существенные изменения теплового баланса планеты: с ростом концентрации этого газа атмосфера по своим свойствам все более приближается к стеклянной крыше парника, которая обеспечивает нагрев оранжерейного воздуха путем «улавливания» лучистой энергии, – **парниковый эффект**.

Эволюция земной коры. Дрейф континентов и спринг океанического дна. Мантийная конвекция



Горные породы, формирующие кору Земли, как мы помним, бывают **изверженные** – первичные, образовавшиеся при охлаждении и затвердевании *магмы*, и **осадочные** – вторичные, образовавшиеся в результате эрозии и накопления осадков на дне водоемов. Осадочные породы почти полностью покрывают поверхность суши, формируя (в числе прочего) значительную часть высочайших горных систем. Это означает, что порода, из которой слагаются ныне вершины Альп или Гималаев, когда-то формировалась под водой, ниже уровня моря. Поразительно, не так ли? Хотя любой геолог считает это обстоятельство совершенно *тривиальным*.

В 1852 году Л. Эли де Бомон предложил для объяснения **орогенеза** (процесса горообразования) **контракционную теорию** (от латинского *contractio* – сжатие); она основывалась на предположении об **изначально горячей Земле**. Итак, имеется огненный шар из раскаленного газа, который, остывая с поверхности, начинает покрываться твердой коркой. Объем любого остывающего тела уменьшается, и остывающая корка «садится», растрескиваясь подобно *такыру*⁷. Возникшие трещины – самые глубокие части на поверхности планеты, и потому именно в них происходит самое интенсивное осадконакопление. Тем временем внутренние части шара тоже остывают и весь он постепенно уменьшается в объеме; при этом потрескавшаяся «кожура» начинает собираться в складки и заполненные осадками трещины выпирают наружу, образуя горные хребты.

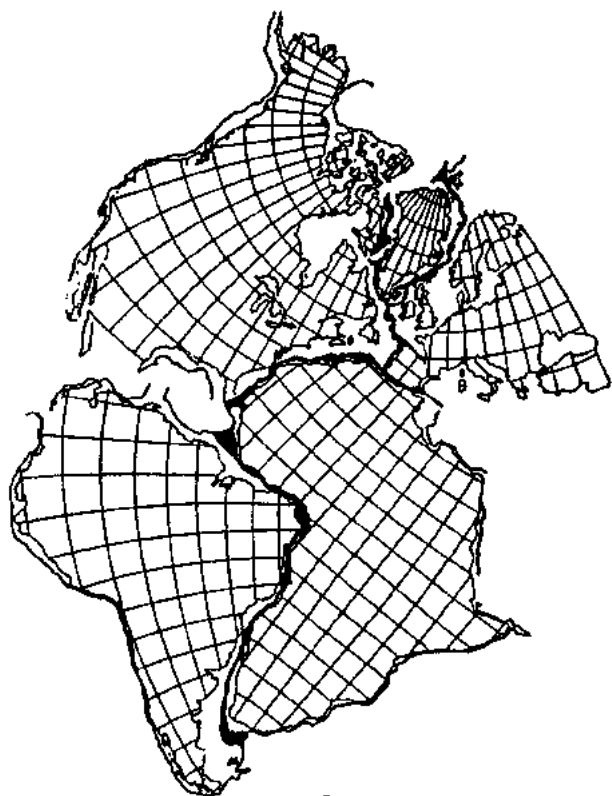
Контракционная теория имела множество уязвимых мест. Подсчеты показывали, что для предполагаемых ею изменений объема планеты необходимо изменение температуры на несколько тысяч градусов, что уже само по себе маловероятно. А поскольку различные горные системы образовывались в **разное время**, то получается, что происходило **несколько последовательных падений**

⁷ Такыры – возникающие в зоне пустынь гладкие и ровные глинистые поверхности, похожие на мостовые: они разбиты трещинами на отдельные плитки (часто правильные шестиугольники) площадью около 1 м².

температуры – на несколько тысяч градусов каждое; исходная же температура получалась просто невообразимой. А между тем на Земле в это время существовала жизнь – соответствующие осадочные породы содержат ископаемых. Как такое может быть?

Но ничего лучшего в распоряжении геологов не было до 1912 года, когда А. Вегенер предложил свою теорию **дрейфа континентов** (т. е. их горизонтальных перемещений), объяснявшую с единых позиций целый ряд явлений, в том числе процесс орогенеза. Отправным пунктом в построениях Вегенера было удивительное сходство береговых линий континентов по разные стороны Атлантического океана (рис. 5, а), на которое обращали внимание многие естествоиспытатели еще с XVII века (Ф. Бэкон). Вегенер не довольствовался совмещением контуров всех приатлантических и – в несколько меньшей степени – прииндоокеанских континентов (подобно кусочкам мозаики, формирующим единое панно). Он показал практически полную идентичность позднепалеозойских и раннемезозойских геологических разрезов Африки и Южной Америки, находящихся ныне по разные стороны Южной Атлантики, и очень высокое единство позднепалеозойской флоры и фауны всех разделенных теперь океанами материков Южного полушария и Индии. Это привело его к выводу о том, что в конце палеозоя все материки были собраны в единый протоконтинент – **Пангею**, состоящий из двух блоков: северного, **Лавразии** (Северная Америка и Евразия без Индостана), и южного, **Гондваны** (Южная Америка, Африка, Индостан, Австралия и Антарктида), разделенных морем **Тетис**. Пангея была окружена единственным же – огромным – океаном; таких океанов, как Атлантический и Индийский, в то время еще не существовало.

Доказательством того, что в прошлом материки располагались на земном шаре иначе, Вегенер вполне справедливо считал данные о климате разных частей Гондваны. С одной стороны, в Трансантарктических горах, у самого Южного полюса, экспедицией Р. Скотта были найдены позднепалеозойские ископаемые деревья, принадлежащие к *глоссоптериевой флоре* (см. главу 9) – той же самой, что и на прочих Гондванских материках. С другой стороны, в это же время в Индии, Бразилии, Экваториальной Африке и Австралии образовывались ледниковые отложения – **тиллиты**, основу которых составляет галька со специфической окатанностью и штриховкой (рис. 5, б). Эти факты можно согласовать, только если допустить, что некогда Южная Америка, Африка, Австралия и Индия располагались гораздо ближе к Южному полюсу, а Антарктида, напротив, существенно дальше от него, чем в наши дни. Попытки решить проблему, перемещая по глобусу сам Южный полюс при неизменном, нынешнем, положении материков ничего не дают. (При желании можете сами поскладывать эту мозаику.)



a



б

Рис. 5. Истоки возникновения теории дрейфа континентов:

a – совмещение береговых линий приатлантических материков;
б – следы пермо-карбонového оледенения на современных континентах
 (по Мониу, 1980, и Вегенеру, 1925)

Надо заметить, что былое территориальное единство континентов Южного полушария допускалось многими геологами, однако все они, в том числе Э. Зюсс, предложивший термин «Гондвана» (от названия древнесиндийского племени гондов), считали нынешнее положение материков неизменным и предполагали, что между ними существовали некие сухопутные соединения, впоследствии погружившиеся в океан. Вегенер же, вместо того чтобы «строить» такие «сухопутные мосты», предположил, что материки перемещаются по поверхности планеты: Южная Америка отодвигается от Африки, Индостан приблизился к Евразии и столкнулся с ней...

Ко времени исследований Вегенера уже стало ясно, что существование погружившихся в океан «сухопутных мостов» невозможно, т. к. континентальная кора принципиально отлична по своему строению от коры на дне океанов. В геофизике уже тогда был разработан и широко применялся метод измерения **гравитационных аномалий** (ГА). Всем известная величина ускорения свободного падения $g = 9,8 \text{ м/с}^2$, характеризующая силу земного притяжения, в действительности есть величина усредненная. Вблизи больших масс сила притяжения (в соответствии с законом всемирного тяготения) будет больше. Поэтому на тех участках Земли, где плотность слагающих ее горных пород выше средней, величина g будет несколько больше $9,8 \text{ м/с}^2$, а там, где эта плотность ниже средней (**дефицит массы**), – наоборот. Эти отклонения и называют, соответственно, положительными и отрицательными гравитационными аномалиями. Начав измерения еще в 50-х годах XIX века, ученые не без удивления обнаружили, что вблизи больших гор отсутствуют положительные ГА: эффект притяжения самих горных массивов полностью компенсируется дефицитом массы под ними; вообще под районами с высоким рельефом повсеместно залегают скопления вещества относительно малой плотности. И наоборот, в океанах, где следовало бы ожидать крупных отрицательных ГА (ведь плотность воды, заполняющей впадины океанов, в 2,5–3 раза ниже плотности горных пород, залегающих на таком же уровне на материках), ничего подобного не наблюдается; следовательно, океанское дно должно в основном состоять из пород существенно более плотных, чем те, что слагают материки.

Из всего этого был сделан совершенно правильный вывод о том, что породы коры легче пород мантии и «плавают» в ней подобно айсбергам (или как металлические пластины в ванне со ртутью). Плавающий айсберг, в соответствии с законом Архимеда, должен быть глубоко (на 5/6 своего объема) погружен в воду; чем выше его надводная часть, тем больше должна быть подводная (рис. 6). На дне океанов слой коры очень тонок, тогда как материки сформированы во много раз более толстой и более легкой корой (в 50-е годы XX века это было

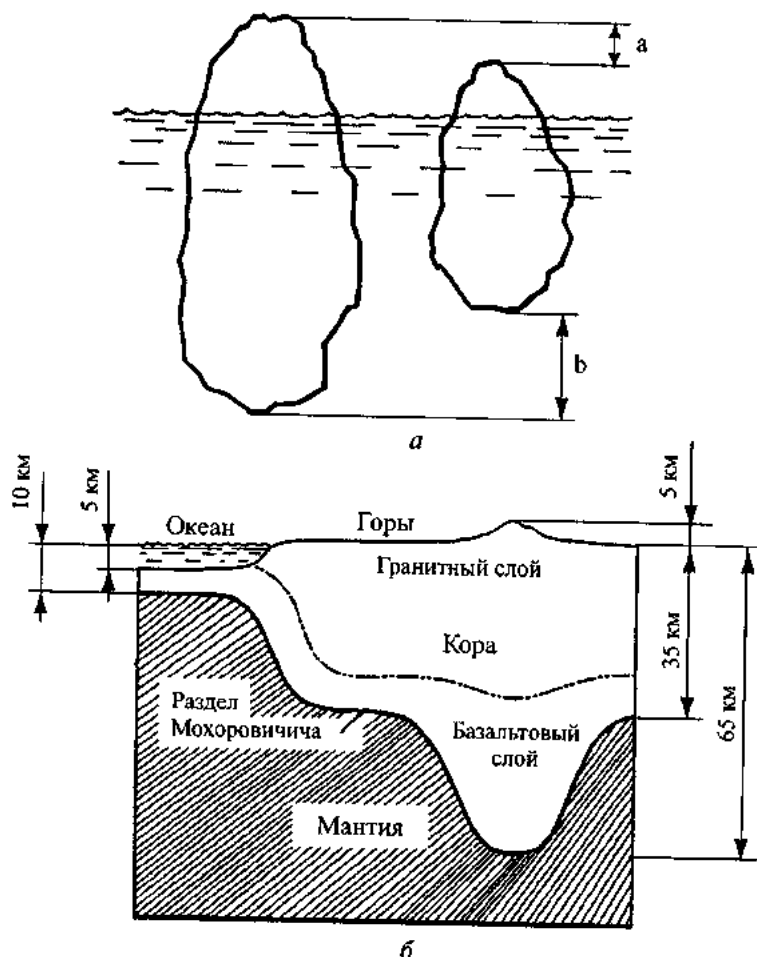


Рис. 6. Изостазия:

a – соотношение в различиях между величиной надводных и подводных частей двух айсбергов (*a*:*b*); *б* – структура континентальной и океанической коры (по Уеда, 1980)

подтверждено прямыми измерениями – средняя толщина континентальной и океанической коры составляет 36 и 7,5 км, соответственно); максимальной же толщины кора достигает под горными системами («У гор глубокие корни»). Это явление было названо **изостатическим равновесием**, или просто **изостазией** – взаимное уравнивание по закону Архимеда, когда вес погруженного тела (коры) равен весу вытесненной им жидкости (мантийного вещества). Необходимо помнить, что «жидкость», в которую погружена кора, обладает столь большой вязкостью, что при относительно быстрых (сотни – первые тысячи лет) нагрузках ведет себя как твердое тело.

Итак, Вегенер фактически объединил концепцию изостазии (этот термин был введен Даттоном в 1892 году, но сама концепция гораздо старше) с данными по геологии и палеоклиматологии южных материков и создал в итоге свою теорию дрейфа континентов. Согласно ей изостатические «айсберги»-материки медленно дрейфуют в чрезвычайно вязком мантийном веществе. Праматерик Гондвана, первоначально располагавшийся в высоких широтах Южного полушария, раскололся на фрагменты, часть из которых затем переместилась еще дальше к Южному полюсу (Антарктида), а остальные, напротив, приблизились к экватору (Южная Америка, Африка, Австралия) или даже пересекли его и оказались в Северном полушарии (Индия). Когда материки сталкиваются между собой, кора сминается в складки, образуя горы; если продолжать аналогию с плавучими льдами, то орогенез соответствует процессу образования торосов.

Тeorия дрейфа континентов быстро завоевала популярность, которая, однако, оказалась недолгой. Ни Вегенеру, ни его сторонникам не удалось найти сил, заставляющих материк продвигаться вперед, преодолевая колоссальное сопротивление мантийного вещества. Попытки объяснить это движение *кориолисовыми силами* (инерционные силы, возникающие на поверхности вращающегося тела, вектор которых направлен против направления вращения) и тяготением Луны были тут же отвергнуты геофизиками как несерьезные. Несколько десятилетий к концепции горизонтальных перемещений континентов относились как к изящной фантазии, но в начале 60-х годов она получила подтверждение с совершенно неожиданной стороны – из области палеомагнитных исследований.

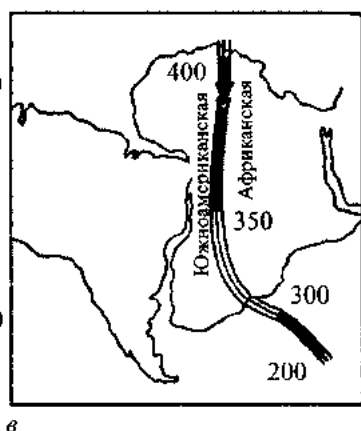
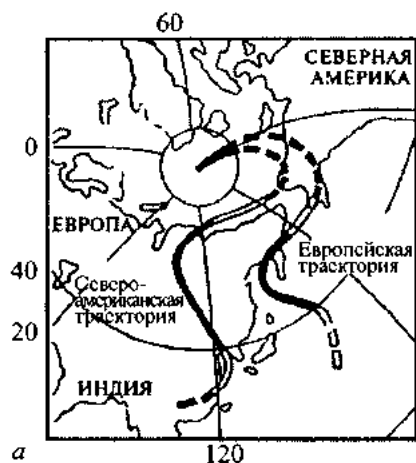
Если нагреть постоянный магнит выше определенной температуры, называемой **точкой Кюри**, то он теряет свои магнитные свойства, но затем, при охлаждении, вновь восстанавливает их. При прохождении точки Кюри застывающая изверженная горная порода, которая содержит ферромагнитные минералы (соединения железа и никеля), намагничивается и ориентируется в соответствии с существующим в это время магнитным полем; это явление называется **остаточной намагниченностью**. Иными словами, содержащая соединения железа (или иных *ферромагнетиков*) горная порода в известном смысле представляет собой стрелку компаса, указывающую направление на магнитный полюс Земли *в момент застывания породы*. Если же у нас есть более одной такой «стрелки», то пересечение указываемых ими направлений даст нам и точное положение полюса в соответствующую эпоху, и, с другой стороны, географическую широту района образования каждой из наших «стрелок»-пород (направление линий намагниченности породы относительно земной поверхности меняется от 90° на полюсе до 0° на экваторе). А поскольку

ку для изверженной породы можно радиоизотопным методом определить абсолютный возраст (см. главу 1), то возникает возможность нарисовать довольно точную картину расположения континента относительно полюса в различные моменты истории.

В результате этих исследований выяснились две вещи. Во-первых, теперь было прямо доказано, что все «Гондванские» материка действительно находились некогда в гораздо более высоких широтах Южного полушария, чем ныне. Во-вторых, общая картина положения полюсов в геологическом прошлом получалась какая-то странная. Данные по каждому отдельному матерiku «рисуют» вполне согласованную траекторию перемещений полюсов (например, Северный полюс относительно Евразии начиная с карбона двигался из центральной части Тихого океана до своего нынешнего положения по S-образной кривой, проходящей через Берингов пролив), однако траектории, даваемые разными материками, не совпадают между собой – за исключением того, что все они заканчиваются близ современного полюса (рис. 7, а и б). Эта картина казалась совершенно необъяснимой до тех пор, пока С. Ранкорн не догадался (в 1962 году) «сдвинуть» материка в соответствии с полузабытыми уже реконструкциями Вегенера. При таком их положении соответствующие палеомагнитные траектории совместились между собой практически идеально (рис. 7, в).

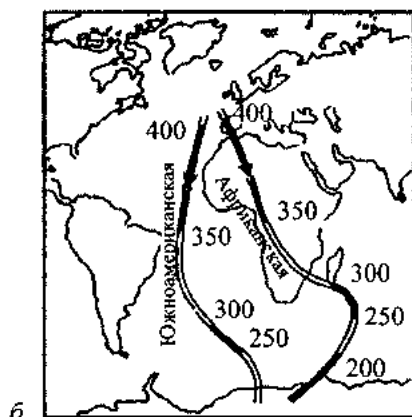
Тем временем накапливались и новые данные о строении дна океанов. Была детально закартирована глобальная (т. е. охватывающая весь земной шар) система срединно-океанических хребтов и располагающихся в периферических частях океанов **глубоководных желобов**, с которыми связаны районы активного вулканизма и землетрясений. По гребню срединно-океанического хребта проходит **рифт** – глубокая продольная трещина, над которой фиксируется постоянный мощный тепловой ток. С глубоководными желобами же связаны сильные отрицательные гравитационные аномалии, означающие, что дефицит массы внутри желобов (которые наполнены водой – веществом менее плотным, чем окружающие их горные породы) не компенсируется избытком массы на их дне. Поскольку желоба не имеют «тяжелого» дна, то оно, в соответствии с изостазией, должно было бы «всплывать», ликвидируя тем самым желоб как таковой; а раз этого в действительности не происходит, то должна существовать некая иная (негравитационная) сила, удерживающая желоб в прогнутом состоянии.

В 1962 Г. Хесс суммировал эти данные, сформулировав свою гипотезу **разрастания (спрединга) океанического дна**. Он предположил, что в мантии происходит **конвекция**, т. е. тепловое перемешивание вещества (подробнее об этом чуть дальше). Горячее, час-



а

б



в

Рис. 7. Траектории движения полюса относительно континентов при их современном расположении:

а – Северного относительно Европы и Северной Америки; б – Южного относительно Африки и Южной Америки; в – те же траектории, но при совмещении приатлантических частей континентов в соответствии с реконструкциями Вегенера (по Монину, 1980)

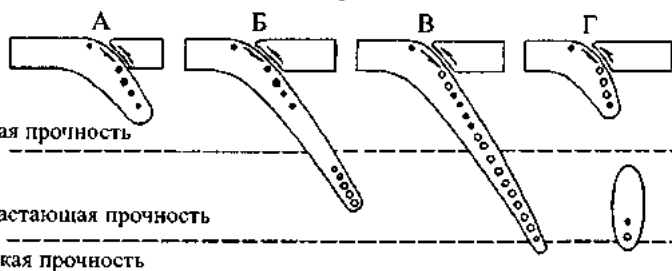
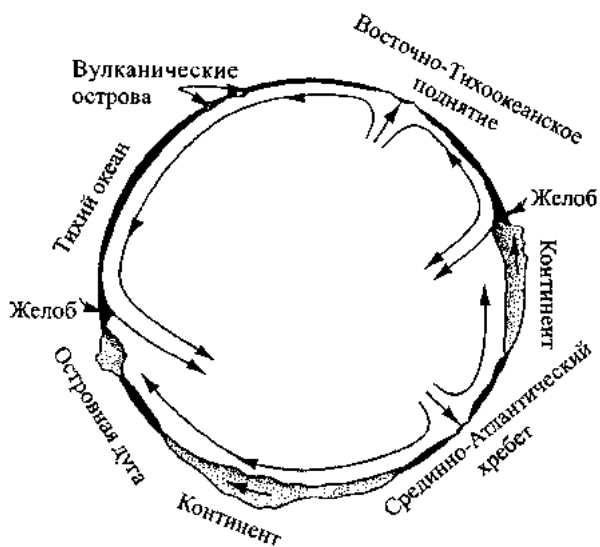
тично расплавленное мантийное вещество поднимается на поверхность по рифтовым трещинам; оно постоянно раздвигает края рифта и одновременно, застывая, наращивает их изнутри. При этом возникают многочисленные мелкофокусные землетрясения (с эпицентром на глубине несколько десятков километров). Хесс писал: «Этот процесс несколько отличается от дрейфа материков. Континенты не прокладывают себе путь сквозь океаническое дно под воздействием какой-то неведомой силы, а пассивно плывут в мантийном материале, который поднимается вверх под гребнем хребта и затем распространяется от него в обе стороны». Срединно-океанический хребет, таким образом, является просто-напросто местом, где на поверхность планеты выходит восходящий конвекционный ток, как в кастрюле, в которой варится кисель или жидкая каша; материк же (в рамках такой аналогии) является пенкой на этом киселе.

Если на срединно-океанических хребтах постоянно образуется новая океаническая кора, то должно быть и место, где происходит обратный процесс, — ведь суммарная-то поверхность планеты не увеличивается. Где кора уходит обратно в некогда породившую ее мантию? В глубоководных желобах. Именно продольное давление постоянно расширяющейся океанической коры и является той силой, которая удерживает желоба в прогнутom состоянии и не дает им дну «всплывать». А энергия напряжений, возникающих, когда твердая кора вдвигается в лишь частично расплавленную мантию, выделяется в виде **глубокофокусных землетрясений** (с эпицентром на глубине до 600—650 км) и извержений вулканов (рис. 8).

В воображении океаническое дно представляется гигантской конвейерной лентой, выходящей на поверхность в рифтовых зонах срединно-океанических хребтов и затем скрывающейся в глубоководных желобах. Предположение, что возраст океанической коры должен увеличиваться по мере удаления от рифта и достигать максимума на окраинах океанов, было блестяще подтверждено открытием на дне океанов так называемых **полосовых магнитных аномалий**.

Еще в 1906 году Б. Брюн, изучая остаточную намагниченность некоторых лав, установил, что она противоположна по направлению современному геомагнитному полю. Впоследствии было установлено, что такая обратная намагниченность — явление достаточно распространенное; при этом она явно создается не какими-то особыми свойствами самих этих изверженных пород, а обратной полярностью магнитного поля Земли в момент их остывания. Оказалось, что обращения (инверсии) геомагнитного поля, когда Северный и Южный полюса постоянного магнита (коим является Земля) меняются местами, происходят регулярно. В начале 60-х годов в результате определения абсолютного возраста соответствующих лав калий-аргоновым методом была разработана **шкала инверсий геомагнитного поля**, состоящая из чередующихся эпох нормальной (т. е. такой же, как в наши дни) и обратной полярности. Эта шкала стала основой для принципиально нового раздела стратиграфии — **магнито-стратиграфии**.

Понятно, что образующиеся в рифтовых зонах породы океанической коры при своем остывании в соответствующие эпохи полярности тоже должны были приобретать, соответственно, нормальную или обратную намагниченность. Как выяснилось, эту намагниченность можно измерять прямо с океанской поверхности, не прибегая к анализу самого донного вещества. В 1963—64 годах независимо друг от друга Л. Морли, Ф. Вейн и Д. Мэтьюз пришли к выводу о том, что при спрединге океанического дна на нем должны образовываться полосы положительных и отрицательных магнитных аномалий,



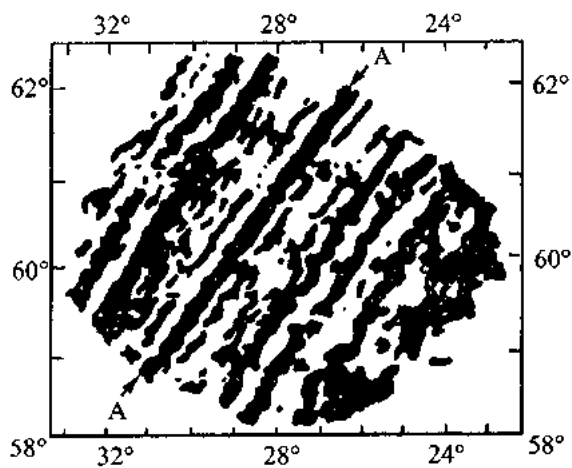
параллельные срединно-океаническим хребтам и симметричные относительно них; при этом ширина таких полос должна быть пропорциональна длительности соответствующих эпох полярности. Это предположение полностью подтвердилось (рис. 9, а). Тогда же родилась еще одна аналогия: океаническое дно – это магнитофонная лента, на которой записана история магнитного поля Земли.

Некоторое время спустя в результате глубоководных бурений были получены образцы как изверженных пород океанической коры (пригодные для определения их абсолютного возраста), так и лежащих непосредственно на них осадочных слоев с ископаемыми. Картина приобрела завершенность. Возраст океанической коры, например, в Атлантическом океане действительно постепенно «удревняется» – от почти современного у рифта до раннеюрского (170 млн лет) у побережья северной Америки. При этом ни в одном океане не удалось обнаружить коры *более древней, чем юрская*. Это полностью соответствует предположению, что вся океаническая кора со временем возвращается в мантию путем ее поглощения в глубоководных желобах (рис. 9, б).

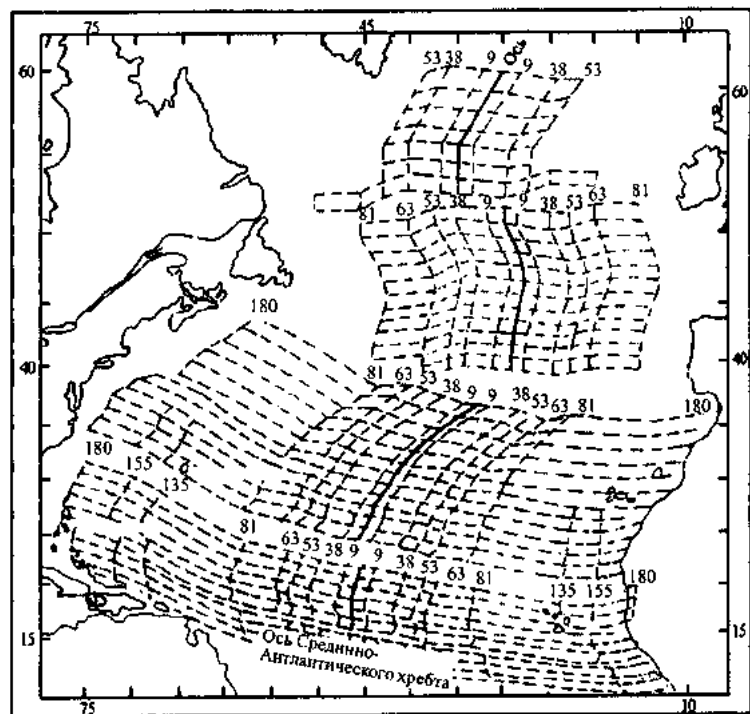
Спрединг океанического дна – это один из «китов», на которых стоит господствующая ныне в геологии концепция тектоники литосферных плит. Из многих ее аспектов нас будет интересовать лишь рисуемая ею картина перемещения и взаиморасположения континентов в различные периоды прошлого, ибо именно эти перемещения в значительной степени определяют характер климата соответствующей эпохи. Глядя на реконструкции (рис. 10), мы видим, что материки могут «слипаться» в обширные континентальные массы (Гондвана, Пангея), которые затем раскалываются на отдельные фрагменты и вновь сталкиваются между собой (Азия и Индостан). Возникает естественный вопрос: является ли это движение бессистемным, «бруновским», или оно определяется некими закономерностями? И здесь нам придется вернуться к упомянутому выше процессу мантийной конвекции.

Что такое конвекция вообще? Вот мы поставили на плиту чайник. Через некоторое время придонный слой воды нагревается от конфорки. Поскольку любое вещество при нагревании расширяется,

Рис. 8. Модель конвекции в мантии как механизма континентального дрейфа – а; схематический разрез Земли на основе гипотезы разрастания (спрединга) океанического дна – б; район глубоководного желоба – в: литосферная плита погружается в астеносферу (А), упирается в ее днище (Б и В) и разламывается – отламывается часть (Г). В зоне «трения» плит – мелкофокусные землетрясения (черные кружки), в зоне «упора» и «разлома» плиты – глубокофокусные землетрясения (белые кружки) (по Уеда, 1980)



a



b

Рис. 9. Свидетельства спрединга океанического дна:
 а – аномалии величины напряженности магнитного поля в районе Срединно-Атлантического хребта; б – карта значений возраста дна Северной Атлантики (цифры – миллионы лет)
 (по Монину, 1980)

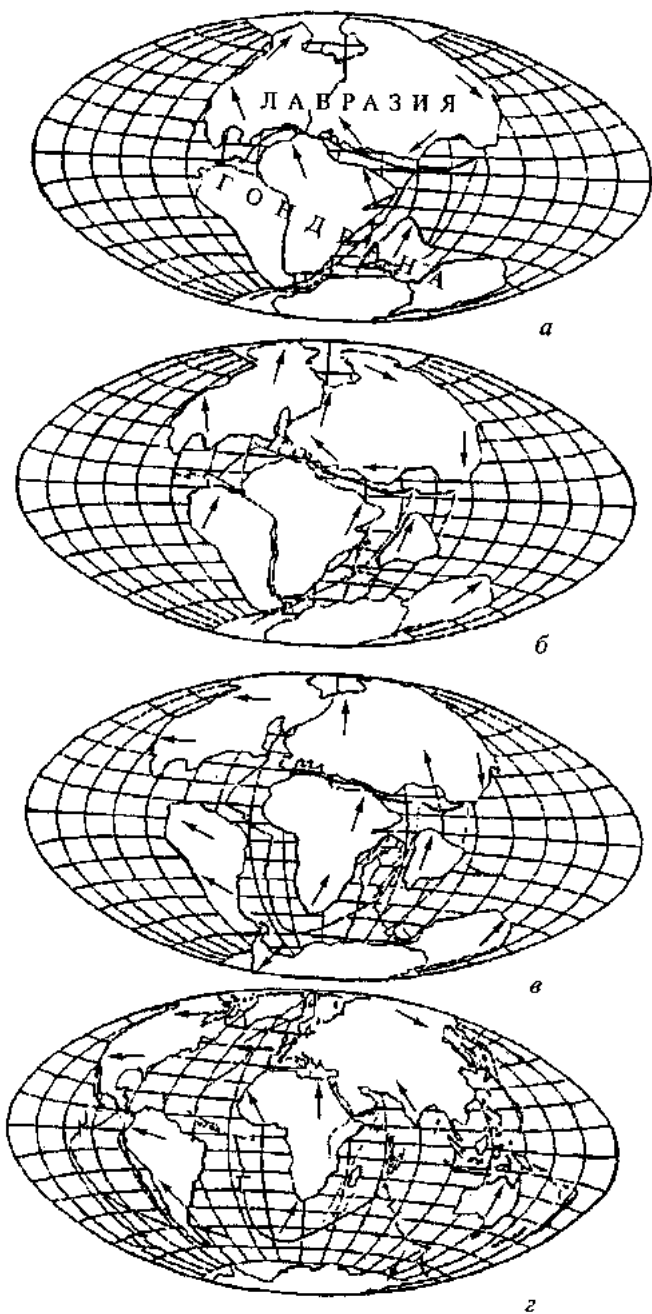


Рис. 10. Положение материков:
а – 180 млн лет назад; *б* – 135 млн лет назад; *в* – 65 млн лет назад; *г* – современное
 (по Монику, 1980)

эта придонная вода начинает занимать (при том же весе) несколько больший объем, а потому «всплывает» на поверхность – в соответствии с законом Архимеда. Холодные и, соответственно, «тяжелые» поверхностные слои «тонут», занимая место всплывших у источника тепла. Так образуется круговорот, называемый **конвекционным током**, который будет работать до тех пор, пока вся вода в сосуде не прогреется до одинаковой температуры.

Этот тип конвекционного процесса (который мы только что описали) называют **тепловой конвекцией**. Г. Хесс предполагал, что она то и происходит в мантии. Однако в последнее время геофизики отводят главную роль не тепловой, а **фазовой конвекции**. Дело в том, что существуют и другие (помимо нагрева) способы создать в среде архимедовы силы плавучести, которые породят конвекционный ток. Вспомним описанный в главе 2 процесс гравитационной дифференциации недр. Внутренние слои мантии, потерявшие при контакте с поверхностью ядра часть «ядерного» (богатого железом) вещества, обладают пониженной плотностью и **положительной плавучестью**; внешние слои мантии, напротив, уплотнились в результате выплавки из них «легкого», силикатного, вещества земной коры и обладают **отрицательной плавучестью**. Под действием этих архимедовых сил плавучести в мантии и развиваются крайне медленные (порядка нескольких сантиметров в год) конвекционные токи.

Объем вещества, охваченный конвекционным током, называют **конвективной ячейкой**. Весь объем греющегося чайника представляет собой единую ячейку. Если же мы станем нагревать широкий таз двумя удаленными друг от друга горелками, то у нас возникнут две относительно независимые системы циркуляции воды, взаимодействующие между собой. Ячейки бывают двух типов – открытые и закрытые. По краям открытых ячеек происходит подъем, а в центре – опускание вещества, т. е. в поверхностном слое вещество движется от краев к центру, а в придонном – от центра к краям; в закрытых ячейках, соответственно, все наоборот (рис. 11).

Литосферные плиты с «впяynnными» в них континентами оказываются вовлеченными в движение вещества мантии в поверхностном слое конвективных ячеек, перемещаются вместе с ним (мантийным веществом) от областей его подъема к областям опускания (сравните: в кастрюле с кипящим молоком – ячейке закрытого типа – пенка собирается у стенок). В толстостенной сферической оболочке (каковой является мантия планеты) лишь две схемы организации конвекционного процесса могут быть относительно устойчивы. Одной, более простой, будет **единственная ячейка**, охватывающая собою всю мантию, с **одним полюсом** подъема вещества и **одним же полюсом** его опускания. В этом случае континенты собираются

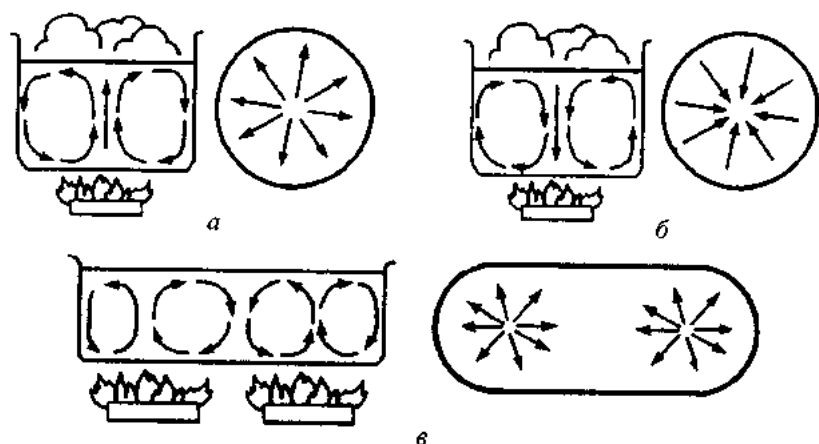
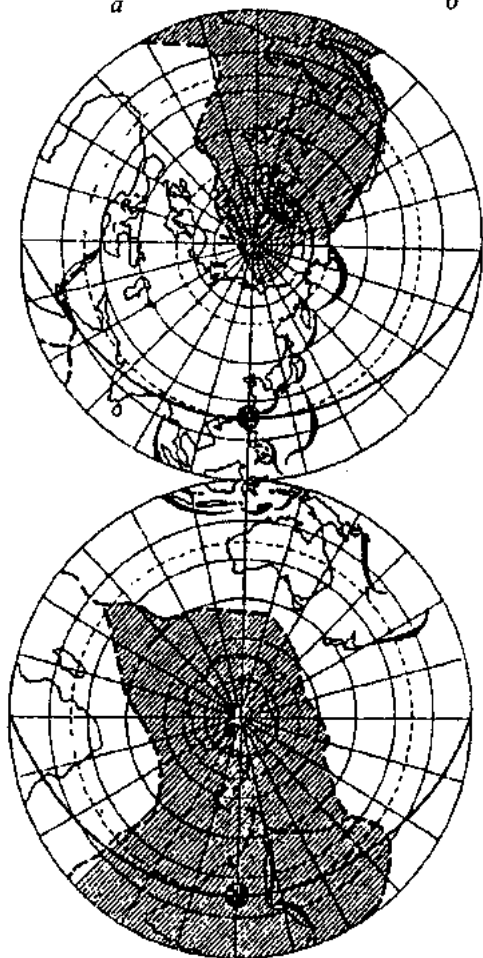
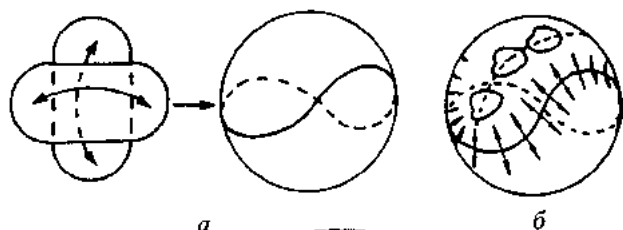


Рис. 11. Возникновение конвективной ячейки в нагреваемой жидкости – стрелками указано направление токов (слева вид сбоку, справа вид сверху): а – ячейка закрытого типа; б – ячейка открытого типа; в – двухъячейковая конвекция (две ячейки открытого типа)

воедино вокруг полюса опускания, освобождая вокруг полюса подъема «пустое» – океанское – полушарие; такая ситуация существовала, например, во времена Пангеи.

Другая, более сложная, схема действует в наши дни. Это пара открытых ячеек типа «*лоскутов теннисного мяча*» – очень точное и наглядное определение. Теннисный мяч состоит из двух половинок, соединенных между собой так, что соединяющий их шов волнообразно изогнут относительно экватора двумя гребнями и двумя ложбинами; лоскуты теннисного мяча (в отличие от детского резинового) вытянуты, и их продольные оси взаимно перпендикулярны (рис. 12). Зону подъема вещества (являющуюся одновременно и границей между этими ячейками открытого типа – тот самый волнообразно изогнутый «шов») и составляет глобальная система срединно-океанических хребтов. Зонами же опускания при такой схеме являются продольные оси ячеек (более или менее перпендикулярные друг другу), вдоль которых должны выстраиваться две цепочки материков. Примерно такая картина и наблюдается на Земле в настоящее время: одну группу материков образуют Африка, Евразия и Австралия, другую – Северная и Южная Америка и Антарктида. (Заметим, что в принципе возможна и такая двухъячейковая конвекция, когда граница между ячейками полностью совпадает с экватором планеты, однако это будет просто частный случай крайне малого искривления «шва».)

При **одноячейковой конвекции** положение полюсов подъема и опускания вещества всегда будет несколько отличаться от идеального



6

Рис. 12. Схема организации конвекционного процесса:

a – теннисный мяч, состоящий из двух лоскутов; *б* – схема поверхности планеты, имеющей две конвективные ячейки: «шов» – линия подъема мантийного вещества (срединно-океанические хребты), материи выстраиваются вдоль линии опускания мантийного вещества (оси каждого из лоскутов); *в* – поверхность современной Земли (заштрихован американо-антарктический «лоскут»)

(по Мониному, 1980)

(точно по диаметру планеты); там, где соединяющие их «меридианы» будут самыми длинными, образуется застойная область, в которой вещество не теряет железа и потому постепенно оказывается тяжелее окружающей его среды. Через некоторое время оно «проваливается» вглубь мантии, создавая второй полюс опускания и превращая конвекцию в двухъячейную. Двухъячейная конвекция постепенно ослабляется и затем переходит в одноячейную (одна из ячеек как бы «съедает» другую), и конвекционный цикл начинается заново. Таким образом, взаиморасположение континентов определяется фазой конвекционного цикла в мантии – и наоборот: фаза конвекционного цикла, имевшая место в некую геологическую эпоху, может быть определена исходя из взаиморасположения континентов, реконструированного палеомагнитными, палеоклиматологическими и другими методами. Понятно, что все эти изменения весьма существенно влияют на климат соответствующей эпохи, а через него – на функционирование ее биосферы.

Происхождение жизни: абиогенез и панспермия. Гиперцикл. Геохимический подход к проблеме



Рассмотрев вопросы, связанные с эволюцией самой Земли, мы приступаем теперь к изучению эволюции жизни на ней. Сразу оговорюсь: я не собираюсь ни углубляться в дебри определений того, что такое «жизнь», ни обсуждать чисто химические аспекты этого явления – это увело бы нас слишком далеко от темы спецкурса⁸. Наш подход к проблеме жизни на Земле будет сугубо функциональным, и в его рамках нам следует принять одно аксиоматическое утверждение: эволюция биосферы и составляющих ее экосистем идет в целом в сторону возникновения все более совершенных (т. е. устойчивых и экономных) круговоротов вещества и энергии. Совершенствование циклов направлено на то, чтобы минимизировать безвозвратные потери биологических систем: экосистема стремится препятствовать вымыванию микроэлементов и захоронению неокисленного углерода, переводить воду из поверхностного стока в подземный и т. д. Поэтому с общепланетарной точки зрения жизнь следует рассматривать как *способ стабилизации существующих на планете геохимических циклов*.

Вопрос о происхождении жизни на Земле еще со времен Э. Геккеля (1866) сводят к решению чисто химической задачи: как синтезировать сложные органические *макромолекулы* (прежде всего белки и нуклеиновые кислоты) из простых (метана, аммиака, сероводорода и пр.), которые составляли первичную атмосферу Земли. Ответ пока не найден.

В 20-е годы прошлого века А. И. Опарин и Дж. Холдейн экспериментально показали, что в растворах высокомолекулярных органических соединений могут возникать зоны повышенной их концентрации – *коацерватные капли*, которые в определенном смысле ведут себя подобно живым объектам: самопроизвольно растут, делятся и обмениваются веществом с окружающей их жидкостью че-

⁸ Желательно могут ознакомиться в дополнении к главе 4 с весьма популярным в наши дни термодинамическим подходом к проблеме жизни.

рез уплотненную поверхность раздела. Затем, в 1953 году, С. Миллер воспроизвел в колбе газовый состав первичной атмосферы Земли (исходя из состава современных вулканических газов) и при помощи электрических разрядов, имитирующих грозы, синтезировал в ней ряд органических соединений, в том числе аминокислоты. Через некоторое время С. Фоксу удалось осуществить безматричный синтез полипептидов (соединить аминокислоты в короткие нерегулярные цепи); подобные полипептидные цепи были потом найдены, среди прочей простой органики, в метеоритном веществе. Этим, собственно говоря, и исчерпываются реальные успехи, достигнутые в рамках концепции *абиогенеза*, если не считать того, что было ясно осознано, по крайней мере, одно фундаментальное ограничение на возможность синтеза «живых» (т. е. биологически активных) макромолекул из более простых органических «кирпичиков».

Многие органические соединения представляют собой смесь двух **оптических изомеров** – веществ, имеющих совершенно одинаковые химические свойства, но различающихся **оптической активностью**. Они по-разному отклоняют луч поляризованного света, проходящий через их кристаллы или растворы, и в соответствии с направлением этого отклонения называются **право- или левовращающими** (таким свойством обладают лишь чистые изомеры, смеси же их оптически неактивны). Это явление связывают с наличием в молекуле таких веществ асимметричного атома углерода, к четырем валентностям которого могут в разном порядке присоединяться четыре соответствующих радикала (рис. 13). Так вот, эти химически идентичные вещества, как выяснил еще в 1848 году Л. Пастер, вовсе не являются таковыми для живых существ: плесневый гриб пенициллиум (*Penicillium*), развиваясь в среде из виноградной кислоты, «поедает» лишь ее правовращающий изомер, а в среде из молочной кислоты – левовращающий (на этом, кстати, основан один из методов разделения оптических изомеров); человек легко определяет на вкус изомеры молочной кислоты.

Плоскость симметрии

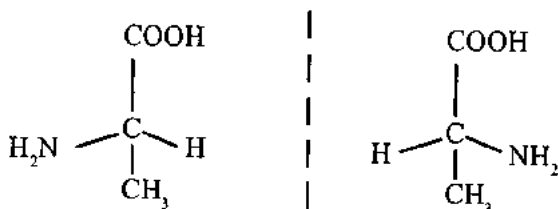


Рис. 13. «Левая» и «правая» молекулы аланина

Сейчас известно, что все белки на нашей планете построены только из левовращающих аминокислот, а нуклеиновые кислоты – из правовращающих сахаров; это свойство, называемое **хиральной чистотой**, считается одной из фундаментальнейших характеристик живого. А поскольку при любом абиогенном синтезе (например, в аппарате Миллера) образующиеся аминокислоты будут состоять из приблизительно равных (по теории вероятностей) долей право- и левовращающих изомеров, то в дальнейшем – при синтезе из этого «сырья» белков – перед нами встанет задача: как химическими методами разделить смесь веществ, которые по определению химически идентичны? (Не зря оптической активностью обладают лишь природные сахара – и ни один из синтетических, а упомянутые выше полипептиды из метеоритного вещества состоят из равных долей право- и левовращающих аминокислот.)

Между тем даже успешный синтез «живых» макромолекул (до которого еще, как говорится, «семь верст – и все лесом») сам по себе проблемы не решает. Для того чтобы макромолекулы заработали, они должны быть организованы в клетку. Причем никаких возможностей для «промежуточной посадки» в ходе этого немислимои сложности «перелета» вроде бы не просматривается: все так называемые доклеточные формы жизни (вирусы) являются *облигатными* (т. е. обязательными) внутриклеточными паразитами, а потому вряд ли могут являться предшественниками клеток. Пропасть, отделяющая *полный набор* аминокислот и нуклеотидов от простейшей по устройству бактериальной клетки, в свете современных знаний стала казаться еще более непреодолимой, чем это представлялось в XIX веке.

Известна такая аналогия: вероятность случайного возникновения осмысленной аминокислотно-нуклеотидной последовательности соответствует вероятности того, что типографский шрифт, сброшенный с крыши небоскреба, сложится в 105-ю страницу романа «Война и мир». Абиогенез (в его классическом виде) как раз и предполагал такое «сбрасывание шрифта» – 1 раз, 10 раз, 10^{100} раз (пока шрифт не сложится в требуемую страницу). Сейчас всем понятно, что это просто несерьезно: потребное для этого время (его вполне можно рассчитать) *на много порядков* превосходит время существования всей нашей Вселенной (не более 20 млрд лет). В результате мы оказываемся перед неизбежной необходимостью признать прямое вмешательство в этот случайный процесс Бога (тут можно придумать какие-нибудь эвфемизмы, но суть от этого не изменится); а раз так, то данная проблема, как легко догадаться, *вообще не относится к сфере науки*. Получается, что, по крайней мере, при чисто химическом подходе проблема зарождения жизни принципиально неразрешима.

В качестве альтернативы абиогенезу выступала концепция **панспермии**, связанная с именами таких выдающихся ученых, как Г. Гельмгольц, У. Томсон (лорд Кельвин), С. Аррениус, В. И. Вернадский. Эти исследователи полагали, что жизнь столь же вечна и повсеместна, как материя, и зародыши ее постоянно путешествуют по космосу. Аррениус, в частности, доказал путем расчетов принципиальную возможность переноса бактериальных спор с планеты на планету под действием давления света. Предполагалось также, что вещество Зсмли в момент ее образования из газо-пылевого облака уже было «инфицировано» входившими в состав последнего «зародышами жизни».

Концепцию *панспермии* обычно упрекают в том, что она не даст **п р и н ц и п и а л ь н о г о** ответа на вопрос о путях происхождения жизни и лишь отодвигает решение этой проблемы на неопределенный срок. При этом молчаливо подразумевается, что жизнь должна была произойти в некой **к о н к р е т н о й** точке (или в нескольких точках) Вселенной и далее расселяться по космическому пространству – подобно тому, как вновь возникшие виды животных и растений расселяются по Земле из района своего происхождения. В такой интерпретации гипотеза панспермии действительно выглядит просто уходом от решения поставленной задачи. Однако суть этой концепции заключается вовсе не в романтических межпланетных странствиях «зародышей жизни», а в том, что жизнь как таковая просто является *одним из фундаментальных свойств материи* и вопрос о «происхождении жизни» стоит в том же ряду, что и, например, вопрос о «происхождении гравитации».

Легко видеть, что из двух исходных положений концепции панспермии – *вечность* жизни и *повсеместность* ее распространения – фальсифицируемым (т. е. проверяемым – см. дополнение к главе 1) является лишь второе. Однако все попытки обнаружить живые существа (или их ископаемые остатки) вне Земли, прежде всего в составе метеоритного вещества, так и не дали положительного результата. Несоднократно появлявшиеся сообщения о находках следов жизни на метеоритах основаны или на ошибочной интерпретации некоторых бактериоподобных неорганических включений, или на загрязнении «небесных камней» земными микроорганизмами. Метеоритное вещество оказалось достаточно богатым органикой, однако вся она, как уже было сказано, не обладает хиральной чистотой; это последнее обстоятельство – весьма сильный довод против **п р и н ц и п и а л ь н о й** возможности существования «межзвездной жизни». Положение, касающееся повсеместности распространения жизни во Вселенной, не нашло подтверждения. Это заставляет сделать грустный вывод, что панспермия, как и абиогенез

нез, не дает удовлетворительного ответа на вопрос о возникновении жизни на Земле⁹.

Реальный прорыв в этой области обозначился лишь в последние 25–30 лет, и связан он был с приложением к проблеме возникновения жизни теории самоорганизующихся систем. Самоорганизующейся называют такую систему, которая обладает способностью корректировать свое поведение на основе предшествующего опыта (сам термин был введен в 1947 году одним из создателей кибернетики физиологом У. Эшби). При этом было оговорено, что рассмотрение процессов развития (в том числе биологических систем из добиологических) принципиально невозможно в рамках классической термодинамики. Создатель альтернативной, неравновесной, термодинамики И. Р. Пригожин произвел научную революцию тех же примерно масштабов, что в свое время Ньютон или Эйнштейн, и революция эта еще отнюдь не завершена (подробнее обо всем этом см. в дополнении к главе 4). Между тем все красивые модели последнего времени (разрушение зеркальной симметрии с возникновением хиральной чистоты В. И. Гольданского, 1986 год; рассматриваемые далее более подробно гиперциклы М. Эйгена, 1982 год) работают только в рамках пригожинской термодинамики. Именно поэтому все они не имеют отношения к классическому абиогенезу: если Геккель и Опарин сводили биологию к химии, то физикохимик Эйген, как мы увидим, в известном смысле сводит химию к биологии.

Эйген выдвинул концепцию образования упорядоченных макромолекул из неупорядоченного вещества на основе *матричной репродукции* и *естественного отбора*. Он исходил из того, что дарвиновский принцип естественного отбора (ЕО) – единственный понятный нам способ создания новой информации (это физическая величина, отражающая меру упорядоченности системы). Если име-

⁹ В последние годы российскими и американскими учеными был сделан ряд новых находок ископаемых микроорганизмов в метеоритах — по более строгой, чем прежде, методике (см., например, статью А. Ю. Розанова с соавторами в журнале «Природа», № 6 за 1997 год). Оппоненты, правда, утверждают, что ситуация изменилась не принципиально и вероятность земных загрязнений материала по-прежнему чрезвычайно высока (ледники Антарктиды, откуда извлекли эти метеориты, конечно, самое «чистое» место нашей планеты, но все-таки не стерильное). Им кажется подозрительным и чрезвычайно сходство этих микроорганизмов — «космических» и «марсианских» — с земными. С другой стороны, появились неподтвержденные пока сообщения о находке на Марсе углерода со смещенным изотопным соотношением (см. главу 6), что может свидетельствовать о его участии в биологических реакциях. Если эти результаты подтвердятся, то отношение к концепции панспермии, несомненно, придется серьезно пересмотреть.

ется система самовоспроизводящихся единиц, которые строятся из материала, поступающего в ограниченном количестве из единого источника, то в ней с неизбежностью возникает конкуренция и, как ее следствие, ЕО. Эволюционно поведение, управляемое ЕО, основано на самовоспроизведении с «информационным шумом» (в случае эволюции биологических видов роль «шума» выполняют мутации). Наличие этих двух физических свойств достаточно, чтобы стало принципиально возможным возникновение системы с прогрессирующей степенью сложности.

В этом плане предшественником Эйгена является биохимик Г. Кастлер (1966), проанализировавший поведение системы нуклеиновых кислот в рамках теории информации. Он пришел к выводу, что новая информация возникает в системе, только если в ней происходит *случайный выбор* («методом тыка») с последующим запоминанием его результатов, а не *целенаправленный отбор* наилучшего варианта. В последнем случае можно говорить лишь о *реализации* той информации, что заложена в систему изначально, т. е. о выделении уже имеющейся информации из «шума». Сама же возможность возникновения «новизны» (т. е. акта творчества) определяется свойствами информации как таковой: как было показано А. А. Ляпуновым (1965), на нее не распространяются законы сохранения, т. е. информация, в отличие от материи и энергии, может быть заново создана (и, соответственно, может быть и безвозвратно утрачена).

Говоря об усложнении системы, необходимо упомянуть выводы еще одного основоположника кибернетики, Дж. фон Неймана (1960), решавшего проблему самовоспроизведения автоматов. Оказалось, способность к самовоспроизведению принципиально зависит от сложности организации. На низшем уровне сложность является вырождающейся, т. е. каждый автомат способен воспроизводить лишь менее сложные автоматы. Однако существует вполне определенный критический уровень сложности, начиная с которого эта склонность к вырождению перестает быть всеобщей: «Сложность, точно так же, как и структура организмов, ниже некоего минимального уровня является вырождающейся, а выше этого уровня становится самоподдерживающейся или даже может расти».

Итак, Эйгену «всего-навсего» осталось найти реальный класс химических реакций, компоненты которых вели бы себя подобно дарвиновским видам, т. е. обладали бы способностью «отбираться» и, соответственно, эволюционировать в сторону увеличения сложности организации. Именно такими свойствами, как выяснилось, и обладают нелинейные автокаталитические цепи, названные Эйгеном гиперциклами. Здесь необходимо дать некоторые пояснения.

Простейшим случаем каталитической реакции является превращение исходного вещества (субстрат – S) в конечное (продукт – P) при участии единственного фермента (E); уже этот механизм требует по меньшей мере трехчленного цикла, который называется **реакционным** (рис. 14, а). Существуют, однако, и гораздо более сложные **реакционные циклы**. Таков, например, *цикл Кребса* – 12-членный цикл, лежащий в основе клеточного дыхания: он катализирует превращение молекулы двухатомной уксусной кислоты (в форме ацетил-кофермента $a - CH_3CO K_o a$) в 2 молекулы CO_2 и 8 атомов H (рис. 14, б). Другой пример – углеродный цикл Бете – Вайцзеккера, обеспечивающий светимость Солнца за счет превращения 4 атомов водорода 1H в атом гелия 4He (рис. 14, в). Несмотря на серьезнейшие различия между этими реакциями (первая является химической, а вторая – ядерной), они обладают фундаментальным сходством: в обоих высокоэнергетическое вещество превращается в продукты, бедные энергией, при сохранении (т. е. циклическом воспроизведении) промежуточных компонентов (интермедиатов).

Следующий за реакционным циклом уровень организации представляет собой **каталитический цикл**, в котором некоторые (или все) интермедиаты сами являются *катализаторами* для одной из последующих реакций. Каждый из них (E_{i+1}) образуется из высокоэнергетического субстрата (S) при каталитической поддержке от предыдущего интермедиата (E_i) (рис. 14, з). Таким образом, каталитический цикл как целое эквивалентен автокатализатору. Если же такие автокаталитические (т. е. самовоспроизводящиеся) единицы оказываются, в свою очередь, сочлснены между собой посредством циклической связи, то возникает каталитический гиперцикл. Следовательно, гиперцикл основан на нелинейном автокатализе (автокатализе как минимум второго порядка) и представляет собой следующий, более высокий уровень в иерархии автокаталитических систем. Он состоит из самоинструктирующихся единиц (I_i) с двойными каталитическими функциями: в качестве автокатализатора интермедиат I_i способен инструктировать свое собственное воспроизведение; и при этом он катализирует воспроизведение из высокоэнергетического субстрата (S) следующего в цепи интермедиата (I_{i+1}) (рис. 14, д).

Гиперциклы (одним из простейших примеров которых является размножение РНК-содержащего вируса в бактериальной клетке) обладают рядом уникальных свойств, порождающих дарвиновское поведение системы. Гиперцикл конкурирует (и даже более ожесточенно, чем дарвиновские виды) с любой самовоспроизводящейся единицей, не являющейся его членом; он не может стабильно сосуществовать и с другими гиперциклами, если только не объединен с ними в автокаталитический цикл следующего, более высокого

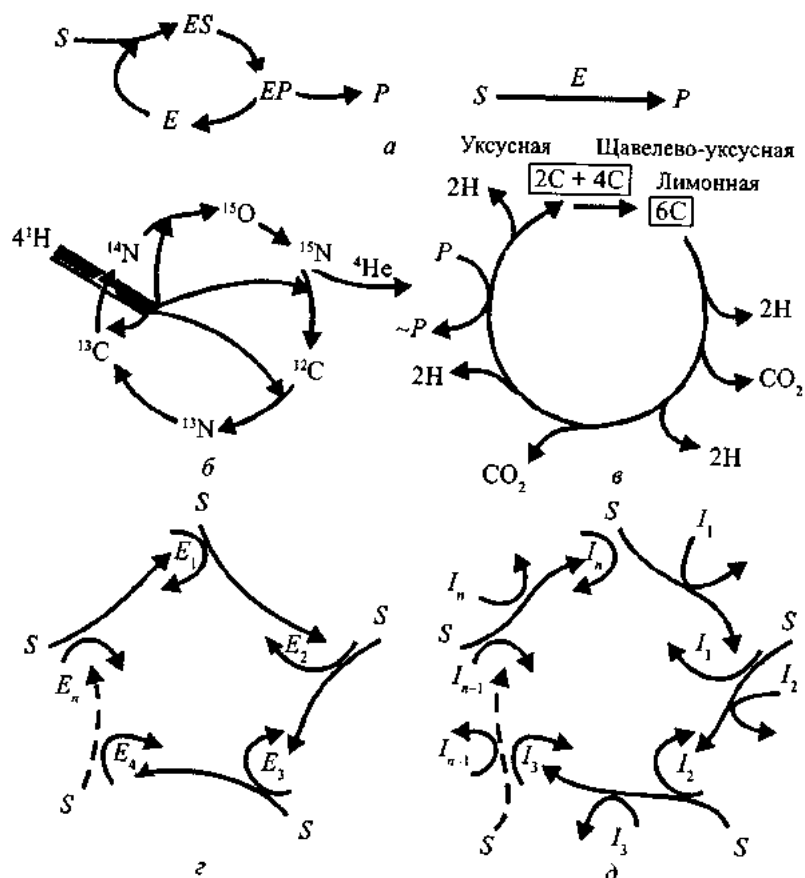


Рис. 14. Реакционные циклы:

a – абстрактный трехчленный цикл; *б* – цикл Бете – Вайцеккера;
в – цикл Кребса; *г* – каталитический цикл; *д* – гиперцикл
 (по Эйгену, 1983)

порядка. Состоит из самостоятельных самовоспроизводящихся единиц (что гарантирует сохранение фиксированного количества информации, передающейся от «предков» к «потомкам»), он обладает и интегрирующими свойствами. Таким образом, гиперцикл объединяет эти единицы в систему, способную к согласованной эволюции, где преимущества одного индивида могут использоваться всеми ее членами, причем система как целое продолжает интенсивно конкурировать с любой единицей иного состава.

Итак, именно гиперцикл (который сам по себе есть еще чистая химия) является тем критическим уровнем, начиная с которого сложность неймановского «самовоспроизводящегося автомата» перестает быть вырождающейся. Эта концепция, в частности, вполне удов-

летворительно описывает возникновение на основе взаимного катализа системы «нуклеиновая кислота – белок» (решающее событие в процессе возникновения жизни на Земле). Вместе с тем сам Эйген подчеркивает, что в ходе реальной эволюции гиперцикл вполне мог «вымереть» – после того, как ферментные системы следующего поколения (с более высокой точностью репродукции) сумели индивидуализировать интегральную систему в форме клетки.

Однако на процесс возникновения жизни можно посмотреть и с несколько иной позиции, не биохимической, а геохимической, как это делает, например, А. С. Раутиан (1995). Мы уже говорили о том, что с общепланетарной точки зрения жизнь – это способ *упорядочения и стабилизации* геохимических круговоротов. Откуда же берется сам геохимический круговорот?

Открытый космос холоден (лишь на 4 °С теплее абсолютного нуля) потому, что концентрация вещества в нем ничтожно мала ($3 \cdot 10^{-31}$ г/см³) и звездам просто нечего нагревать. По этой же причине, кстати сказать, Вселенная прозрачна, и мы видим небесные светила. В то же время любая планета, будучи непрозрачной, аккумулирует часть энергии, излучаемой центральным светилом и нагревается. Тогда между нагретой планетой и холодным космосом возникает **температурный градиент** (ТГ). Если планета обладает достаточно подвижной газообразной и/или жидкой оболочкой (атмосферой и/или гидросферой), то ТГ обязательно порождает в ней (просто за счет конвекции) физико-химический круговорот. В этот круговорот с неизбежностью вовлекается и твердая оболочка планеты (в случае Земли – *кора выветривания*), в результате чего возникает глобальный геохимический цикл – прообраз биосферы.

Движущей силой геохимических круговоротов является в конечном счете энергия центрального светила в форме ТГ. Поэтому элементарные геохимические циклы (т. е. прообразы экосистем) существуют в условиях периодического падения поступающей в них энергии – в те моменты, когда они в результате вращения планеты оказываются на ее теневой стороне, где ТГ меньше. Эта ситуация неизбежно должна порождать *отбор круговоротов на стабильность*, т. е. на их способность поддерживать собственную структуру. Наиболее же стабильными окажутся те круговороты, которые «научатся» запасать энергию во время световой фазы цикла, с тем чтобы расходовать ее во время теневой. Другим параметром отбора круговоротов, очевидно, должно быть *увеличение скорости оборота* вовлеченного в них вещества; здесь выигрывать будут те из них, что обзаведутся наиболее эффективными катализаторами. В конкретных условиях Земли такого рода преимущества будут иметь те круговороты, которые происходят при участии высокомолекулярных соединений углерода.

Итак, жизнь в форме химической активности означенных соединений оказывается стабилизатором и катализатором уже существующих на планете геохимических циклов (включая глобальный); циклы при этом «крутятся» за счет внешнего источника энергии. Вам это ничего не напоминает? Ну конечно, это уже знакомая нам автокаталитическая система, которая, соответственно, обладает потенциальной способностью к саморазвитию и прежде всего к совершенствованию самих катализаторов-интермедиатов. Отсюда становится понятным парадоксальный вывод, к которому независимо друг от друга приходили такие исследователи, как Дж. Бернал (1969) и М. М. Камшилов (1972): *жизнь как явление должна предшествовать появлению живых существ*. Из такого подхода вполне очевидна принципиальная тщетность попыток синтезировать живое существо «в колбе», как это делали средневековые алхимики или сторонники классического абиогенеза: для такого синтеза как минимум нужна колба размером с планету.

Не менее замечательно и то, что происходит при этом с другим компонентом такой автокаталитической системы – самой планетой. Далее мы постоянно будем говорить о способности живых организмов кондиционировать (т. е. перестраивать в благоприятном для себя направлении) свою среду обитания. Рассмотрев это явление на планетарном уровне, Дж. Лавлок (1982) выдвинул свою **концепцию Гея**, согласно которой всякая обитаемая планета (именно планета как астрономическое тело!) в определенном смысле является *живым объектом* – Геей, названным так по имени древнегреческой богини, олицетворяющей Землю. Наиболее разработанной (в математическом отношении) из моделей Лавлока является «**Маргаритковый Мир**» (**Daisyworld**); методологически она сходна со знакомой вам по курсу экологии *моделью Лотки – Вольтерры*, описывающей поведение системы из двух взаимодействующих популяций – хищника и жертвы, и тоже является абстракцией, основанной на предельном упрощении.

Сначала, как водится, несколько пояснений. Система, находящаяся в состоянии динамического равновесия, испытывает различного рода внешние возмущения. Она может либо усиливать исходное возмущение, либо, напротив, гасить его; в этих случаях говорят о процессах, идущих, соответственно, с **положительной** или **отрицательной обратной связью**. Примером первого является наступление ледника: при понижении температуры часть осадков выпадает в виде снега и льда, в результате чего поверхность планеты начинает сильнее отражать солнечные лучи (увеличивается ее альбедо¹⁰). Это вы-

¹⁰ Альбедо – величина, характеризующая отражательную способность любой поверхности; выражается отношением отраженного потока лучистой энергии ко всему упавшему на поверхность потоку.

зывает дополнительное понижение температуры, в результате чего покрытая ледником площадь увеличивается, и т. д. Отрицательная же обратная связь работает, например, в упомянутой системе «хищник – жертва»: увеличение численности зайцев ведет к последующему усилению прессы хищников (лисы могут выкормить больше детенышей); в итоге численность обих *популяций* колеблется вокруг неких средних значений. Этот тип обратной связи характерен прежде всего для высокоорганизованных систем, биологических и социальных; именно он превращает их в гомеостаты (**гомеостазис** – способность системы поддерживать свои параметры, например температуру тела, в определенных пределах, минимизируя воздействия отклоняющих факторов).

Итак, модель Лавлока. Гипотетическая планета, имеющая те же примерно параметры, что и Земля, вращается вокруг звезды того же спектрального класса, что и наше Солнце. Большую часть поверхности планеты занимает суша, которая повсеместно обводнена и допускает существование жизни. Планета называется Маргаритковый Мир, ибо единственная форма жизни на ней – маргаритки (*Bellis*) с темными и светлыми цветами (ТМ и СМ). Эти растения способны существовать в температурном диапазоне от 5 до 40 °С, предпочитая температуру 20 °С. Светимость местного Солнца, согласно одной из современных астрофизических гипотез, закономерно возрастает по мере его «старения», поэтому температура планетной поверхности вроде бы должна на протяжении всей ее истории увеличиваться, причем практически линейно.

Но вот экваториальная область планеты нагрелась до оговоренных 5 °С, и тут на сцене появляются наши маргаритки – ТМ и СМ в примерно равной пропорции. При этом в тех местах, где доля темных цветов случайно окажется выше средней, локальное альbedo будет несколько уменьшаться, а грунт прогреваться до более высокой температуры, т. е. более близкой к оптимальным для маргариток 20 °С. В итоге ТМ получают селективное преимущество перед СМ и доля последних уменьшится до предела. С этого момента в системе складывается **положительная обратная связь**: темные цветы несколько понижают суммарное альbedo планеты; прогретая до 5 °С (и пригодная для жизни маргариток) область расширяется от экватора, что вызывает дальнейшее понижение альbedo, и т. д. Но вот наступает время, когда на планете, уже полностью заселенной ТМ, температура на экваторе переваливает за 20 °С в результате усиления светимости Солнца. С этого момента селективные преимущества оказываются на стороне светлых цветов, увеличивающих локальное альbedo и понижающих температуру своих местообитаний. Расселение по планете СМ, вытесняющих

ТМ, происходит по точно такой же схеме (от экватора к полюсам) и тоже с положительной обратной связью. Светимость Солнца тем временем продолжает расти; наступает момент, когда возможности СМ по кондиционированию среды обитания оказываются исчерпанными; температура переваливает за $40\text{ }^{\circ}\text{C}$, и планета опять становится безжизненной. Так вот, расчеты Лавлока показали, что на протяжении почти всего времени между этими двумя критическими моментами температура поверхности планеты будет практически постоянной – около $20\text{ }^{\circ}\text{C}$ (рис. 15), несмотря на непрерывное возрастание светимости Солнца.

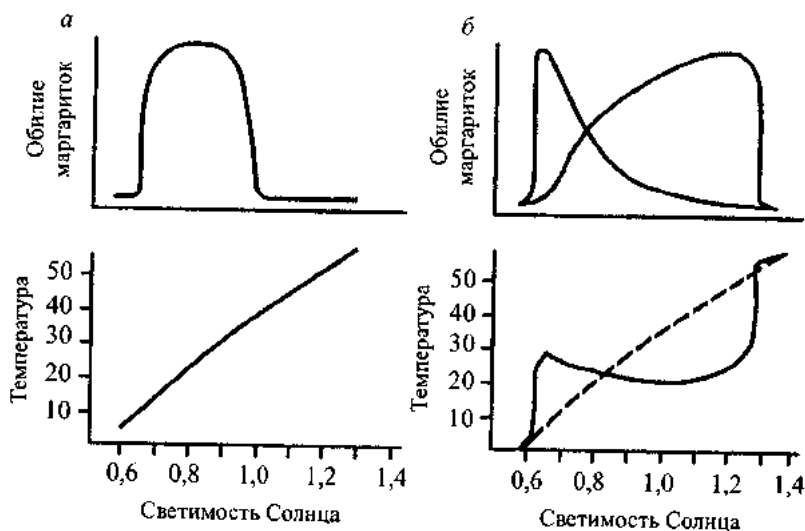


Рис. 15. «Маргаритковый Мир» Лавлока. Изменения температуры поверхности планеты с изменением светимости Солнца (1,0 – нынешнее состояние) при наличии единственной морфы маргариток (а) и при двух, «светлой» и «темной», способных кондиционировать среду обитания (б) (по Lovelock, 1982)

Даже такая суперпримитивная биосфера (состоящая из единственного вида растений, которые всего-то и умеют, что варьировать цвет своих лепестков) способна создавать эффект вполне космического характера – глобально менять температуру поверхности планеты. Однако более существен не факт изменения температуры, а то, что планета превращается в гомеостат и поддерживает свою температуру постоянной вопреки внешним изменениям (светимости Солнца). Замечательно и то, что система как целое работает с отрицательной обратной связью, хотя каждый из ее элементов – с положительной; это является характерной особенностью именно живых систем (вспомним, например, систему «хищник – жертва»).

Следует упомянуть еще об одном обстоятельстве. Многие биологические журналы не принимают к публикации статьи по проблеме происхождения жизни (это как с проектами вечного двигателя). А журналы по лингвистике не принимают статьи о «происхождении языка». Наука имеет дело лишь с *неединичными, повторяющимися* явлениями, вычлняя их общие закономерности и частные особенности. Например, биологическая эволюция является предметом науки лишь постольку, поскольку представлена с о в о к у п н о с т ь ю отдельных эволюционных актов, хотя такие явления, как Жизнь и Разум, известны нам как уникальные, возникшие о д н о к р а т н о в конкретных условиях Земли. И до тех пор, пока мы не разрушим эту уникальность (например, обнаружив жизнь на других планетах или синтезировав реального *гомункулуса*), проблема возникновения жизни обречена оставаться предметом философии, богословия, научной фантастики – чего угодно, но только не науки (невозможно строить график по единственной точке). Именно поэтому большинство биологов относится к обсуждению этой проблемы с нескрываемой неприязнью: профессионалу, заботящемуся о своей репутации, всегда претит высказывать суждения в чужой для себя области. Выдающийся генетик Н. В. Тимофеев-Ресовский, к примеру, имел обыкновение на все вопросы о происхождении жизни на Земле отвечать: «Я был тогда очень маленьким и потому ничего не помню. Спросите-ка лучше у академика Опарина».

Дополнение к главе 4

Термодинамические подходы к сущности жизни. Второе начало термодинамики, энтропия и диссипативные структуры

Нам придется начать издалека. В 1847 году Г. Гельмгольц сформулировал **закон сохранения энергии (ЗСЭ)**. Следует помнить, что ЗСЭ является всего лишь эмпирическим обобщением: вообще говоря, никто не знает, почему энергию нельзя ни сотворить из ничего, ни уничтожить – просто этого не происходит ни в каких (сколь угодно хитроумных) наблюдениях и экспериментах. Однажды ЗСЭ основательно пошатнулся – когда возникла необходимость объяснить, отчего светит Солнце (см. главу 1), однако тут подоспело открытие Эйнштейном эквивалентности массы и энергии, и все опять встало на свои места. Именно поэтому ни одно патентное бюро не станет рассматривать проект устройства для получения б о л ь ш е й энергии, чем оно потребляет; такое устройство получило название **вечный двигатель первого рода**.

Первой машиной для превращения тепла в механическую энергию стал паровой двигатель. Это устройство производит *работу* путем перемещения *энергии* в форме *тепла* из горячего резервуара (с паром) в холодный резервуар (с водой). Поэтому раздел физики, занимающийся взаимными превращениями работы и энергии, назвали термодинамикой, а паровой двигатель очень долго оставался его основной моделью. **Первое начало термодинамики** можно выразить так: если резервуар с паром содержит некоторое количество энергии, то от паровой машины нельзя получить больше работы, чем допускает запас этой энергии. Мы видим, что оно является одной из формулировок ЗСЭ.

Согласно первому началу термодинамики, создать вечный двигатель первого рода нельзя. Ну а всю работу, что содержится в паре, мы можем извлечь? (Имеется в виду: если полностью устранить трение и всякие иные потери.) Увы, оказывается, нет. Даже в идеальном случае нельзя не то что выиграть, а хотя бы «получить свое». В 1824 году С. Карно установил, что *доля тепловой энергии*, которая может быть (даже в идеале!) *превращена в работу*, зависит от *разности температур* горячего и холодного резервуаров. Максимально возможный КПД (идеальная отдача) определяется так:

$$\eta = \frac{T_2 - T_1}{T_2},$$

где T_1 и T_2 – температура холодного и горячего резервуаров (в градусах абсолютной шкалы Кельвина).

Пусть, например, $T_2 = 400$ К (= 127 °С), а $T_1 = 300$ К (= 27 °С). В этом случае $\eta = (400 - 300) / 400 = 0,25$. Значит, даже в этом идеализированном случае лишь четверть энергии сможет быть превращена в работу, а остальные три четверти бесполезно пропадут.

Если же у нас имеется только один резервуар (он горячий и он же холодный), то идеальная отдача будет равна нулю: энергии-то в этом резервуаре с паром сколько угодно, но никакая часть ее не может быть превращена в работу. Все это полностью относится и к другим видам энергии. Например, работа, которую может совершить камень, падающий с края обрыва, зависит от высоты последнего (т. е. от разности потенциальных энергий камня), однако камень, лежащий посреди плоскогорья на высоте 5 км, никакой работы совершить не может. В этом и состоит одна из формулировок **второго начала термодинамики** (ВНТ): ни одно устройство не может извлечь работу из системы, которая целиком находится на одном потенциальном уровне.

Устройство, предназначенное для извлечения работы из системы, имеющей единственный энергетический уровень (и, соответ-

ственно, нарушающее ВНТ), называется **вечным двигателем второго рода**. Представляете, как было бы здорово – откачать, например, энергию теплового движения молекул кастрюльки с водой (кастрюлька-то пусть при этом замерзнет – закон сохранения энергии мы чтим!) и перевести ее в механическую, электрическую или еще какую-нибудь путную форму. Но ничего из этой затеи не выйдет. Вечный двигатель второго рода невозможен точно так же, как и первого.

Как только в системе появляются два энергетических уровня, энергия тут же начинает перетекать от более высокого уровня к низкому: тепло переходит от горячего тела к холодному, камень падает с обрыва, ток начинает течь от анода к катоду и т. д. (поэтому существует и другая формулировка ВНТ: поток энергии всегда направлен от высокого потенциального уровня к низкому). В случае, если наша паровая машина представляет собой **замкнутую систему** (т. е. никакое вещество и энергия не могут ни проникнуть в нее извне, ни покинуть ее), горячий резервуар будет постепенно остывать, а холодный – нагреваться, т. е. в течение всего времени, пока в системе совершается работа, разность температур резервуаров будет неуклонно падать. Тогда, в соответствии с соотношением Карно, доля содержащейся в системе энергии, которую можно обратить в работу, будет уменьшаться, а доля той «омертвленной» энергии, что недоступна для такого превращения, – необратимо расти. Поэтому ВНТ может быть сформулировано еще и так: в любом самопроизвольном процессе (когда энергии открыт путь для перетекания с более высокого уровня на низкий) количество **недоступной** энергии со временем увеличивается.

В 1865 году Р. Клаузиус, имея дело с этой самой необратимо теряемой (диссипированной) энергией, ввел специальную величину, названную им **энтропией** (S); она отражает отношение тепловой энергии к температуре и имеет размерность *кал/град*. В любом процессе, связанном с превращениями энергии, энтропия возрастает или – в идеальном случае (горячий и холодный резервуары разделены абсолютным теплоизолятором, ток течет по сверхпроводнику и т. д.) – не уменьшается. Поэтому ВНТ иногда называют **законом неубывания энтропии**. А самая краткая объединенная формулировка первого и второго начал термодинамики, предложенная тем же Клаузиусом (1865), звучит так: в любой замкнутой системе полная энергия остается постоянной, а полная энтропия с течением времени возрастает.

Пусть у нас есть та же пара резервуаров – горячий и холодный. Эти резервуары соединяют, в результате чего их температуры (отражающие среднюю кинетическую энергию молекул) уравниваются. Можно описать эту картину и так: система вначале была структурирована – поделена на горячую и холодную части, а затем эта струк-

тура разрушилась; система перешла из упорядоченного состояния в беспорядочное, хаотическое. Понятиям «порядок» и «хаос» не так-то просто дать строгие определения, однако интуитивно мы подразумеваем, что порядок – это когда предметы разложены в соответствии с некой логической системой, а хаос – когда никакой системы не обнаруживается. Итак, мы видим, что когда энергия (в данном случае тепловая) перетекает в направлении, указанном ВНТ, хаос (беспорядок) в системе возрастает. А поскольку энтропия при этом растет тоже, то возникает вполне логичное предположение: а не являются ли «хаос» и «энтропия» родственными, взаимосвязанными понятиями? Так оно и есть. В 1872 году Л. Больцман строго доказал, что клаузиусова энтропия (S) действительно является мерой неупорядоченности состояния системы: $S = k \ln P$, где k – универсальная постоянная Больцмана ($3,29 \cdot 10^{-24}$ кал/град), а P – количественное выражение неупорядоченности (оно определяется довольно сложным способом, который для нас сейчас неважен). Это соотношение называют **принципом порядка Больцмана**; оно означает, что необратимые термодинамические изменения системы всегда идут в сторону более вероятных ее состояний и в конечном счете ведут к состоянию хаоса – максимальной выравненности и симметрии.

Поскольку в любой замкнутой системе энтропия непрерывно и необратимо возрастает, то со временем в такой системе, как наша Вселенная, исчезнет всякая структурированность и должен воцариться хаос. В частности, установится единая температура (которая, соответственно, будет лишь немногим выше абсолютного нуля). Такую гипотетическую ситуацию называют **«тепловой смертью Вселенной»**. Рассуждения на эту тему были очень модны в конце XIX века. Надо сказать, что закон неубывания энтропии – со всеми его глобально-пессимистическими следствиями – вообще создает массу неудобств для мироощущения любого нормального человека. Неудивительно, что регулярно возникает вопрос: а нельзя ли найти способ как-нибудь «обмануть» ВНТ и победить возрастание энтропии?

Те из вас, кто читал «Понедельник начинается в субботу», возможно, помнят работавших в НИИЧАВО вахтерами демонов Максвелла. В «Словаре-приложении» Стругацкие разъясняют, что существа эти были первоначально созданы «для вероломного нападения на Второе начало термодинамики». Суть *мысленного эксперимента*, осуществленного Дж. Максвеллом (1860), заключается в следующем. Есть два сосуда с газом, соединенные трубкой; система находится в тепловом равновесии – усредненные энергии молекул любых двух порций газа равны между собой. Это вовсе не означает, что все моле-

кулы одинаковые: среди них есть более быстрые («горячие») и более медленные («холодные»), просто на больших числах это все усредняется. А что, если несколько быстрых молекул (чисто случайно!) перейдут из правого резервуара в левый, а несколько медленных – из левого в правый? Тогда левый сосуд несколько нагреется, а правый охладится (при этом суммарная энергия системы останется неизменной). В системе возникнет разность потенциалов, т. е. возрастет упорядоченность, а энтропия снизится. В реальности такие отклонения будут (по теории вероятностей) сугубо временными. Но давайте вообразим, что в соединяющей сосуды трубке сидит крошечный демон, который будет пропускать быстрые молекулы только слева направо, а медленные – справа налево. Через некоторое время все быстрые молекулы соберутся в правом сосуде, а все медленные – в левом. Левый сосуд нагреется, а правый – охладится; значит, энтропия отступила.

Понятно, что такого демона в действительности не существует, но, может быть, мы со временем сумеем создать некое устройство, работающее на этих принципах? К сожалению, не сумеем. (Кстати, сам Максвелл и не думал покушаться на ВНТ: ему-то демон был нужен просто для объяснения *температуры* через *скорость движения молекул* – в противовес тогдашним представлениям о «невидимой жидкости-теплороде».) Ведь наши резервуары с газом не являются полной системой; полная же система состоит из газа плюс демона. «Отлавливая» молекулы с соответствующими параметрами, наш демон вынужден будет пахать, как трактор. Поэтому повышение собственной энтропии демона с лихвой перекроет то понижение энтропии, которое он произведет в газе. Ясно, что мы имеем дело с классическим вечным двигателем второго рода.

Однако постойте: энтропию газа-то демон, как ни крути, понизил... А ведь это идея!.. Пусть суммарная энтропия некоей системы (скажем, Вселенной) необратимо возрастает – ну и ладно. Мы же займемся тем, что будем локально понижать энтропию и повышать упорядоченность – настолько, насколько нам нужно. Конечно, в других частях системы энтропия при этом вырастет, но нам-то что за дело? Реализуем ли такой сценарий? Разумсется. Сама жизнь вполне может рассматриваться как пример такого *локального нарушения* закона неубывания энтропии. Основатель квантовой механики Э. Шредингер в своей замечательной книге «Что такое жизнь с точки зрения физика» именно так и определяет ее – как работу специальным образом организованной системы по *понижению собственной энтропии за счет повышения энтропии окружающей среды*.

Этот подход стал достаточно традиционным, но он таит в себе ряд подводных камней – не научного, правда, а скорее философско-

го плана. В рамках такого взгляда на проблему энтропия (вполне заурядная физическая величина) незаметно приобретает отчужденные черты некоего Мирового Зла, а нормальное функционирование живых систем вдруг разрастается до масштабов глобального противостояния сил Света и Тьмы. (Следует заметить, что оные живые системы выглядят при этом отнюдь не толкиеновскими рыцарями, обороняющими Пеленорские поля от воинства Черного Властелина, а перепуганным мальчишкой, который безнадежно вычерпывает ржавой консервной банкой воду, бьющую из щелей лодки.) Поэтому нет ничего удивительного в том, что некоторые ученые на полном серьезе считают второе начало термодинамики физическим воплощением Дьявола. Ну а раз есть Дьявол, то возникает необходимость для равновесия ввести в картину мира и Бога (как некое антиэнтропийное, организующее начало); с этого самого момента весь комплекс проблем, строго говоря, изымается из сферы науки и переходит в сферу богословия. В любом случае, жизнь в своем противостоянии закону неубывания энтропии выглядит обреченной на сугубо оборонительную стратегию, что исключает повышение сложности ее организации. В рамках такого подхода дилемма, сформулированная Р. Кэллуа (1973) – «Могут ли и Карно, и Дарвин быть правы?», действительно кажется не имеющей решения.

Здесь необходимо подчеркнуть одно фундаментальное различие между термодинамикой (связанной «кровным родством» с химией), с одной стороны, и всей прочей физикой (выросшей, так или иначе, из классической механики) – с другой. В классической динамике все процессы являются обратимыми (это формулировали в явном виде все ее основатели, например, Галилей и Гюйгенс), а картина мира – детерминистической: если некое существо (демон Лапласа) будет знать *все* параметры состояния Вселенной в *некий момент* времени, то оно сможет и точно предсказать ее *будущее*, и до мельчайших деталей реконструировать *прошлое*. Из обратимости же физических процессов следует, что *время* не является объективной реальностью, а вводится нами лишь для собственного удобства – как нумерация порядка событий: планеты могут обращаться вокруг Солнца как вперед, так и назад по времени, ничего не изменяя в самих основах ньютоновской системы. Революция, произведенная в физике Эйнштейном, этой сферы не загрохнула, а его окончательное суждение на сей предмет гласит: «Время (как и необратимость) – не более чем иллюзия». Случайности также не нашлось места в той картине мира, что создана Эйнштейном; широко известна его чеканная формулировка *God casts the die, not the dice* (Бог не играет в кости). Даже *квантовая механика*, наиболее отличная по своей «идеологии» от всех прочих физических дисциплин, сохраняет этот взгляд на про-

блему времени: в лежащем в ее основе *уравнении Шредингера* время остается однозначно обратимым.

Принципиально иную картину мира рисовала термодинамика. Здесь аналогом Вселенной являлся не часовой механизм с бесконечным заводом, а паровой двигатель, в топке которого безвозвратно сгорает топливо. Согласно ВНТ, эта мировая машина постепенно сбавляет обороты, неотвратно приближаясь к тепловой смерти, а потому ни один момент времени не тождествен предыдущему. События в целом невоспроизводимы, а это означает, что время обладает направленностью, или, согласно выражению А. Эддингтона, существует **стрела времени**. Осознание принципиального различия между двумя типами процессов – обратимыми, не зависящими от направления времени, и необратимыми, зависящими от него, – составляет саму основу термодинамики. Понятие энтропии для того и было введено, чтобы отличать первые от вторых: энтропия возрастает только в результате *н е о б р а т и м ы х* процессов. При этом, как заключает И. Пригожин, «стрела времени» проявляет себя лишь в сочетании со случайностью: только если система ведет себя достаточно случайным образом, в ее описании возникает реальное различие между прошлым и будущим, и, следовательно, необратимость. Картина мира становится *стохастической* – т. е. точно предсказать изменения мира во времени принципиально невозможно, а потому демона Лапласа следует отправить в отставку за полной его бесполезностью.

В XIX веке изучали лишь наиболее простые (замкнутые) системы, не обменивающиеся с внешней средой ни веществом, ни энергией; при этом в центре внимания находилась конечная стадия термодинамических процессов, когда система пребывает в состоянии, близком к равновесию. Тогдашняя термодинамика была **равновесной термодинамикой**. Именно равновесные состояния (в разреженном газе) изучал Больцман, с чем и была связана постигшая его творческая неудача: горячо восприняв идею эволюции (хорошо известна его оценка: «Девятнадцатый век – это век Дарвина»), он потратил массу сил и времени на то, чтобы дать дарвинизму строгое физическое обоснование, но так и не сумел этого сделать¹¹. Более того, введенный им **принцип порядка** налагает прямой запрет на возникновение организованных (и потому менее вероятных) структур из неоргани-

¹¹ Стоявшую перед Больцманом проблему в 1983 году удалось решить Ю. Л. Климонтовичу, строго доказавшему возможность уменьшения энтропии в процессе самоорганизации – но только для *открытых систем*. S-теорема Климонтовича является аналогом существующей для закрытых систем H-теоремы Больцмана, гласящей, что энтропия системы монотонно возрастает и остается неизменной при достижении равновесного состояния.

зованных, т. е. на прогрессивную эволюцию. На неравновесные же процессы в то время смотрели как на исключения, второстепенные детали, не заслуживающие специального изучения.

Ныне ситуация коренным образом изменилась; как раз замкнутые системы теперь рассматривают как сравнительно редкие исключения из правила. При этом было установлено, что в тех *открытых системах*, что находятся в сильно неравновесных условиях, могут спонтанно возникать такие типы структур, которые способны к самоорганизации, т. е. к переходу от беспорядка, «теплового хаоса», к упорядоченным состояниям. Создатель новой, **неравновесной термодинамики** Пригожин назвал эти структуры диссипативными, стремясь подчеркнуть парадокс: процесс **диссипации** (т. е. безвозвратных потерь энергии) играет в их возникновении **конструктивную** роль. Особое значение в этих процессах имеют **флуктуации** — случайные отклонения некой величины, характеризующей систему из большого числа единиц, от ее среднего значения (одна из книг Пригожина так и называется — «Самоорганизация в неравновесных системах. От диссипативных структур к упорядочению через флуктуации»).

Одним из простейших случаев такой спонтанной самоорганизации является так называемая **неустойчивость Бенара**. Если мы будем постепенно нагревать снизу не слишком толстый слой вязкой жидкости, то до определенного момента отвод тепла от нижнего слоя жидкости к верхнему обеспечивается одной лишь теплопроводностью, без конвекции. Однако когда разница температур нижнего и верхнего слоев достигает некоторого порогового значения, система выходит из равновесия и происходит поразительная вещь. В нашей жидкости возникает конвекция, при которой ансамбли из миллионов молекул внезапно, как по команде, приходят в **согласованное** движение, образуя конвективные ячейки в форме правильных шестиугольников. Это означает, что большинство молекул начинают двигаться с почти одинаковыми скоростями, что противоречит и положениям молекулярно-кинетической теории, и принципу порядка Больцмана из классической термодинамики. Если в классической термодинамике тепловой поток считается источником потерь (диссипации), то в ячейках Бенара он становится источником порядка. Пригожин характеризует возникшую ситуацию как гигантскую флуктуацию, стабилизируемую путем обмена энергией с внешним миром.

Еще более удивительны явления самоорганизации, происходящие в неравновесных химических системах (например, в так называемых **химических часах**). Если в ячейках Бенара речь шла о согласованных механических движениях молекул, то здесь мы имеем дело со столь же согласованными, «как по команде», их

химическими превращениями. Предположим, что у нас имеется сосуд с молекулами двух сортов – «синими» и «красными». Движение молекул хаотично, поэтому в любой из частей сосуда концентрация «синих» и «красных» молекул будет несколько отклоняться от средней то в одну, то в другую сторону, а общий цвет реакционной смеси должен быть фиолетовым с бесконечными переходами в сторону синего и красного. А вот в химических часах мы увидим нечто совершенно иное: цвет всей реакционной смеси будет чисто-синий, затем он резко изменится на чисто-красный, потом опять на синий и т. д. Как отмечает Пригожин, «столь высокая упорядоченность, основанная на согласованном поведении миллиардов молекул, кажется неправдоподобной, и если бы химические часы нельзя было наблюдать «во плоти», вряд ли кто-нибудь поверил бы, что такой процесс возможен». (По поводу последнего следует заметить, что первооткрывателю этого типа реакций Б. П. Белоусову пришлось на протяжении многих лет доказывать, что демонстрируемые им – причем именно «во плоти»! – химические часы не являются просто фокусом.) Помимо химических часов, в неравновесных химических системах могут наблюдаться и иные формы самоорганизации: устойчивая пространственная дифференциация (в нашем примере это означало бы, что правая половина сосуда окрасится в красный цвет, а левая – в синий), или *макроскопические* волны химической активности (красные и синие узоры, пробегающие по фиолетовому фону).

Однако для того, чтобы в некоей системе начались процессы самоорганизации, она должна быть как минимум выведена из стабильного, равновесного состояния. В ячейках Бенара неустойчивость имеет простое механическое происхождение. Нижний слой жидкости в результате нагрева становится все менее плотным, и центр тяжести смещается все дальше вверх; по достижении же критической точки система «опрокидывается» и возникает конвекция. В химических системах ситуация сложнее. Здесь стационарное состояние системы представляет собой ту стадию ее развития, когда прямая и обратная химические реакции взаимно уравниваются и изменения концентрации реагентов прекращаются. Вывести систему из этого состояния очень трудно, а в большинстве случаев – просто невозможно; не зря реакции типа «химических часов» были открыты лишь недавно, в 50-е годы минувшего века (хотя их существование было теоретически предсказано математиком Р. Вольтеррой еще в 1910 году). Для того, чтобы устойчивость стационарного состояния оказалась нарушенной, есть одно необходимое (но не достаточное) условие: в цепи химических реакций, происходящих в системе, должны присутствовать автокаталитические циклы, т. е. такие стадии, в которых продукт реакции катализирует синтез самого себя. А ведь

именно автокаталитические процессы, как мы знаем из главы 4, составляют основу такого процесса, как жизнь.

Итак, жизнь можно рассматривать как частный случай в ряду процессов химической самоорганизации в неравновесных условиях, происходящих на основе автокатализа. Интересно при этом сопоставить функционирование живых объектов и самоорганизующихся неорганических систем. В примерах самоорганизации, известных из неорганической химии, участвующие в реакциях молекулы просты, тогда как механизмы реакций сложны. Например, в реакции Белоусова – Жаботинского (окисление малоновой кислоты броматом калия, катализируемое солями церия) насчитывается около тридцати промежуточных продуктов. В примерах же самоорганизации, известных из биологии, схема реакции, как правило, проста, а участвующие в ней молекулы (белки, нуклеиновые кислоты) очень сложны и специфичны. Это различие представляется Пригожину чрезвычайно важным, соответствующим фундаментальному различию между биологией и физикой: «У биологических систем (в отличие от физических. – К. Е.) *есть прошлое*. Образующие их молекулы – итог предшествующей эволюции, они были *отобраны* для участия в автокаталитических механизмах». Этот вывод напрямую перекликается с известными нам по главе 4 построениями М. Эйгена о самоорганизации молекул на основе матричной репродукции и естественного отбора.

Думаю, не будет ошибкой сказать, что бурно развивающаяся неравновесная термодинамика буквально на наших глазах меняет всю картину мира, в котором мы живем. Например, второе начало термодинамики приобретает в ней совершенно иной философский смысл, ибо именно энтропия является тем самым «сырьем», из которого диссипативные структуры могут создать (а могут и не создать – это дело случая!) более высокую, чем прежде, упорядоченность. Для нас же здесь наиболее существенно то, что в ее рамках процесс происхождения жизни теряет свою *абсолютную уникальность* (а вместе с нею – и сопутствующий мистический ореол) и становится обычной, хотя и чрезвычайно сложной, научной проблемой. Как пишет Пригожин, «старая проблема происхождения жизни предстает в новом свете. Заведомо ясно, что жизнь несовместима с принципом порядка Больцмана, но не противоречит тому типу поведения, который устанавливается в сильно неравновесных условиях». И далее: «Разумеется, проблема происхождения жизни по-прежнему остается весьма трудной, и мы не ожидаем в ближайшем будущем скольнибудь простого ее решения. Тем не менее при нашем подходе жизнь перестает противостоять «обычным» законам физики, бороться против них, чтобы избежать предуготованной ей судьбы – гибели».

Ранний докембрий: древнейшие следы жизни на Земле. Маты и строматолиты. Прокариотный мир и возникновение эукариотности



В «Происхождении видов» Ч. Дарвин честно и четко сформулировал вопросы, на которые его теория не давала (при тогдашнем уровне знаний) удовлетворительного ответа. Это можно поставить в длинный ряд научных заслуг Ч. Дарвина. Одним из самых серьезных вопросов основатель эволюционной теории считал такой. Известно, что в кембрийских отложениях (возраста 540 млн лет) практически одновременно появляются ископаемые представители почти всех основных подразделений животного царства. По идее, это их появление должно было предваряться длительным периодом эволюции, однако реальные следы этого процесса почему-то отсутствуют: в предшествующих кембрию слоях ископаемых остатков нет. Никаких. Ну чем тебе не «акт творения»?

Один из ведущих специалистов по древнейшим формам жизни У. Шопф (1992), приводя соответствующую цитату, отмечает, что на протяжении почти ста лет после публикации в 1859 году «Происхождения видов» ясности в этом вопросе не прибавлялось. Это, пожалуй, некоторое сгущение красок (в конце XIX – начале XX веков из докембрийских слоев были все-таки описаны гигантские одноклеточные водоросли *акритархи* и высказывались гипотезы о биологическом происхождении строматолитовых известковых построек – см. далее), но сгущение не слишком сильное. В целом протерозойская и архейская эры, объединяемые в криптозой, или докембрий (см. рис. 2), действительно оставались «Темными веками», откуда практически не было «письменных источников». Все сведения об этом периоде (а это как-никак семь восьмых времени существования нашей планеты!) представляли собой домыслы, проверка которых казалась невозможной.

Как известно, осадочные породы можно разделить по их происхождению на **биогенные**, т. е. образующиеся при непосредственном участии живых организмов (например, писчий мел), и **абиогенные** (например, песчаник). В 1922 году В. И. Вернадский, исходя из струк-

туры и геохимических особенностей различных осадочных пород, высказал такое суждение: в геологической истории Земли не удается обнаружить периода (сколь угодно древнего), когда образование всех известных для него осадков происходило бы заведомо абиогенным путем. Следовательно, заключал он, если мы будем твердо стоять на почве эмпирических обобщений (а не всякого рода «общих соображений»), то нам придется признать, что *жизнь существовала на Земле всегда – «биосфера геологически вечна»*. Этот несколько ошарашивающий вывод можно строго переформулировать в виде презумпции (см. дополнение к главе 1): «следует считать, что жизнь на Земле существовала изначально – до тех пор, пока не доказано обратное» (до того презумпция была противоположной). Так вот, в последние десятилетия в области изучения древнейших форм жизни произошла подлинная революция, в ходе которой точка зрения Вернадского получила весьма весомые фактические подтверждения.

Как мы помним из главы 1, древнейшие из известных минералов имеют возраст 4,2 млрд лет (оценка возраста Земли в 4,5–4,6 млрд лет основана на анализе вещества метеоритов и лунного грунта). Возраст же древнейших пород, в которых найден углерод *заведомо органического происхождения* (в углероде, принимавшем когда-либо участие в реакциях фотосинтеза, необратимо меняется соотношение изотопов ^{12}C и ^{13}C) составляет... 3,8 млрд лет. Цифра, согласитесь, неслабая и сама по себе, однако тут есть еще важное дополнительное обстоятельство. Дело в том, что **формацию Исуа в Гренландии**, где были обнаружены эти углеродистые прослойки, составляют *вообще древнейшие на Земле осадочные породы*. Значит, первые достоверные следы жизни появляются на Земле **о д н о в р е м е н н о** с первыми достоверными следами воды. А поскольку ископаемые могут сохраняться только в осадочных породах (за редчайшими исключениями, вроде захоронений под вулканическими пеплопадами и т. п.), то можно сформулировать и так: достоверные следы жизни известны в геологической летописи Земли с того самого момента, когда возникает **принципиальная возможность их фиксации**. Таким образом, «презумпция Вернадского» стала теперь фактически неуязвимой.

Еще недавно биологи уверенно рисовали (исходя из общих соображений) такую картину. Самый длинный отрезок в истории Земли приходился на образование первых биологических систем из неорганической материи. Несколько меньшее время потребовалось на возникновение первых клеток, и лишь после этого начался все ускоряющийся процесс собственно биологической эволюции. Первыми живыми существами были гетеротрофные микроорганизмы (*гетеротрофы*), питавшиеся «первичным бульоном» – той органикой,

что в избытке возникала в первичной атмосфере и океане в результате процессов, частично смоделированных Миллером. Затем уже возникли и *автотрофы*, синтезирующие органику из углекислого газа и воды, используя для этого энергию окислительных химических реакций (*хемоавтотрофы*) или солнечного света (*фотоавтотрофы*).

Однако реальные факты вынудили отказаться от этой умозраительной схемы. В числе прочего не нашли подтверждений и представления об исходной гетеротрофности живых существ; судя по всему, автотрофность и гетеротрофность возникли одновременно. Один из ведущих специалистов по микробным сообществам Г. А. Заварзин обращает внимание на то, что «первичный бульон» даже теоретически не мог быть источником пищи для «первичной жизни», т. к. является конечным, и с черпы ваемым ресурсом. Поскольку живые существа размножаются в геометрической прогрессии (вспомните всякого рода занимательные задачки о потомках одной бактерии, заполняющих сперва наперсток, потом железнодорожный состав и т. д.), потомство первых же гетеротрофов должно было бы сожрать весь этот «бульон» за совершенно ничтожное время; после этого все они, естественно, мрут от голода – и извольте создавать жизнь на Земле по новой. Не меньшие неприятности, впрочем, ожидают и чисто автотрофную биосферу, которая в том же темпе (и с тем же конечным результатом!) свяжет весь углерод на планете в виде неразложимых высокомолекулярных соединений.

Первичность хемоавтотрофности (относительно фотоавтотрофности) тоже принято было считать несомненной; серьезным аргументом тут является то обстоятельство, что *археобактерии* (наиболее архаичные из всех *прокариот*) – именно автотрофы. Но и здесь, как выяснилось, все не так уж очевидно. Молекула фотосинтезирующего пигмента (например, хлорофилла) поглощает квант света, в дальнейшем энергия этого кванта используется в различных химических превращениях. Так вот, есть серьезные основания полагать, что первичной функцией этих пигментов была просто-напросто нейтрализация разрушительной для организма (да и вообще для любой высокомолекулярной системы) энергии квантов ультрафиолетового излучения, беспрепятственно проникавшего в те времена сквозь лишенную озонового слоя атмосферу. Впоследствии те, кто приспособился еще и использовать эту энергию «в мирных целях», разумеется, получили гигантские преимущества, однако сама по себе «радиационная защита» ДНК при помощи пигментов должна была сформироваться еще на стадии доорганизменных гиперциклов. Понятно, что доводить эту защиту до совершенства имело смысл лишь тем из них, кто обитал в поверхностном слое океана (10-метровый слой воды полностью защищает от ультрафиолета любой

интенсивности); именно они, судя по всему, и дали начало фотоавтотрофам, тогда как глубины остались в распоряжении хемоавтотрофов.

Есть и прямые доказательства существования фотоавтотрофов с самых давних времен (древнейшие организмы из *формации* Исуа, как мы помним, были именно фотосинтезирующими, а в породах возраста 3,1 млрд лет содержатся остатки хлорофилла – **фитан** и **пристан** – и даже неразложившийся цианобактериальный пигмент **фикобилин**), но гораздо проще отслеживать деятельность фотоавтотрофов по одному из ее побочных продуктов – кислороду. Впервые такой анализ был проведен Л. Беркнером и Л. Маршаллом (1962); они пришли к выводу, что количество кислорода на Земле росло на протяжении всей ее истории – постоянно, но крайне медленно, и вплоть до начала кембрия атмосфера оставалась практически бескислородной (не более 1 % от его нынешнего количества). Однако данные, накопленные к настоящему моменту, заставляют предполагать, что насыщение атмосферы кислородом произошло гораздо раньше, в более отдаленные времена.

В отличие от других атмосферных газов кислород не может быть получен путем дегазации магмы, поэтому он отсутствовал в первичной атмосфере Земли, которая была восстановительной. Об этом свидетельствует наличие в древнейших, главным образом катархейских, породах легко окисляемых, но не окисленных (несмотря на пребывание на земной поверхности) веществ – таких, как графит (углерод), лазурит и т. д. Небольшие количества кислорода, образывавшегося в результате *фотодиссоциации* молекул воды под действием жесткого ультрафиолетового излучения, полностью расходовались на окисление постоянно выделяемых вулканами аммиака, закиси углерода, метана и сероводорода. Однако с определенного момента в океанах начали образовываться так называемые **полосчатые железные руды (джеспиллиты)**, представляющие собой чередование бедных и обогащенных окислами железа прослоев. Они формируются, когда двухвалентное (закисное) железо, выработавшееся в результате вулканической активности и растворенное в морской воде, реагирует в поверхностных слоях океана с молекулярным кислородом, окисляется до трехвалентного (окисного) и выпадает в виде нерастворимого осадка на дно. Таким образом, начало образования руд этого типа (состоящих в основном из гематита Fe_2O_3 и магнетита $FeO \cdot Fe_2O_3$) означает появление на Земле достаточно мощного источника молекулярного кислорода, каковым могут быть только фотосинтезирующие организмы. Впервые джеспиллиты появляются все в той же *формации* Исуа; это может служить независимым подтверждением того, что содержащееся в ней углеродистое вещество действительно принадлежало фотосинтетикам (рис. 16).

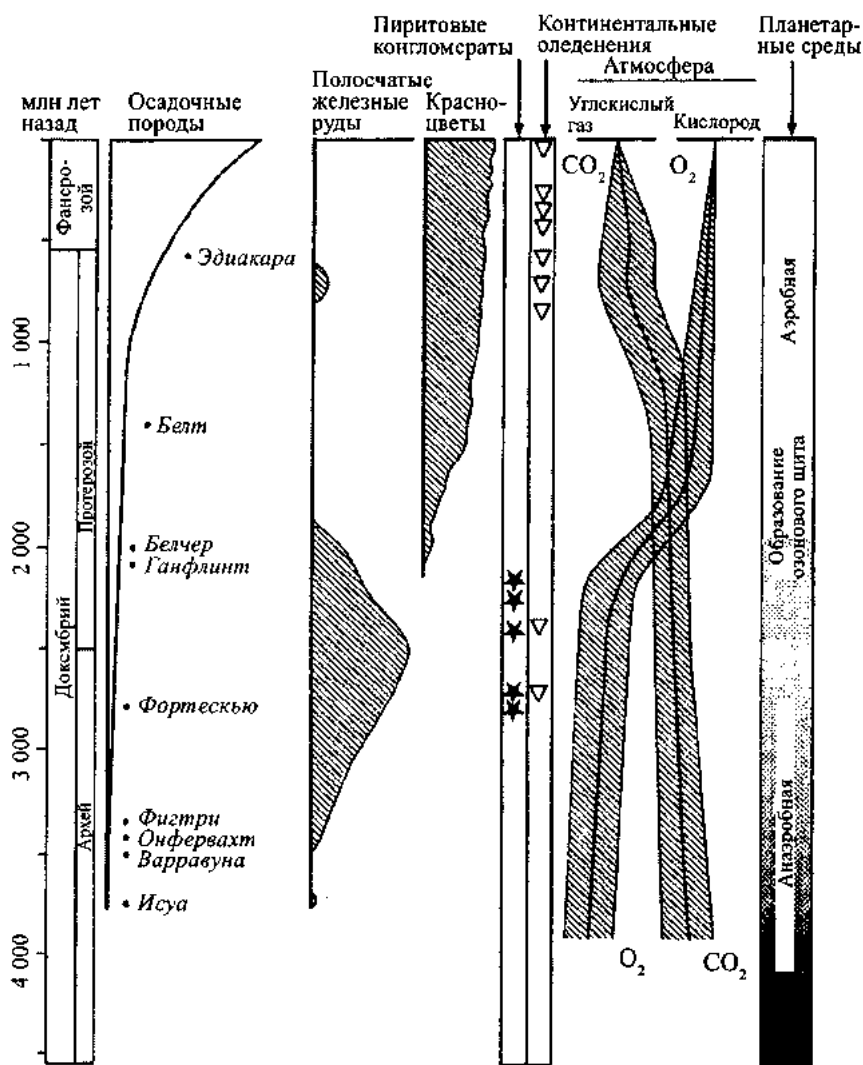


Рис. 16. Геологические свидетельства изменений состава земной атмосферы и условий среды на протяжении докембрия и фанерозоя (по Schopf, 1992)

Источник-то кислорода возник, но мир еще на протяжении полутора миллиардов лет оставался анаэробным; об этом свидетельствует наличие в соответствующих отложениях конгломератов из пирита (FeS_2). Зачастую они представляют собой гальку с отчетливыми следами обработки ее течением – это, кстати, первое свидетельство существования на Земле пресных вод. Но текущие воды не могут не

быть хорошо аэрированными, и то, что столь легко окисляемое вещество, как пирит, осталось неокисленным, свидетельствует о практически бескислородной атмосфере. Сообщества фотоавтотрофов формируют в это время своеобразные **кислородные оазисы** (термин П. Клауда) в бескислородной пустыне; их возможностей хватает на создание окислительных обстановок (и осаждение железа в окисной форме) лишь в своем непосредственном окружении.

Ситуация радикально изменилась около 2 млрд лет назад, когда процесс гравитационной дифференциации недр (см. главу 3) привел к тому, что большая часть железа перешла в ядро планеты и растворенное в морской воде закисное железо не могло уже возобновляться по мере выбывания из цикла. Фотоавтотрофы получили возможность завершить свою титаническую работу по окислению закисного железа и осаждению его в виде джеспиллитов; именно в это время возникли все крупнейшие месторождения железа, такие, как Курская магнитная аномалия. В дальнейшем руды этого типа уже не образовывались (за исключением очень краткого эпизода в самом конце докембрия – о нем речь пойдет в главе 6). Кислород, ранее полностью расходованный на этот процесс, стал теперь мало-помалу насыщать атмосферу; с этого времени пиритовые конгломераты исчезли, а на смену донно-морским железным рудам пришли терригенные (имеющие наземное происхождение) *красноцветы*, т. е. процесс окисления железа начался и на суше (рис. 16). Яркий образ для описания этих событий придумал Г. А. Заварзин: он назвал их временем, когда «биосфера «вывернулась наизнанку» за счет появления кислородной атмосферы как продукта обмена *цианобактерий*, и вместо кислородных «карманов» появились анаэробные «карманы» в местах разложения органики».

Именно в это время (1,9 млрд лет назад) в канадской формации Ганфлинт впервые появляются звездчатые образования, полностью идентичные тем, что образует ныне облигатно-аэробная марганцевоосаждающая бактерия *Metallogenium*. Без кислорода окисление железа и марганца не идет, и образуемые этой бактерией металлические кристаллы в виде характерных «паучков» возникают только в сильно окислительной обстановке. Это должно означать, что в тот момент содержание кислорода в атмосфере уже достигло величины как минимум в 1 % от современного (**точка Пастера**). Именно с этой пороговой концентрации становится «экономически оправданным» налаживание процесса кислородного *дыхания*, в ходе которого из каждой молекулы глюкозы можно будет получать 38 энергетических единиц (молекул АТФ) вместо двух, образующихся при бескислородном *брожении*. С другой стороны, в атмосфере начинает возникать озоновый слой, преграждающий путь смертоносному ульт-

рафиолету, что ведет к колоссальному расширению спектра пригодных для жизни местообитаний.

Одним из симптомов произошедшей «кислородной революции» стало то, что у автотрофов возникли серьезные проблемы с азотфиксацией, т. е. переводом атмосферного азота в усвояемую, ионную форму. Азотфиксация возможна только в бескислородных условиях или при низком содержании кислорода, поэтому у автотрофов (таких, как цианобактерии), выделяющих кислород в процессе собственной жизнедеятельности, азотфиксация идет в специальных клетках с «герметической» утолщенной оболочкой – гетероцистах и акинетах. Акинеты впервые появляются в палеонтологической летописи как раз после «кислородной революции» – около 1,4 млрд лет назад.

Примерно к середине протерозоя (1,7–1,8 млрд лет назад) «кислородная революция» в целом завершается и мир становится аэробным (рис. 16). Впрочем, с точки зрения существ, составлявших тогдашнюю биосферу, этот процесс следовало бы назвать иначе: необратимое отравление кислородом атмосферы планеты. Смена анаэробных условий на аэробные не могла не вызвать катастрофических перемен в структуре тогдашних экосистем. В действительности «кислородная революция» есть не что иное, как первый в истории Земли глобальный экологический кризис.

Во всех предыдущих построениях мы имели дело лишь с геохимическими следствиями тех процессов, что происходили на Земле при предполагаемом нами участии живых существ. Но располагаем ли мы хоть какой-то информацией о самих этих существах? Можно ли их «пощупать пальцами»? Оказывается, можно. В последние десятилетия были разработаны специальные методы обработки осадочных горных пород, позволяющие выделять содержащиеся в них клеточные оболочки, а в некоторых случаях даже получать косвенную информацию о внутреннем строении этих клеток. К настоящему моменту в докембрийских породах обнаружено множество одноклеточных организмов, древнейшие из них – в местонахождениях Варравуна в Австралии (3,5 млрд лет) и Онфервахт в Южной Африке (3,4 млрд лет). Это оказались несколько видов цианобактерий (*сине-зеленых водорослей*), ничем особенно не отличающихся от современных; мы уже упоминали о том, что из пород возраста 3,1 млрд лет был выделен пигмент фикобилин, который используется при фотосинтезе современными цианобактериями (никем, кроме них).

Итак, в раннем докембрии существовал совершенно особый мир, формируемый прокариотными организмами – бактериями и цианобактериями. Разделение живых существ на *прокариоты* и *эукариоты* (эти термины были введены в 1925 году Э. Шаттоном), основан-

ное на наличии или отсутствии в их клетках оформленного ядра, теперь считают существенно более фундаментальным, чем, например, разделение на «животные» и «растения». Из многих их различий для нас сейчас важнее всего то, что среди прокариот *неизвестны многоклеточные организмы*. Есть *нитчатые и пальмеллоидные*¹² формы цианобактерий, однако уровень интеграции клеток в этих структурах – это все-таки уровень колонии, а не организма. А поскольку времени на всякого рода эксперименты у прокариот, как мы видели, было более чем достаточно (3,5 млрд лет), то приходится предположить, что по каким-то причинам *на прокариотной основе многоклеточность не возникает в принципе*. Может быть, дело в отсутствии у них *центриолей и митотического веретена*, без которого невозможно точно ориентировать в пространстве делящиеся клетки и формировать из них сколь-нибудь сложные ансамбли. Может быть – в свойствах их клеточной оболочки, препятствующих межклеточным взаимодействиям; это делает невозможным обмен веществами, так что клетки, находящиеся внутри организма и не имеющие прямого контакта с окружающей средой (что неизбежно при многоклеточности), не могли бы питаться и выводить продукты распада. Может быть – в чем-то еще. Как бы то ни было, такой путь повышения уровня организации, как многоклеточность, для прокариот оказался закрытым. Выход из этого тупика они нашли весьма оригинальный.

Для докембрийских осадочных толщ чрезвычайно характерны **строматолиты** (с греческого – «каменный ковер») – тонкослойчатые колонны или холмики, состоящие главным образом из карбоната кальция (рис. 17, а и б). Эти структуры известны еще с середины XIX века, однако их происхождение оставалось совершенно неясным до 30-х годов XX века, когда было сделано замечательнейшее открытие в области классической (т. е. немолекулярной) биологии. На *литорали* залива Шарк-Бэй в западной Австралии и на атлантическом побережье Багамских островов были найдены небольшие рифовые постройки неизвестного ранее типа – плосковершинные известковые «бочки» диаметром 1–1,5 м (рис. 17, в) и располагающиеся ниже уровня отлива слоистые корки; все это при внимательном рассмотрении оказалось... современными строматолитами. Выяснилось, что строматолит образуется в результате жизнедеятельности совершенно ни на что не похожего прокариотного сообщества,

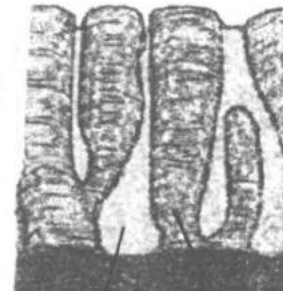
¹² Пальмеллоидная структура выражается в образовании *водорослями* достаточно крупных (обычно прикрепленных к субстрату) слизистых тел, содержащих внутри многочисленные клетки; клетки объединяются в слизи чисто механически и плазматических связей не имеют.



a



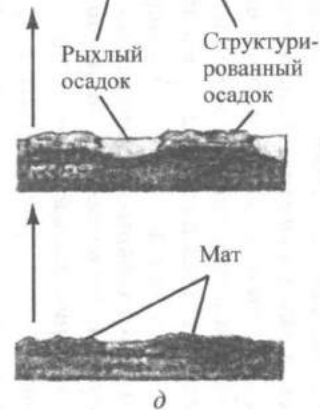
b



d



e



f

Рис. 17. Маты и строматолиты, современные и ископаемые: *a* – ископаемые строматолиты, общий вид; *b* – они же, в разрезе; *в* – современные строматолитовые постройки в Шарк-Бэй, Австралия; *г* – поперечный разрез мата; *д* – образование строматолита матом (схема) (по Schopf, 1992, и Dzik, 1997)

называемого **цианобактериальным матом**. Маты существуют во многих районах мира, главным образом в таких пересоленных лагунах, как Сиваш, однако настоящие строматолиты (как в Шарк-Бэй и на Багамской отмели) они образуют довольно редко.

Мат, располагающийся на верхней поверхности создаваемого им строматолита, представляет собой плотный многослойный «ковёр» общей толщиной до 2 см; основу его составляют нитчатые либо пальмеллоидные цианобактерии, но помимо них в формировании сообщества участвует множество самых различных микроорганизмов. Внутри мата легко различимы несколько функционально дискретных слоев (рис. 17, з):

1. Плотный верхний слой – **поверхность роста** (1–1,5 мм), в котором есть и автотрофы (продуцирующие кислород цианобактерии-фотосинтетики), и гетеротрофы (облигатно-аэробные, т. е. неспособные жить в отсутствие кислорода, бактерии).

2. Тонкая (менее 1 мм) **подкладка**; в ней автотрофами служат бактерии, осуществляющие бескислородный фотосинтез (при котором источником водорода является не вода, а другие вещества, например, сероводород – тогда выделяется не молекулярный кислород, а сера). Гетеротрофами же служат *аэробы (факультативные)*, которые могут использовать кислород, но в его отсутствие способны удовлетворять свои потребности в энергии не дыханием, а брожением.

3. Ниже двух верхних слоев, в которых идут процессы фотосинтеза и которые в совокупности называют *фотической зоной* мата, лежит толстая **бескислородная зона**, где процветают разнообразные *анаэробы*: для них молекулярный кислород не нужен или даже является ядом.

На поверхность обитающего на мелководье мата постоянно выпадают частички осадка (обычно кристаллы карбоната кальция), которые затемняют соответствующие участки фотической зоны и должны постепенно ухудшать условия идущего в ней фотосинтеза – вплоть до неизбежной гибели фотосинтетиков. От катастрофы эти микроорганизмы спасает положительный *фототаксис*: по мере того, как интенсивность света в фотической зоне падает, они мигрируют вверх сквозь накапливающийся слой осадка, образуя выше него новую поверхность роста с подкладкой. Миграция эта идет разными способами: нитчатые формы обладают способностью к скользящему движению сквозь осадок, пальмеллоидные – к ускоренному нарастанию верхних частей колонии; еще один путь – временный переход в *латентное* состояние с последующей реколонизацией поверхности осадка.

Оказавшиеся таким образом внутри бескислородной зоны мата осадки структурируются и слой за слоем наращивают верхнюю по-

верхность строматолита; измерения показали, что современные строматолиты прирастают со скоростью около 0,3 мм/год. Каждый слой состоит из пары слоев – светлого и темного, состоящих, соответственно, из более мелких и более крупных кристаллов карбоната кальция; крупные кристаллы образуются в тот сезон года, когда процесс осаждения идет быстрее (рис. 17, д). Следует подчеркнуть, что вещество, из которого построен строматолит, не создается матом – последний лишь структурирует естественное осадконакопление. Строматолиты чаще всего состоят из карбоната кальция лишь потому, что карбонатный тип осадконакопления в море наиболее обычен, однако в иных гидрохимических условиях формируются строматолиты фосфатные, кремнезёмные, железистые и др.¹³

Не все маты представляли собой донные сообщества. Помимо уже известных нам строматолитов, следы жизнедеятельности микробных сообществ представлены еще и **онколитами** – более или менее сферическими образованиями, в которых известковые слои располагаются не линейно (как в строматолите); они имеют концентрическую структуру. Предполагается, что онколиты создавались особыми прокариотными сообществами, похожими на плавающие в толще воды шары, оболочка которых являлась матом; осадки отлагались внутри от оболочки этого «батискафа», а плавучесть ему придавали образуемые при метаболизме газы, не могущие покинуть замкнутую полость внутри колонии. Позже мы столкнемся с особым типом водорослевого сообщества – **плавающим матом**, характерным для некоторых внутренних водоемов мезозоя (см. главу 9).

Итак, **мат** – это высокоинтегрированное сообщество с чрезвычайно сложно организованной трофической структурой: два верхних слоя составлены *продуцентами* и *консументами* первого порядка («растениями» и «травоядными»), соединенными в *пищевую цепь* пастбищного типа, а нижний слой сформирован *редуцентами* («падальщиками»), получающими органику из верхних слоев по *детритной цепи* (рис. 17). Более того, измерения показали, что мат является вообще одной из самых сбалансированных экосистем: он производит ровно столько органики и кислорода, сколько тут же расходует в процессе

¹³ По описанной схеме образуют строматолит прокариотные маты (а в раннем докембрии иных и быть не могло). Маты же, в состав которых входят эукариотные зеленые водоросли, обладают способностью активно осаживать из воды кристаллы карбоната кальция за счет суточных перепадов кислотности среды (днем растворенный в воде углекислый газ активно убирается за счет фотосинтеза, а ночью — нет, что и вызывает рост кислотности). Такие эукариотные маты отлагают осадок иначе, чем описано выше: строматолиты создаются ими не под матом, а непосредственно внутри него; их толщина (в отличие от докембрийских строматолитов) не слоистая.

своей жизнедеятельности (нулевой баланс); а ведь замкнутость *геохимических циклов* была ранее определена нами как главное направление в эволюции биосферы. Именно такая структура «производства и потребления» в прошлом позволяла матам образовывать кислородные оазисы и постепенно увеличивать их – вместо того, чтобы пытаться сходу изменить всю эту бескислородную среду.

Можно сказать, что в мате «ничто не пропадает», даже энергия солнечного света (разумется, в рамках суммарного КПД фотосинтеза, составляющего около 10 %). Фотосинтезирующие бактерии подкладки способны (благодаря своим пигментам) поглощать свет из иной, чем цианобактерии вышележащего слоя, части спектра. Поверхность роста становится для жителей подкладки как бы прозрачной, что позволяет утилизировать всю поступающую в фотическую зону световую энергию. Более того, поскольку солнечный спектр меняется в течение дня («покраснение» Солнца на восходе и закате), для улучшения использования энергии в мате происходят упорядоченные вертикальные миграции – смена горизонтов, занимаемых бактериями с разными типами пигментов.

Все это позволяет сделать следующий вывод: уровень интеграции, достигнутый составляющими мат микроорганизмами, превосходит уровень, наблюдаемый в обычных экосистемах, и как минимум не уступает тому, что наблюдается у *лишайников*. И уж коль скоро мы считаем «организмами» лишайники, то такое определение с полным основанием можно отнести и к мату. А поскольку следы жизнедеятельности матов – строматолиты – достоверно появляются в геологической летописи все в тех же древнейших осадочных формациях Варравуна и Онфервахт (3,5–3,4 млрд лет), то приходится признать следующее. Жизнь, похоже, появляется на Земле сразу в виде экосистемы, целостность которой вполне сопоставима с целостностью многоклеточного организма. Существование в природе такой замечательной формы организации, как мат (существует без особых изменений как минимум 3,5 млрд лет), позволяет по-иному взглянуть и на многоклеточность, которая так и не возникла у прокариот, – а нужна ли она им?

Касаюсь совершенства баланса между процессами синтеза и деструкции, осуществляемыми в мате, уместно вспомнить еще одно высказывание Вернадского, сделанное им в 1931 году: «Первое появление жизни при создании биосферы должно было произойти не в виде появления одного какого-либо организма, а в виде их совокупности, отвечающей геохимическим функциям жизни». Похоже, что и это предсказание теперь тоже находит подтверждение.

Каковы же были условия существования этих древнейших прокариотных экосистем? Они традиционно считались подводными

(морскими) до тех пор, пока И. Н. Крылов и Г. А. Заварзин (1988) не выдвинули ряд аргументов в пользу наземного образования докембрийских строматолитов. Палеонтолог А. Г. Пономаренко (1993) задался таким вопросом: что такое вообще «море» и «суша» применительно к глубокому докембрию? Раньше это просто никому не приходило в голову, хотя постановка этого вопроса абсолютно правомерна. В отсутствие высшей наземной растительности скорость водной и ветровой эрозии должна превышать современную во много раз. Незащищенные наклонные субстраты при этом будут размываться очень быстро; ландшафт окажется состоящим из практически вертикальных скал и почти горизонтальных равнин, лишь незначительно превышающих уровень моря. Так что, по всей видимости, в те времена на окраинах континентов формировались обширные мелководные бассейны с постоянно меняющимся уровнем воды и без настоящей береговой линии. Именно в таком «вымершем» ландшафте (это не было ни сушей, ни морем в современном смысле) и процветали строматолитовые экосистемы.

Помимо бентосных прокариотных экосистем, представленных матами, все это время существовали и планктонные, состоящие из сферических одноклеточных водорослей – акритарх¹⁴ – и шарообразных колоний, напоминающих современный *Volvox*. Первые планктонные организмы появляются в палеонтологической летописи 3,5 млрд лет назад – одновременно со строматолитами.

Именно в планктонных экосистемах в протерозое (около 1,9–2 млрд лет назад) произошло то, что стало ключевым для дальнейшей судьбы биосферы: в составе *фитопланктона* появились такие акритархи, которых считают *первыми на Земле эукариотами*. Заключение об их эукариотности первоначально основывалось на размере клеток (они превышают 60 мкм, тогда как практически все известные прокариоты со сферическими клетками меньше 10 мкм). Однако позже на Среднесибирском плоскогорье (местонахождение Мироедиха) было собрано множество экземпляров уникальной сохранности, на которых удалось реконструировать процесс ядерного деления. А недавно в одном из австралийских нефтяных месторождений сходного возраста (1,7 млрд лет) были обнаружены **стеролы** – вещества, которые синтезируются только клеточными ядрами.

По поводу происхождения эукариот большинство исследователей придерживается гипотезы **симбиогенеза** (рис. 18). Идея о том, что растительная и животная клетки являют собой «симбиотиче-

¹⁴ Акритархи – это не какая-то таксономическая категория (как, например, эвгленовые или диатомовые водоросли), а собирательное название для микроорганизмов со стойкой, но неминерализованной оболочкой.

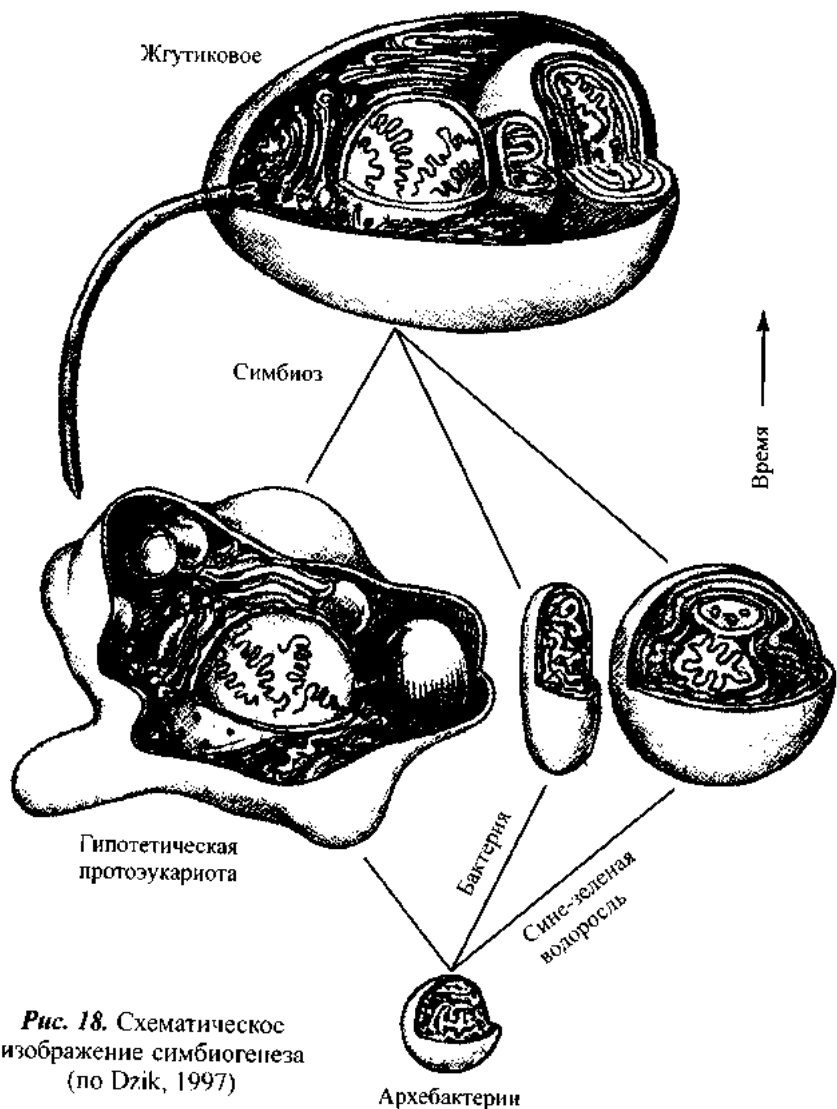


Рис. 18. Схематическое изображение симбиогенеза (по Dzik, 1997)

ский комплекс», была впервые высказана К. С. Мережковским (1909) и затем обоснована А. С. Фаминцыным (который ранее, в 1867 году, доказал симбиотическую природу лишайников); автором же концепции в ее современном виде считается Л. Маргулис. Концепция состоит в том, что органеллы, наличие которых отличает эукариотную клетку от прокариотной (митохондрии, хлоропласты и жгутики с базальным телом и микротрубочками), являются результатом эволюции некогда независимых прокариотных клеток, которые были

захвачены клеткой-хозяином (тоже прокариотной) и не «съедены», а превращены ею в *симбионтов*. Предполагается, что роль клетки-хозяина выполняла крупная факультативно-анаэробная бактерия-гетеротроф. Поглотив однажды мелких аэробных бактерий-гетеротрофов, она начала использовать их в качестве «энергетических станций», перерабатывая с их помощью свою органику по более совершенной технологии (дыхание вместо брожения), что позволило ей получать из каждой молекулы глюкозы 38 молекул АТФ вместо двух. Союз был выгоден и для «рабов» – аэробов, получивших взамен гораздо более совершенный источник «топлива»: органику, добываемую крупным хищным хозяином. Далее к поверхности хозяина прикрепилась другая группа симбионтов – жгутикоподобные бактерии (Маргулис полагает, что это было нечто вроде современных спирохет), которые резко увеличили подвижность хозяина – в обмен на возможность «подсоединиться к единой энергосистеме». Поглотив затем подходящих мелких фотоавтотрофов – цианобактерий, хозяин обрел возможность получать органику не путем активного поиска ее во внешней среде, а просто, так сказать, посидев немного на солнышке. Этот переход до некоторой степени аналогичен происходившему в человеческой истории переходу от охоты и собирательства к скотоводству и земледелию.

Гипотеза выглядит достаточно фантастично, однако имеет серьезные обоснования. Аналогичные процессы происходят и в современном мире. Например, *инфузория-туфелька* может содержать в качестве «домашнего животного» *зеленую водоросль* хлореллу. Инфузория не трогает «домашнюю» хлореллу, но немедленно переваривает любую «дикую» клетку того же вида. Хлорелла же образует внутри хозяина строго фиксированное число клеток и через несколько поколений теряет способность к самостоятельному существованию.

С другой стороны, сходство митохондрий и хлоропластов с бактериями – не только внешнее (и те и другие – овальные тела, окруженные двойной мембраной, на складках внутреннего слоя которой локализованы пигменты с дыхательными или фотосинтетическими функциями). Эти органеллы имеют собственную ДНК, причем не линейную (как хромосомная ДНК самой эукариотной клетки), а кольцеобразную – такую же, как у настоящих бактерий. В момент клеточного деления митохондрии и хлоропласты не создаются клеткой заново, а размножаются сами, как настоящие одноклеточные организмы. При этом степень их самостоятельности такова, что они вполне способны существовать и размножаться и в чужих клетках: например, хлоропласты легко размножаются в курином яйце.

Сравнив с этих позиций эукариотную клетку с матом, можно заключить, что мы имеем дело со второй (и столь же успешной) попыт-

кой прокариот *создать высокоинтегрированную колонию*, на этот раз не между различными клетками, а внутри одной из них. Похоже, что, не имея возможности выработать истинную многоклеточность, прокариоты выжали все, что можно, из *симбиоза*: раз нельзя наладить должную дифференцировку собственных клеток, то почему бы не использовать в качестве строительного материала клетки разных организмов? Не исключено, что «конструкторские разработки» по обоим «проектам» (мат и эукариотность) первые прокариоты начали одновременно. Такое предположение может хорошо объяснить тот парадоксальный результат, к которому пришли в последние годы К. Вёзе и ряд других исследователей: сопоставив нуклеотидные последовательности различных групп организмов методом **молекулярных часов**¹⁵, они заключили, что эукариоты должны были возникнуть столь же давно, как и прокариоты.

Скорее всего, различные варианты эукариотности, т. е. внутриклеточных колоний, возникали многократно (например, есть основания полагать, что *красные водоросли*, резко отличающиеся от всех прочих растений по множеству ключевых признаков, являются результатом такой «независимой эукариотизации» цианобактерий), однако все эти варианты, видимо, не имели в тогдашних условиях должного преимущества перед прокариотным типом организации и «не выходили в серию». Ведь эукариотам приходится платить за свою сложность весьма дорогую цену: они потеряли присущие прокариотам «бессмертие» (видовую неизменность на протяжении миллиардов лет) и «неуязвимость» (способность жить в кипятке или в ядерном реакторе, питаться любыми ядами или чистым водородом и т. д.); какой же смысл после этого выполнять в биосфере те функции, для которых достаточно и прокариот? Если компьютер нужен вам лишь для печатания текстов и игры в «Тетрис», то вы, надо думать, не станете покупать Пентий со всеми «наворотами», а ограничитесь чем попроще.

Ситуация радикально изменилась около 2 млрд лет назад, когда появление *одного из возможных* вариантов эукариотности (аэробный фотоавтотроф) совпало с другим событием: в результате деятельности цианобактерий концентрация кислорода в атмосфере Земли достигла точки Пастера, и в этих условиях эукариотная «модель»

¹⁵ Метод датирования филогенетических событий, основанный на аксиоматичном утверждении, что нуклеиновым кислотам присуща практически постоянная (в геологическом масштабе времени) скорость эволюционно значимых замен молекулярных мономеров (нуклеотидов). Отсюда следует, что время, прошедшее с момента расхождения каждой пары ветвей *родословного древа* («сестринских групп») пропорционально числу молекулярных замен.

наконец оказалась «конкурентоспособной». Именно эукариоты-аэробы со временем оттеснят прокариотные сообщества в «резервации» (пересоленные водоемы, горячие источники и т. д.) или превратят их в *эфимеров* (сине-зеленые водоросли, стремительно размножающиеся в луже и тут же исчезающие вместе с ней).

Это выглядит, если вдуматься, вопиющей исторической несправедливостью. Здесь мы в первый раз (но далеко не в последний) сталкиваемся с ситуацией, когда некая группа живых организмов постепенно изменяет окружающий мир «под себя», а плодами этих изменений пользуются другие, причем с достаточно печальным для «инициаторов реформ» результатом. Увы! Блестяще сформулированный Стругацкими принцип: «Будущее создается тобой, но не для тебя» – проявляется в эволюции биосферы как одна из фундаментальнейших закономерностей.

Впрочем, эукариоты начали свое триумфальное шествие далеко не сразу. Появившись почти 2 млрд лет назад, они на протяжении *почти миллиарда лет* не играли сколь-нибудь заметной роли в экосистемах, а все разнообразие этих организмов было ограничено фитопланктонными формами – акритархами. Создается впечатление, что сама по себе эукариотность еще не дает решающего преимущества; до тех пор, пока эукариоты остаются одноклеточными, они лишь конкурентоспособны (относительно прокариот) – но не более того. *Мир продолжает оставаться прокариотным вплоть до конца протерозоя.* Однако около 800 млн лет назад наступает эпоха поистине драматических перемен, о которых и пойдет речь в следующей главе.

Поздний докембрий: возникновение многоклеточности. Гипотеза кислородного контроля. Эдиакарский эксперимент



Прежде чем непосредственно приступить к изучению древнейших многоклеточных организмов, давайте задумаемся: а зачем, собственно говоря, эта многоклеточность нужна? Какие преимущества она дает? На эту проблему можно посмотреть с разных сторон. Начнем с экологической точки зрения: что многоклеточность дает не самому организму, а экосистеме и (в конечном счете) биосфере.

Малоразмерные фитопланктонные организмы (прежде всего прокариотные) сталкиваются с одной проблемой, на которую впервые обратил внимание гидробиолог Б. Я. Виленкин. Снабжение этих одноклеточных *биогенами* и растворенными газами происходит за счет *диффузии* сквозь клеточную стенку. Казалось бы, это должно благоприятствовать миниатюризации клеток, максимальному увеличению отношения ее поверхности к объему. Однако очень мелкий организм не способен выделиться из окружающей его водной массы. Пассивно паря в толще воды и оставаясь неподвижным относительно нее, он быстро создает вокруг себя «пустыню» – выедаст из непосредственно окружающего его водного слоя все биогены, насыщая воду диффундирующей наружу органикой, которую не в силах удерживать внутри клетки из-за того же (высокого) соотношения «поверхность – объем». При этом безвозвратно теряется более 1/3 клеточной продукции. Но хуже то, что на окисление этой органики расходуется кислород и водный слой, окружающий организм, эвтрофицируется. Милый Пятачок прав: жизнь «очень маленького существа» полна неприятностей.

Организм избежит неприятностей, если будет перемещаться относительно вмещающей его воды. Этого он может добиться двумя способами: либо начнет сам активно двигаться в ее толще, либо прикрепится к неподвижному субстрату, чтобы вода двигалась относительно него. Второй способ прокариоты реализовали немедленно, сконструировав мат. А вот с первым способом (казалось бы, более простым и очевидным) у них возникли большие проблемы, ибо

эффективных органов движения (подобных жгутикам и ресничкам эукариотных одноклеточных) у прокариот не возникает, а создание клеточных агрегаций, способных к согласованным движениям (например, волнообразным) затруднено из-за крайней слабости межклеточных взаимодействий (см. главу 5). Поэтому «генеральной линией» этот способ становится лишь при появлении эукариот, способных к образованию высокоинтегрированных клеточных агрегаций, т. е. к настоящей многоклеточности.

Многоклеточность привела, среди прочего, к резкому повышению способности организмов создавать в своем теле запас питательных веществ. Практически лишенные этих запасов одноклеточные (в особенности прокариоты) обречены реагировать на изменения содержания биогенов в окружающей среде единственным способом – изменением плотности популяций. (Примером такого их поведения может служить «цветение» водоемов, когда стремительное размножение одноклеточных и нитчатых водорослей быстро приводит к исчерпанию ресурса экосистемы; в результате безмерно разросшаяся популяция в одночасье вымирает, а на окисление этой мертвой органики расходуется затем почти весь кислород водоема – «замор».) Запасные вещества и резервная биомасса крупных организмов делают их популяции более независимыми от колебаний ресурса и стабилизируют их плотность. В свою очередь, существующие в экосистеме геохимические круговороты обретают в лице этих организмов крупное резервное депо¹⁶, оказывающее на все эти циклы мощное стабилизирующее воздействие. Такая «взаимная стабилизация» кажется одним из главных экологических следствий возникновения многоклеточных (хотя правильнее сказать – макроскопических, т. е. видимых невооруженным глазом) организмов.

Последняя оговорка неслучайна. Если мы от вопроса «для чего возникла многоклеточность?» перейдем к вопросу «как и когда она возникла?», то нам прежде всего придется определить, какой организм следует считать многоклеточным. Если даже не брать в расчет чисто терминологические проблемы (следует ли называть «колонией» *Volvox*, у которого есть дифференциация между клетками переднего и заднего полушарий, зародыши, возникающие путем **палинтомии** – деления без последующего увеличения размеров клеток, и который к тому же с м е р т с н), здесь существует и проблема вполне объективная. А именно: соответствует ли строгим критериям многоклеточности строение тела макроскопических

¹⁶ Термин «депо» должен быть вам знаком по курсу анатомии. Например, печень является резервным депо питательных веществ (гликоген и др.), которые при необходимости могут быть мобилизованы организмом.

водорослей и грибов? Большинство биологов ныне отвечают на этот вопрос отрицательно, оставляя термин «многоклеточные» лишь за зелеными растениями (Metaphyta) и животными (Metazoa); Дж. Корлисс (1983) ввел для этих двух групп удачный термин – **многоотканевые организмы**.

Таким образом, достижение живыми организмами макроскопических размеров может происходить различными способами, а истинная многоклеточность (многоотканевость) – лишь один из них. В любом случае, многоклеточность (в широком смысле) почти наверняка возникла в процессе эволюции многократно и независимо: во многих типах водорослей – красных (Rhodophyta), зеленых (Chlorophyta), золотистых (Chrysophyta) – или высших грибов-аскомицетов (Ascomycota) можно выявить преемственные ряды от одноклеточных форм через колонии (например, нитчатые формы) к макроскопическим организмам с аналогами тканевой дифференцировки.

Эта гипотетическая эволюционная картина вполне соответствует современным палеонтологическим данным (рис. 19). Первые эукариоты появились (как мы знаем из главы 5) около 2 млрд лет назад среди фитопланктонных акритарх; вскоре к ним добавились и нитчатые формы с эукариотными параметрами клеток. Замечательно, что они никогда не встречаются в прокариотных бентосных сообществах (цианобактериальных матах), а с самого начала формируют свой собственный тип растительности, названный У. Шенборном (1987) «**водорослевыми лугами**». Ныне сообщества такого типа известны лишь в некоторых антарктических внутренних водоемах; в докембрии же они, судя по характеру осадков, были широко распространены в морях за пределами мелководий (которые были заняты матами).

В рифее (1,4–1,2 млрд лет назад) эти нитчатые эукариотные формы достигли значительного разнообразия. Именно тогда в составе водорослевых лугов появились и первые макроскопические водоросли с пластинчатым, корковым и кожистым типами *слоевища*, а к венду (650 млн лет) основным компонентом этих сообществ становятся *вендотении* – лентовидные водоросли длиной до 15 см. Есть даже сообщение о находке каких-то пластинчатых водорослей в китайской формации Чанчен с возрастом 1,8 млрд лет; эта датировка нуждается в подтверждении, но не кажется нереальной. Дело в том, что таксономическая принадлежность всех этих форм недостаточно ясна, однако некоторые из них очень сходны с низшими красными водорослями – *бангиевыми*. А красные водоросли, как полагают многие исследователи, являются самой архаичной ветвью эукариот; возможно, они произошли в результате «независимой эукариотизации» цианобактерий.

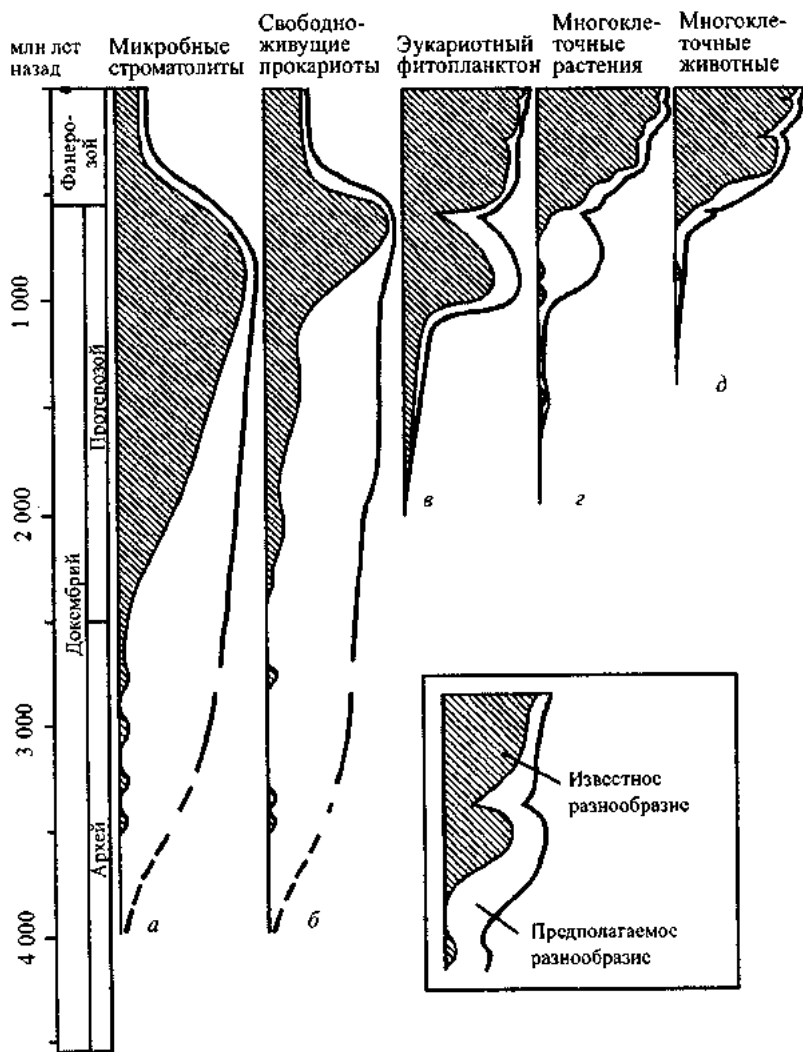


Рис. 19. Изменения во времени относительного обилия основных биотических компонентов:

а – прокариоты-строматолитообразователи; *б* – свободноживущие прокариоты; *в* – эукариотный фитопланктон; *з* – многоклеточные растения; *д* – многоклеточные животные (по Schopf, 1992)

Животные и следы их жизнедеятельности (норки и следовые дорожки на поверхности осадка) достоверно появились в палеонтологической летописи лишь в конце протерозоя – около 800 млн лет назад. (Интересно, что водоросли с минерализованными слоевищами, для которых можно предполагать тот же уровень организации,

что и у высших красных и бурых водорослей, появились еще позднее – в венде.) В чем же причина того, что истинная многоклеточность возникла так поздно? В 60-е годы прошлого века (вспомним главу 5) существовала гипотеза «кислородного контроля» Беркнера и Маршалла, согласно которой содержание кислорода в земной атмосфере вплоть до начала фанерозоя (540 млн лет назад) было ниже точки Пастера и не допускало существования более высоко организованных форм жизни, чем водоросли. Поскольку со временем установили, что точка Пастера в действительности была пройдена гораздо раньше – более чем за миллиард лет до времени появления первых многоклеточных, причинная связь между этими явлениями была отвергнута и о гипотезе «кислородного контроля» забыли. Как позже выяснилось, напрасно.

Однопроцентное содержание кислорода (имеется в виду 1 % от его современного количества) – это тот критический минимум, ниже которого аэробный метаболизм принципиально невозможен; однако для жизнедеятельности макроскопических животных кислорода необходимо существенно больше. Б. Раннегар недавно провел специальные расчеты, из которых следует, что животным, составлявшим первую фауну многоклеточных – эдиакарскую (о ней речь впереди), кислорода требовалось не менее 6–10 % от нынешнего уровня; это в том случае, если они имели развитую систему циркуляции, доставлявшую кислород к тканям. Если же такая система у них еще не развилась и они дышали за счет прямой диффузии (скорее всего, так и было), то требовалось для их жизнедеятельности гораздо больше кислорода (может быть, его содержание сопоставимо с нынешним). Итак, гипотеза «кислородного контроля» кажется вполне логичным объяснением появления макроскопических животных лишь в конце протерозоя – если принять более высокий критический порог, чем однопроцентный, предлагавшийся Беркнером и Маршаллом. Однако возможна ли проверка этой гипотезы? Мы помним (из главы 5), что можно по составу осадков отличить аэробные обстановки от анаэробных, но как определить количественные различия в содержании кислорода в былые эпохи?

Известно, что количество кислорода, создаваемого небивологическими процессами (фотолиз воды и т. д.), совершенно ничтожно; почти весь свободный кислород планеты создан фотосинтезирующими организмами. Однако живые существа не только производят кислород, но и потребляют его при дыхании. В биосфере осуществляется достаточно простая химическая реакция: $n\text{CO}_2 + n\text{H}_2\text{O} \leftrightarrow (\text{CH}_2\text{O})_n + n\text{O}_2$. «Читая» ее слева направо, мы получаем фотосинтез, а справа налево – дыхание (а также горение и гниение). Уровень содержания кислорода на планете стабилен

потому, что прямая и обратная реакции взаимно уравниваются; так что если мы попытаемся увеличить содержание свободного кислорода в атмосфере путем простого наращивания объема фотосинтезирующего вещества, то из этой затеи ничего не выйдет. Сместить химическое равновесие, как вам должно быть известно из курса химии, можно, лишь выводя из сферы реакции один из ее продуктов. В нашем случае добиться увеличения выхода O_2 можно, лишь *необратимо изымая* из нее восстановленный углерод в форме $(CH_2O)_n$ или его производных.

Таким образом, производство кислорода биосферой начинает превалировать над потреблением этого газа (ею же), только если происходит *захоронение в осадках неокисленного органического вещества*. Этот вывод кажется достаточно парадоксальным и противоречащим расхожим представлениям. Так, например, природоохранная пропаганда вбила в голову широкой публики магическую фразу «Леса – это легкие планеты»; и мало кто дает себе труд задуматься над тем, что в действительности любое сбалансированное сообщество (в том числе тропический лес) потребляет ровно столько кислорода, сколько и производит. Если что и можно назвать «легкими планетами», так это болота, где как раз и идет процесс захоронения неокисленной органики. Поэтому, если мы установим, что в некий период геологической истории происходило интенсивное захоронение органического углерода, то мы вправе будем заключить, что в это время столь же интенсивно накапливался и кислород. А вот оценить темпы захоронения органического углерода в прошлые эпохи вполне возможно. Для этого существует специальный метод, основанный на изучении изотопного отношения $^{12}C/^{13}C$ в соответствующих осадках (органический углерод, участвовавший когда-либо в реакциях фотосинтеза, обогащен «легким» изотопом ^{12}C).

Несколько лет назад на архипелаге Шпицберген была открыта уникальная по полноте последовательность позднепротерозойских осадков, отлагавшихся в период с 850 до 600 млн лет назад. Исследовав эти осадки на предмет изотопного отношения $^{12}C/^{13}C$, Э. Нолль (1996) установил, что на протяжении всего этого времени темпы захоронения органического углерода оставались *самыми высокими за всю историю Земли*. Изучение позднепротерозойских осадков в других районах мира – в Канаде, Австралии и Южной Африке – подтвердило выводы Нолля. Итак, появлению макроскопической фауны предшествовало резкое увеличение количества свободного кислорода; вряд ли можно счесть это случайным совпадением (рис. 20).

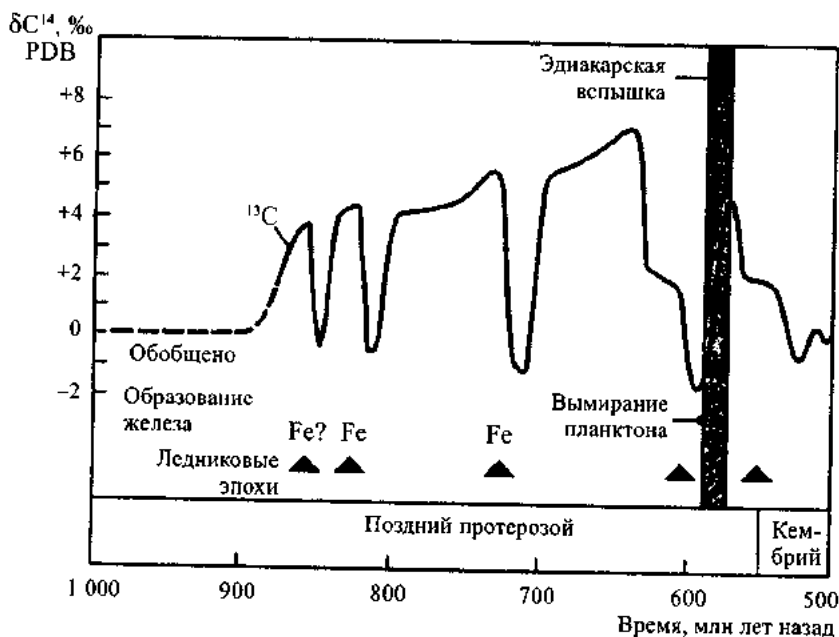


Рис. 20. Ключевые характеристики истории позднего протерозоя. Минимумы на кривой захоронения органического углерода соответствуют ледниковым эпохам и интенсивному образованию железорудных формаций (по Ноллю, 1995)

О том, что на Земле в это время действительно существенно возросло содержание кислорода, могут свидетельствовать и другие факты. Во-первых, в океанах вновь происходит осаждение джеспеллитов, прекратившееся около 1,8 млрд лет назад (см. рис. 16). Это может означать, что кислород впервые насытил глубоководные части океана, располагающиеся ниже фотической зоны, и при этом произошло осаждение еще сохранявшихся в тех глубинах запасов закисного железа. Во-вторых, это было время как минимум трех покровных оледенений, последнее из которых – **Лапландское оледенение** (600 млн лет назад) – было, по всей видимости, самым крупным за всю историю Земли. Одной из причин начала оледенений считают так называемый **обратный парниковый эффект**: когда в атмосфере планеты отношение O_2/CO_2 смещается в сторону кислорода, планета начинает гораздо хуже удерживать тепло, доставляемое центральным светилом.

Все это, вероятно, стало следствием событий, произошедших в биосфере около 1,2 млрд лет назад, когда начался постоянный рост численности и видового разнообразия эукариотного фитопланктона (закончился 600 млн лет назад). Известно, что в планктонных экоси-

стемах детритная пищевая цепь развита очень слабо, а оборот вещества и энергии идет почти исключительно по *пастьбищной цепи*; практически вся мертвая органика «проваливается» из экосистемы вниз, на дно водоема, где и утилизируется в тамошних детритных цепях. Однако донные детритные цепи протерозоя существуют в условиях сильного недостатка кислорода и потому обладают ограниченной «пропускной способностью». Начиная с некоторого момента они перестают справляться с тем нарастающим потоком органики, что поставляется сверху наращивающими свою продуктивность фитопланктонными сообществами. Другим источником органики могут быть лишенные в ту пору сколь-нибудь эффективных консументов («травоядных») водорослевые луга. В результате органический углерод начинает захораниваться в осадках на дне океана; оборотной стороной этого процесса является, как мы теперь знаем, накопление свободного кислорода, приводящее – через обратный парниковый эффект – к оледенению.

Сочетание этих двух факторов (заметный рост содержания кислорода и появление ледников) создаст в гидросфере планеты принципиально новую ситуацию. До сих пор кислород мог распространяться из фотической зоны, где он вырабатывается, в нижележащие слои океана только за счет такого несовершенного механизма, как диффузия: ведь более богатая кислородом вода поверхностного слоя – более теплая, а потому она не «тонет». Заметим, что само «богатство» это весьма относительное, т. к. чем теплее вода, тем меньше количество газа (при равном давлении) может быть в ней растворено. Известно, что вода имеет *минимальную* плотность при температуре 0 °С и ниже (лед), а *максимальную* – при 4 °С, поэтому с появлением на планете льда и «тяжелой» (четырёхградусной) воды картина меняется. Плавающий по поверхности лед охлаждает омывающую его воду, и когда ее температура достигает 4 °С, она «тонет» – вместе с растворенными в ней газами из поверхностного слоя; в океане образуется холодный придонный слой – **психросфера**. Таким образом, в гидросфере возникает «ленточный транспортер», доставляющий кислород в ее глубокие слои (одним из следствий этого процесса стало осаждение в океанах джеспеллитов). Оледенения случались на Земле и раньше (например, **Гуронское оледенение** 2,3–2,5 млрд лет назад), но тогда этому транспортеру еще нечего было переносить; теперь же (650–600 млн лет назад) вся гидросфера оказалась насыщенной кислородом до того уровня, который допускает существование макроскопических животных.

В 1947 году Р. Спринг сделал в местечке Эдиакара в Южной Австралии одно из самых замечательных открытий за всю историю палеонтологии. Им была найдена и описана богатая фауна удиви-

тельных бесскелетных организмов, получившая название *эдиакарской*. Первоначально эту фауну сочли кембрийской, однако в 1959 году М. Глесснер правильно датировал ее концом докембрия – вендом (620–600 млн лет назад); таким образом, период достоверного существования на Земле многоклеточных животных удлинился почти на 100 млн лет. В дальнейшем *эдиакарскую фауну* нашли еще в нескольких районах мира (Намибия, Ньюфаундленд); более того, выяснилось, что этих существ находили и ранее (например, на Украине в 1916 году), но принимали за неорганические остатки. Самое же богатое и наиболее информативное в плане палеоэкологии местонахождение (многие тысячи особей, относящихся к нескольким десяткам видов) известно в России, на Белом море.

В то время как все многочисленные группы многоклеточных, появившиеся в начале кембрия (540 млн лет назад), были представлены мелкими организмами (миллиметры или первые сантиметры), эдиакарская фауна состояла из крупных или очень крупных беспозвоночных, размером до полутора метров. Среди них были как радиально-симметричные формы, называемые *медузоидами*, так и билатерально-симметричные; одни из них (*петалонамы*) внешне напоминают современные кораллы *морские перья* (*Pennatularia*), другие (*дикинсония* и *сприггина*) – *кольчатых червей* и *членистоногих* (рис. 21). Первые исследователи эдиакарской фауны (Спригг и Глесснер) считали эти формы реальными предками современных кишечнополостных и червей и включали их в состав соответствующих типов и классов животных. Эта точка зрения имеет сторонников и поныне («австралийская школа»), однако большинство исследователей полагает, что сходство тут чисто внешнее и что эдиакарские организмы представляют собой нечто совершенно особенное. А. Зейлахер (1984) ввел для этих существ специальное собирательное название – *вендобиионты*.

Вендобиионты имеют отличный от фанерозойских животных *план строения*. Почти у всех билатерально-симметричных вендских организмов эта самая симметрия несколько нарушена; у «членистых» форм правые и левые половинки «сегментов» смещены друг относительно друга – примерно так, как в застегнутой молнии или на автомобильном протекторе-елочке (см. рис. 21, а). Эту асимметрию принято было приписывать деформациям тел в процессе захоронения, пока М. А. Федонкин (1983) не обратил внимание на то, что данные нарушения подозрительно регулярны и единообразны. Он доказал, что для вендобиионтов характерен особый план строения, который математики называют *симметрией скользящего отражения*; среди многоклеточных же животных этот тип симметрии встречается крайне редко (таково, например, взаиморасположение мышечных элементов – миомеров и миосепт – у *ланцетника*).

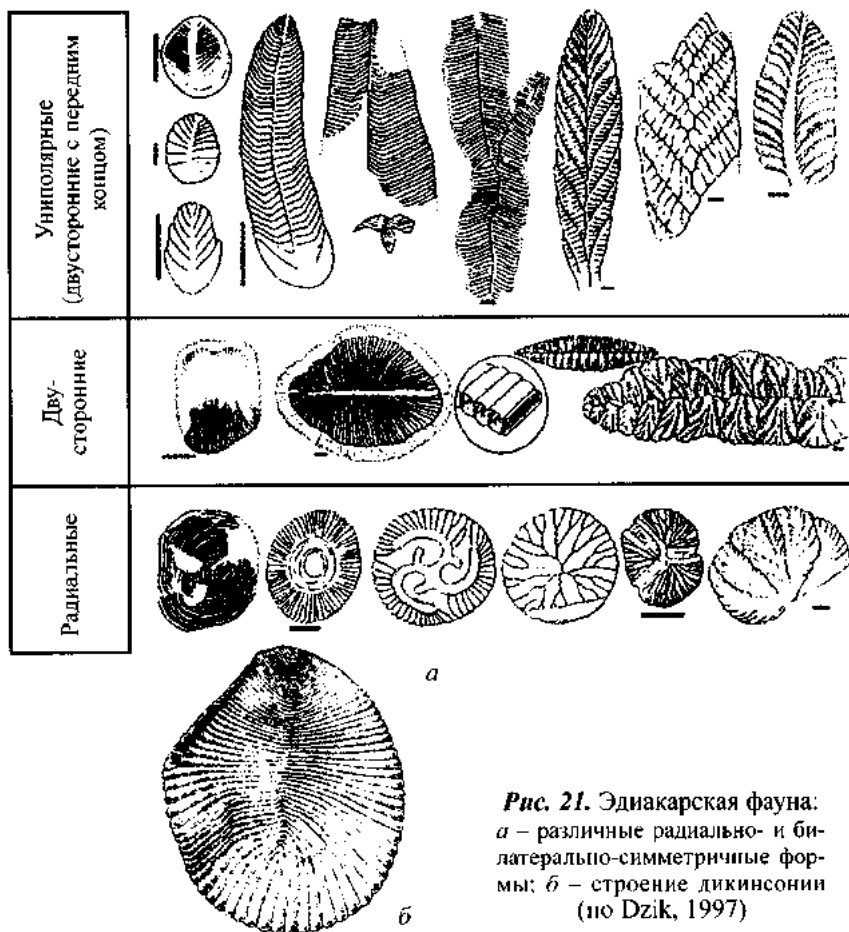


Рис. 21. Эдиакарская фауна:
a – различные радиально- и би-
 латерально-симметричные фор-
 мы; *б* – строение диккинсонии
 (по Dzik, 1997)

Брюс Раннегар (1982) показал, что у изученных им вендобионтов увеличение размеров тела в ходе *онтогенеза* (индивидуального развития организма) достигается за счет **изометрического роста**, когда все пропорции тела остаются неизменными (как при простом увеличении изображения предмета). Между тем, все известные метазоа, включая кишечнополостных и червей, обладают не изометрическим, а **аллометрическим ростом** с закономерной сменой пропорций тела (например, у человека в ряду «зародыш – ребенок – взрослый» абсолютный размер головы увеличивается, тогда как относительный – уменьшается).

Против отнесения эдиакарских организмов к современным *таксонам* животных есть возражения и более частного характера. Так, например, попытка напрямую связать вендских медузоидов с насто-

ящими медузами наталкивается на отсутствие у этих вендобионтов стрекательных клеток, которые по идее должны хорошо сохраняться в ископаемом состоянии. Под давлением подобных аргументов сторонники прямого родства между эдиакарскими и фанерозойскими животными начали «сдавать» вендобионтов по одному («Да, похоже, что сприггина все-таки не настоящее членистоногое...»), и это продолжалось до тех пор, пока А. Зейлахер (1984) не предложил принципиально иное решение этой проблемы. Суммировав отличия вендских животных от их современных аналогов, он привел и общую для них черту: они представляют собой различные варианты широкой ленты со вздутиями (рис. 21, б). Этот тип организации (Зейлахер назвал его «стеганое одеяло») совершенно отличен от всех ныне существующих. Судя по всему, такой план строения – это особый путь к достижению больших размеров тела именно бесскелетными формами.

При увеличении размеров тела происходит о т н о с и т е л ь н о е уменьшение его поверхности. Поскольку многие функции организма (газообмен, питание) прямо связаны с его поверхностью, ее относительный размер нельзя уменьшать до бесконечности: есть определяемый «из физики» **физиологический предел размеров тела**. Одно из решений этой проблемы нашли современные (фанерозойские) многоклеточные: сохранить в общем округлое сечение тела, но развить выросты или впячивания с большой поверхностью – жабры или легкие, сложноскладчатую пищеварительную систему и т. д. Однако возможно и принципиально иное решение: превратить все тело в плоскую ленту, приблизив таким образом внутреннюю поверхность к внешней; тогда можно достигнуть больших размеров и не создавая сложных внутренних структур. Это решение используется ныне очень редко (по этому пути пошли некоторые крупные кишечные паразиты).

Форма тела вендобионтов («стеганое одеяло») с ее очень высоким отношением «поверхность – объем» позволяла им, как полагает Зейлахер, поглощать из воды кислород и метаболиты всей поверхностью тела. Эта идея находится в полном соответствии с тем обстоятельством, что у самых крупных эдиакарских организмов нет никакого подобия рта. Питаясь за счет диффузии через поверхность тела, эти существа не нуждались во внутренних органах; возможно, они даже были не многоклеточными, а синцитиальными (многоядерными). Кроме того, многие исследователи полагают, что эти плоские (и, видимо, прозрачные) существа были буквально нашпигованы симбиотическими одноклеточными водорослями, что делало их практически независимыми от внешних источников пищи. Их современным экологическим аналогом могут служить так называемые

«автотрофные животные» – глубоководные *погонофоры* и некоторые моллюски, использующие при питании симбиотических бактерий-хемоавтотрофов.

Итак, на мелководьях вендских морей (именно здесь, судя по характеру вмещающих осадков, обитали вендобиионты) существовала удивительная экосистема из «автотрофных животных». Сейчас известны тысячи экземпляров различных представителей эдиакарской фауны, однако ни на одном из них нет повреждений и следов укусов; судя по всему, в это время не существовало хищников, да и вообще животных, питающихся крупными кусками пищи. По образному выражению С. Гоулда, в венде *трофические цепи* были столь коротки, что полностью помещались внутри тела консумента. Поэтому вендскую *биоту* часто называют, вслед за М. Мак-Менамином, «Сад Эдиакары» – по аналогии с райским садом, где никто никого не ел. Ситуация райского сада, как ей и положено, просуществовала недолго: в конце венда вендобиионты полностью вымерли, не оставив после себя прямых потомков. Эдиакарский эксперимент – первая в истории Земли попытка создать многоклеточных животных – окончился неудачей.

Впрочем, по поводу судьбы эдиакарской фауны есть и иные мнения. Помимо двух диаметрально противоположных позиций (австралийской школы и Зейлахера) есть и «компромиссная», на которой стоят, например, Федонкин и Раннегар. Эти исследователи считают, что в составе эдиакарской фауны помимо вендобиионтов, уникальных по своей организации и свойственных только для этого времени (а также, возможно, и реликтов каких-то довендских фаун), имеются и отдаленные предки некоторых фанерозойских групп.

В этой связи можно вспомнить элементы характерной для вендобиионтов симметрии скользящего отражения, наблюдаемые в строении примитивнейшего из хордовых – ланцетника. С другой стороны, один из эдиакарских организмов – *ярнемия*, с ее мешковидным телом и двумя «сифонами», очень напоминает близкого родственника хордовых – *асцидию*; к тому же оказалось, что отпечатки этого организма сильно обогащены ванадием – тем самым металлом, что является основой дыхательного пигмента асцидий. Так что некоторые исследователи не исключают, что мы с вами (как представители хордовых) ведем свой род прямоком от вендобиионтов.

Это, Впрочем, еще не самая экзотическая гипотеза относительно природы и родственных связей вендобиионтов. Кем только их не объявляли – даже гигантскими морскими лишайниками! Например, А. Ю. Журавлев (1993) предложил весьма остроумную гипотезу относительно связей некоторых эдиакарских организмов с гигантскими (до 20 см в диаметре) многоядерными простейшими из подкласса

ксенофиофор (класс *саркодовых*)¹⁷. А недавно Д. В. Гражданкин и М. Б. Бурзин (1998) привели аргументы в пользу того, что тела вендобрионтов представляли собой вовсе не толстое «стеганое одеяло», а тонкую гофрированную мембрану – ее по аналогии можно назвать «картонкой для яиц»; в захоронение попадает, собственно, не сама мембрана, а те «куличики из песка», которые получаются при засыпании ее «луною» взмученным осадком. Эти «картонки для яиц», имеющие идеальное соотношение «объем – поверхность», неподвижно лежали на дне, поглощая из морской воды растворенную в ней органику...

Подобный разноречивый в гипотезах может произвести на стороннего наблюдателя удручающее впечатление, однако «в оправдание» ученых, изучающих докембрийские организмы, необходимо сказать следующее. Решаемая ими задача является, возможно, самой сложной во всей палеонтологии, ибо актуалистический метод реконструкций явно работает здесь на самом пределе своей разрешающей способности. Палеонтологи фактически находятся в положении космонавтов, столкнувшихся с фауной чужой планеты – с тем лишь уточнением, что они вынуждены иметь дело не с самими инопланетными существами, а с созданным теми «театром теней».

Не очень давно выяснилось, что эдиакарская попытка создания многоклеточных животных была не первой по счету, а в лучшем случае второй. В 1986 году Сун Вэйго обнаружил в Китае (Хайнань) в позднерифейских отложениях с возрастом 840–740 млн лет богатую фауну макроскопических бесскелетных животных; ее, по традиции, назвали *хайнаньской биотой*. Почти одновременно сходная фауна была найдена М. Б. Гниловской в России, на Тиманском кряже; к сожалению, изучена она пока недостаточно. Известно лишь, что составляющие ее организмы уступают по размеру эдиакарским и являются не лентовидными, а червеобразными, причем иногда кажутся членистыми; многие из них строят из органического материала сегментированные трубки бокаловидной формы. Очень важно то, что среди этих организмов нет ни медузоидов, ни каких-либо форм, близких к губкам; судя по всему, протерозойская хайнаньская биота не может рассматриваться как предковая ни для эдиакарской, ни для современной (фанерозойской).

Из этого, правда, не следует, что *все* представители хайнаньской биоты должны были вымереть *до* эдиакарской попытки; возможно, именно им принадлежит часть следов рытья в вендских осадках. Однако в целом хайнаньский эксперимент явно оказался столь же неудачным, как и эдиакарский, хотя, возможно, по совершенно иным

¹⁷ Обнаруженные недавно фрагменты тел ксенофиофор позволяют полагать, что размеры целого организма могут достигать 50 см.

причинам. Обращает на себя внимание тот факт, что хайнаньская попытка совпадает по времени (840 млн лет назад) с началом «кислородного бума». Впрочем, существование макроскопических водорослей в отложениях возраста 1,4 млрд лет наводит на мысль о том, что и эта попытка создания многоклеточных животных может оказаться не самой первой¹⁸.

Итак, мучивший Дарвина вопрос о появлении животных в начале кембрия («всех и сразу») вроде бы начал проясняться. Преподавателям теории эволюции на первый взгляд полегчало: как-никак, этот рубеж сильно отодвинулся в глубь времен (с 540 до 840 млн лет назад), а первые животные оказались действительно сильно непохожими на тех, что существуют, начиная с кембрия. Но это только на первый взгляд. Ведь новооткрытые-то фауны оказались *непреемственными между собой*; они всякий раз появляются, как чертик из коробочки, и туда же исчезают. Ситуация, если вдуматься, складывается еще более скандальная, чем во времена Дарвина: тот имел дело с одним «актом творения» – кембрийским, а мы – как минимум с тремя. М. Б. Бурзин дал эдиакарской и хайнаньской попыткам остроумное определение: «черновики Господа Бога».

Наиболее логичным объяснением тут может быть признано такое. На Земле с достаточно давних времен существовала развитая фауна микроскопических бесскелетных животных (уровня *простейших, коловраток* и т. п.). Ее представители периодически совершали попытки выйти в крупный размерный класс, но лишь последняя из этих попыток – кембрийская – оказалась вполне успешной. Шансов попасть в захоронение у этих существ нет никаких (ведь от фитопланктонных организмов остается только целлюлозная оболочка либо слизистый чехол, которых животные лишены), а потому их отсутствие в палеонтологической летописи не должно нас смущать. К сожалению, последнее обстоятельство делает данную гипотезу *н е п р о в е р я е м о й*, а цена таких гипотез, как мы помним из дополнения к главе 1, крайне мала. Впрочем, если в палеонтологической летописи не сохраняются сами эти организмы, нельзя ли попытаться обнаружить в ней какие-нибудь следы их жизнедеятельности или иные *к о с в е н н ы е* указания на их существование?

¹⁸ Из Удоканских отложений Забайкалья (их возраст – 1,9–2,5 млрд лет) были еще в 60-х годах XX века описаны четырехгранные трубки длиной до нескольких сантиметров, которые геологи сочли остатками неизвестного животного – *Udokania problematica*. Ныне большинство исследователей считают органическую природу удоканий сомнительной. А недавно в формации Белт в Скалистых горах (возраст – 1,4 млрд лет) были обнаружены следы передвижения по осадку какого-то макроскопического организма.

Действительно, в соответствующих осадках часто находят мелкие или мельчайшие гранулы обогащенного органикой вещества, трактуемые как **фекальные пеллеты** (пища, прошедшая через организм неких консументов). Однако более интересное решение этой проблемы было недавно предложено М. Б. Бурзиным (1987). Основываясь на эмпирических данных о распространении в геологической истории основных размерных классов и морфологических групп фитопланктона, он показал, что тенденции, выявленные в эволюции планктонного сообщества, могут объясняться лишь наличием в его составе консументов, и даже «вычислил» некоторые их характеристики (подробнее см. в дополнении к главе 6). В качестве первичного биотопа этих существ обычно указывают уже знакомые нам водорослевые луга; в этих густых подводных зарослях должна была наблюдаться повышенная концентрация кислорода.

Судя по всему, именно деятельность *зоопланктона* спровоцировала **вендский фитопланктонный кризис** – первое *палеонтологически документированное* крупномасштабное вымирание (см. дополнение к главе 6). Затем бесследно исчезла эдиакарская фауна, а позже произошло стремительное уменьшение численности и разнообразия строматолитовых построек. На фоне этих кризисных событий разворачивается так называемая **кембрийская «скелетная революция»**, сформировавшая основные черты того мира, в котором мы живем.

Дополнение к главе 6

Взаимоотношения хищника и жертвы в экологическом и эволюционном масштабах времени

Одной из приоритетных задач современной биологии, несомненно, является создание обобщенной теории эволюции экосистем. При этом у экологов может возникнуть сильный соблазн начать ее строить в одиночку, опираясь исключительно на данные по динамике современных сообществ и игнорируя «измышления» палеонтологов. А почему бы и нет? Есть тому пример: эволюцию всех конкретных таксонов животных и растений реконструировали, как всем известно, при самом минимальном участии палеонтологов, используя в основном лишь данные сравнительной анатомии. Для этого достаточно сходные *рецентные* организмы располагают в виде последовательностей, трактуемых как отражение реальной преемственности в ряду «предок – потомок» (например, тупайя –

лемур – низшая обезьяна – человекообразная обезьяна – человек), а уже потом эти *филетические ряды* дополняют ископаемыми членами (в нашем случае – *австралопитеком, питекантропом и неандертальцем*).

Хотя злые языки из числа антиэволюционистов и утверждают, будто филетические ряды мало чем отличаются от известной карикатуры XIX века, изображающей «Чудесное превращение короля Луи-Филиппа в грушу», это, разумеется, не так. Настоящая проблема в другом: при реконструкции исторических последовательностей *к о с в е н н ы й*, «сравнительно-анатомический», метод действительно предпочтителен (поскольку метод *п р я м о й*, «палеонтологический», имеет крупный встроенный дефект в виде *п р и н ц и п и а л ь н о й* неполноты летописи), однако он годится не для всякого типа биологических объектов. Этот метод приложим лишь к тем объектам, которые хотя бы в принципе обладают *филогенезом*, т. е. историческим развитием; иными словами, система должна обладать *хорошей памятью* относительно своих предшествующих исторических состояний.

В случае таксона память эта обеспечивается передаваемым от предка к потомку «текстом» в виде нуклеотидной последовательности. А вот экосистема подобного наследственного субстрата лишена; она обладает лишь элементами онтогенеза, т. е. индивидуального развития (экогенетические сукцессии, о которых речь пойдет в главе 12), но филогенеза у нее, судя по всему, не бывает в принципе. Так что для изучения истории экосистем «сравнительно-анатомический метод» не годится, и палеонтология, как это ни парадоксально, неизбежно будет играть здесь существенно большую роль, чем при реконструкции филогенезов отдельных таксонов.

Итак, создавать теорию эволюции экосистем должны, на паритетных началах, экологи и палеонтологи, причем первым, по идее, следует создавать основу для актуалистической интерпретации тех фактов, что накоплены вторыми. К сожалению, в процессе такого «заочного сотрудничества» между экологами и палеонтологами часто возникают недоразумения, связанные с неверным пониманием границ применимости каждого из используемых ими методов. Одну из таких «конфликтных ситуаций» можно разобрать на примере взаимоотношений хищника и жертвы в докембрийских планктонных экосистемах)¹⁹.

¹⁹ Мы будем употреблять привычный оборот *отношения «хищник – жертва»*, хотя речь пойдет об отношениях между любыми консументами и их добычей (в частности, фитопланктоном).

В современной экологии существует достаточно хорошо обоснованная (в том числе и математическими моделями) **концепция оптимального питания хищника**. Согласно ей, консумент стремится выбирать пищевые объекты таким образом, чтобы разность между *энергосодержанием пищи* и суммарными *энергозатратами на ее добытие* оказывалась максимальной. Для каждого конкретного хищника существует определенный **размерный оптимум жертв**, с наибольшей частотой поедаемых им (лев питается в основном антилопами, хотя в составе его добычи могут оказаться и буйвол, и кролик). В свою очередь, у жертвы имеется целый ряд эволюционных *стратегий*, защищающих ее популяции от выедания (увеличение скорости размножения, приобретение *криптической окраски* или ядовитости и т. д.); экспериментально показано, что одной из таких стратегий является *уход за пределы размерного оптимума*.

Из наблюдений над сезонными изменениями в популяциях планктонных *ракообразных* и коловраток было установлено, что это действительно так; при этом жертва по-разному защищается от тех хищников, которые лишь немного превосходят ее по величине, и тех, которые относятся к следующему размерному классу. Защитой от врагов первого типа (выедающих особей среднего и мелкого размера) является у **в е л и ч е н и е** собственных размеров жертвы за пределы оптимума выедания. Против врагов второго типа (выедающих самых крупных из жертв) такая стратегия бесполезна, здесь надо **у м е н ь ш а т ь** свои размеры. Защитой же от комбинированного воздействия хищников обоих типов может служить **и з м е н с н и с ф о р м ы** тела – *образование шипов и прозрачных выростов* кутикулы (их периодическое появление в популяциях дафний – хорошо известный факт). Это позволяет увеличить реальные размеры (создав помехи для врагов первого типа), сохраняя при этом возможно меньшую заметность для врагов второго типа. Основываясь на этой экологической концепции, а также на эмпирических данных о распространении в геологической истории основных размерных классов фитопланктона (до 16 мкм, 16–60 мкм, 60–200 мкм, свыше 200 мкм) и его морфологических групп (оболочка гладкая или с выростами), М. Б. Бурзин в 1987 году реконструировал основные этапы формирования планктонной экосистемы (рис. 22).

До начала рифея (1,65 млрд лет назад) фитопланктон состоял почти исключительно из малоразмерных форм (до 16 мкм). Можно предполагать, что консументы в это время либо были представлены самым мелким размерным классом (назовем его условно «инфузория»), либо отсутствовали вовсе. Впрочем, первое более вероятно: из этого времени известны и мелкие шипастые формы, что может быть первым в истории появлением защитных структур у фитоплан-

млн лет назад

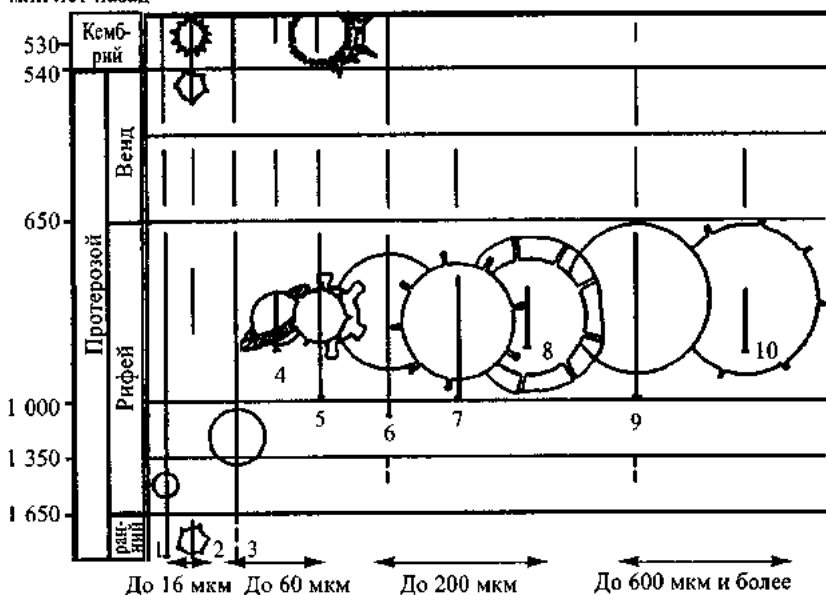


Рис. 22. Схема распространения в позднем докембрии и раннем кембрии основных размерных и морфологических групп фитопланктона (по Бурзину, 1987)

ктон в ответ на пресс выедания первым зоопланктоном. Для эукариотного фитопланктона, обладающего способностью разрешать «противоречие Виленкина» за счет активных передвижений, выгодно сохранять минимальные размеры тела (что улучшает соотношение «поверхность – объем»). Поэтому появление в раннем рифее (1,6 млрд лет назад) форм из следующего размерного класса (16–60 мкм) может рассматриваться как попытка фитопланктона отразить усиление прессы хищников класса «инфузория»: уйти за размерный оптимум выедания путем увеличения размера²⁰.

Эта стратегия использовалась фитопланктоном на протяжении всего рифея, т. е. почти миллиард лет. В середине рифея (1,4–1,0 млрд лет назад) появляются акритархи размерного класса 60–200 мкм; это может рассматриваться как реакция на появление консументов следующего размерного класса – «коловратка». К концу же позднего рифея (700 млн лет назад) фитопланктонные организмы достигают максимального размера за всю историю: помимо доминирующей

²⁰ Во всех обсуждаемых случаях, говоря о размерах организмов, имеют в виду так называемый **размер, приведенный к шару (РПШ)**. Например, РПШ взрослого человека составляет 60 см – именно таков будет диаметр шара, имеющего массу 80 кг при плотности человеческого тела.

размерной группы 200–600 мкм в это время появляются, например, гигантские акритархи диаметром до 2–3 мм – это физиологический предел размера для одноклеточных²¹. Увеличение размера как главная защитная стратегия (при явно подчиненном значении выростов оболочки) свидетельствует о сильном прессе зоопланктона класса «коловатка» (при отсутствии более крупных хищников). Вообще тенденция к однонаправленному изменению размера для жертвы имеет смысл лишь при существовании единственного размерного класса хищников – в противном случае тут же попадешь «из огня да в полымя».

А вот дальше произошел вендский фитопланктонный кризис: разнообразие акритарх, достигнув незадолго до появления эдиакарской фауны (600 млн лет назад) своего максимума, резко падает, причем крупноразмерные формы исчезают полностью. Попытки объяснить этот кризис тем, что фитопланктонные сообщества могли столкнуться в это время с глобальным дефицитом CO₂ при избытке O₂ (такое сочетание действительно угнетает развитие микроводорослей), кажутся довольно наивными. Гораздо убедительнее смотрится гипотеза Бурзина о том, что кризис возник в результате появления консументов следующего размерного класса – «циклоп» (до 2 мм), составляющих основную массу современного зоопланктона. От этого врага уже не могла спасти ставшая стандартной стратегия опережающего ухода в следующий размерный класс, ибо фитопланктон уже «уперся» в физиологический предел размеров тела. Лишь к началу кембрия фитопланктону удалось дать адекватный эволюционный ответ на комбинированное воздействие консументов разных классов: с этого момента (и доныне) доминирующей защитной стратегией для фитопланктонных организмов становится образование шипов, выростов, экваториальной каймы и т. п.

Мы уделили столько внимания этой гипотезе по той причине, что рисуемые ею взаимоотношения хищника и жертвы кажутся резко противоречащими современной экологической парадигме, основанной на так называемых **циклических балансовых моделях** (типа модели Лотки – Вольтерры). Биомассы предыдущего и последующего *трофических уровней* соотносятся примерно как 10:1 (**принцип трофической пирамиды**). Ясно, что именно популяция хищника должна подчиняться изменениям в популяции жертвы, но никак не наоборот. Отсюда, как кажется, естественным образом сле-

²¹ Для одноядерных одноклеточных. Некоторые многоядерные простейшие (например, знакомые нам ксенофифоры) и *сифоновые водоросли* могут достигать нескольких сантиметров.

дует и так называемая **филогенетическая реактивность хищника**: жертва увеличивает скорость передвижения – хищник вынужден перейти к охоте из засады; жертва одевается панцирем – хищник начинает создавать инструменты для его взлома; именно в таком порядке.

Однако многие палеонтологи (В. А. Красилов, В. В. Жерихин, А. С. Раутиан) приходят в последнее время к выводу о том, что балансовые модели – это путь к познанию функционирования сообществ, но не их эволюции. Все необратимые эволюционные процессы (от глобальных экосистемных кризисов до филогенеза отдельных таксонов) протекают не благодаря, а вопреки сохранению экологического равновесия. Функционирование сообществ основано на циклических процессах, протекающих с отрицательной обратной связью; для того же, чтобы началось развитие, она должна разрушиться и смениться на положительную обратную связь.

Применительно к системе «хищник – жертва» это должно выглядеть так. Любой эволюционный успех жертвы (увеличение скорости передвижения и т. п.) немедленно становится для хищника ощутимым; эволюционные приобретения хищника вообще-то безразличны жертве, поскольку в норме тот все равно изымает лишь небольшую часть ее популяции. До тех пор, пока хищник остается в таком *реактивном* состоянии, система пребывает в равновесии. Но как только эффективность хищника превысит некое пороговое значение, жертва начинает «замечать» хищника, поскольку теперь он подрывает ее ресурсы. В тот самый момент, когда реактивной становится жертва, а не хищник, в системе и возникает положительная обратная связь по типу «гонки вооружений». Система, выйдя из равновесия, начнет *эволюционировать* в некоем (совсем не обязательно «правильном») направлении.

На эволюционную роль верхних трофических уровней экосистемы можно посмотреть и с иной точки зрения. Их взаимодействия с нижними уровнями являются не столько энергетическими (описываемыми в терминах трофической пирамиды), сколько информационными. Здесь может быть использована аналогия с *постиндустриальным обществом*, в котором решающее значение приобретает не уровень производства энергии (как это было в индустриальную эпоху), а оптимизация управления энергопотоками за счет информационных связей. Именно таким «блоком управления» экосистемы и являются консументы, деятельность которых вызывает эволюционные изменения у их жертв. Как заметил А. С. Раутиан, само выражение «эволюционные стратегии хищника и жертвы» не вполне пра-

вильно: у хищника стратегия есть, а вот у жертвы – одна только тактика²².

О степени же автономности этого «блока управления» дают наглядное представление именно те палеонтологически документированные ситуации, когда он производит чересчур эффективного хищника, который, по выражению А. Г. Пономаренко, «проедает экосистему насквозь» (как это и произошло при возникновении зоопланктона размерного класса «циклоп»). Любой эколог скажет не задумываясь, что «этого не может быть, потому что не может быть никогда!», и будет совершенно прав – но прав именно в рамках своего, экологического, масштаба времени. В эволюционном же масштабе времени такая ситуация (ее можно условно назвать «изобретением абсолютного оружия») не просто возможна – она, как мы увидим далее, служила реальным механизмом запуска целого ряда крупнейших экосистемных перестроек и филогенетических революций.

²² Возможна и еще одна аналогия: военная техника («хищник») всегда опережает в своем развитии гражданскую («жертва»), но созданные для военных целей технологии неизбежно приходят потом в мирные области (баллистические ракеты – космонавтика, СОИ – мобильная телефонная связь и т. д.).

Кембрий: «скелетная революция» и пеллетный транспорт. Эволюция морской экосистемы: кембрий, палеозой и современность



Итак, мы расстались с вендскими экосистемами в то время, когда они пребывали в состоянии глубочайшего глобального кризиса (глава 6). «Эдиакарский эксперимент» окончился неудачей, и эти загадочные крупноразмерные существа исчезли с лица Земли, не оставив после себя прямых потомков. Фитопланктонный кризис погубил все огромное разнообразие тогдашних акритарх; уцелели лишь немногие, причем морфологически однотипные, формы. В необратимый упадок пришли и бентосные сообщества прокариот-строматолитообразователей; отныне они будут занимать в биосфере подчиненное положение. Хотя тогда появились и некоторые новые группы животных (например, *сабеллидитиды*, строившие органические трубки), конец венда – это время, когда суммарное разнообразие живых организмов на нашей планете падает до рекордно низкого уровня (рис. 23). И подобно тому, как на развалинах одряхлевшей империи возникает государство молодых энергичных «варваров», на смену докембрийской, прокариотной в своей основе, биосфере стремительно приходит современная, фанерозойская.

Самое же интересное заключается в том, что составляющие эту современную биоту таксоны (а их состав на уровне типов с той поры уже принципиально не менялся!) **о д н о в р е м е н н о** обзаводятся минеральным скелетом, причем процесс этот охватывает самые различные группы не только животных, но и водорослей. Вот что пишет, например, один из ведущих специалистов по этому отрезку геологической истории А. Ю. Розанов: «Начнем с того, что поражает любого исследователя, когда он изучает разрезы пограничных отложений докембрия и кембрия. Двигаясь вверх по разрезу от докембрийских пород к кембрийским, мы вдруг обнаруживаем в какой-то момент, что порода насыщена многочисленными и разнообразными остатками организмов, облик которых уже более или менее привычен для нас. Здесь начинают встречаться обычные для всего фанерозоя остатки *губок*, моллюсков, *брахиопод* и других организмов. Непривычны только их размеры (первые миллиметры)».



Рис. 23. Кривые таксономического разнообразия в фанерозое (по Raup, Sepkoski, 1993)

Пытаясь разобраться в причинах этого события, называемого обычно кембрийской «скелетной революцией», надо иметь в виду следующее. Обзавестись твердым скелетом — дело, конечно, «прибыльное», но весьма «капиталосмекое», требующее от организмов больших «первоначальных вложений» по энергии и веществу. Поэтому строить скелет способны лишь существа с *достаточно высоким уровнем энергетического обмена*, каковой возможен лишь начиная с некоторого уровня содержания на планете свободного кислорода (о гипотезе «кислородного контроля» см. главу 5). Проанализируем теперь под этим углом зрения докембрийскую экологическую ситуацию.

Начать придется издалека. Одной из самых важных задач современной океанологии является детальное изучение морских течений; это, помимо прочего, весьма важно для практики судоходства. С этой целью в воды Мирового океана ежегодно бросают, точно зафиксировав место и время, многие тысячи специальных буйев; выловив позже такой буй в другой точке океана, мы получаем представление о направлении и скорости движения переносивших его водных масс. Исследования эти стоят больших денег, а эффективность метода не слишком высока, поскольку подавляющее большинство буйев безвозвратно теряется. В связи с этим встал вопрос: нельзя ли вместо буйев найти какую-нибудь естественную «метку» для океанских водных масс?

Такая «метка» действительно существует: это просто-напросто... пыль, которая всегда содержится в атмосфере (пыль постоянно оседает не только, к примеру, на мебель в комнате, но и на поверхность океана). Химический состав этой атмосферной пыли в каждой точке Земли свой; на него влияет геохимия соответствующей территории, тип вулканической активности и т. д. А поскольку возможности аналитической химии по нынешнему времени почти безграничны (криминалисты, например, с легкостью определяют, в каком из месторождений мира было добыто контрабандное золото), то для реконструкции картины течений кажется достаточным просто зачерпнуть толику морской воды и установить, в каких именно местах Земли выпадала содержащаяся в воде пыль. Океанологи с энтузиазмом принялись за работу и вскоре с изумлением обнаружили, что атмосферной пыли (равно как и вообще взвеси) в океанской воде практически не содержится; на подоконнике пыль будет скапливаться до тех пор, пока ее не сотрут, а вот из океана она странным образом куда-то исчезает. Быстро осесть на дно пылинки не может (это доказывается простыми физическими расчетами). В чем же дело?

Хорошо известно, какую титаническую работу осуществляют в морях животные-фильтраторы, особенно *двустворчатые* моллюски. Согласно расчетам, одни только *устричные банки* (сплошные многослойные поселения устриц) примерно за месяц прогоняют через себя объем воды, равный всему Мировому океану! Однако двустворки очищают *п р и д о н н ы е* слои воды, куда, как мы помним, пылинкам попасть довольно сложно... Вот тогда-то и выяснилось, что планктонные фильтраторы (прежде всего ракообразные) играют в очищении океана роль ничуть не меньшую, чем бентосные. Отсутствие в водах океана сколь-нибудь ощутимых количеств пыли, которая постоянно оседает на его поверхность, является результатом деятельности планктонных ракообразных: они очень быстро отфильтровывают взвесь, упаковывают ее в формируемые их пищеварительным трактом компактные комки отработанной органики – **фекальные пеллеты** – и отправляют на дно. Без **пеллетной транспортировки** взвеси мутность воды в океанах была бы несравненно выше.

Именно такая ситуация и должна была наблюдаться в далеком прошлом. Как мы с вами помним, отсутствие в докембрии наземной растительности приводило к многократному усилению эрозии и формированию специфических выположенных ландшафтов – «ни суша, ни море» (глава 5). Сток с континентов был в основном «плащевым» (т. е. по всей протяженности береговой линии), а равнинные реки и озера, являющиеся ныне главными отстойниками взвеси, отсутствовали. Воды, стекавшие с суши, были мутными, причем самой замутненной в итоге оказывалась именно прибрежная часть океана, наи-

более богатая биогенами. Это чрезвычайно затрудняло утилизацию биогенов фитопланктоном из-за узости фотической зоны и резко ограничивало общую продуктивность планктонной экосистемы.

С другой стороны, иной оказывалась и организация самой водной массы. В современных океанах имеется в е р х н и й слой воды с резко выраженными сезонными колебаниями температуры – **эпиталасса** (от греческих слов *epi* – на, над и *thalassa* – море) – и н и ж н и й , где температура на протяжении всего года практически неизменна, – **гипоталасса** (*huro* – под, внизу); в озерах им соответствуют *эпилимнион* и *гиполимнион*. На границе между этими слоями располагается узкая зона резкого изменения температуры – **термоклин**; в современных морях он находится на глубинах от 15 до 100 м. В условиях же замутненной воды солнечная энергия практически не проникает глубже первых метров и термоклин «подтягивается» под самую поверхность; водная масса оказывается жестко **стратифицированной**, т. е. разделенной на почти не перемешивающиеся между собой слои: узкую перегретую эпиталассу и относительно холодную, но при этом практически лишенную кислорода гипоталассу. Для этого времени были обычны донные осадки, резко обогащенные неокисленной органикой («черные сланцы»), которые считают несомненным показателем придонной **аноксии** (бескислородных условий); позже (начиная с кембрия) их распространение резко сократится. Ситуация аноксии («заморные обстановки») сильно затрудняла, или даже вообще исключала, существование донной фауны.

И вот на границе венда и кембрия произошло событие, важность которого палеонтологи осознали лишь в самое последнее время (впервые эту идею высказал в 1985 году А. Г. Пономаренко, а теперь она подтверждена геохимическими данными): в составе докембрийского зоопланктона (бескелетного и потому не имевшего шансов захорониться – см. главу 6) возникли достаточно эффективные фильтраторы, формировавшие фекальные пеллеты. Единичные фекальные пеллеты были известны и раньше (еще в протерозое), однако именно начало кембрия – это время массового их распространения в морских отложениях.

Следствием этого (вроде бы малозначительного) события стал целый каскад экосистемных перестроек. Уменьшение мутности воды привело к резкому расширению фотической зоны и росту продуктивности экосистем. Расширение же эпиталассы привело к разрушению жесткой температурной **стратификации** и некоторому обогащению кислородом нижележащих водных слоев. Мало того, мы с вами помним (из главы 6), что именно **дисперсная** органика, опускающаяся из фотической зоны, является причиной аноксии в придон-

ных слоях, ибо на ее окисление там расходуется кислород; многие исследователи даже употребляют термин «эвтрофный океан». Теперь же эта органика (вместе с неорганическими частичками) стала поступать на морское дно в концентрированном, «упакованном» виде – в пеллетах. Органический детрит, обогащающий донные осадки, – это уже не удушающий эвтрофикатор, а ценный пищевой ресурс; содержание же кислорода в придонных слоях в результате возрастет до уровня, допускающего существование макроскопической донной фауны. Начиная с этого момента в системе возникает положительная обратная связь: придонная фауна, в свою очередь, начинает очищать воду от органической и минеральной взвеси; количество кислорода в итоге опять возрастает; это позволяет еще дальше наращивать разнообразие живых организмов; и т. д.

Количество свободного кислорода на планете тем временем тоже увеличивается. Во второй половине венда в уже знакомых нам *амфибиотических* ландшафтах («ни суша, ни море») место цианобактериальных матов, с их потрясающим по совершенству балансом в производстве и потреблении органики, занимают сообщества водорослей (главным образом нитчатых), которые иногда называют «водорослевыми болотами». В этих болотах, чрезвычайно широко распространенных во внетропической зоне, захоранивается огромное количество неокисленной органики, а именно такая ситуация (как мы помним из главы 5) вызывает накопление свободного кислорода. По-видимому, сыграло свою роль и крупное **Байконурское оледенение**, маркирующее границу венда и кембрия; мы помним (глава 6), что наличие льдов и психросферы облегчает «закачку» кислорода в глубокие слои океана, а вентиляция дна благоприятствует развитию *бентоса*.

И вот наконец содержание свободного кислорода в океанах достигает той пороговой отметки, начиная с которой становится «экономически оправданным» обзаводиться такой дорогостоящей «высокой технологией», как минеральный скелет. Эта возможность немедленно и одновременно реализуется самыми разными группами животных – от простейших (*радиолярии*²³ и *фораминиферы*) и губок до членистоногих и моллюсков, а также растениями (*известковые водоросли*). Начинается «скелетная революция» в собственном смысле. Важная деталь: как отмечает А. Ю. Розанов (1986), химический

²³ В конце XIX века из докембрийских отложений Франции, датированных ныне 1 млрд лет, были описаны сферические остатки, отнесенные к радиоляриям. Хотя ошибочность этого отнесения показана уже давно, упоминания о «докембрийских радиоляриях» продолжают встречаться не только в научно-популярной литературе, но и в учебниках палеонтологии.

состав этих скелетов, возникающих в самом начале кембрия, настолько разнообразен, что почти полностью исчерпывает все те варианты, которые будут затем возникать на протяжении всего фанерозоя.

Самым лучшим, уникальным, местонахождением кембрийской фауны считают среднекембрийские сланцы Бёджес, открытые в 1912 году в канадских Скалистых горах (богачейшие местонахождения в Восточной Сибири, Китае и Гренландии изучены пока недостаточно); тип сохранности в Бёджес таков, что там могут захораниваться и «мягкие» организмы, не имевшие скелета. Так вот, оказалось, что число таких бесскелетных форм в кембрийской фауне даже больше, чем в вендской (хотя доля их теперь невелика). Это служит сильным доводом в пользу того, что в кембрии не появляется вдруг, как по мановению волшебной палочки, некая принципиально новая – «скелетная» – фауна (так иногда полагали прежде), а одевается скелетом (как только возникает для этого возможность) та фауна, что уже существует.

Другой неожиданный вывод следует из изучения открытых в конце 80-х годов XX века в Швеции среднекембрийских фосфатных конкреций Ёрстен. При тамошнем типе сохранности фиксируются не покровные ткани (как в Бёджес), а микроскопические щетинки и иные твердые покровные элементы, видимые лишь под сканирующим электронным микроскопом. Оказалось, что в то время существовал многочисленный и очень разнообразный микрозоопланктон – **трохофоры** (личинки кольчатых червей), **зоа** (личинки ракообразных) и т. п. Это позволяет вновь вернуться к гипотезе А. Ю. Розанова (1986) о том, что в кембрии в действительности произошло лишь увеличение размеров уже существовавших на тот момент планктонных организмов, которые по этой причине «выпали в осадок» – перешли к бентическому образу жизни; дополнительные аргументы обретают и построения М. Б. Бурзина (см. выше) об эволюции планктонных экосистем.

Если обратиться к кривой, отражающей изменения таксономического разнообразия на протяжении фанерозоя (рис. 23), то на графике можно выделить три фазы: небольшой острый пик в раннем кембрии, крутой подъем на плато, существующее с ордовика по пермь, и затем, после резкого провала в конце перми, плавный постоянный подъем, длящийся донныне. Как будет видно из дальнейшего, эти фазы реально отражают определенное единство соответствующих морских биот, условно называемых «кембрийской», «палеозойской» и «современной».

Надо заметить, что мир первых скелетных организмов, сложившийся в начале кембрия (немакит-далдынский ярус), был крайне своеобразен и в чистом виде просуществовал очень недо-

лго, лишь до середины этого периода, хотя отдельные его представители дожили до середины ордовика. В это время уже существовали достаточно многочисленные животные, имевшие раковины (моллюски и брахиоподы) и жилые трубки (сабеллитиды, *хиолиты*); разнообразнейшие мелкие зубчики (*конодонты*) представляли собой части ротовых органов древнейших вторичноротых – *щетинокочелюстных* и *хордовых*. Весьма характерны для этого мира *прианулиды* (в современных морях эта реликтовая группа насчитывает лишь 20 видов), а также *лобоподы* (представленные ныне микроскопическими *тихоходками* и обитающими в подстилке влажных тропических лесов *онихофорами*); видимо, именно к лобоподам принадлежат многие загадочные кембрийские организмы вроде *галлюцигении*. Имелись и многочисленные артроподоподобные формы (рис. 24, а–д).

Основу тогдашних экосистем, однако, составляли водоросли, строившие небольшие известковые постройки – *биогермы*, и чрезвычайно любопытная (как считалось, вымершая) группа организмов – *археоциаты*. Археоциаты (по-гречески – «древние кубки») похожи на небольшие бокалы (кубки) с двуслойной стенкой (рис. 25); образ жизни – прикрепленный; диаметр колеблется от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров, хотя в Сибири найдены и исполинские формы размером до 1,5 м. Природа их долго вызывала споры (неясно было даже, животные это или растения, или вообще отдельное царство), однако в последнее время почти все исследователи согласны с тем, что их следует относить к губкам. Они считались вымершими в середине кембрия, но недавно в Тихом океане была найдена странная глубоководная губка *Vacletia*, оказавшаяся по рассмотрению дожившим до наших дней археоциатом и пополнившая собой галерею «оживых ископаемых» (вроде *кистеперой рыбы* или *гинкго*).

Губки занимают совершенно обособленное положение в системе животного царства и могут быть противопоставлены всем остальным многоклеточным животным: есть веские основания считать, что они ведут свое происхождение от иной группы простейших, нежели прочие метазоа. Существует, например, остроумная и неплохо аргументированная гипотеза И. Райтнера (1991), согласно которой губки возникают как симбиоз бактериальной колонии с хоанофлагеллятными простейшими. (Симбиотические микроорганизмы составляют до 80 % объема тела современных губок.) Достигнутый губками уровень организации не позволяет назвать их многоклеточными в строгом смысле («многоклеточными» по Корлиссу), поэтому вроде бы нет ничего удивительного в том, что именно с этой примитивнейшей группы животных начинается фанерозойская летопись. Но это только на первый взгляд.

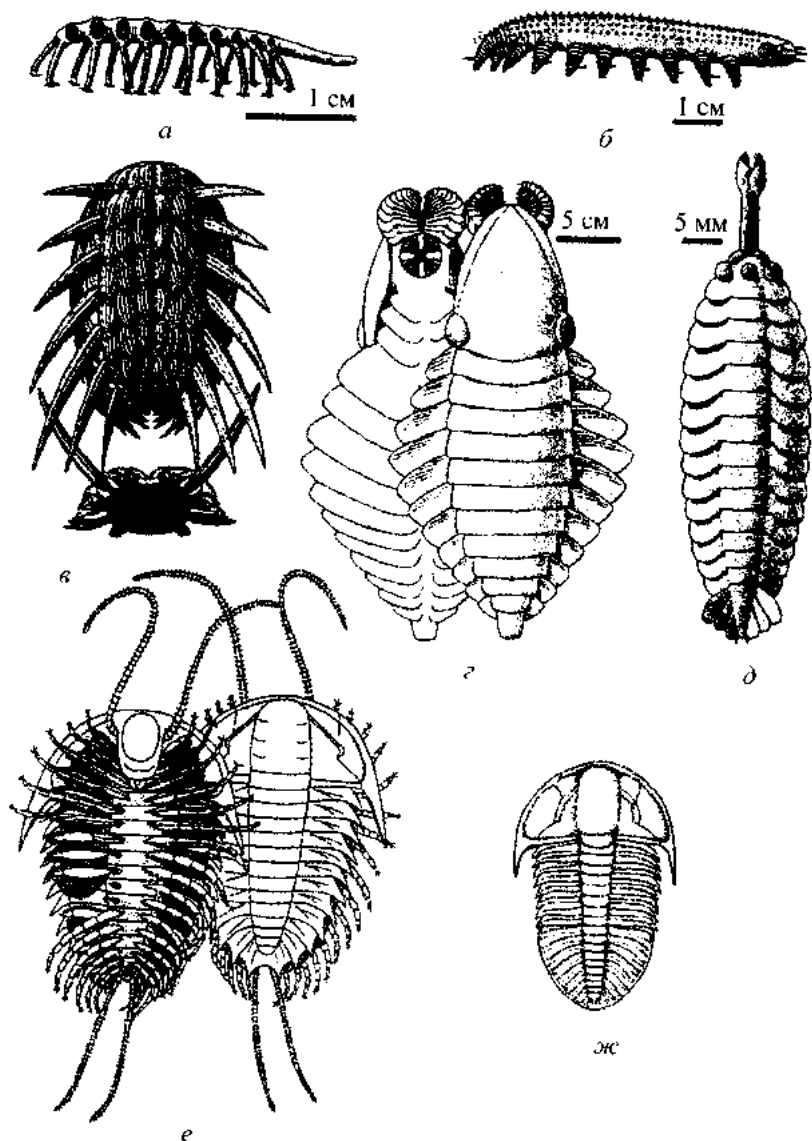


Рис. 24. Различные кембрийские животные: лобоподы (а-б); членистоногие неясного систематического положения (в-д); трилобиты (е-ж)
 (по Dzik, 1997)
 а - *Xenusion*; б - *Ayshecia*; в - *Wiwaxia*; г - *Anomalacaris*; д - *Opabinia*; е - *Olenoides*;
 ж - *Ogygopsis*

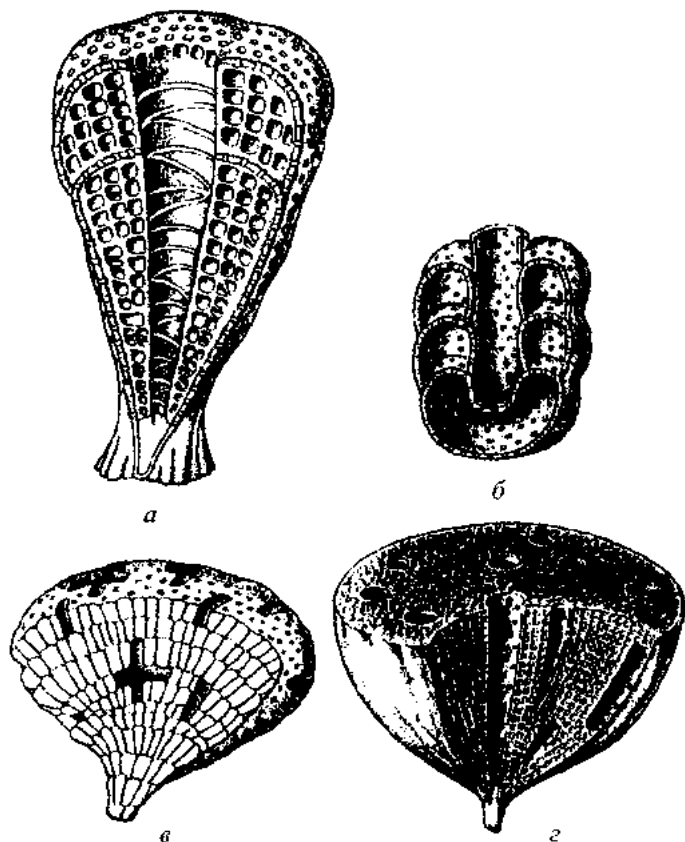


Рис. 25. Археоциаты:

a – Archaeocyathida; *б* – Capsulocyathida; *в* – Kazakhstanicyathida; *г* – Archaeocyathida
(по Журавлеву, 1979)

Дело в том, что крайне низкий уровень клеточной интеграции оставляет губкам единственно возможную «профессию» – прикрепленный пассивный фильтратор органической взвеси. Все губки (в том числе археоциаты) представляют собой открытый сверху мешок, стенки которого пронизаны каналами; вода постоянно движется сквозь них во внутреннюю (**парагастральную**) полость, а оттуда наружу через верхнее отверстие (**устье**). Входящие в состав стенок каналов **хоаноциты** (воротничковые жгутиковые клетки) отфильтровывают содержащуюся в воде органику и бактерии. Вопрос для школьной олимпиады: какая сила заставляет воду двигаться сквозь каналы в неподвижной стенке? Ответ: та же самая, что создает печную тягу – разница давлений на высоте поддувала и на высоте конца

трубы в соответствии с законом Бернулли²⁴. Если водная среда, в которой находится губка, имеет ненулевую скорость, то слой движущейся воды над устьем создает «подсос». Известно: чем выше труба, тем лучше тяга. Соответственно, губка может прокачивать через себя воду только тогда, когда ее устье приподнято над субстратом. (Сходный механизм обеспечивает вентиляцию нор сусликов и иных грызунов. Тот из выходов, через который при рытье норы выбрасывали грунт, оказывается заключен в холмик-«кротовину» и несколько приподнимается над землей; в итоге внутри норы возникает устойчивый ток воздуха от «низкого» выхода к «высокому»). Подъем же устья над субстратом можно обеспечить лишь при наличии твердого опорного скелета – органического или минерального (у современных губок есть оба варианта). Отсутствие в предшествующих отложениях этих легко обнаруживаемых скелетных элементов – спикул – свидетельствует о том, что данная группа живых организмов действительно возникла лишь в начале кембрия (возможно, именно по схеме Райтнера – см. выше), т. е. когда уже несомненно существовали и настоящие многоклеточные животные.

Вся геологическая история археоциат (появление, расцвет – около 300 родов, упадок и вымирание) укладывается в крохотный по геологическим меркам интервал в 15–20 млн лет – случай совершенно уникальный. Уже во второй половине кембрия эта процветавшая в начале периода группа исчезает, «как с белых яблонь дым», и при этом *на смену ей не приходит никто*, т. е. конкурентное вытеснение здесь предположить трудно. Создается впечатление, что археоциаты эксплуатировали некий ресурс, который сперва был в изобилии, а затем стал резко дефицитным. Сопоставляя экологию археоциат (по аналогии с современными губками) и изложенную выше картину вендско-кембрийской биосферной перестройки, можно предположить следующее. Группа эта процветала в тот относительно краткий и принципиально неустойчивый период, когда развитие пеллетного транспорта уже обогатило придонные слои кислородом, но еще не сконцентрировало большую часть органики внутри осадка; этот расклад, как полагает А. Г. Пономаренко, должен быть весьма благоприятен для «тонких» фильтраторов. Для того чтобы эксплуатировать открывшийся ресурс, нет нужды в «квалифицированной рабочей силе» – вполне достаточно макроскопических организмов, даже не являющихся многотканевыми. Однако дальнейшее развитие ситуации с запасанием органики в осадке (что позволяет сделать ее переработку более равномерной и улучшить снабжение кислородом

²⁴ Чем выше скорость потока жидкости или газа, тем ниже создаваемое им поперечное давление.

придонных слоев) резко ухудшает положение бактерий и пассивных фильтраторов, но зато благоприятствует илоедам. Время археоциат кончается. Наступает время *трилобитов* (рис. 24, е–ж)²⁵.

Давайте вернемся к графику, показывающему, как изменялось разнообразие фауны на протяжении фанерозоя (рис. 23). Обсуждаемые нами события знаменуют собой формирование новой биоты, которая сохраняет достаточное единство на протяжении всего палеозоя и большее разнообразие, чем прежняя, «кембрийская» – и в таксономическом, и в экологическом отношении. В современной экологии достаточно строго установлено, что смена эвтрофных условий на олиготрофные вызывает в экосистеме более «мелкую нарезку» экологических ниш и, следовательно, рост биологического разнообразия. Все это соответствует изложенным выше представлениям об «олиготрофизации» кембрийского океана за счет пеллетного транспорта.

В бентосе тем временем к обитателям раковин и жилых трубок добавляются существа с принципиально иными типами твердого скелета – внутренним (хордовые) и подвижным наружным (членистоногие). Интересно, что членистоногие (*Arthropoda*) появились позднее многих типов животного царства (во втором веке кембрия – атдабанском), однако сразу в составе практически всех своих подтипов и классов – и ракообразные, и *хелицеровые*, и вымершие трилобиты, и множество удивительных существ, точная систематическая принадлежность которых до сих пор неясна (рис. 24, в–д). Ситуация с кембрийскими членистоногими похожа на ту, что была с вендобионтами (см. главу 5): оказалось, что многие из них не могут быть отнесены к настоящим *артроподам*. Например, у *аномалакариса* (самого крупного животного того времени – 70 см) ротовые части состоят из четырех концентрически сходящихся лепестков, образующих нечто вроде зажимов цангового карандаша (рис. 24, г). Эти лепестки никоим образом не могут представлять собой видоизмененные конечности, что является одним из ключевых диагностических признаков типа членистоногих.

Вероятно, целый ряд неродственных между собой групп начинает в это время независимо приобретать отдельные признаки членистоногих, в результате чего они достигают артроподного уровня организации. Подробнее о процессах параллельной эволюции, подобных этой «артроподизации», мы поговорим позже (в главе 12). Пока же для нас существенно лишь само возникновение принципиально

²⁵ Первые трилобиты (*Olenellidae*) были не *детритофагами*, а хищниками; они появились в раннем кембрии, жили вместе с археоциатами и исчезли одновременно с ними.

нового типа скелета, обладатели которого начинают играть ключевую роль в формирующихся экосистемах. Так, трилобиты становятся, по-видимому, основными потребителями того самого «упакованного» органического детрита, обогащающего донные осадки, и могут считаться настоящей эмблемой палеозоя.

К середине кембрия продуктивность и биологическое разнообразие достигают такого уровня, что у экосистем возникает нужда в «управляющем блоке» – верхних трофических уровнях, представленных специализированными хищниками-макрофагами. И вот начинается интереснейший процесс: борьба за этот «государственный военный заказ» между несколькими, самыми мощными, «корпорациями» – наиболее эволюционно продвинутыми группами животных. Из курса зоологии вам должно быть известно, что самыми высокоорганизованными среди *первичноротых* являются членистоногие и моллюски, а вершину эволюции *вторичноротых* представляют собой *позвоночные*. Именно эти группы и начинают соревнование за открывшуюся вакансию.

Первыми добились успеха членистоногие и близкие к ним артроподоподобные формы. Самым крупным хищником тех времен был аномалакарис; хищниками, как считают сейчас многие исследователи, были и самые первые трилобиты – лишь позднее эта группа перешла к *детритофагии*²⁶. Однако вскоре вперед вырвались моллюски: появившиеся в конце кембрия *головоногие* (это были малоподвижные формы, родственные современному *наутилусу*, но с незакрученной конической раковинной, так называемые *прямые головоногие*) безраздельно господствовали в придонных слоях океана примерно до середины силура; на ордовик приходится пик видового разнообразия этой группы животных (около 150 родов). Хищники из числа членистоногих (ракообразные и водные хелицеровые – *мечехвосты* и *ракоскорпионы*) и позвоночных (*бесчелюстные* – родственники современных *миног*) оказываются «неконкурентоспособными» и занимают в экосистемах подчиненное положение.

Положение меняется в силуре, когда среди членистоногих появились крупноразмерные *ракоскорпионы*, а среди позвоночных – первые *челюстноротые* (настоящие рыбы). Судя по всему, обе эти группы возникли в опресненных прибрежных акваториях (типа лагун): здесь они были на первых порах избавлены от конкуренции с головоногими, которые избегают участков моря, «отравленных» сте-

²⁶ Описаны очень интересные нижнекембрийские следовые дорожки: по поверхности осадка идет общий след многощетинкового червя и трилобита, а потом след червя обрывается, и дальше ползет один трилобит (догнавший и съевший свою жертву).

кающими с суши пресными водами. Именно в это время ракоскорпионы (например, *Pterygotus*) достигают длины свыше 2 м (а если с клешнями, то почти 3 м) и становятся властелинами силурийских морей – по крайней мере, их прибрежных участков (рис. 26). Прямые головоногие не выдерживают конкуренции, и их разнообразие заметно сокращается; попытки спастись за счет гигантизма (раковины *Endoceras*, например, достигали 4 м в длину, хотя, понятно, сам моллюск был много меньше) не имели успеха.

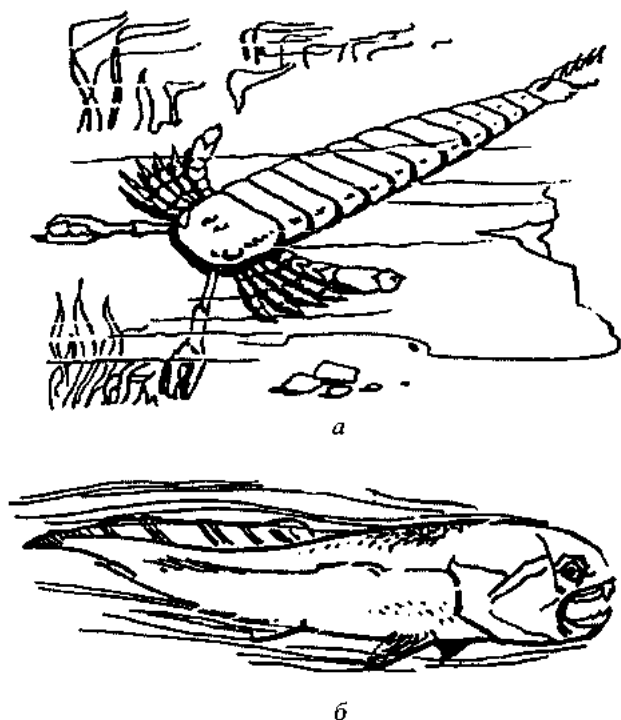


Рис. 26. Самые страшные хищники раннего палеозоя:
 а – ракоскорпион; б – динихтис
 (по Трофимову, 1965)

Однако торжество членистоногих (а именно ракоскорпионов) оказалось недолгим, и виною тому была третья «конкурирующая корпорация» – позвоночные. До сих пор те держались в тени и использовали лишь стратегию пассивной защиты – создание мощной наружной «брони»; таковы были панцирные бесчелюстные (остракодермы) и панцирные рыбы (плакодермы). В девоне одна из групп плакодерм – артродиры – отказалась от «бронирования корпуса» в обмен на скорость и перешла к активному хищничеству. Тогда-то

и проявились все те (до поры скрытые) преимущества, что возникли ранее в результате превращения первой пары жаберных дуг в подвижные челюсти – великолепное средство нападения и защиты. Существа эти могли увеличивать размеры тела практически неограничено: такие артродиры, как *динихтис*, достигали 10 м в длину – одни из самых крупных рыб за всю историю (рис. 26), тогда как ракоскорпионы уже «уперлись» в физиологический предел размеров для членистоногих. В итоге артродиры стали для того времени фактически «абсолютным оружием», превосходя любого противника и по вооружению, и по скорости.

Членистоногие проиграли позвоночным эту схватку за крупный размерный класс вчистую: ничего подобного двухметровым силурийско-раннедевонским ракоскорпионам среди них не появится уже никогда. Отныне они будут методично осваивать малый и средний размерные классы (длина тела самых крупных членистоногих – камчатского краба и мечехвоста – не превышает 70 см), в чем и преуспеют: это самый процветающий ныне тип животного царства. А вот головоногие сумели тогда дать позвоночным достойный эволюционный ответ. Хотя численность придонных прямых головоногих продолжала сокращаться, суммарное разнообразие группы начиная с середины девона (эмский век) стремительно пошло вверх. К концу периода (фамснский век) оно достигло своего максимума (почти 200 родов) благодаря появлению *свернутых головоногих*, имеющих спирально закрученную раковину, – *аммонитов*.

Прямые *наутилоидеи* обладали достаточно совершенным аппаратом регулирования плавучести (они меняли заполнение водой пустых камер раковины – так подводная лодка заполняет и опорожняет балластные цистерны), но вот с горизонтальными перемещениями у них были большие проблемы. Головоногие движутся реактивным способом, выталкивая воду из мантийной полости через воронку, направленную вперед и располагающуюся в районе головы. Первые наутилоидеи «висели» вниз головой в придонных слоях воды и могли лишь «падать» на свою добычу сверху (рис. 27, а). В дальнейшем они «завалили» раковину, сместив центр ее тяжести за счет неравномерного отложения карбоната кальция (на брюшной стороне больше, чем на спинной); вся конструкция в результате обрела способность к продольному движению (рис. 27, б). Однако эта конструкция принципиально неустойчива в движении, т. к. центр тяжести и точка приложения реактивной тяги (воронка) должны находиться на противоположных концах тела животного: малейшее отклонение от линии тяги – и движущийся моллюск начнет кувыркаться. А вот у свернутых головоногих центр тяжести их спиральной раковины почти совпадает с сифоном, что и обеспечивает устойчи-

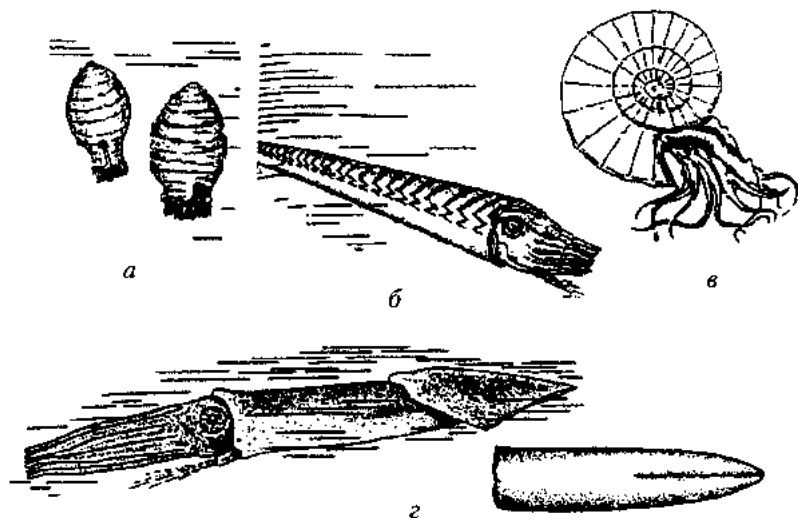


Рис. 27. Палеозойские и мезозойские головоногие:

a – исходная жизненная форма головоногих (архаичная наутилоидея *Mandaloceras*); *б* – прямое головоногое (наутилоидея *Michelinoceras*); *в* – свернутое головоногое (аммонит); *г* – внутреннераковинное головоногое (белемнит и его раковина – «чертов палец») (по Фентон, 1997)

вое продольное движение. Именно поэтому свернутые головоногие стали *первой группой хищников, освоивших толщу воды*. (Здесь необходимо заметить, что рыбы, например, будут продолжать «ходить по дну» почти до середины мезозоя: лишь тогда *костные рыбы* «изобретут» плавательный пузырь, а среди *хрящевых рыб* появятся акулы современного типа, которые не «тонут» из-за того, что находятся в постоянном движении.) Видимо, именно освоение трехмерного пространства привело к возникновению у позднепалеозойских головоногих самых совершенных (среди беспозвоночных) глаз и чрезвычайно усложненного мозга; то же произойдет позднее с *птицами*.

Головоногие будут и дальше, на протяжении всего мезозоя, формировать верхние трофические уровни морских экосистем, успешно конкурируя не только с рыбами, но и с морскими рептилиями (*ихтиозаврами, плезиозаврами* и пр. – см. главу 10). Многие из этих рептилий сами охотились на головоногих (в раковинах крупных аммонитов иногда находят застрявшие зубы этих хищников), а те в основном использовали стратегию пассивной защиты, увеличивая размеры тела. К юре аммониты достигли своего максимального размера, однако с появлением короткошейных плезиозавров – *плиозавров* (длина черепа – до 3 м) эта стратегия себя исчерпала. Аммониты

начали мельчать, пытаясь уйти за нижний предел оптимального размера жертвы²⁷ (см. дополнение к главе 6), и их разнообразие уменьшалось.

И вновь головоногие нашли выход: с этого времени начинается расцвет групп, имеющих внутреннюю раковину, – *белемнитов* и происходящих от них *кальмаров*. Вообще-то белемниты появились еще в карбоне, но до сих пор они пребывали на вторых ролях. Теперь же, когда возможности пассивной защиты оказались исчерпаны, стратегия белемнитов – отказ от раковины в обмен на увеличение скорости передвижения – оказывается генеральной линией эволюции головоногих. Судя по всему, *внутреннераковинные головоногие* оказались самыми скоростными обитателями мезозойского океана. Им не пришлось решать проблему устойчивости в движении, как прямым головоногим (см. выше), поскольку их тело, лишенное раковины, способно выравнивать «полет» при помощи плавников-стабилизаторов (рис. 27, з). Отсутствие таких ограничителей роста, как твердые покровы членистоногих, позволяет им достигать очень крупных размеров. Современный гигантский кальмар достигает в длину 18 м (со щупальцами) и является самым крупным беспозвоночным (на коже китов находили отпечатки присосок кальмаров, длина которых оценивается в 30 м), а ведь в прошлом вполне могли существовать и более крупные виды! Как бы то ни было, внутреннераковинные головоногие успешно дожили до наших дней и вымирать явно не собираются. Достаточно сказать, что в пробах грунта из глубоководных частей Тихого океана число челюстей кальмаров на один квадратный метр варьирует от нескольких десятков до нескольких сотен, что дает некоторое представление о численности (и экологической роли) этих животных в современных морях.

Изменения в сообществе водных позвоночных мы подробнее проанализируем чуть позже, в главе 11. Здесь же мы лишь отметим, что с начала триаса верхние трофические уровни морских экосистем оказываются совершенно закрытыми для рыб: их формируют недавние вселенцы в море – хищные рептилии. Однако во второй половине мезозоя (примерно в одно время с началом расцвета внутреннераковинных головоногих) рыбы возвращают себе лидирующие позиции: в морях появились акулы современного типа – с челюстью, подвижной относительно мозговой капсулы, что позволяет им отрывать куски от жертвы большого размера (например, кита), а не гло-

²⁷ Вторично аммониты увеличились в размере на короткое время перед самым их вымиранием, в конце мела (диаметр раковины *Pachydiscus* – более 2 м).



Рис. 28. Челюсти ископаемой акулы *Carcharodon megalodon*; в руках у стоящего человека челюсти современной большой белой акулы (по Цингеру, 1963)

тать ее целиком²⁸. Возможно, именно акулы конкурентно вытеснили, по крайней мере, часть морских рептилий (например, ихтиозавров). Самые крупные акулы жили в миоцене: *Carcharodon megalodon* (близкая родственница знаменитой белой акулы) достигала в длину 30 м; питалось это чудовище, по всей видимости, небольшими китами, пик разнообразия которых приходится как раз на время ее существования (рис. 28). Самые же крупные из современных хищных акул²⁹ (белая, тигровая) питаются в значительной степени другими акулами, являясь, таким образом, подлинным венцом трофической пирамиды.

²⁸ В различных научно-популярных изданиях акул принято называть очень древней группой, чуть ли не «живыми ископаемыми». Это не совсем верно. Пластинчатожаберные хрящевые рыбы действительно известны начиная с карбона, однако те из них, кого называют «акулой» неспециалисты (крупный высокоскоростной хищник с телом гидродинамически совершенной формы – словом, персонаж фильма «Челюсти») впервые появились в юре, а современные их семейства – лишь в мелу.

²⁹ Слово сочетание «хищная акула» не есть «масло масляное»: самые крупные из современных акул – китовая и гигантская (15 и 12 м, соответственно) – питаются планктоном.

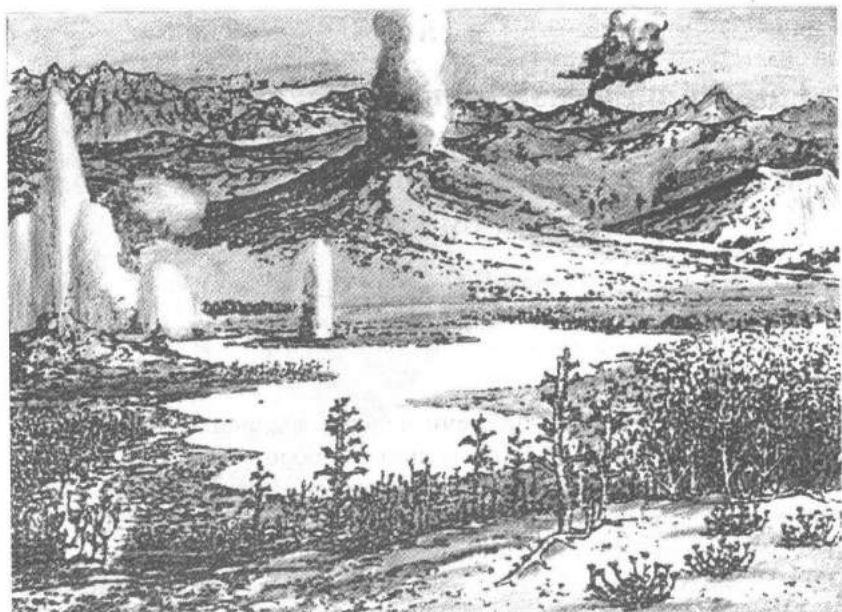
Ранний палеозой: «выход жизни на сушу».
Появление почв и почвообразователей.
Высшие растения и их средообразующая роль.
Тетраподизация кистеперых рыб



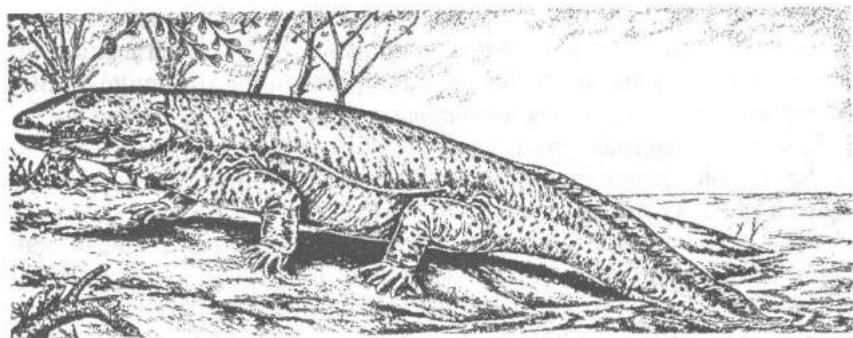
Вплоть до недавнего времени человек выносил из школьного учебника биологии и популярных книг по теории эволюции примерно такую картину события, называемого обычно «выходом жизни на сушу». В начале девонского периода (или в конце силурийского) на берегах морей (точнее, морских лагун) появились заросли первых наземных растений – *псилофитов* (рис. 29, а), положение которых в системе растительного царства остается не вполне ясным. Растительность сделала возможным появление на суше беспозвоночных животных – *многоножек*, *паукообразных* и *насекомых*; беспозвоночные, в свою очередь, создали пищевую базу для наземных позвоночных – первых *амфибий* (ведущих свое происхождение от кистеперых рыб) – таких, как *ихтиостега* (рис. 29, б). Наземная жизнь в те времена занимала лишь узкую прибрежную полосу, за которой простирались необозримые пространства абсолютно безжизненных **первичных пустынь**.

Так вот, согласно современным представлениям, в означенной картине неверным (или, по меньшей мере, неточным) является практически всё, поскольку достаточно развитая наземная жизнь достоверно существовала много раньше (уже в следующем за кембрием ордовикском периоде) и упомянутые «первые амфибии» наверняка были существами чисто водными, не имеющими связи с сушей. Но дело даже не в этих частностях (о них мы поговорим позже), важнее другое. Скорее всего, принципиально неверна сама формулировка «выход живых организмов на сушу». Есть серьезные основания полагать, что сухопутные ландшафты современного облика в те времена вообще отсутствовали, и живые организмы не просто вышли на сушу, а в некотором смысле создали ее как таковую. Впрочем, давайте по порядку.

Первый вопрос – когда? Когда же все-таки на Земле появились первые несомненно наземные организмы и экосистемы? Тут сразу возникает встречный вопрос: а как определить, что некий вымер-



a



б

Рис. 29. Наземная жизнь в девоне:

a – реконструкция зарослей псилофитов в Райни (девон Шотландии);
б – древнейшее наземное позвоночное ихтиостега (девон Гренландии)
 (по Norman, 1994, и Фентон, 1997)

ший организм, с которым мы столкнулись, именно наземный? Это вовсе не так просто, как кажется на первый взгляд, ибо принцип актуализма здесь будет работать с серьезными сбоями. Типичный пример: начиная с середины силурийского периода в палеонтологической летописи появляются *скорпионы* – животные по нынешним временам вроде бы сугубо сухопутные. Однако сейчас уже достаточно

твердо установлено, что палеозойские скорпионы³⁰ дышали жабрами и вели водный (или, по крайней мере, амфибиотический) образ жизни; наземные же представители отряда, у которых жабры превращены в характерные для паукообразных легкие «книжечного» типа (book-lungs), появились лишь в начале мезозоя. Следовательно, находки в силурийских отложениях скорпионов сами по себе ничего (в интересующем нас плане) не доказывают.

Продуктивнее, наверно, было бы отслеживать появление в летописи не наземных групп животных и растений, а определенных анатомических признаков «сухопутности». Так, например, растительная кутикула с устьицами и остатки трахейд (проводящих тканей) должны принадлежать наземным растениям: под водой, как легко догадаться, и устьица, и проводящие сосуды ни к чему... Однако существует и иной (замечательный!), интегральный показатель существования в данное время наземной жизни. Подобно тому, как показателем существования на планете фотосинтезирующих организмов является свободный кислород, показателем существования наземных экосистем может служить **почва**: процесс почвообразования идет только на суше, а ископаемые почвы (**палеопочвы**) хорошо отличимы по структуре от любых типов донных отложений.

Надо заметить, что почва сохраняется в ископаемом состоянии не слишком часто; лишь в последние десятилетия на палеопочвы перестали смотреть как на некую *экзотическую* диковинку и начали их систематическое изучение. В изучении древних кор выветривания (а почва есть не что иное, как биогенная кора выветривания) произошла настоящая революция, перевернувшая прежние представления о жизни на суше. Самые древние палеопочвы найдены в глубоком докембрии – в раннем протерозое; в одной из них, имеющей возраст 2,4 млрд лет, С. Кемпбелл (1985) обнаружил несомненные следы жизнедеятельности фотосинтезирующих организмов – углерод со смещенным изотопным отношением ¹²C/¹³C. В этой связи можно упомянуть и обнаруженные недавно остатки цианобактериальных построек в протерозойских карстовых полостях: процессы **карстования** – образование котловин и пещер в водорастворимых осадочных породах (известняки, гипсы) – могут идти только на суше.

Другим фундаментальным открытием в этой области следует считать обнаружение Г. Реталляком (1985) в ордовикских палеопочвах вертикальных норок, прорытых какими-то достаточно крупны-

³⁰ Скорпионы образуют специализированную группу уже знакомых нам (по главе 7) морских ракоскорпионов-*эвритерид*, представители которой перешли от плавания к хождению по дну и, приобретя мелкие размеры, освоили сначала морскую литораль, а потом и сушу.

ми животными, – видимо, членистоногими или *олигохетами* (*дождевыми червями*)³¹. В этих почвах нет никаких корней (которые обычно сохраняются очень хорошо), но есть своеобразные трубчатые тельца. Реталляк интерпретирует их как остатки несосудистых растений и/или наземных зеленых водорослей. В несколько более поздних, силурийских, палеопочвах найдены **копролиты** (окаменевшие экскременты) каких-то почвообитающих животных; пищей им, судя по всему, служили гифы грибов, составляющие заметную долю вещества копролитов (впрочем, не исключено, что грибы могли и вторично развиваться на органике, содержащейся в копролитах).

К настоящему моменту два факта могут считаться установленными достаточно твердо:

1. *Жизнь появилась на суше очень давно, в среднем докембрии*. Она была представлена, судя по всему, различными вариантами водорослевых корок (в том числе амфибиотическими матами) и, возможно, лишайниками³²; все они могли осуществлять процессы архаичного почвообразования.

2. *Животные (беспозвоночные) существовали на суше по меньшей мере с ордовика, т. е. задолго до появления высшей растительности* (чьи достоверные следы по-прежнему остаются неизвестными до позднего силура). Средой обитания и пищей этим беспозвоночным могли служить упомянутые выше водорослевые корки; при этом сами животные неизбежно становились мощным почвообразующим фактором.

Последнее обстоятельство заставляет вспомнить одну старую дискуссию о двух возможных путях заселения суши беспозвоночными. Неморские ископаемые этого возраста были очень редки, и все гипотезы на сей предмет казались лишь более или менее убедительными спекуляциями, не подлежащими реальной проверке. Одни исследователи предполагали, что животные вышли из моря напрямую – через литораль с водорослевыми выбросами и иными укрытиями; другие настаивали на том, что сперва были заселены пресноводные водоемы и лишь с этого «плацдарма» началось впоследствии

³¹ С находкой кембрийских морских многожкотоподобных членистоногих их существование и на раннепалеозойской суше кажется вполне вероятным, хотя достоверные находки многоножек в континентальных отложениях появляются лишь в позднем силуре.

³² Не исключено, что уже в конце на суше существовали и макроскопические растения. В это время на *талломах* некоторых водорослей (*Kanilovia*) возникают загадочные сложноустроенные микроструктуры в виде зигзагообразно разрывающейся вдоль спиральной хитиноидной ленты. М. Б. Бурзин (1996) вполне логично предположил, что они служат для разбрасывания спор, а такой механизм необходим лишь в воздушной среде.

«наступление» на сушу. Среди сторонников первой точки зрения выделялись своей убедительностью построения М. С. Гилярова (1947), который, основываясь на сравнительном анализе *адаптаций* современных почвообитающих животных, доказывал, что именно почва должна была служить первичной средой обитания самых ранних жителей суши³³. При этом надо учитывать, что почвенная фауна действительно крайне плохо попадает в палеонтологическую летопись и отсутствие ископаемых «документов» здесь вполне объяснимо. У этих построений, однако, был один по-настоящему уязвимый пункт: а откуда же взялась сама эта почва, если в те времена еще не было наземной растительности? Ведь почвообразование идет при участии *высших растений*. (Сам Гиляров называл настоящими почвами лишь те, что связаны с *ризосферой*, а все прочее – корами выветривания.) Но когда стало известно, что примитивное почвообразование возможно и с участием одних лишь низших растений, концепция Гилярова обрела «второе дыхание», а недавно была подтверждена данными Реталляка по ордовикским палеопочвам.

С другой стороны, несомненные пресноводные фауны (которые содержат, помимо всего прочего, дорожки следов на поверхности осадка) появляются намного позже – в девоне. В их состав входят скорпионы, мелкие (величиной примерно в ладонь) ракоскорпионы, рыбы и первые неморские моллюски; среди моллюсков есть и двустворчатые – длительно живущие организмы, неспособные переносить заморы и пересыхание водоемов. Фауны же с такими бесспорно почвенными животными, как *тригонотарбы* («панцирные пауки») и растительноядные *двупарноногие многоножки* существуют уже в силуре (лудловский век). А поскольку водная фауна всегда попадает в захоронения на порядок лучше, чем наземная, то все это позволяет сделать еще один вывод:

3. Почвенная фауна появилась существенно раньше пресноводной. По крайней мере, для животных пресные воды не могли играть роль «плацдарма» при завоевании суши.

Однако этот вывод заставляет нас вернуться к тому вопросу, с которого мы начинали свои рассуждения, а именно: в ы ш л и живые организмы на сушу или фактически создали ее как таковую? А. Г. Пономаренко (1993) полагает, что все сообщества, о которых шла речь выше, на самом деле трудно с определенностью назвать «наземными» или «сообществами внутриконтинентальных водоемов» (хотя, по крайней мере, маты должны были существенную часть времени находиться в воде). Он считает, что «существование настоящих континентальных

³³ Некоторые авторы (например, Л. С. Берг) считали почвенную жизнь вообще первичной.

водосмов (как текучих, так и стоячих) представляется весьма проблематичным до того, как в девонс сосудистая растительность несколько снизила скорость эрозии и стабилизировала береговую линию». Основные события должны были происходить в уже знакомых нам выложенных прибрежных амфибиотических ландшафтах без стабильной береговой линии – «ни суша, ни море» (см. главу 5).

Не менее необычная (с точки зрения сегодняшнего дня) обстановка должна была складываться и на водоразделах, занятых первичными пустынями. В наши дни пустыни существуют в условиях недостатка влаги (при превышении испарения над выпадением осадков), что и препятствует развитию растительности. А вот в отсутствие растений ландшафт парадоксальным образом становился тем более пустынным (по облику), чем больше выпадало осадков: вода активно размывала горные склоны, прорезая глубокие каньоны, при выходе на равнину давала конгломераты, а дальше по равнине распространялись разрозненные по поверхности **псефиты**³⁴, которые называют равнинным *пролювием*; ныне такие отложения образуют лишь *конусы выноса* временных водотоков.

Эта картина позволяет по-новому взглянуть на одно странное обстоятельство. Почти все известные силурийско-девонские наземные флоры и фауны найдены в различных точках древнего Континента красного песчаника (Old Red Sandstone), названного так по характерным для него породам – красноцветам; все местонахождения при этом связаны с отложениями, считающимися дельтовыми. Выходит, что весь этот континент (объединявший Европу и восточную часть Северной Америки) представляет собой как бы одну сплошную гигантскую дельту. Резонный вопрос: а где же располагались соответствующие реки? Ведь для них на континенте таких размеров просто нет площадей водосбора! Остается предположить, что все эти «дельтовые» отложения возникали именно в результате процессов эрозии в описанных выше «мокрых пустынях».

Итак, жизнь на суше (которая, впрочем, не вполне еще суша) вроде бы существует с незапамятных времен, а в конце силура просто-напросто появляется еще одна группа растений – *сосудистые растения* (Tracheophyta)... Однако на самом деле **появление сосудистых растений – одно из ключевых событий в истории биосферы**, ибо по своей средообразующей роли эта группа живых организмов не имеет себе равных, по крайней мере, среди эукариот. Именно сосудистая растительность и внесла, как мы увидим далее, решающий вклад в становление наземных ландшафтов современного облика.

³⁴ Псефиты – рыхлые осадки из обломочного материала, более грубые, чем «глина» (**пелиты**) и «песок» (**псаммиты**).

Общепринятым считается, что некие водоросли, жившие вблизи берега, сначала «высунули голову на воздух», заселили приливно-отливную зону, а потом, постепенно превращаясь в высшие растения, целиком вышли на берег. За этим последовало постепенное завоевание ими суши. Предками высших растений большинство ботаников считает одну из групп зеленых водорослей – харовых (Charophyta); они образуют ныне сплошные заросли на дне континентальных водоемов – как пресных, так и соленых, тогда как в море (да и то лишь в опресненных заливах) найдены всего несколько видов. Харовые обладают дифференцированным талломом и сложно устроенными органами размножения. С высшими растениями их сближают несколько уникальных анатомических и цитологических признаков – симметричные спермии, присутствие **фрагмопласта** (структуры, участвующей в построении клеточной стенки в процессе деления) и наличие одинакового набора фотосинтетических пигментов и запасных питательных веществ.

Однако против этой точки зрения выдвигалось серьезное (чисто палеонтологическое) возражение. Если процесс преобразования водорослей в высшие растения действительно происходил в прибрежных водах (где условия для попадания в палеонтологическую летопись наиболее благоприятны), то почему мы не видим никаких его промежуточных стадий? Тем более что и сами харовые появляются в позднем силуре, одновременно с сосудистыми растениями, а особенности биологии этой группы не дают оснований предполагать для нее длительный период «скрытого существования»... Поэтому возникла на первый взгляд парадоксальная гипотеза: а почему, собственно говоря, появление макроостатков высших растений в конце силура следует трактовать как следы их *выхода на сушу*? Может быть, совсем наоборот – это следы *переселения высших растений в воду*? Во всяком случае, многие палеоботаники (например, С. В. Мейен, Дж. Л. Стеббинс) активно поддерживали гипотезу о происхождении высших растений не от водных макрофитов (типа харовых), а от наземных зеленых водорослей. Именно этим сухопутным (а потому не имеющим реальных шансов попасть в захоронения) «первичным высшим растениям» могли принадлежать загадочные споры с трехлучевой щелью, которые весьма многочисленны в раннем силуре и даже в позднем ордовике (начиная с кардокского века).

Впрочем, недавно выяснилось, что правы сторонники обеих точек зрения. Дело в том, что некоторые из микроскопических наземных зеленых водорослей имеют тот же самый комплекс тонких цитологических признаков, что харовые и сосудистые (см. выше); эти микроводоросли теперь стали включать в состав Charophyta. Таким образом, воз-

никает вполне логичная и непротиворечивая картина. Первоначально существовала (на суше и во временных водоемах) группа зеленых водорослей («микроскопические харовые»), от которой в силуре произошли две близкородственные группы: «настоящие» харовые, заселившие континентальные водоемы, и высшие растения, начавшие осваивать сушу и лишь спустя некоторое время (в полном соответствии со схемой Мейсна) появившиеся в прибрежных местообитаниях.

Из курса ботаники вам должно быть известно, что высшие растения (Embryophyta) делятся на сосудистые (Tracheophyta) и мохообразные (Bryophyta) – мхи и печеночники. Многие ботаники (например, Дж. Ричардсон, 1992) считают, что именно печеночники (если исходить из их современных жизненных стратегий) являются главными претендентами на роль «первопроходцев суши»: они живут ныне на наземных водорослевых пленках, в мелководных эфемерных водоемах, в почве – совместно с сине-зелеными водорослями. Интересно, что азотфиксирующая сине-зеленая водоросль *Nostoc* способна жить внутри тканей некоторых печеночников и антоцеротовых, обеспечивая своих хозяев азотом; это наверняка было очень важно для первых обитателей примитивных почв, где этот элемент не мог не быть в жестком дефиците³⁵. Упомянутые выше споры из позднеордовикских и раннесилурийских отложений наиболее схожи именно со спорами печеночников (достоверные макроостатки этих растений появляются позже, в раннем девоне).

Однако в любом случае вряд ли мохообразные (если даже они действительно появились еще в ордовике) изменили облик континентальных ландшафтов. Первые же сосудистые растения – риниофиты³⁶ – появились в позднем силуре (лудловский век); вплоть до раннего девона (жединский век) они были представлены крайне однообразными остатками единственного рода *Cooksonia*, простейшего и архаичнейшего из сосудистых. А вот в отложениях следующего века девона (зигенского) мы находим уже множество разнообразных риниофитов (рис. 30). С этого времени среди них обособляются две эволюционные линии. Одна из них пойдет от рода *Zosterophyllum* к плауновидным (в их число входят и древовидные *лепидодендроны* –

³⁵ Ни одно из высших растений не способно к азотфиксации, т. е. к преобразованию азота из атмосферного газа N_2 в усваиваемую форму (например, ионов NO_3^-). Это дополнительный аргумент в пользу того, что к моменту появления на суше высших растений там уже давно существовали прокариотные сообщества, которые обогатили почву азотом в доступной форме.

³⁶ Более привычное название – *псилофиты* сейчас не употребляют по номенклатурным соображениям. В литературе последних лет вы можете столкнуться с еще одним названием – *протеридофиты*.

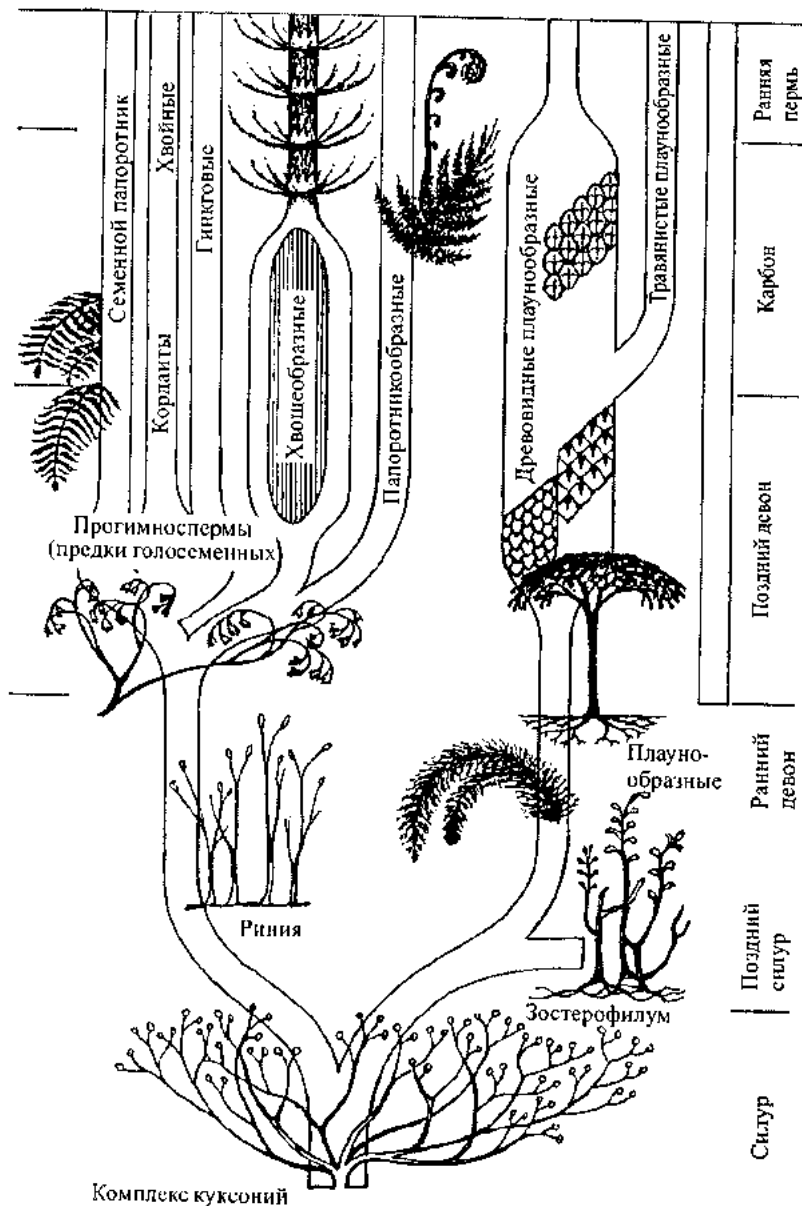


Рис. 30. Родословное древо первых наземных растений (по White, 1994)

одни из основных углеобразователей в следующем, карбоновом, периоде). Другая линия (в ее основание обычно помещают род *Psilophyton*) ведет к *хвоцеобразным*, папоротникам (*папоротникообразным*) и семенным – *голосеменным* и *покрытосеменным* (рис. 30). Даже девонские риниофиты еще очень примитивны и, честно говоря, неясно, можно ли назвать их «высшими растениями» в строгом смысле: у них есть проводящий пучок (правда, сложенный не трахеидами, а особыми выпянутыми клетками со своеобразным рельефом стенок), но отсутствуют устьица. Такое сочетание признаков должно свидетельствовать о том, что растения эти никогда не сталкивались с дефицитом воды (можно сказать, что вся их поверхность и есть одно большое открытое устьице) и, по всей видимости, являлись *гелофитами* (т. е. росли «по колено в воде» вроде нынешнего камыша).

Появление сосудистых растений с их жесткими вертикальными осями вызвало целый каскад экосистемных новаций, изменивших облик всей биосферы:

1. Фотосинтезирующие структуры стали располагаться в трехмерном пространстве, а не на плоскости (как это было до сих пор – в период господства водорослевых корок и лишайников). Это резко увеличило интенсивность образования органического вещества и, следовательно, суммарную продуктивность биосферы.

2. Вертикальное расположение стволов сделало растения более устойчивыми к занесению смываемым мелкоземом (по сравнению, например, с водорослевыми корками). Это уменьшило безвозвратные потери экосистемой неокисленного углерода (в виде органики), т. е. произошло совершенствование углеродного цикла.

3. Вертикальные стволы наземных растений должны быть достаточно жесткими (по сравнению с водными макрофитами). Для обеспечения этой жесткости возникла новая ткань – *древесина*, которая после гибели растения разлагается относительно медленно. Таким образом, углеродный цикл экосистемы обретает дополнительное резервное депо и, соответственно, стабилизируется.

4. Появление постоянно существующего запаса трудноразложимой органики (сконцентрированного в основном в почве) ведет к радикальной перестройке пищевых цепей. С этого времени большая часть вещества и энергии оборачивается через детритные, а не через пастбищные цепи (как это было в водных экосистемах).

5. Для разложения трудноусваиваемых веществ, из которых состоит древесина (*целлюлозы* и *лигнина*), потребовались новые типы разрушителей мертвой органики. С этого времени на суше роль основных деструкторов переходит от бактерий к грибам.

6. Для поддержания ствола в вертикальном положении (в условиях действия силы тяжести и ветров) возникла развитая корневая

система: ризоидами – как у водорослей и мохообразных – тут уже не обойдешься. Это привело к заметному снижению эрозии и появлению закрепленных (ризоферных) почв.

С. В. Мейен полагает, что суша должна была покрыться растительностью к концу раннего девона (зигенский век)³⁷, поскольку с начала следующего, карбонового, периода на Земле образуются уже практически все типы осадков, отлагающихся ныне на континентах. В дозигенские же времена континентальные осадки практически отсутствуют – видимо, в связи с их постоянным вторичным размывом в результате нерегулируемого стока. В самом начале карбона на континентах начинается **угленакопление**. Это свидетельствует о том, что на пути стока вод стояли мощные растительные фильтры. Не будь их, остатки растений непрерывно смешивались бы с песком и глиной, так что получались бы обломочные породы, обогащенные растительными остатками, – углистые сланцы и углистые песчаники, а не настоящие угли.

Итак, возникшая в прибрежных амфибиотических ландшафтах густая «щетка» из гелофитов (можно назвать ее «риниофитный камыш») начинает действовать как фильтр, регулирующий плащевой сток: она интенсивно отцеживает (и осаживает) с суши обломочный материал и тем самым формирует стабильную береговую линию. В некоторой степени это схоже с формированием крокодилами «аллигаторовых прудов»: животные постоянно углубляют и расширяют населенные ими болотные водоемы, выбрасывая грунт на берег. В результате их многолетней «ирригационной деятельности» болото превращается в систему чистых глубоких прудов, разделенных широкими облесенными «дамбами». Так и сосудистая растительность в девоне разделила пресловутые амфибиотические ландшафты на «настоящую сушу» и «настоящие пресноводные водосмы». Именно сосудистая растительность стала истинным исполнителем заклипания: «Да будет твердь!» – отделивши оную твердь от хляби...

С вновь возникшими пресноводными водоемами связано и появление в позднем девоне (фаменский век) первых *тетрапод* (*четвероногих*) – группы позвоночных, имеющих две пары конечностей; она объединяет в своем составе амфибий, рептилий, млекопитающих и птиц (попросту говоря, тетраподы – это все позвоночные, кроме рыб и рыбообразных). В настоящее время общепринято, что тетраподы ведут свое происхождение от кистеперых рыб (*Rhipidistia*) (рис. 31). Эта реликтовая группа имеет ныне единственного живого предста-

³⁷ Появились представители почти всех основных отделов высших растений, не только *споровых* (плаунообразные, папоротникообразные, хвощеобразные), но и *голосеменных* (*гинкговые*).

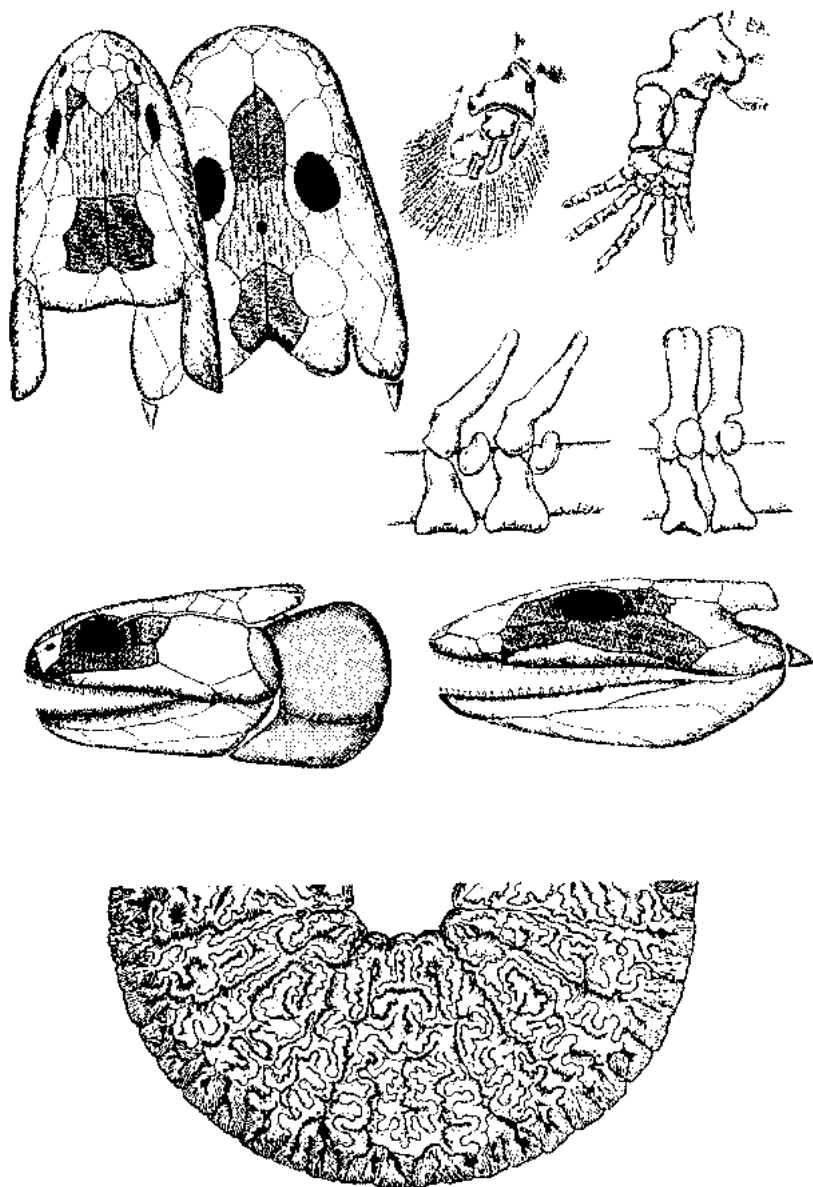


Рис. 31. Пресмственность анатомических структур (череп, конечности и позвонки) кистеперых рыб и амфибий: идентичные кости черепа имеют одинаковую заливку; отдельно – поперечный шлиф половинки зуба лабиринтодонта (по Фентон, 1997)

вителя, *латимерию*³⁸. Достаточно популярная некогда гипотеза происхождения четвероногих от другой реликтовой группы рыб – *двоякодышащих* (*Dipnoi*), ныне практически не имеет сторонников.

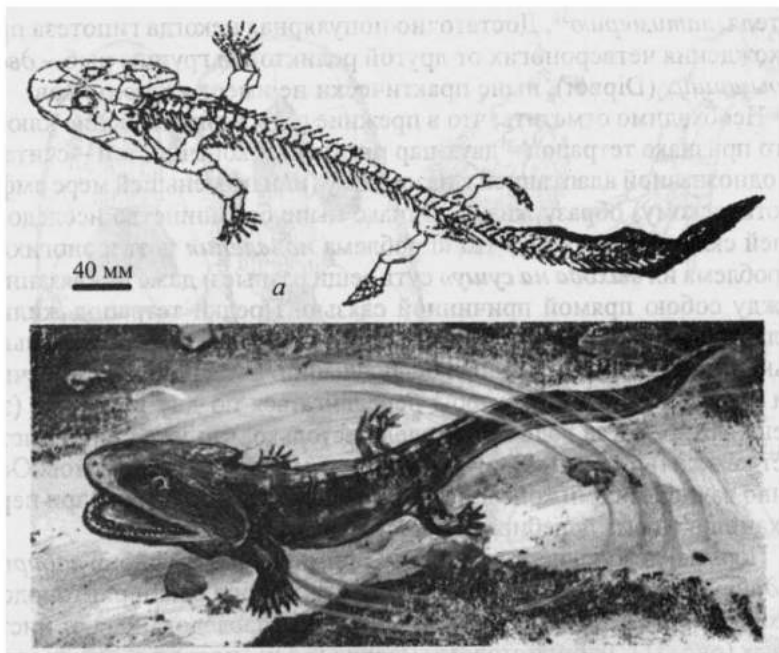
Необходимо отметить, что в прежние годы возникновение ключевого признака тетрапод – двух пар пятипалых конечностей – считали их однозначной адаптацией к наземному (или по меньшей мере амфибиотическому) образу жизни. Однако ныне большинство исследователей склоняется к тому, что «проблема появления четвероногих» и «проблема их *выхода на сушу*» суть вещи разные и даже не связанные между собою прямой причинной связью. Предки тетрапод жили в мелководных, часто пересыхающих, обильно заросших растительностью водоемах непостоянной конфигурации. Судя по всему, конечности появились для того, чтобы передвигаться по дну водоемов (это очень важно, когда водоем обмелел настолько, что уже спина выступает из воды) и продираться сквозь плотные заросли гелофитов. Особенно же полезными конечности оказались для того, чтобы при пересыхании водоема перебираться посуху в другой, соседний.

Первые, девонские, тетраподы – примитивные амфибии *лабиринтодонты*³⁹. Это название происходит от их зубов с лабиринтоподобными складками эмали – структура, прямо унаследованная от кистеперых (рис. 31). Лабиринтодонты, такие как *ихтиостега* и *акантостега*, в захоронениях всегда встречаются вместе с рыбами, которыми, наверно, и питались. Они были покрыты чешуей, как рыбы, имели хвостовой плавник (похожий на тот, что мы видим у сома или налима), органы боковой линии и (в некоторых случаях) развитый жаберный аппарат; конечность их еще не пятипалая (число пальцев достигает 8) и по типу сочленения с осевым скелетом – типично плавательная, а не опорная. Все это не оставляет сомнения в том, что *ихтиостега* и ее родственники были существами чисто водными (рис. 32). Если они и появлялись на суше при неких «пожарных» обстоятельствах (пересыхание водоема), то компонентом наземных экосистем наверняка не являлись⁴⁰. Лишь много позже, в карбоновом периоде, появились мелкие наземные амфибии – *антракозавры*, которые, судя по всему, питались членистоногими, но об этом речь впереди (см. главу 10).

³⁸ Широко известна истинно романтическая история открытия этого «живого ископаемого», описанная в замечательной книге Дж. Смита «Старина четвероног». Следует, правда, заметить, что образ жизни *латимерии* не имеет ничего общего с тем, что вели девонские рипидистии: она живет в Индийском океане на глубинах в несколько сот метров.

³⁹ Старое название «*стегацефалы*», которое вы можете встретить в книгах, сейчас не употребляют.

⁴⁰ Не называем же мы «наземным существом» угря, который способен ночью переползти по росистой траве из одного водоема в другой, преодолев расстояние в несколько сот метров!



б

Рис. 32. Архаичный лабиринтодонт *Acanthostega*:
 а – скелет; б – реконструкция в естественной обстановке
 (по Castes, 1996, и Hamond, 1996)

Особого внимания заслуживает тот факт, что в девоне появляется целый ряд неродственных параллельных групп стегоцефалоподобных кистеперых рыб, причем как до, так и после возникновения «настоящих» тетрапод (лабиринтодонтов). Одной из таких групп были *пандерихтиды* – кистеперые, лишенные спинного и анального плавников, чего не бывает ни у каких других рыб. По строению черепа (уже не «рыбьему», а «крокодильему»), плечевого пояса, гистологии зубов и положению **хоан** (внутренних ноздрей) пандерихтиды очень сходны с ихтиостегой, однако приобрели эти признаки явно независимо. Таким образом, перед нами процесс, который можно назвать **параллельной тетраподизацией кистеперых** (он был детально изучен Э. И. Воробьевой). Как обычно, «заказ» на создание четвероногого позвоночного, способного жить (или, по крайней мере, выживать) на суше был дан биосферой не одному, а нескольким «конструкторским бюро»; «выиграла конкуре» в конечном итоге та группа кистеперых, которая «создала» известных нам тетрапод современного типа. Однако наряду с «настоящими» тетраподами еще долго существовал целый спектр экологически сходных полуводных животных (типа пандерихтид), сочетающих признаки рыб и амфибий. Это были, если так можно выразиться, «отходы» процесса тетраподизации кистеперых.

Поздний палеозой – ранний мезозой: криозеры и термоэры. Палеозойские леса и континентальные водоемы: растения и насекомые



Выдающийся палеоботаник С. В. Мейен, анализируя механизм возникновения прочно устоявшихся научных предрассудков, приводит в качестве примера цитату из школьного учебника биологии, где речь идет о карбоновом (каменноугольном) периоде «с его теплым влажным климатом и воздухом, богатым углекислым газом вследствие сильной вулканической деятельности... С конца каменноугольного периода в связи с усиленным горообразованием, охватившим в следующем (пермском) периоде весь земной шар, влажный климат почти повсеместно сменился сухим. В новых условиях древовидные папоротники стали быстро вымирать... Вымерли и семенные папоротники». Дело даже не в прямых фактических ошибках (например, «семенные папоротники»⁴¹, которые якобы погибли из-за установления в перми засушливого климата, на самом деле благополучно дожили почти до конца мезозоя, а пермь вообще была временем их расцвета). Серьезнее другое: представления о том, что карбон – время теплого и влажного климата, а пермь – время повсеместной аридизации, сформировались в XIX веке; эта картина была нарисована европейскими геологами и палеонтологами на европейском материале, а затем (безо всяких на то оснований!) распространена на всю Землю. Уже в начале XX века стало ясно, что ситуация в Евразийской области карбона (территория нынеш-

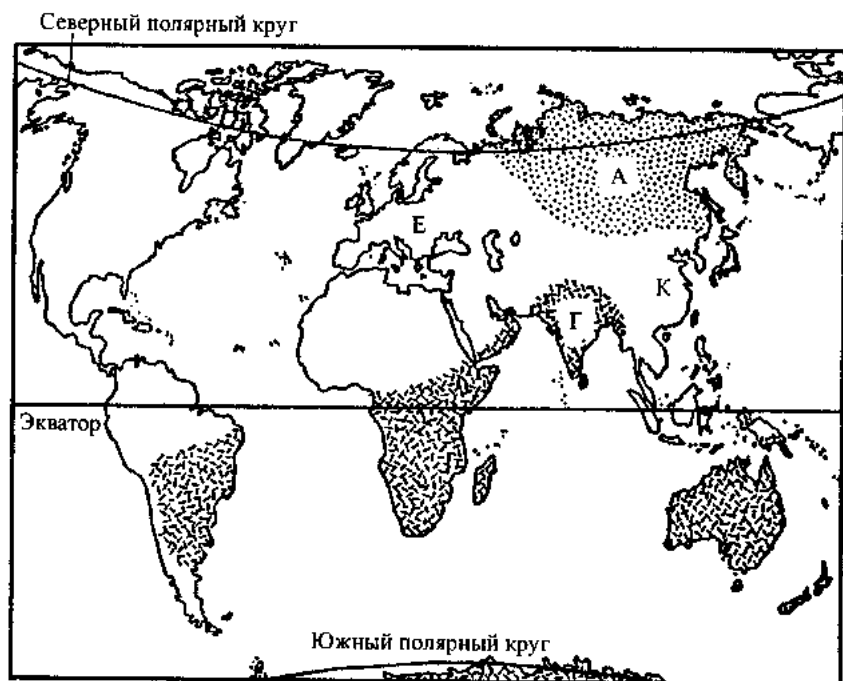
⁴¹ Палеозойские растения, сочетающие в себе признаки голосеменных и папоротникообразных (семена и расчлененную «папоротниковую» листву), раньше выделяли в отдельный класс голосеменных – *птеридоспермы*, или *семенные папоротники*. В настоящее время их считают искусственной, сборной группой (не «кладой» – самостоятельной эволюционной ветвью, а «градой» – уровнем развития): самые различные таксоны голосеменных прошли в своем эволюционном развитии «птеридоспермовую стадию». Разные группы «семенных папоротников» теперь включены в соответствующие классы голосеменных (*Glossopteridales* – в гинкговые, *Lagenostomales* – в цикадовые, и т. д.).

них Европы и Северной Америки) сходна с Катазией (Китай и Индокитай), но радикально отлична от того, что наблюдалось в Гондване (Южное полушарие) и в Ангариде (северная часть Азии) (рис. 33). Тем не менее на возникший чуть ли не полтора века назад стереотип все это ничуть не повлияло, что подтверждает приведенная выше цитата.

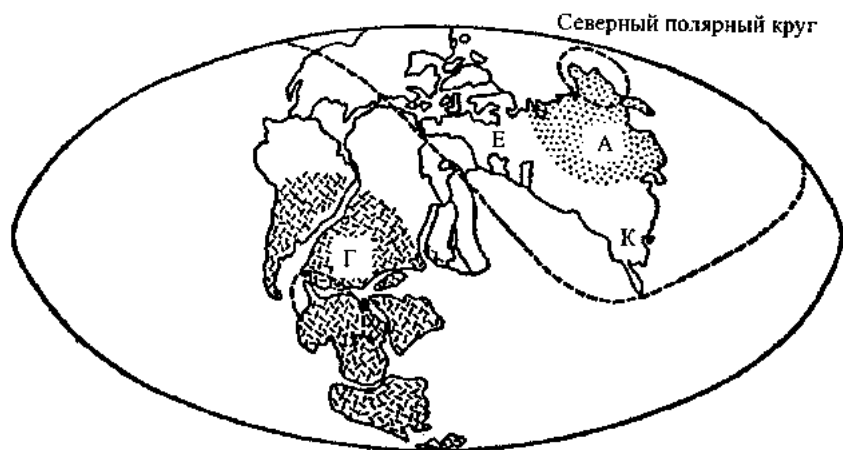
Причины климатических различий, существовавших в позднем палеозое между Евразией и Катазией, с одной стороны, и Гондваной и Ангаридой – с другой, кажутся вполне очевидными: первые располагались на тогдашнем экваторе, а вторые – вблизи полюсов (рис. 33, б). Представьте-ка себе, что мы пытаемся экстраполировать на всю нынешнюю Землю картину амазонских джунглей!.. Сразу же возникает вопрос: а всегда ли на Земле существовала *широтная климатическая зональность*, сходная с нынешней? Для ответа логично обратиться к сопоставлению высоко- и низкоширотных флор соответствующих эпох прошлого (учитывая при этом иное, чем теперь, расположение материков относительно полюса).

Картина эволюции растительности от девона до наших дней выяснена (в общих чертах) достаточно давно. Для наиболее молодых, кайнозойских, флор установлена ясная климатическая зональность, хотя и отличная от нынешней (на арктических островах росли деревья, характерные ныне для зоны широколиственных лесов, например каштаны и платаны). Мезозойские флоры существенно более однообразны по всей Земле. Сложнее ситуация с палеозоем. Пермские и позднекарбоновые флоры Европы и Северной Америки, как уже было сказано, сходны с китайскими, но резко отличны и от сибирских флор, и от флор всех материков Южного полушария. Однако ниже по геологическому разрезу (в раннем карбоне и далее, в девоне) мы снова сталкиваемся с единством флор различных материков. Отсюда можно заключить, что климатическая зональность была минимальной в девоне и в начале карбона, усилилась в позднем палеозое, снова ослабла в мезозое, а потом опять начала усиливаться, достигнув ныне своего максимума.

Мы с вами помним, что в верхнепалеозойских слоях всех гондванских материков найдены ледниковые отложения – тиллиты, которые послужили одним из отправных пунктов в построениях Вегенера; следы оледенений найдены и в одновозрастных отложениях Ангариды. А вот за изъятием этого отрезка времени (поздний карбон – ранняя пермь) и современности климат в высоких широтах был если и не жарким, то во всяком случае безморозным: в раннем карбоне в Европе, в Шпицбергена, и Сибири найдены толстые, явно многолетние стволы плауновидных с маноксиличе-



a



b

Рис. 33. Расположение главных палеофлористических областей в позднем палеозое:

a – при современном положении материков; *b* – на мобилистской реконструкции.
 А – Ангарская, Е – Еврамерийская, К – Катазиатская и Г – Гондванская области
 (по Мейену, 1981)

ской древесиной⁴², а в эоцене острова Элсмир (Канадский архипелаг) – крокодилы. Современная климатическая картина с крупными полярными шапками из снега и льда – скорее исключение, чем правило в геологической истории. Так что следует искать не причины отсутствия полярных шапок в раннем карбоне и в мезозое, а ответ на вопрос, почему они иногда образовывались (и меняли весь климат планеты). Периоды существования такого контрастного климата с холодными полюсами, как в позднем палеозое и позднем кайнозое, называют **криозомами** (от греческого *krýos* – холод), а выровненного по всей Земле (как в мезозое) – соответственно, **термозомами**. Общее количество тепла, получаемое Землей от Солнца, считается достаточно постоянным во все времена; здесь существует своя циклика (см. главу 14), но расстояние-то между ними неизменно. Следовательно, дело в основном в распределении этого тепла по поверхности планеты, прежде всего в характере и интенсивности теплопереноса от экватора к полюсам.

Поскольку планета шарообразна, солнечные лучи нагревают ее экватор сильнее, чем полюса, – **экваториально-полярный температурный градиент**. Любой *градиент* стремится к выравниванию (по второму закону термодинамики); в нашем случае – за счет постоянного теплообмена между низкими и высокими широтами. Теплообмен этот осуществляется посредством конвекции в обеих подвижных оболочках Земли (гидросфере и атмосфере).

Конвекция в гидросфере – это теплые морские течения, которые обогревают высокоширотные области точно так же, как водяное отопление – наши квартиры. Движущей силой конвекционных токов, как мы помним из главы 2 (о мантийной конвекции), являются возникающие в среде архимедовы силы плавучести: когда часть вещества «тонет» или «всплывает», этот объем – в силу связности среды – замещается веществом, поступающим из другой ее точки. В нашем случае токи в Мировом океане могут возникать за счет того, что «тонет» либо холодная (четыреградусная) вода в высоких широтах (**термическая циркуляция**), либо избыточно осолоненная (в результате испарения) вода на экваторе (**галинная циркуляция**). При термической циркуляции вода (рис. 34, а) движется от экватора по поверхности, а от полюсов – по дну (формируя при этом холодную насыщенную кислородом психросферу); а при галинной циркуляции – наоборот (рис. 34, б).

⁴² **Маноксиллические** (что означает «малодревесинные») стволы состоят преимущественно из коры – в противовес **пикноксиллическим** (состоящим преимущественно из древесины). Такие стволы не выносят промораживания, и – если только не принадлежат к однолетникам (что легко определить по их толщине) – считаются свидетельством безморозного климата.

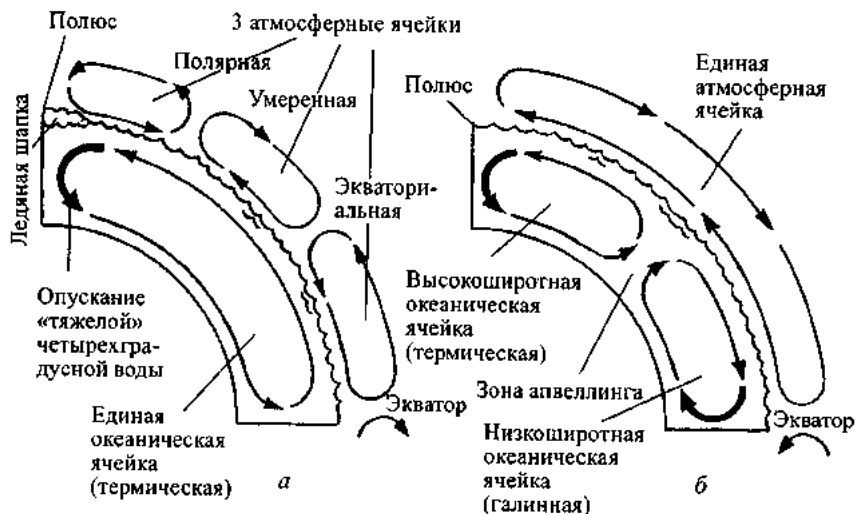


Рис. 34. Схема циркуляции в атмосфере и гидросфере:
 а – криозера (циркуляция в океанах термическая); б – термозера (циркуляция в океанах галинная)

Говоря о **конвекции в атмосфере**, необходимо учитывать, что здесь тепло переносится главным образом водяным паром: тепловая энергия, затраченная на испарение воды, выделяется там, где этот пар, перенесенный воздушными течениями, превратится обратно в жидкость, т. е. выпадет в виде осадков. Атмосфера каждого из полушарий распадается на три широтных сегмента⁴³ – **конвективные ячейки** (экваториальная, умеренных широт и приполярная). В каждой из ячеек существует относительно замкнутая воздушная циркуляция, причем направления циркуляции в граничащих между собой ячейках противоположны («по часовой стрелке» – «против» – опять «по») – в точности, как в цепи шестеренок (рис. 34, а). В одной половине ячейки доминируют восходящие токи, во второй – нисходящие; соответственно, влага, испаряющаяся в первой половине, выпадает главным образом во второй – и при этом происходит разгрузка теплоты парообразования. Например, в экваториальной ячейке Северного полушария ток направлен от севера к югу, так что в южной ее половине возникают влажные тропические леса, а в северной – засушливые саванны; в ячейке же умеренных широт, где направление тока обратное, пустыни возникают на юге, а субтропические и широколиственные леса – на севере. Другим фактором атмосферной конвекции (главным образом широтным) являются муссоны – се-

⁴³ Сферический сегмент – часть шара, отделенная секущей плоскостью.

зонные ветры постоянного направления, дующие с океана на континент или обратно; с муссонами связано, среди прочего, чередование сухого сезона и сезона дождей в тропических широтах, где температура весь год постоянна.

Теперь вернемся к криоэрам и термоэрам. Ныне (как, видимо, и вообще в криоэрах) основной приток тепла в высокие широты осуществляется мощными теплыми течениями вроде Гольфстрима. При этом возникает температурная аномалия: океан в районе 60-х широт существенно (почти на 20 градусов!) теплее, чем следовало бы из соображений геометрии планеты. Однако это обстоятельство имеет и оборотную сторону: на материке развивается мощный зимний антициклон (область высокого давления) с температурами на 20 °С ниже, чем следовало бы. Из антициклона «вытекает» холодный сухой воздух, тогда как встречный ток теплого воздуха лишь «приподнимает верхушку» антициклона, т. е. тепловая энергия расходуется на механическую работу против силы тяжести. Континентальные антициклоны работают как мощные всепланетные холодильники (влияние Сибирского антициклона ощущается далеко на юге и приводит к холодным зимам не только в Приморье, но и в Китае, и даже во Вьетнаме), которые ослабляют муссоны и не дают им продвинуться сколь-нибудь далеко в полярном направлении. Теплые воды отводятся из экваториальной зоны столь быстро, что практически не успевают осолониться за счет испарения, так что галинная составляющая океанской циркуляции по сравнению с термической пренебрежимо мала; в атмосфере существуют упомянутые выше три ячейки. Ситуация может быть кратко охарактеризована так: «волный теплоперенос – теплые океаны – холодные материки».

В термоэры (в частности, в мезозое) ситуация, судя по всему, была принципиально иной. А. Г. Пономаренко (1996), предложивший соответствующую модель, обращает внимание на два обстоятельства, кажущиеся необъяснимыми с нынешних позиций. Во-первых, приполярные области были очень теплыми (исходя из состава их фауны и флоры), что требует куда более интенсивного, чем ныне, теплопереноса от экватора к полюсу. Во-вторых, в тогдашней экваториальной зоне (где ныне находятся дождевые тропические леса) растительность была явно ксерофильной и возникали *эвапориты* – отложения, являющиеся показателем аридных (пустынных) условий.

При отсутствии полярных шапок температура океанической воды не падает до 4 °С, когда ее плотность максимальна, и не происходит полного опускания поверхностных вод. Компенсирующие такое погружение мощные теплые течения не возникают; теплая вода из экваториальной зоны практически не отводится, она осолоняется за счет испарения и погружается на дно; галинная циркуляция здесь

резко доминирует над термической. Поверхностные слои океанов в умеренных широтах относительно холодны, и температурного контраста между океанами и материками не возникает; не возникает и зимнего антициклона, так что ничто теперь не мешает муссону переносить теплый воздух и водяной пар чуть ли не до самого полюса.

Если в криоэрах в каждом из полушарий существуют три атмосферные ячейки и единственная (термическая) океанская, то в термоэрах ситуация, похоже, была как бы зеркальной. В атмосфере существует единственная ячейка, в которой происходит прямой перенос тепла и влаги из приэкваториальных областей в приполярные; это хорошо объясняет упомянутый выше парадокс с располагающимся на экваторе аридным поясом⁴⁴. В гидросфере, напротив, существуют две ячейки, причем в экваториальной ячейке циркуляция идет по галинному типу, а в высокоширотной – по термическому. В зоне соприкосновения гидросферных ячеек, где водные массы движутся навстречу друг другу, должны возникать апвеллинги⁴⁵; подтверждением тому служит распространение по этой предполагаемой границе обогащенных органикой черносланцевых формаций, которые отлагаются в избыточно-продуктивных морских акваториях.

Данную ситуацию (ее, по аналогии с предыдущей, можно охарактеризовать как «атмосферный теплоперенос – холодные океаны – теплые материки») отличает высокая выровненность климата по всей планете: температурный градиент как между низкими и высокими широтами, так и между океанами и материками много слабее нынешнего. Климат на большей части Земли был близок к субтропическому и теплоумеренному средиземноморского типа. Следует особо подчеркнуть, что результатом этой выровненности был не только более сильный (по сравнению с нынешним) обогрев приполярных областей, но и некоторое охлаждение областей экваториальных. Иными словами, в мезозое, судя по всему, отсутствовал не только бореальный климат (как в тундре и тайге), но и тропический климат современного типа!

⁴⁴ Интересно, что подобную схему атмосферной циркуляции (с одной ячейкой) предполагал еще в начале XVIII века – правда, для современности – физик Дж. Гадлей, однако позже выяснилось, что атмосфера Земли организована иначе, с тремя ячейками, и о модели Гадлея забыли.

⁴⁵ Апвеллинг – место подъема к поверхности океана глубинных вод. Последние всегда обогащены биогенами (прежде всего фосфором), и потому в зонах апвеллингов развиваются чрезвычайно высоко продуктивные морские сообщества. Апвеллинги, развивающиеся вдоль западных побережий Южной Америки и Южной Африки (там, где к этим материкам подходят рукава Циркумантарктического течения), служат главными районами морского рыболовства.

Возвращаясь к истории наземной растительности в позднем палеозое (который, как мы теперь знаем, был криозэрой), следует опровергнуть еще один широко распространенный стереотип. Часто говорят, что палеозой был «временем споровых растений», а мезозой – «временем голосеменных». В действительности же заболоченные леса из древовидных папоротников, древовидных плауновидных (лепидодендронов) и древовидных хвощеобразных (*каламитов*) – те самые, что обычно фигурируют на картинках в популярных книжках по палеонтологии и в школьных учебниках (рис. 35, а) – характерны лишь для тропического пояса тех времен – Евразии и Катазии с их жарким и влажным климатом. Во внетропических же областях и Северного, и Южного полушарий, где тогда существовали покровные оледенения, исчезновение древовидных споровых и наступление «времени голосеменных» произошло уже в середине карбона.

На севере, в Ангариде, основу растительности составляли *хвойные* из подкласса *кордаитов* – деревья до 20 м высотой (рис. 35, е). Древесина ангарских кордаитов имеет четкие годовичные кольца, подтверждающие существование там сезонного климата; эти леса иногда называют «кордаитовой тайгой». В раннем карбоне, когда климат Ангариды еще был безморозным, здешняя растительность была представлена плауновидными, правда, совершенно не похожими на евразийские: густо росли *томиодендроны* – неветвящиеся «палки» высотой в 2–3 м и диаметром в 10–15 см (рис. 35, д). На юге, в Гондване, растительность состояла в основном из *глоссоптериевых* – листопадных гинкговых⁴⁶ (рис. 35, ж). Существование единой позднепалеозойской глоссоптериевой флоры в Африке, Южной Америке, Австралии и Индии послужило, как мы помним, одним из главных аргументов в пользу единства этих континентов в составе суперконтинента Гондвана. И кордаиты, и глоссоптериевые первоначально появились в тропиках, в Евразии, но там они не играли сколь-нибудь заметной роли в экосистемах; затем они расселились во внетропические области, где и пережили подлинный эволюционный расцвет. Такая ситуация (эволюционный расцвет группы вдали от первичного центра ее происхождения) весьма обычна; очень характерно и направление этой миграции – из тропиков во внетропические области (более подробно см. в дополнении к главе 14).

⁴⁶ Глоссоптериевые – архаичные гинкговые, которые в старых классификациях относили к «семенным папоротникам» (птеридоспермам) (см. сноску 41).

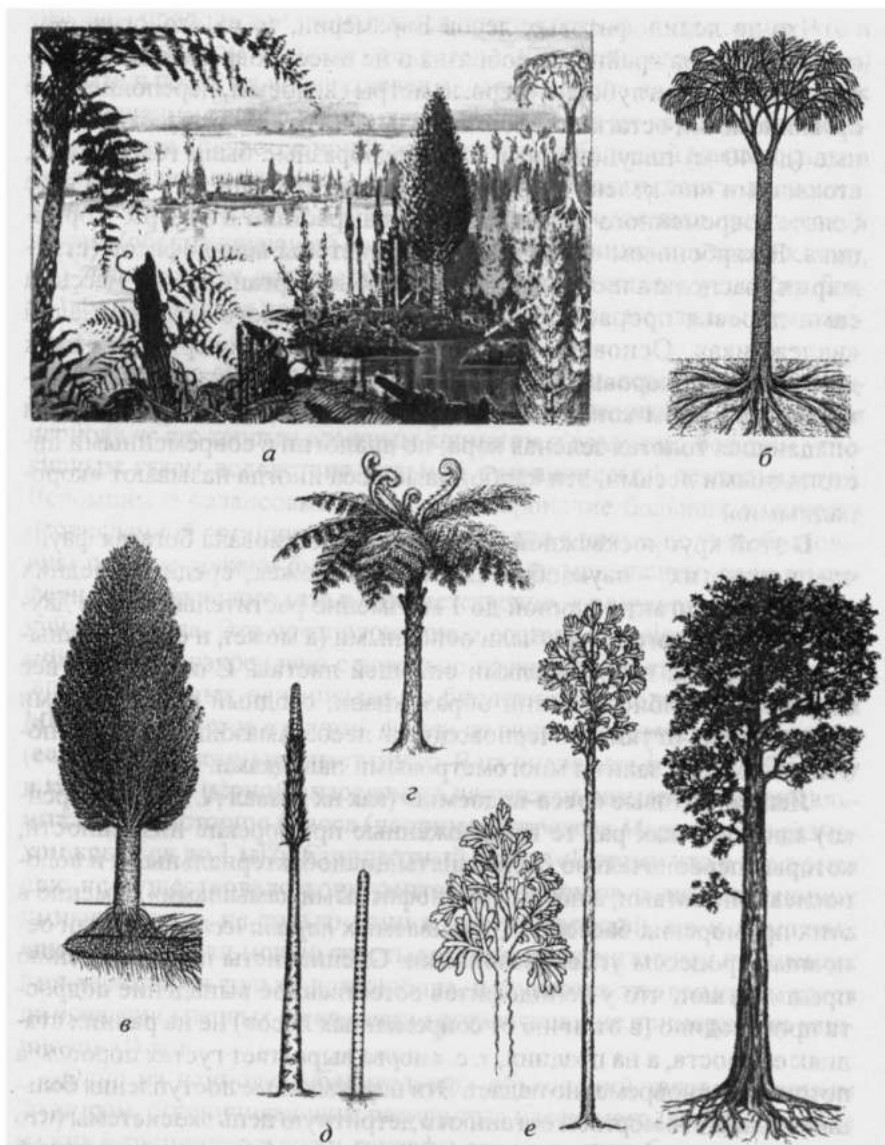


Рис. 35. Растительный мир карбонового периода:

а – заболоченный карбоновый лес; *б, в, з* – растения, характерные для тропической Евразийской области; *д, е* – для внетропической Ангарской области;

ж – для внетропической Гондванской области

(по Фентон, 1997, и Мейену, 1981)

б – лепидодендрон (плаунообразное); *в* – каламит (хвоцеобразное); *з* – древовидный папоротник; *д* – лофиодендрон и томиодендрон (плаунообразные); *е* – корданы (хвойные); *ж* – глоссоптерис (гинкговое)

Что до лепидофитовых лесов Евразии, то их экологическая структура была крайне своеобразна и не имеет современных аналогов. Это были неглубокие (первые метры) водоемы, переполненные органическими остатками; формировавшие эти «леса» высокоствольные (до 40 м) плауновидные и хвощеобразные были гелофитами, стоявшими «по колено в воде»⁴⁷. С другой стороны, это были и не болота современного типа, где деревья вырастают по верх торфяника. В карбоновом «лесу» корневые системы лепидофитов (**стигмари**) располагались ниже торфоподобной органической массы, а сами деревья прорастали сквозь нее и многометровый слой «валежника». Основные фотосинтезирующие поверхности этих древовидных споровых составляли не листья (довольно жалкая «метелка» на самом кончике 40-метровой «палки»), а периодически опадающая толстая зеленая кора; по аналогии с современными листопадными лесами, эти карбоновые леса иногда называют «коропадными».

В этой крупноствольной подстилке существовала богатая фауна членистоногих – паукообразных и многоножек; среди последних попадались гиганты длиной до 1 м. Именно растительоядные двупарноногие многоножки были основными (а может, и единственными) в то время потребителями опавшей листвы. Считают, что все они вели амфибиотический образ жизни, сходный с обитателями современных **игуапо** – «черноводных» лесов Амазонии, которые почти по полгода залиты многометровыми паводками.

Лепидофитовые «леса-водоемы» (как их назвал А. Г. Пономаренко) занимали как раз те выположенные приморские низменности, которые первоначально были заняты цианобактериальными и водорослевыми матами, а потом «риниофитными камышами». Именно в этих приморских бассейнах, называемых *паралическими*, и шли основные процессы **углеобразования**. Специалисты по лесоведению предполагают, что у лепидофитов естественное выпадение подроста происходило (в отличие от современных лесов) не на ранних стадиях его роста, а на поздних, т. е. сперва вырастает густая поросль, а потом она одновременно падает. Эти неритмичные поступления больших количеств мертвой органики в детритную цепь экосистемы («то густо, то пусто») создавали существенные проблемы с утилизацией этой органики. С другой стороны, противозерозионные свойства этих «лесов», по сравнению с современными, были весьма слабы, а водо-

⁴⁷ Некоторые авторы, указывая на низкую механическую прочность огромных лепидодендроновых стволов (которые практически лишены древесины), предполагали, что они были почти полностью погружены в воду, высывая наружу лишь верхушку, – вроде современных рдестов.

разделы продолжали размываться почти столь же интенсивно, что и прежде. Доводом в пользу отсутствия (или очень слабого развития) растительности на водоразделах являются очень частые в это время прижизненные захоронения деревьев вместе с их корневыми системами: такое случается при быстром выносе большой массы осадков (вроде селевого потока), которая «заживо погребает» растения. В итоге большой отпад в карбоновых «лесах-водоемах» при высокой эрозии (обеспечивающей его быстрое захоронение) приводил к тому, что значительная доля неокисленного органического углерода безвозвратно уходила из экосистемы и превращалась в запасы каменно-го угля.

Последнее обстоятельство заставляет вновь вернуться к цитированному нами учебнику, повествующему школьникам о карбоновом периоде «с его теплым влажным климатом и воздухом, богатым углекислым газом вследствие сильной вулканической деятельности». Вспомним о балансовых моделях. Захоронение больших количеств неокисленной органики (что и происходило в процессе углеобразования) по идее должно было вести как раз к уменьшению доли атмосферного углекислого газа и, соответственно, к возрастанию содержания кислорода. Это предположение о составе тогдашней атмосферы может быть подкреплено с довольно неожиданной стороны.

На школьных олимпиадах по биологии, проводимых биофаком МГУ, используется «золотой фонд» из вопросов, ответов на которые (если по-честному) не знает никто. В их числе есть и такой: «Почему в карбоновом периоде насекомые достигали размеров, максимальных за всю историю класса (например, стрекоза *Meganeura* с размахом крыльев до 1 м)?» Стандартный ответ («Потому что в это время еще не существовало конкурентов и хищников в лице летающих позвоночных – не только птиц и летучих мышей, но и крылатых ящеров») вряд ли можно считать достаточным: гигантизм насекомых был характерен только для карбона, и существа эти вымерли, когда до появления первых *итерозавров* оставалось еще примерно сто миллионов (!) лет.

Одно из наиболее убедительных объяснений таково. Главным фактором, ограничивающим размер тела насекомого (самые крупные из них – тропические жуки-голиафы размером чуть больше куриного яйца), считают особенности их дыхательной системы. «Кровь» насекомых (**гемолимфа**) лишена дыхательных пигментов и не участвует в переносе кислорода; дыхание же осуществляется при помощи **трахей** – ветвящихся трубочек, непосредственно соединяющих клетки внутренних органов с воздушной средой. Воздух внутри трахейной трубки неподвижен; принудительной вентиляции, как в различных типах легочных мешков, там нет, и приток кислорода внутрь тела (так

же, как отток углекислого газа) происходит за счет диффузии при разнице *парциальных давлений* этих газов на внутреннем и внешнем концах трубки. Такой механизм подачи кислорода жестко ограничивает длину трахейной трубки (максимальная длина l достаточно просто вычисляется «из физики»); поэтому максимальный размер тела самого насекомого не может превышать (в сечении) величины $2l$, что и составляет ныне то самое «куриное яйцо» – размер жука-голиафа⁴⁸. Поэтому существование в карбоне таких гигантов, как стрекоза-мега-невра или основная ее добыча – *диктионевриды* размером с голубя (рис. 36), заставляет предположить, что в те времена парциальное давление кислорода в земной атмосфере было заметно выше, чем ныне – как оно и должно быть при захоронении больших количеств неокисленного углерода. Кстати, видимо, именно это увеличение соотношения O_2/CO_2 в атмосфере планеты вызвало обратный парниковый эффект, приведший к Гондванскому оледенению (как уже однажды случилось в доксембрии).

Появление в конце раннего карбона (намюр) *крылатых насекомых* вообще было одним из ключевых событий в истории жизни на суше. *Вся история наземных экосистем – это фактически история трех групп живых организмов: сосудистых растений, насекомых и позвоночных-тетрапод* (о них речь пойдет в главе 10), а также их взаимодействия между собой. Оговорка насчет «крылатых» насекомых не случайна: вообще-то первые насекомые (архаичные формы из подкласса *первичнобескрылых* – *Apterygota*) появились в девонс, однако именно с возникновением способности к полету у крылатых насекомых (подкласс *Pterygota*) эта группа стала самой процветающей в животном царстве (сейчас известно более миллиона видов – много больше, чем всех прочих живых существ, вместе взятых).

В отличие от крыльев всех летающих позвоночных крыло насекомого не является видоизмененной конечностью и представляет собой разросшуюся складку кутикулы грудных сегментов, укрепленную жилками – полыми каналами с утолщенными стенками, по которым осуществляется кровоснабжение крыла, проходят нервы и трахеи. Как предполагает А. П. Расницын (1976), крылатые насекомые произошли от предков, обитавших на деревьях и питавшихся содержимым спорангиев (рис. 36, 2). При питании и нападении хищ-

⁴⁸ В известном фантастическом романе В. А. Обручева «Плутония» (являющемся фактически научно-популярной книгой о вымерших животных) герои сталкиваются с огромными, размером с собаку, муравьями — «царями юрской природы». Надо заметить, что разнообразных динозавров геолог Обручев описал вполне грамотно и реалистично, а вот исполинские муравьи – это уже чистейшая фантазия.

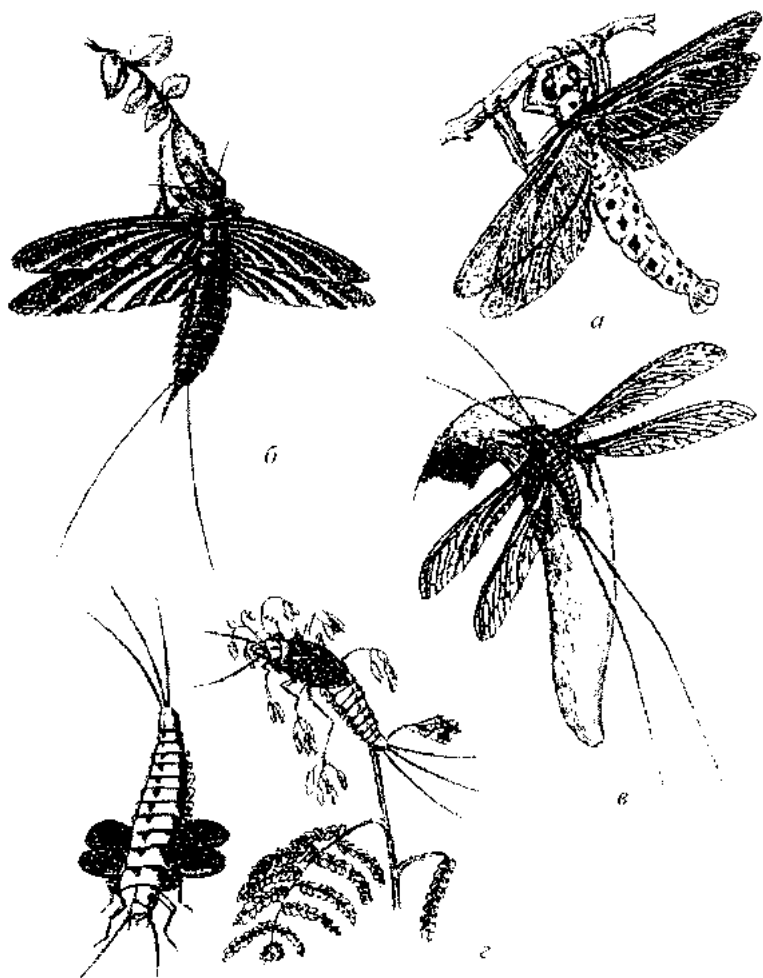


Рис. 36. Палеозойские насекомые и гипотетические предки крылатых насекомых:

a – стрекоза подотряда Megaseptina; *b* – диктионеврида; *в* – мисхонтерида; *г* – гипотетический предок, родственник современным шетинохвосткам (по Пономаренко, 1980)

шников (паукообразных) они вынуждены были прыгать с ветки на ветку или на землю. Очевидное преимущество особей, способных к дальнему и точному прыжку и к контролю за положением тела в воздухе, обусловило развитие крыльев. Зачатки крыльев в виде боковых пластинчатых выростов на грудных сегментах возникали именно у крупных насекомых, т. к. при малых размерах увеличение поверхности тела невыгодно (и длина прыжка, и особенно его точность уменьша-

ется из-за влияния ветра). Недавно был открыт способ прямо анализировать содержимое пищеварительного тракта ископаемых насекомых. Благодаря этому полностью подтвердилось предположение о том, что первичным типом питания для насекомых была **палинофагия** (питание пылью и спорами) и высасывание семезачатков: выяснилось, что у древнейших насекомых кишечники буквально набиты пылью. В захоронениях до 70 % семезачатков кордаитов оказываются поврежденными (видимо, диктионевридами).

Первые крылатые насекомые летали не слишком хорошо. Они, подобно современным *подёнкам* (Ephemeroptera), имели не только личиночные, но и имагинальные линьки (**имаго** – конечная стадия развития насекомого, когда оно способно к полету и размножению). Для имагинальных линек необходимо сохранять внутри крыла, между слоями кутикулы, живую ткань; такое крыло тяжелое и неуклюжее (недаром поденки лишь порхают над самой поверхностью реки, где развиваются их личинки), однако во времена, когда еще не было воздушных хищников, лучшего не требовалось. Настоящую революцию вызвало появление *стрекоз* – насекомых, отказавшихся от имагинальных линек и превративших крыло в тонкую легкую двуслойную кутикулу. Эти воздушные хищники оказались таким же «абсолютным оружием», как некогда зоопланктон миллиметрового размера класса, спровоцировавший вендский фитопланктонный кризис (см. дополнение к главе 6).

По мнению В. В. Жерихина (1990), именно стрекозы полностью уничтожили характерную для карбона фауну крупноразмерных открытоживущих палинофагов типа диктионеврид (эта смена была одной из самых резких за всю историю класса), заставив крылатых насекомых специализироваться в двух направлениях. **Один вариант** – совершенствовать свой полет (при этом уменьшаясь в размерах), а также тип **мегаморфо́за** (появление полного превращения позволяет спрятать червеобразную личинку и неподвижную куколку внутри субстрата). Эта линия эволюции привела в конечном счете к возникновению в начале мезозоя (триас) наиболее процветающих ныне отрядов – *двукрылых* и *перепончатокрылых*, а чуть позже – *бабочек*. **Другой вариант** – перейти к скрытному образу жизни (например, внутри уже знакомой нам валежничкообразной «подстилки» карбоновых лесов), превратив переднюю пару крыльев в крышеобразно складываемые жесткие надкрылья, защищающие от повреждений заднюю пару, которая и выполняет летательные функции. По этому пути пошли *гриллоновые* насекомые, сохраняющие неполный метаморфоз, – *тараканы*, *прямокрылые* и их родственники, а из насекомых с полным превращением – *жуки*, самый большой из современных отрядов (более 100 тыс. видов), появившийся в начале перми.

Хотя в карбоне уже существовали стрекозы и поденки, личинки их (в отличие от современных) были существами не водными, а наземными. Освоение насекомыми пресных вод началось лишь во второй половине следующего (пермского) периода, когда появились отряды, имеющие водную личинку, – *веснянки*, *ручейники*, а также поденки современного типа (личинки же стрекоз перестали быть наземными лишь в мезозое). В этой связи В. В. Жерихин (1980) указывает на следующее обстоятельство. Как известно, смыв различных веществ (прежде всего микроэлементов) должен сильно обеднить почвы водоразделов. В настоящее время подобно обеднение если не предотвращается, то заметно тормозится прямым выносом вещества из водоемов на сушу животными (например, азот и фосфор, смытые с суши в море, оказываются – по пищевым цепям – в организмах сперва рыб, затем рыбоядных морских птиц и в конечном счете возвращаются на сушу в форме птичьего помета). В пресных водах эту функцию выполняют прежде всего насекомые, которые имеют водных личинок и имаго, способных к дальнему разлету из водоемов.

Что же касается карбона, когда насекомые с водными личинками, судя по всему, отсутствовали, то в те времена обеднение почв на водоразделах (если там вообще формировались почвы) должно было быть особенно сильным. Не исключено, что формирование в перми, и особенно в триасе, достаточно обильной фауны насекомых с водными личинками стало одним из тех факторов, которые изменили почвенную ситуацию на водоразделах и позволили растительности начать «наступление» на первичные пустыни. Важно подчеркнуть, что этот вынос микроэлементов насекомыми мог сыграть здесь роль первого толчка – дальше система будет развиваться с положительной обратной связью, ибо возникшая на водоразделах растительность сама является мощнейшим регулятором стока. Окончательно эта система могла оформиться в позднем триасе, когда появились двукрылые; именно такие их представители, как, например, *комары-звонцы* (*Chironomidae*) совмещают огромную биомассу со способностью к дальнему разлету (в том числе за счет пассивного переноса ветром).

Одно из существенных отличий экосистем древних (палеозойских и мезозойских) озер от современных – это полное отсутствие *погруженных макрофитов*, за исключением харовых водорослей (которые диспонируют биогены почти на порядок хуже, чем покрытосеменные). Основными продуцентами там скорее всего были **плавающие маты**, причем в мезозое получили распространение водорослевые маты на каркасе из высших растений. В триасе это были *плевромейи* – крупные плавающие плауновидные (что-то вроде силь-

но увеличенного *полушника*), по виду напоминающие морской буй, где в роли верхней сигнальной лампочки выступает пучок листьев и спорангия; листья, скорее всего, плавали по поверхности воды, постепенно отгнивая с вершины⁴⁹. На каркасе из этих плауновидных возникали плавающие острова из мелких водяных мхов и печеночников (типа любимой аквариумистами *риччии*), а снаружи все это обрастало зелеными водорослями и цианобактериями. На этих матах существовала богатая фауна беспозвоночных: в палеозое – сходные с многоножками растительноядные эвтикарциноиды, позже – ракообразные и насекомые.

Поскольку все фотосинтезирующие структуры были сосредоточены на поверхности озера (а дно было к тому же еще и затенено), гипolimнион почти всегда был *асфиксным* и безжизненным, а озера легко эвтрофизировались. Однако в непосредственной близости от плавающего мата концентрация кислорода в воде могла быть очень высока. Возможно, именно этим объясняется присутствие в составе фауны эвтрофных (судя по составу отложений) мезозойских озер целого ряда групп насекомых, являющихся ныне *реофилами* (обитателями быстрых, богатых кислородом рек и ручьев). Кроме того, в составе этих фаун комбинируются как пресноводные формы, имеющие адаптации к водному образу жизни, так и наземные (которые могли «ходить пешком» по поверхности плавающего мата). Эти имевшие огромную биомассу и богатые животным белком «плавающие острова» могли составлять основу питания для многих позвоночных, включая и динозавров. Окончательно экосистемы такого типа исчезли лишь в кайнозое, когда на дне водоемов возникли заросли погруженных макрофитов из покрытосеменных (типа элодей), резко увеличившие разнообразие и устойчивость пресноводных экосистем. Это и дало А. Г. Пономаренко основание разделить всю историю континентальных водоемов на два этапа: *п е р в ы й* – от докембрия до середины палеогена (когда основными продуцентами были маты, сперва прикрепленные, затем плавающие), а *в т о р о й* – от середины палеогена до настоящего времени (когда эту роль стали играть погруженные макрофиты).

⁴⁹ Сначала плевромейи считались гелофитами. Однако потом обратили внимание на то, что эти растения почти всегда встречаются в ископаемом состоянии полностью, вместе с неповрежденной корневой системой. Такой тип захоронения характерен именно для свободноплавающих форм.

**Поздний палеозой – ранний мезозой:
эволюция наземных позвоночных (1).
Анамнии и амниоты. Две линии амниот –
тероморфная и завроморфная**



Мы расстались с самыми первыми тетраподами (девонской ихтиостегой и родственными ей формами), когда те... Чуть было не сказал: «...делали первые шаги по суше». Но мы ведь теперь знаем, что те существа были чисто водными. Поэтому выражусь более осторожно: «...получили принципиальную возможность периодически покидать водную среду». Да и что они, собственно говоря, могли бы найти на той суше, кроме перегрузок из-за многократного увеличения собственного веса, теплового удара да смертоносного обезвоживания организма?.. Пищу? Какую пищу – в девонском-то периоде? В общем, в девоне целенаправленный «выход на сушу» был бы даже не авантюрой, а чем-то по разряду мазохизма. Есть пятипалая конечность, позволяющая при необходимости переползти из совсем уже пересохшей лужи в не совсем пересохшую, и ладно...

Ситуация принципиально изменилась с начала карбона, когда в уже знакомых нам «лесах-водоемах» возникла богатая фауна из амфиботических и наземных членистоногих (паукообразные, многоножки, а потом и насекомые); за этот ресурс уже стоило побороться. Среди карбоновых амфибий появляются небольшие (менше 1 м), похожие на современных саламандр антракозавры, имеющие несомненные приспособления к наземной жизни и явно ориентированные на питание беспозвоночными (а не рыбой, как их более крупные родственники). Именно антракозавров считают предками рептилий⁵⁰; первые рептилии – карбоновые *капториниды* – напоминали по внешнему виду крупных *ящериц*, причем, судя по строению их челюстного аппарата, они специализировались именно на питании насекомыми. Впрочем, не будем забегать вперед.

⁵⁰ Раньше все эти формы, имеющие признаки как рептилий, так и амфибий, объединяли в особый подкласс *батрахозавров*, но ныне считают, что батрахозавры – сборная группа, и название это не употребляется.

Чем объяснить итоговый эволюционный неуспех амфибий? Ведь этот класс процветал лишь в карбоновом периоде (причем только на территории тогдашних тропиков, в Евразии; ни в Ангариде, ни в Гондване по сию пору не найдено ни единой косточки карбонового возраста⁵¹), когда у него не было конкурентов. А во все остальные времена амфибии занимали сугубо подчиненное положение в экосистемах – как наземных, так и пресноводных. Судя по всему, амфибий сгубила даже не облигатная связь с водой (они не выработали яйца и размножаются икрой), а неисправимое несовершенство их дыхательной системы, предопределившее целую цепь неблагоприятнейших анатомо-физиологических следствий. Давайте по порядку.

Из курса зоологии вы должны помнить, что лягушка не имеет ни ребер, ни диафрагмы. Поэтому она (в отличие от нас) – неспособна делать вдох, увеличивая объем замкнутой грудной полости, и вынуждена нагнетать воздух в легкие крайне несовершенным способом: набирать его в ротовую полость, замыкать ее, а потом «проглатывать» воздух, поднимая дно ротовой полости и сокращая ее объем. Итак, легочное дыхание у амфибий развито слабо.

Слабость легочного дыхания не позволяет амфибиям освободиться от дыхательных функций кожу. Об этом обычно упоминают в той связи, что *земноводные* должны всегда сохранять покровы влажными (именно в этой влаге и растворяется воздушный кислород, «всасываемый» затем кожей), а потому они навсегда прикованы к воде. Однако это еще полбеды. Хуже другое: не освободив от дыхательных функций кожу, невозможно изолировать друг от друга большой и малый круги кровообращения и отделить венозную кровь от артериальной. Появление легких у тетрапод привело к возникновению двух кругов кровообращения; при этом правая сторона сердца становится «венозной», а левая – «артериальной». У амфибий сердце трехкамерное – два предсердия и желудочек; у рептилий (формально!) тоже трехкамерное, но в желудочке возникает неполная продольная перегородка, делящая его на «венозную» и «артериальную» половины. В ходе дальнейшей эволюции перегородка становится полной, а сердце – четырехкамерным (хотя у крокодилов, птиц и млекопитающих это происходит по-разному). У амфибий же кислород приносят в сердце вены, идущие не только от легких (малый круг), но и от кожи (большой круг), поэтому бессмысленно создавать

⁵¹ Это особенно интересно на фоне того, что ранее, в девоне, существуют находки амфибий и за пределами тропического пояса, например в Австралии. Дело в том, что девонские амфибии были еще существами чисто водными, а в воде, как известно, температурные перепады между климатическими зонами сильно выровнены.

какую-либо перегородку между правой и левой половинами желудка: кровь в сердце всегда будет смешанной – артериально-венозной. Пока кровь не разделена на артериальную и венозную, уровень энергетического обмена организма будет принципиально невысоким. К тому же при постоянно влажных покровах любое повышение температуры тела будет тут же сводиться на нет за счет поверхностного испарения (термическое охлаждение). Все это полностью закрывает амфибиям путь к достижению любых вариантов **эндотермии** («теплокровности») ⁵² – с понятными эволюционными последствиями.

Поскольку единственно доступным для амфибий способом наполнения легких является «проглатывание» воздуха (**гулярное дыхание**), им необходимо сохранять «подчелюстной насос», поднимающий и опускающий дно ротовой полости. Его размещение требует специфической («лягушачьей») формы черепа – очень широкой и приплюснутой. При этом челюстная мускулатура оказывается размещенной крайне невыгодным образом: ее можно подсоединить лишь к самому челюстному суставу, с задней его стороны. Получающийся в результате рычаг будет крайне неэффективен – все равно как если бы мы затворяли дверь, упираясь не в ручку, а около петель. Для того чтобы развивать при помощи таких челюстей сколь-нибудь приличные усилия, приходится наращивать объем челюстной мускулатуры; в итоге эта мускулатура занимает практически все пространство черепа, не оставляя места для мозговой коробки. Следовательно, амфибии – существа принципиально «бесмозглые», и это закрывает им путь к сложным формам поведения.

Понятно, что бороться (в эволюционном смысле) со всем этим комплексом неприятностей надо путем радикальной перестройки дыхательной системы. Анализируя переход от амфибий к рептилиям, Н. Н. Иорданский (1977) выдвинул свой **принцип ключевого ароморфоза**: изменение в одной системе органов ведет к целому каскаду последовательных прогрессивных перестроек всего организма.

Достаточно наладить нормальное легочное дыхание (изменив объем грудной полости), чтобы приведенные выше цепочки начали «раскручиваться» в обратную сторону. Убрав «подчелюстной насос», можно сделать череп высоким и узким, подвести жевательную мускулатуру к челюсти не сзади, а сверху (как у нас с вами), уменьшить – за счет улучшения рычага – ее объем и отдать освободившееся место

⁵² Весьма своеобразная эндотермия возникает даже у некоторых рыб – высокоскоростных хищников вроде тунца или меч-рыбы, но как раз у рыб-то, с их двухкамерным сердцем и единственным кругом кровообращения, кровь разделена на венозную и артериальную изначально!

под «мозги». Кроме того, такое расположение жевательных мышц позволит в дальнейшем не только удерживать схваченную добычу, но и пережевывать пищу (рис. 37). Если освободить кожу от дыхательных функций, то будет возможность разделить круги кровообращения и резко интенсифицировать обмен веществ. Эти инженерные решения вполне однозначны, равно как и необходимость одеть икринку особой оболочкой (амнионом), как бы создающей для зародыша маленький искусственный водоем и делающей его развитие независимым от водной среды. Отсюда фундаментальное разделение позвоночных на «прикованных к воде» *анамний* (рыб и амфибий) и «истинно сухопутных» *амниот* (рептилий, птиц и млекопитающих). А вот дальше начинается интереснейший эволюционный выбор: вариантов – два, в обоих есть свои плюсы и минусы.

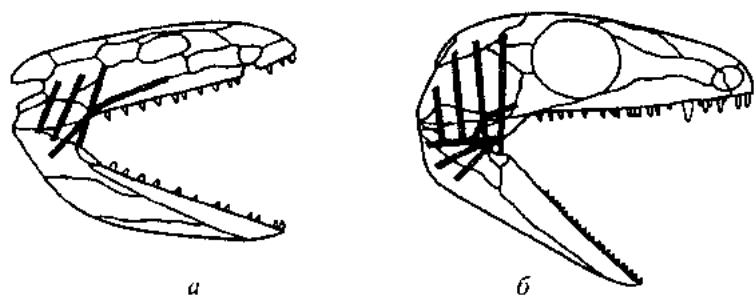


Рис. 37. Расположение жевательной мускулатуры: а – лабиринтодонт *Ichthyostega*; б – примитивная капториноморфная рептилия *Paleothyris* (по Norman, 1994)

Главная проблема, которую нам предстоит решать теперь, когда осуществлен настоящий выход на сушу, – это экономия воды. Возникает вопрос: как нам быть с кожей, доставшейся в наследство от амфибий – мягкой и влажной, богатой железам? Можно ее полностью заизолировать, создав на поверхности водонепроницаемый роговой слой, а можно лишь модифицировать, сохранив ее основные характеристики. Оба решения вполне реализуемы, и каждое из них влечет за собой целую цепь физиологических следствий.

Создав сухую кожу с роговым покрытием, мы сводим к минимуму потери влаги: организм становится практически независимым от внешних источников воды (как одетые в «пустынные скафандры» герои фантастического романа Ф. Херберта «Дюна»). Однако за удобство надо платить.

Во-первых, необходимо перестроить выделительную систему. Почки амфибий функционально не отличаются от рыбьих и пред-

назначены для выведения из организма избытка воды (которую тот постоянно «насосывает» за счет *осмоса* из *гипотонической* внешней среды). Проблема удаления конечного продукта белкового обмена – весьма токсичной мочевины $\text{CO}(\text{NH}_2)_2$ – решается в этом случае элементарно: ее просто растворяют в водяном потоке, который так и так постоянно «течет сквозь организм». Иное дело, когда мы начинаем экономить воду, потребляя ее по минимуму. (Легко создать канализацию в населенном пункте, стоящем на реке. А что делать, если в твоём распоряжении лишь артезианский колодец?) Тогда «почки выведения» необходимо заменить на «почки сбережения», призванные выводить во внешнюю среду как можно меньше воды. При этом приходится менять конечный продукт белкового обмена с мочевины на менее токсичную мочевую кислоту, а этот дополнительный «технологический цикл» весьма энергозатратен⁵³.

Во-вторых (и это даже более важно), сухая, лишенная желез кожа создает большие трудности с терморегуляцией; при жизни на суше, где обычны резкие температурные перепады, эта проблема – одна из важнейших. С голыми, ороговевшими покровами нелегко осуществлять и теплоизоляцию (в холод), и теплообмен (в жару). Вот почему для этой эволюционной линии путь к достижению **гомоиотермии** (поддержанию постоянной, независимой от внешней среды температуры тела) если и не закрыт полностью, то очень сильно затруднен.

Отказавшись от экономии воды и оставив кожу железистой, не ороговевшей, мы получим много новых возможностей. Кожные железы можно превратить в волоски, выполняющие осязательные функции (а сделав эти волоски достаточно густыми, создать теплоизолирующий покров – шерсть), или в дополнительный орган выделения – потовые железы, которые являются еще и терморегулятором (пот, испаряясь, охлаждает поверхность тела), или в млечные (изменив состав их выделений), чтобы выкармливать с их помощью детенышей. В этой эволюционной линии с ее терморегуляторными возможностями появление гомоиотермии просто напрашивается. Так оно и было на самом деле. Правда, по степени зависимости от источников воды эти существа не слишком превосходили амфибий, но ведь за все в этом мире приходится платить. А с другой стороны, раз уж внутренняя среда организма все равно будет существовать как бы в постоянном водяном токе, нет нужды радикально перестраивать почки на «водосберегающую технологию» и возиться со сменой конечного продукта азотного обмена!

⁵³И у насекомых, пошедших по пути изоляции покровов и экономии воды, конечным продуктом белкового обмена также является мочевая кислота.

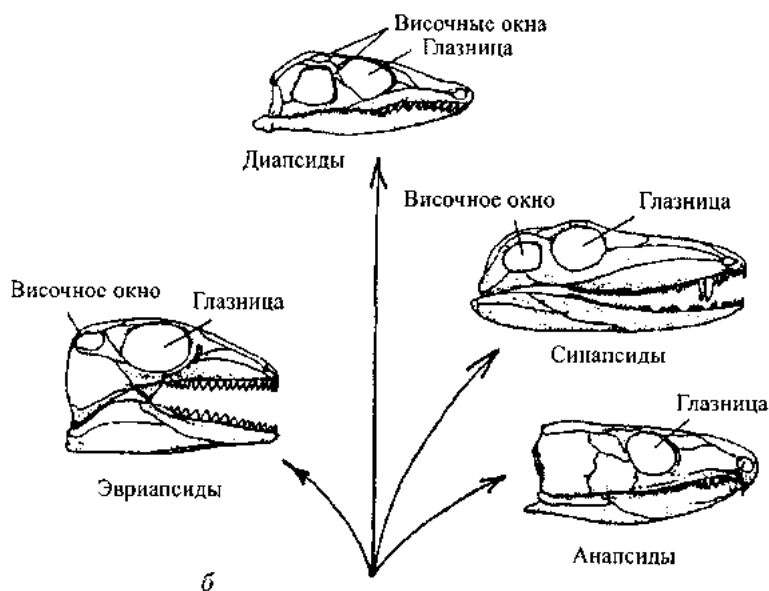
Что же это за «две эволюционные линии»? Традиционный взгляд на эволюцию рептилий – он и сегодня отражен во многих учебниках – предполагает, что от каких-то антракозавров (здесь часто называют *сеймурию*, имевшую уже рептилийное строение челюсти и грудной клетки, пригодной для реберного дыхания, но еще не расставшуюся с водой – личинки ее так и оставались «головастиками» с наружными жабрами) происходит некий гипотетический «общий предок пресмыкающихся», который обладает уже всем набором рептилийных признаков (водонепроницаемой кожей, почками сбережения и т. д.). От него-то и берут начало основные эволюционные ветви этого класса – *анапсиды*, *синапсиды*, *диапсиды* и *эвриапсиды*; этим группам зачастую придают статус подклассов. Они выделены на основе того, каким способом в каждом из них трансформировался исходный **стегальный** (крышевидный) череп лабиринтодонтов (рис. 38). У анапсид (сюда относятся *черепахи* и ряд вымерших групп, например, *парейазавры*) сохраняется исходный тип черепа – массивный, лишенный облегчающих конструкцию отверстий. У синапсид – «*зверообразных ящеров*», чьи зубы были дифференцированы по форме и функциям (*пеликозавров* и более продвинутых *терапсид*, которых традиционно считают предками млекопитающих), возникает одно **височное окно**, от краев которого отходят челюстные мышцы, и единственная **скуловая дуга**. У диапсид же возникают два височных окна и, соответственно, две скуловые дуги – верхняя и нижняя. К этой группе принадлежит большинство рептилий, как современных (ящерицы со *змеями*, *гамтерии* и крокодилы), так и вымерших (динозавры, птерозавры). К эвриапсидам относят несколько вымерших морских групп (ихтиозавры, плезиозавры и родственные им *нотозавры*, *плакодонты*); их черепа имеют единственное височное окно, но образуется оно иным, чем у синапсид, образом⁵⁴. Необходимо заметить, что черепа млекопитающих и птиц могут быть отнесены соответственно к синапсидному и диапсидному типам – что отражает происхождение этих высших тетрапод.

Однако еще в середине прошлого века Т. Гексли, друг и сподвижник Ч. Дарвина, провел анатомическое сравнение четырех классов тетрапод, чтобы установить, кто чьим предком является. Глубокое сходство птиц и рептилий уже в те времена не вызывало особых сомнений; когда говорят, что «птицы – всего лишь продвинутая и сильно специализированная группа рептилий», это, в общем и це-

⁵⁴ Ряд исследователей считает эвриапсидный тип черепа лишь модификацией диапсидного, которую разные группы водных рептилий приобретали независимо. При таком понимании «эвриапсиды» становятся искусственной, сборной группой (вроде знакомых нам «семенных папоротников»).



а



б

Рис. 38. Филогения рептилий:

а – родословное древо (в основании соответствующих ветвей схематически изображенные типы черепа); б – происхождение четырех типов черепа (по Romer, 1950, и Norman, 1994)

лом, соответствует истине. Гексли обратил внимание и на менее очевидное, но весьма существенное сходство млекопитающих (*маммалий*) с амфибиями. Это сходство он видел в строении кожи (мягкой и богатой железами) и почках, выделяющих мочевины (у рептилий с птицами почки выделяют мочевую кислоту), а также в наличии двух **затылочных мышечков**, которыми череп сочленяется с позвоночником (у рептилий с птицами – один). Но самым серьезным оказались для Гексли различия в строении кровеносной системы: у амфибий имеются две дуги **аорты** – правая и левая, у рептилий и птиц сохраняется только правая дуга, а у млекопитающих – только левая. Значит, «вывести» маммальную кровеносную систему из рептилийной (где левая дуга уже редуцирована) **п р и н ц и п а л ь н о** невозможно. На этом основании он заключил, что предками млекопитающих не могут быть рептилии (по крайней мере, нынеживущие) и маммалии должны вести свое происхождение прямо от амфибий.

Так вот, по наиболее современным представлениям (они, как часто бывает в науке, могут считаться развитием на новом уровне взглядов Гексли), в нескольких (минимум в двух) эволюционных линиях амфибий независимо выработался **синдром**⁵⁵ рептилийных признаков и был достигнут рептилийный уровень организации. Выходит, «рептилии» – это категория не вертикальной, а горизонтальной классификации; это не таксон, члены которого связаны единством происхождения, а **града** – уровень организации, достигаемый тетраподами при утере ими облигатной связи с водой (рис. 39). Существование двух независимых эволюционных ветвей амниот – **тероморфной** (от греческого *thērion* – зверь) и **завроморфной** (от греческого *sauros* – ящер), разошедшихся еще на уровне амфибий и венчаемых: первая – млекопитающими, а вторая – птицами и динозаврами, сейчас практически общепризнано⁵⁶. Собственно говоря, все 300 млн лет существования наземных тетрапод – это история состязания тероморфов с завроморфами, где эволюционный успех сопутствовал то одним, то другим.

⁵⁵ Синдром – сочетание признаков (симптомов), имеющих общий механизм возникновения.

⁵⁶ Палеонтолог М. Ф. Ивахненко (1980) привел серьезные доводы в пользу того, что и третья, «анапсидная», эволюционная линия тоже имеет независимые амфибийные корни. На этом основании он предложил выделить черепах, котилозавров и связанные с ними формы в отдельный класс – *парарептилии*. Кроме того, существует ряд доводов в пользу того, что амфибии, стоящие в основании соответствующих рептилийных стволов, ведут происхождение от разных групп кистелерых. Если эта гипотеза подтвердится, то окажется, что *тероморфы* и *завроморфы* разошлись даже не на «амфибийном», а еще на «рыбном» уровне!

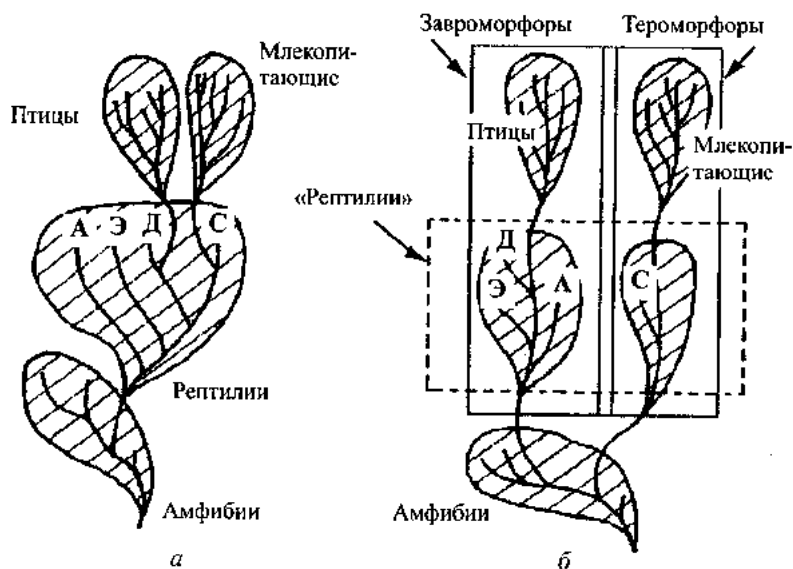


Рис. 39. Обобщенные схемы филогении тетрапод:
 а – традиционная; б – современная
 А – анапсиды; Д – диапсиды; С – синапсиды; Э – эвриапсиды

Первыми такого успеха добились тероморфы. Появившиеся еще в позднем карбоне пеликозавры – удивительные создания, многие из которых имели «парус» из остистых отростков позвонков (рис. 40, а) – составляли в ранней перми 70 % всех амниот. Мощные клыки и непропорционально большая голова свидетельствуют о том, что пеликозавры были изначально ориентированы на питание крупной добычей; они были *первыми хищными* (в смысле плотоядными, а не насекомоядными) *наземными существами*. Тем интереснее то обстоятельство, что многие пеликозавры переходят к растительноядности – первый опыт *фитофагии* среди наземных позвоночных! Это чрезвычайно важно, ибо дефицит потребителей растительной массы в континентальных экосистемах должен был стать к тому времени просто угрожающим.

Основными фитофагами на суше являлись насекомые, но вначале они, как мы помним из предыдущей главы, только «снимали сливки» – потребляли одни высококалорийные генеративные части растений (пыльцу и семязачатки). В перми насекомые освоили питание соками растений, высасывая их при помощи хоботка из проводящих пучков (цикады и родственные им формы из отряда *полужесткокрылых*), а также древесиной, уже подвергшейся первичному грибному разложению (жуки). Однако питаться низкокалорийными живыми

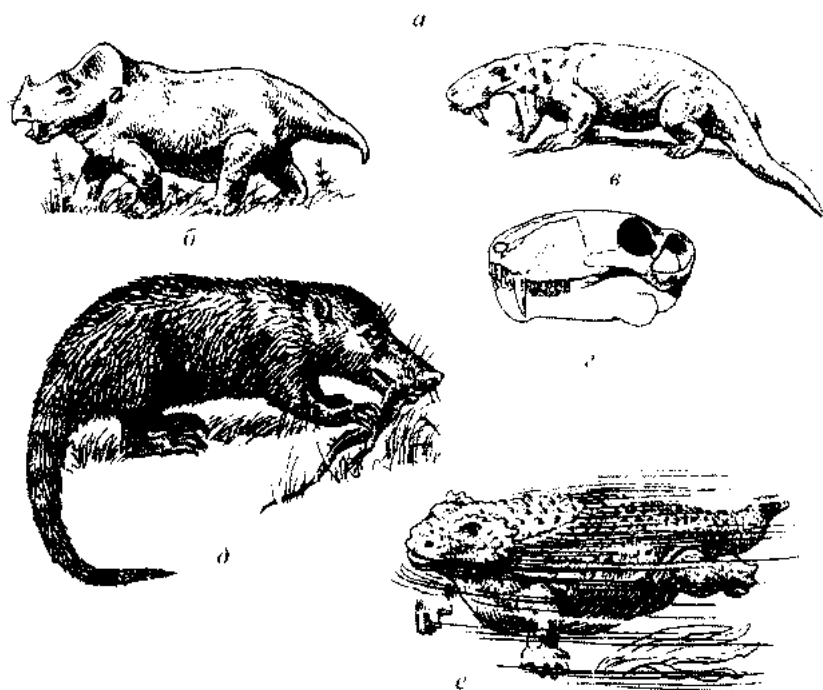
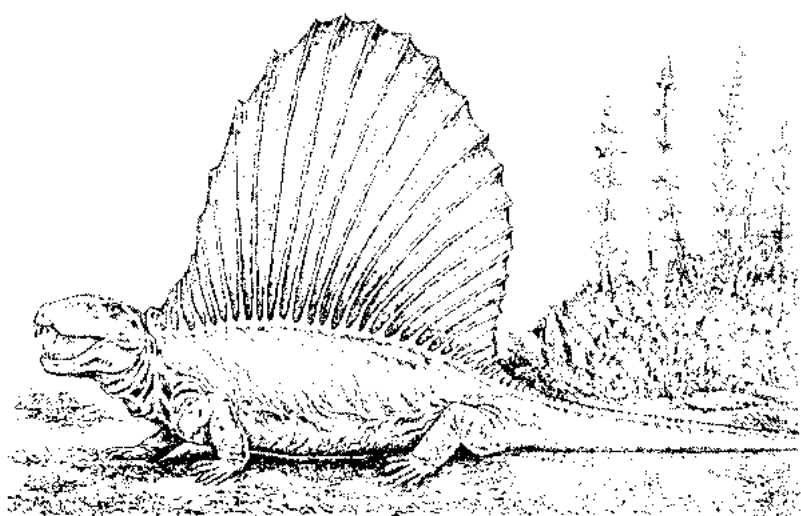


Рис. 40. Палеозойские рептилии: тероморфы (а-д) и анапсиды (е)
(по Ивахненко и Корабельникову, 1986)

а - хищный пеликозавр *Dimetrodon*; б - растительноядный диниодонт *Dicynodontus*;
в - горгоноид *Inostrancevia*; г - его череп; д - продвинутый синодонт *Dvinia prima*
«почти млекопитающее»; е - парейазавр

вегетативными тканями растений они стали лишь в мезозос. В карбоне (и даже еще раньше, в девоне) существовали другие потребители этого (прямо скажем, не особо привлекательного) ресурса: крупные двупарноногие многоножки; именно ими, как считают, оставлены погрызы на ископаемых листьях из палеозойских отложений. Пик разнообразия и обилия этих членистоногих пришелся на поздний карбон, а затем все они бесследно исчезли (возможно, разделив судьбу гигантских насекомых – см. предыдущую главу). Эту-то «вакансию» и заполнили первые позвоночные-фитофаги. Именно в раннепермских «пеликозавровых» сообществах впервые складывается нормальное для современности численное соотношение между растительноядными и хищниками (до того все тетраподы были либо рыбаоядными, либо насекомоядными, т. е. хищниками, консументами второго порядка).

Мы уже говорили о том, что анатомия тероморфов просто-таки подталкивает их к различного рода эволюционным экспериментам с активной терморегуляцией. И хотя пеликозавры, без сомнения, были существами вполне «холоднокровными» (**пойкилотермными**) и метаболизм имели еще типично рептилийный, первые опыты по части температурного контроля начались уже на этом уровне. У многих из них возник «парус» – высокие остистые отростки позвоночника, заключенные в единую пластину из мягких тканей; в бороздах у основания отростков проходили крупные кровеносные сосуды. Парус, имевший огромную поверхность при малом объеме, служил, как сейчас считают, для быстрого поглощения или отдачи тепла телом. Расчеты показали, что особь пеликозавра массой 200 кг с парусом нагревается с 26 до 32 °С за 80 мин (против 205 мин без паруса). По всей видимости, это позволяло пеликозаврам активизироваться по утрам значительно раньше добычи или других хищников сравнимого размера. С другой стороны, парус мог способствовать рассеиванию тепла в полуденное время, оберегая животное от перегрева. Характерно, что парус возникал как в хищных, так и в растительноядных группах пеликозавров, т. е. многократно и независимо. В дальнейшем сходные структуры изредка появлялись у динозавров (опять-таки как у хищных – спинозавр, так и у растительноядных – *стегозавр*), однако в целом такой способ терморегуляции оказался явно тупиковым.

По иному решили эту проблему более продвинутые тероморфы из отряда терапсид, появившиеся в поздней перми. Среди них были и специализированные растительноядные формы вроде *дицинодонтов*, достигавших размеров *быка* и имевших выступающие «моржовые» клыки в верхней челюсти (рис. 40, б), и крупные хищники – такие, как *горгонопсиды*, чем-то похожие на *саблезубого тигра* (рис. 40, в и г).

Еще недавно всех их считали просто «ящерами» (ну, зубы там дифференцированы, экая важность!) и именно в таком виде они обычно изображены в книжках по палеонтологии.

Однако сейчас полагают, что продвинутые терапсиды гораздо более походили на млекопитающих: доказано, что они, в отличие от прочих рептилий, имели развитое обоняние, слюнные железы и жесткие «усы»-**вибриссы** – осязательные волоски на морде (это можно установить исходя из того, как проходили поверхностные кровеносные сосуды черепа), а также «маммальное» строение поясов конечностей (об этом чуть ниже). Это были довольно «башковитые» создания – их **коэффициент цефализации** (отношение веса мозга к весу тела) заметно выше, чем у современных им завроморфов. Предполагают, что по уровню метаболизма эти животные не уступали наиболее примитивным млекопитающим – однопроходным (утконос и схида). Судя по всему, высшие терапсиды откладывали яйца, а детенышей выкармливали выделениями специальных желез – в точности, как однопроходные. Они были, скорее всего, покрыты шерстью (**шерсть** – это не что иное, как «расползшиеся» на всю поверхность тела и ставшие достаточно густыми осязательные вибриссы), а значит, являлись теплокровными: иначе зачем нужен теплоизолирующий покров?⁵⁷ Именно в одной из групп высших терапсид – *цинодонтов* (рис. 40, д) – в следующем, триасовом, периоде начался процесс, названный «**параллельной маммализацией**» (см. главу 11). Он, этот процесс, привел в конечном счете к возникновению настоящих млекопитающих.

А что же другая, завроморфная, ветвь амниот? Они появились в том же позднем карбоне, что и тероморфы, но на протяжении всего палеозоя пребывали на вторых ролях. Правда, растительоядные анапсиды *парейзавры* (рис. 40, е) стали заметным элементом позднепермских экосистем, но в целом группа занимала явно подчиненное положение... И вот в начале мезозоя завроморфы берут реванш – да какой! В триасе представители тероморфной линии оказываются вытесненными на глубокую периферию эволюционной сцены, а их место занимают завроморфы-диапсиды (рис. 41); последние к тому же осваивают такие ниши, которые до сих пор амниотам даже не снились – море и воздушное пространство. Триасовый упадок тероморфов, совсем уж было подошедших к тому, чтобы превратиться в маммалий, и внезапный расцвет «настоящих ящеров» –

⁵⁷ О теплокровности высших терапсид может свидетельствовать и ряд косвенных признаков. В это время впервые появляются и подземные (роющие) животные, и ночные (с очень крупными глазами и бинокулярным зрением, как у лемура или совы), а такой образ жизни для пойкилотермного существа, нагревающегося «от солнышка», вряд ли возможен.

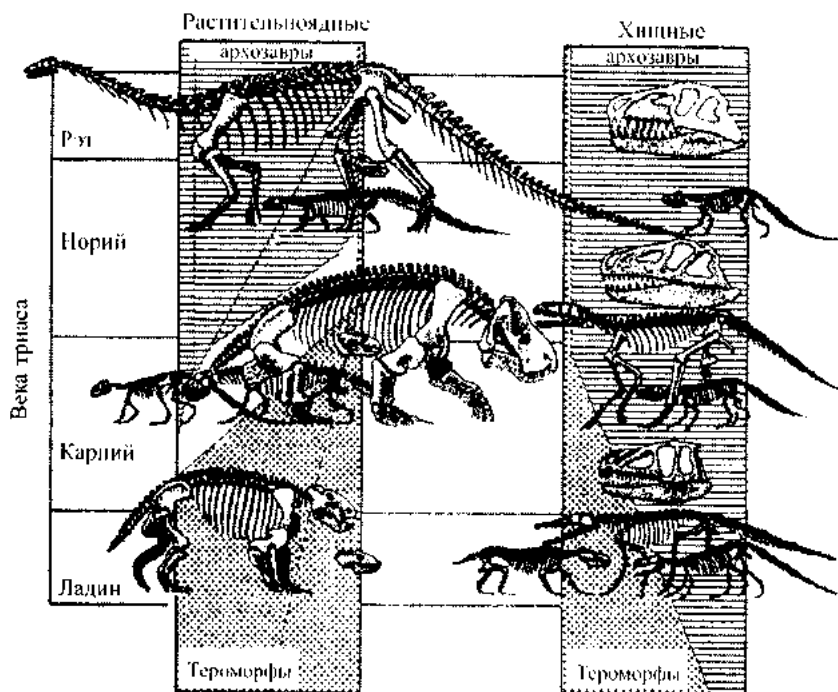


Рис. 41. Замещение тероморфов завроморфами-архозаврами в триасовых фаунах (по Dzik, 1997)

Процесс шел параллельно и среди фитофагов (замещение диплодонтов и ринхозавров на растительноядных динозавров-завропод), и среди хищников (замещение штедонтов на текодонтов)

одна из самых интригующих загадок палеонтологии. В. А. Красилов удачно назвал эту ситуацию «**мезозойским зигзагом**». Упрощенные объяснения типа «иссушения климата» смотрятся тут абсолютно неубедительными – хотя бы потому, что пермь была временем даже более аридным, чем триас...

В триасе возникает целый ряд морских групп, эвриансид: дельфиноподобные ихтиозавры, более похожие на ластоногих плезиозавров (всем хорошо известны *мисозавры* с очень длинной шеей и маленькой головой – «змея, продевая сквозь черепаху», но в юре существовали и короткошеие плезиозавры с черепом длиной до 3 м), а также менее известные нотозавры и плакодонты, несколько похожие на тюленей (рис. 42, а-г). Их появление в это время вполне логично следует из рептилийной физиологии. Говорят, что змея по вкусу больше всего похожа на пышенка. Это чистая правда: у завроморфов (к коим принадлежат змеи) большая часть мускулатуры представляет собой «белое мясо», как грудные мышцы курицы. **Белая**

мускулатура бедна (по сравнению с красной) миоглобином и митохондриями, и энергоснабжение мышечных сокращений в ней достигается в основном за счет **гликолитического** (анаэробного) расщепления глюкозы до молочной кислоты. Для этой реакции не нужен кислород, а скорость ее мало зависит от температуры, что особенно важно для животного, не обладающего гомойотермией. Однако (мы скажем в который раз!) за любое преимущество надо платить. Накапливающаяся в результате *гликолиза* молочная кислота – метаболитический яд, и буквально через 1–2 мин интенсивной работы белая мускулатура практически теряет способность к дальнейшим сокращениям; самопроизвольный распад молочной кислоты (и восстановления работоспособности) требует нескольких часов. Белые мышцы **п р и н ц и п а л ь н о** не годятся для продолжительной работы.

Что касается богатых миоглобином **красных мышц**, составляющих основу мускулатуры млекопитающих, то тут ситуация иная. Они содержат огромное количество митохондрий (собственно, они и придают этой ткани красный цвет), и в них молочная кислота – лишь промежуточный продукт, который затем в митохондриях «дожигается» кислородом до углекислого газа и воды с выделением огромного количества энергии. Казалось бы, выгодно во всех отношениях (так что непонятно, зачем вообще кто-то сохраняет белые мышцы) – а нет: реакции кислородного дыхания требуют повышенной температуры среды. Мало того, что для этого еще нужно выработать гомойотермию, так потом еще почти весь прирост энергии придется потратить на собственный обогрев! Не зря млекопитающее потребляет (в покое) примерно в 10 раз больше пищи, чем рептилия равного с ним веса – а пищу эту, между прочим, надо еще поймать... В общем, «мамы всякие нужны, мамы всякие важны»: белая мускулатура хорошо (и энергетически дешево) работает «на рывке»⁵⁸, а красная – при длительных постоянных нагрузках; животное с белыми мышцами – хороший «спринтер», а с красными – «стайер».

Вернемся к появлению в триасе разнообразных морских рептилий (кстати, и амфибии-лабиринтодонты тогда же сделали попытку освоить море). Многие исследователи (например, Р. Кэрролл) полагают, что переход к водному образу жизни происходит у низших амниот особенно легко именно в силу низкой интенсивности их метаболизма, способности выдерживать недостаток кислорода (из-за использования анаэробных процессов для работы мышц) и низкой температуры тела (не выше, чем у окружающей воды). Иными словами, *рептилии исходно предрасположены к обитанию в водной среде*.

⁵⁸ Белые грудные мышцы куриных как раз и обеспечивают резкий энергичный взлет.

Судя по наблюдениям над современными морскими игуанами, передвижение и питание в воде не требует от них структурной или физиологической перестройки; более того, при водной *локомоции* метаболические затраты этих ящериц составляют лишь четверть от тех, что потребны для перемещения по суше (благо тело в воде ничего не весит – по закону Архимеда)⁵⁹. Рептилии без проблем становятся вторичноводными всякий раз, когда жить в воде становится выгоднее с точки зрения обилия пищи и/или отсутствия врагов и конкурентов. Так, в юре возникли *морские крокодилы* (ноги их превратились в настоящие ласты, и имелся специальный хвостовой плавник, как у ихтиозавра), в раннем мелу – морские черепахи, близкие к нынеживущим, а в позднем мелу – *мозазавры*, исполинские (до 12 м длиной) морские ящерицы-вараны (рис. 42, *д–е*).

На суше ситуация складывается принципиально иначе, чем в море: тут белая мускулатура создаст для завроморфов серьезные проблемы. Мы уже упоминали о различиях в строении поясов конечностей у тероморфов и завроморфов. Конечности могут быть расположены сбоку от тела (такое их положение называется *латеральным*) или подведены под него (*парасагитально*); в первом случае бедренная (или плечевая) кость направлена параллельно земле, а во втором – вертикально (рис. 43, *а*). Отсюда следуют различия в типе локомоции: рептилии «враскорячку» ползают на брюхе (отсюда происходит русское название группы – «*пресмыкающиеся*»), тогда как у млекопитающих тело высоко приподнято над землей, а конечность, двигаясь в плоскости, параллельной оси тела, способна делать широкий шаг (рис. 43, *б*). Весьма существенно то, что при парасагитальном положении конечностей (млекопитающий вариант) вес тела принимают на себя (продольно!) кости скелета конечностей, так что мышцам надо лишь не давать этим «подпоркам» отклоняться от вертикального положения; при латеральных же (рептилийных) конечностях тело «подвешено» на самих мышцах, и животное как бы постоянно выполняет упражнение «отжимание от пола» – удовольствие ниже среднего.

Казалось бы, млекопитающее строение поясов конечностей безусловно «лучше». В действительности же свои плюсы есть и в рептилийном варианте. Ведь если мускулатура по преимуществу белая, ориентированная «на рывок», то проще большую часть времени проводить, расслаблено лежа на брюхе, и лишь изредка совершать броски за добычей. При млекопитающей же постановке конечностей приходится постоянно поддерживать тело на весу; это, во-первых, практиче-

⁵⁹ Картина из «Парка юрского периода» (тиранозавр, преследующий героев в плыви), видимо, вполне соответствует действительности.

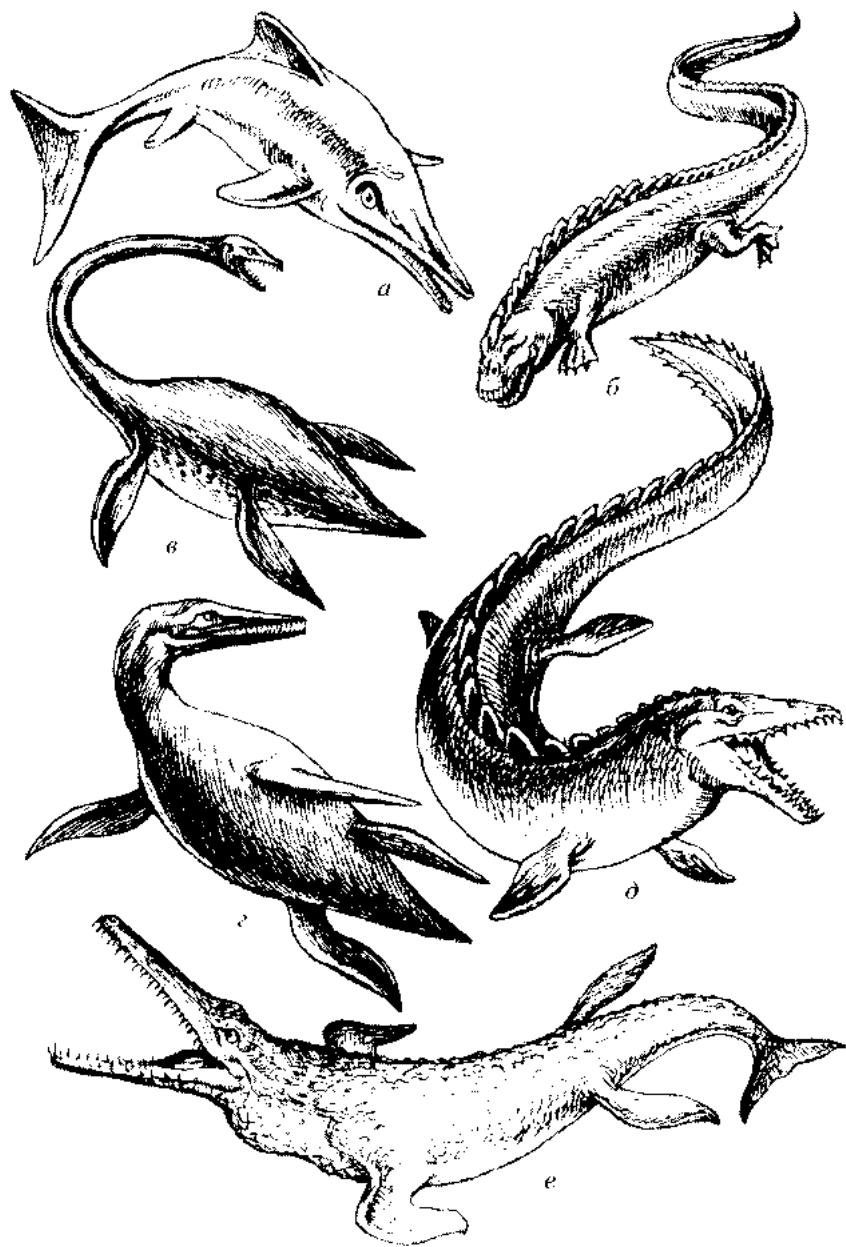


Рис. 42. Мезозойские морские рептилии: эврипсиды (а-г) и диапсиды (д-е) (по Фентон, 1997)

а - ихтиозавр; б - плакодонт; в - плезиозавр-эласмозавр; г - плезиозавр-фосозавр; д - мозозавр; е - морской крокодил

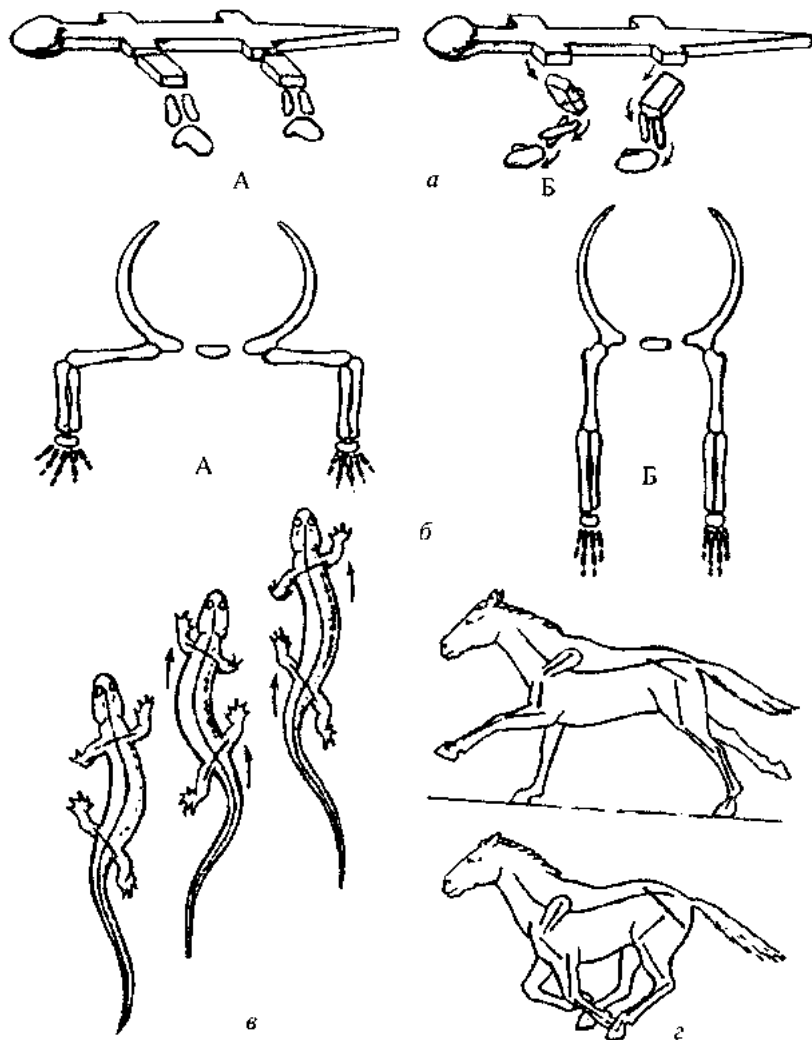


Рис. 43. Локомоция рептилий и млекопитающих:
a – латеральное (А) и парасагитальное (Б) положение конечностей; *б* – постановка тела у рептилий (А) и млекопитающих (Б); *в* – «рептильный» шаг; *2* – «млекопитающий» шаг (по Шилову, 1994)

ски исключает саму возможность использовать белую мускулатуру (которая «устает»), а во-вторых, заставляет тратить много энергии вхолостую (мы помним, что млекопитающее в покое расходует примерно в 10 раз больше энергии, чем рептилия равного размера). Однако когда все плюсы и минусы просуммированы, оказывается, что на суше для завромффов (с их белой мускулатурой и латеральной

конечностью) открыты лишь «профессии» подстергающего хищника или пассивно защищенного – панцирем или слоем воды – крупного фитофага; остальные экологические ниши оказываются в распоряжении «теплых», активных, высокоподвижных тероморфов.

Ситуация поменялась в триасе, когда на эволюционную арену вышла группа рептилий, являющая собой подлинный венец всей завроморфной линии эволюции – *архозавры*. К этому подклассу принадлежат крокодилы и вымершие *текодонты*, динозавры и птерозавры; прямо от него ведут свое происхождение птицы. Из курса зоологии вы помните, что архозавры (о строении которых мы судим в основном по крокодилам) обладают целым рядом уникальных для рептилий продвинутых черт: у них уже полностью разделены правый и левый желудочки сердца, зубы их **альвеолярного** типа – сидящие в отдельных ячейках (что позволяет аллигаторам иметь «клыки» до 5 см длиной), возникает **вторичное нёбо** – дополнительная костная перемычка под первичным нёбом, отделяющая дыхательные пути от ротовой полости. Однако для триасовой победы архозавров над тероморфами наиболее существенным оказалось, по всей видимости, именно видоизменение конечностей и их поясов (в этом смысле крокодилы как раз не показательны – их конечности очень примитивны, близки к предковому для архозавров типу), которое весьма неожиданным образом разрешило проблему скоростной локомоции.

Дело в том, что по ряду анатомических причин (они были детально обсуждены еще А. Ромером в 1922 году) перевести в парасагитальное положение задние конечности, которые причленены к позвоночнику, намного проще, чем передние, соединенные с грудной. Достаточно сказать, что тероморфы сумели «подвести под тело» задние ноги еще в перми (у горгонопсид), а вот полная парасагитальность выработалась в этой линии много позже – лишь у триасовых цинодонт. Итоговая же скорость передвижения «до-цинодонтного» тероморфа, как легко догадаться, все равно лимитируется именно «медленными» – латеральными – передними конечностями.

Архозавры появились в поздней перми, почти одновременно с терапсидами, и одновременно же с ними выработали парасагитальность задних конечностей. А вот дальше архозавры, вместо того чтобы возиться с преобразованием пояса передних конечностей, вообще отказались от их использования для движения и выработали принципиально новый тип локомоции – **бипедальный** (двуногое хождение). О потенциальных скоростных возможностях такого двуногого диалсида дают некоторое представление современные страусы... Бипедальность тоже требует ряда серьезных анатомических перестроек (прежде всего создания опорного таза с консолидированны-

ми позвонками крестцового отдела), однако сделать это, как ни странно, оказалось легче, чем решить простенькую на первый взгляд задачу снятия ограничений в подвижности плечевого сустава – на что тероморфам пришлось потратить почти 100 млн лет⁶⁰.

Так в триасе возникла жизненная форма высокоскоростного бипедального существа. Именно «двуногость» открыла динозаврам путь к 130-миллионолетнему владычеству на суше (есть много четвероногих растительноядных динозавров, но все они произошли от двуногих предков, «опустившихся на четвереньки»). Среди наземных хищников в крупном размерном классе эта жизненная форма стала вообще единственной и, однажды сформировавшись, практически не менялась на протяжении всего мезозоя (главный персонаж «Парка юрского периода» – позднемеловой динозавр *Tyrannosaurus rex* – внешне мало чем отличается от крупного триасового текодонта *Ornithosuchus*). Более того, впоследствии именно бипедальная локомоция позволила двум линиям архозавров – итерозаврам и птицам – независимо преобразовать переднюю конечность в машущее крыло и освоить активный полет. Впрочем, «это уже совсем другая история»...

⁶⁰ Окончательно эту проблему удалось решить лишь на уровне высших (териевых) млекопитающих. Даже однопроходные млекопитающие (относимые к *прототериям*) сохраняют «рептильные» черты в строении плечевого пояса (неслитая с лопаткой коракоидная кость).

Поздний мезозой: эволюция наземных позвоночных (2). Завроморфный мир. Маммализация триодонтов. Динозавры и их вымирание



Итак, мы знаем, что с самого момента появления истинно наземных позвоночных – амниот – произошло их разделение на две эволюционные ветви: тероморфов и завроморфов. Обе группы возникли одновременно в позднем карбоне, но первоначальный успех оказался на стороне тероморфов (с их несороговевшими покровами, благоприятствующими активной терморегуляции, относительно большим мозгом и высоким уровнем метаболизма); они доминировали в позднем карбоне и перми. Однако в триасе высшие завроморфы (архозавры) одержали верх над высшими тероморфами (терапсидами), начисто вытеснив их из крупного размерного класса. «Изобретенная» архозаврами жизненная форма бипедального хищника оказалась столь совершенной, что на протяжении всего мезозоя наземных хищников иного типа не возникало вовсе, а крупный размерный класс оказался полностью закрыт и для тероморфов, и для прочих (не-архозавровых) завроморфов. Судя по всему, мы тут опять имеем дело со случаем «абсолютного оружия» (это уже знакомо нам по ситуациям с вендским зоопланктоном и карбоновыми стрекозами). Терапсидам удалось-таки «выставить на конкурс» свою модель высокоподвижного хищника (с двумя парами парасагитальных конечностей, с красной мускулатурой и частичной теплокровностью), однако они поспели к шпалочному разбору, когда экологические ниши были уже поделены.

Эволюция архозавров (рис. 44) выглядит так. От пермо-триасовых текодонтов обособились к концу триаса все остальные отряды: крокодилы, птерозавры и два отряда динозавров – *ящеротазовые* (Saurischia) и *птицетазовые* (Ornithischia). К ящеротазовым относятся такие на первый взгляд несхожие друг с другом формы, как хищные двуногие *тероподы* (размером от тиранозавра – 6 м высотой, самый крупный наземный хищник всех времен – до прекурзора, очаровательного создания величиной с ворону) и четвероногие растительноядные *завроподы* – самые большие наземные животные

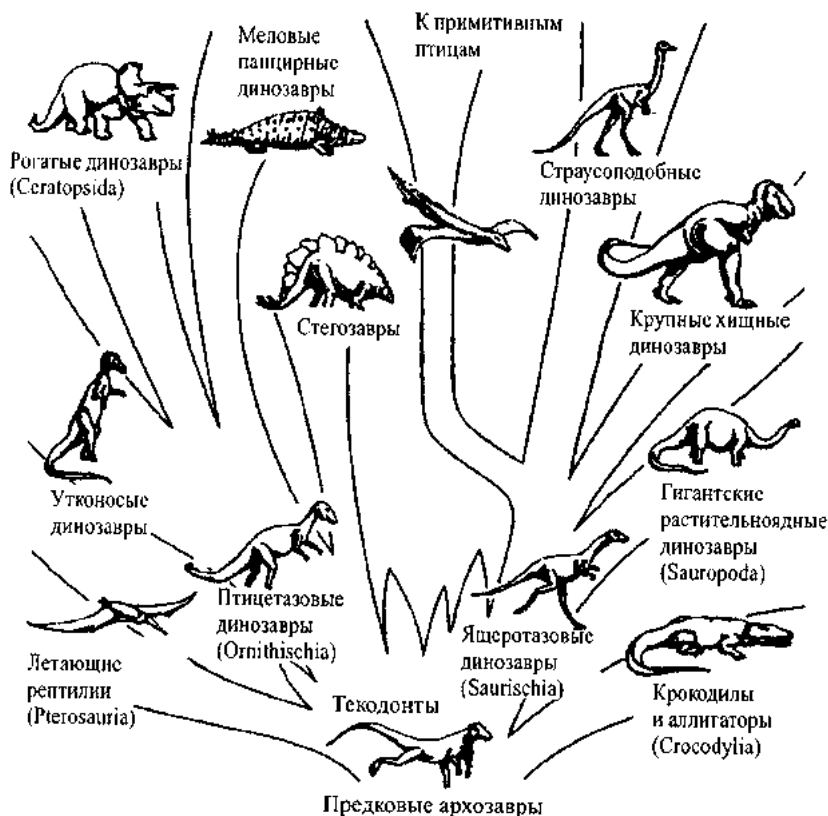


Рис. 44. Филогения архозавров (по Romer, 1950)

(диплодок достигал 26 м в длину при весе 30 т)⁶¹. К птицетазовым принадлежат исключительно растительноядные формы, по большей части крупные и очень крупные: двуногие *гадрозавры* (*утконосые динозавры*) и *игуанодоны*, а также вторично-четвероногие *анкилозавры* (*панцирные динозавры*), *стегозавры* и *цератопсиды* (*рогатые динозавры*) (рис. 45).

От мелких хищных теропод позднее произошли птицы. Следует отметить, что текодонты еще в триасе «изобрели» практически все жизненные формы, которыми архозавры пользовались потом на протяжении всего мезозоя: хищные бипедальные *орнитозухии* принципиально не отличались от теропод, растительноядные *этозавры* с мощным панцирем весьма походили на четвероногих птицетазовых, а полуводные *фитозавры* — это просто крокодил-кроко-

⁶¹ Сейсмозавр (известный лишь по отпечаткам следов) должен был достигать в длину 48 м.

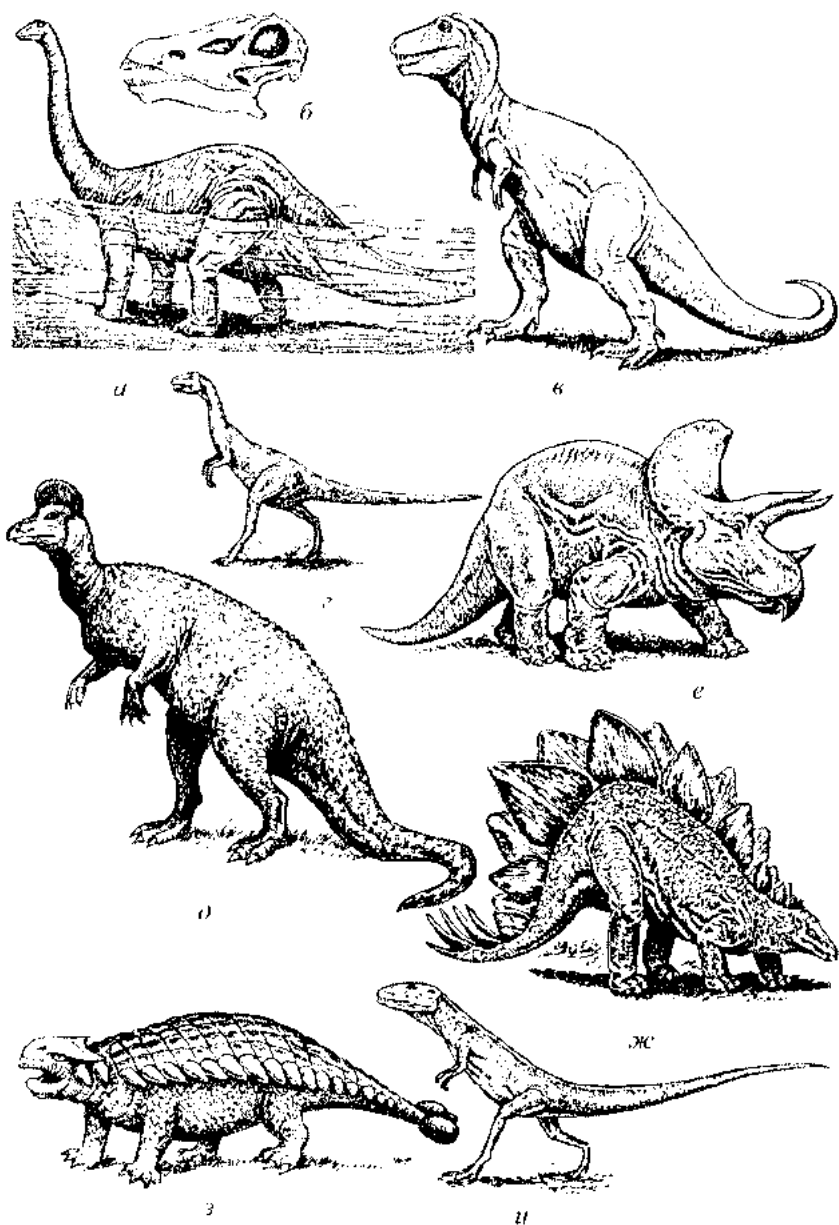


Рис. 45. Наземные архозавры - динозавры и текодонты (по Фентон, 1997)
 а - дилодок; б - его череп; в - тиранозавр; г - мелкая теропода *Ornitholestes*;
 д - гадрозавр; е - трицератопс; ж - стегозавр; з - анкилозавр; и - текодонт

диллом. Подчеркнем: указанные пары (например, фитозавр – крокодил) не связаны сколь-нибудь тесным родством, речь идет именно о реализации определенных экологических стратегий (рис. 46).

Когда говорят о структуре мезозойского сообщества наземных позвоночных, сразу замечают, что крупный размерный класс (Э. Олсон назвал его «доминантным сообществом») в нем был полностью сформирован архозаврами: и фитофаги, и хищники в нем представлены сперва текодонтами, потом динозаврами. Реже обращают внимание на другое обстоятельство: малый размерный класс («субдоминантное сообщество») оказался для архозавров почти закрытым – ровно в той же степени, как крупный – для тероморфов. Среди малоразмерных существ (менее 1 м) доминировали териодонты (и их прямые потомки – млекопитающие), а на вторых ролях выступали низшие диапсиды – ящерицы и *клювоголовые* (ныне от этой группы уцелела лишь гаттерия); питались они нассыкомыми и, реже, друг

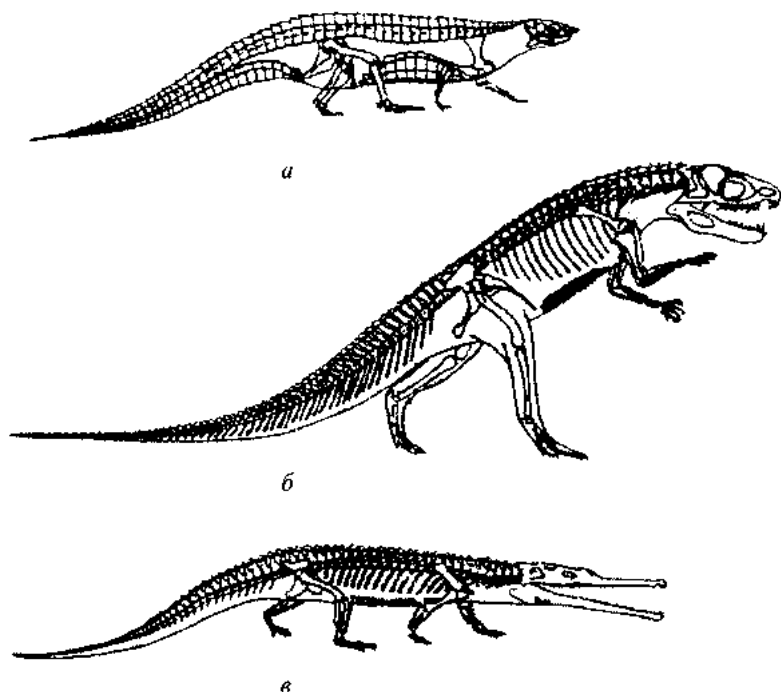


Рис. 46. Триасовые текодонты – экологические аналоги более поздних архозавров (динозавров и крокодилов):

а – фитозавр *Steganolespis* (аналог анкилозавров); б – псевдозух *Ornithosuchus* (аналог теропод-карнозавров); в – фитозавр *Parasuchus* (аналог крокодилов) (по Корреллу, 1992)

другом (фитофагии в малом размерном классе не было вовсе). Итак, высшие завроморфы (динозавры) и высшие тероморфы (маммалии) с самого начала сформировали «параллельные миры», практически не взаимодействовавшие между собой.

Очень интересно сопоставить структуру сообщества наземных, вторично-водных и летающих позвоночных. Если на суше господствовали амниоты с самым активным метаболизмом – тероморфы и архозавры (последние имели четырехкамерное сердце и, как мы увидим дальше, по-своему решили проблему гомойотермии), то водная среда оказалась вотчиной рептилий с низким уровнем обмена и белой мускулатурой, ориентированной на бескислородные процессы. Для архозавров она была малоподходящей (водный образ жизни ведут лишь самые архаичные их представители, фитозавры и крокодилы), зато здесь процвели низшие диапсиды (эвриапсиды) и анапсиды: ихтиозавры, плезиозавры, плакодонты, морские черепахи. Нет такой группы диапсид, которая не «делегировала» бы своих представителей в воду – были даже водные клювоголовые, *плеврозавры*.

Все водные рептилии – хищники (среди них не было не только фитофагов, но даже и планктоноядов вроде усатых китов или китовой акулы), **и все крупные** – заметно крупнее своих сухопутных предков (если таковые известны). Весьма показательны в этом последнем отношении «ящерницы» (в широком смысле), на суше практически никогда не выходившие из малого размерного класса, но породившие гигантских морских мозазавров и пресноводных *хампсозавров* (жизненная форма «крокодил»). Начиная с триаса водные рептилии оккупировали верхние трофические этажи морских экосистем, полностью вытеснив оттуда и рыб, и головоногих – эти предыдущие «владыки морей» служили им основной пищей. Ситуация изменилась лишь в начале мела, когда появились акулы современного типа; возможно, именно они конкурентно вытеснили самых «рыбообразных» из рептилий – ихтиозавров.

С освоением воздуха картина, как и следовало ожидать, была обратная (по сравнению с морем): здесь преуспели именно **высшие архозавры, имевшие самый активный метаболизм**, – птицы и птерозавры, которые тоже почти наверняка были теплокровными. Так, мелкий птерозавр *Sordes pilosus* (что в переводе с латыни означает «печить волосатая») был покрыт чем-то вроде волосяного покрова не вполне ясной природы; трудно представить себе, зачем он мог понадобиться, если не для теплоизоляции. В пользу теплокровности птерозавров может косвенно свидетельствовать и строение их костей, полых и несущих перфорации – как у птиц, у которых кости пронизаны **воздушными мешками** (обеспечивающими бесперебойность дыхания во время машущего полета). Если дыхательная сис-

тема в этих двух группах построена аналогичным образом, то и интенсивность обмена у птерозавров должна быть очень высока.

Самое интересное, что в триасе (и даже в конце перми) низшие диапсиды («ящерицы») совершили целый ряд попыток завоевания воздуха, некоторые из которых кажутся крайне экзотичными (рис. 47, *а-в*), однако это были варианты планирующего поле-

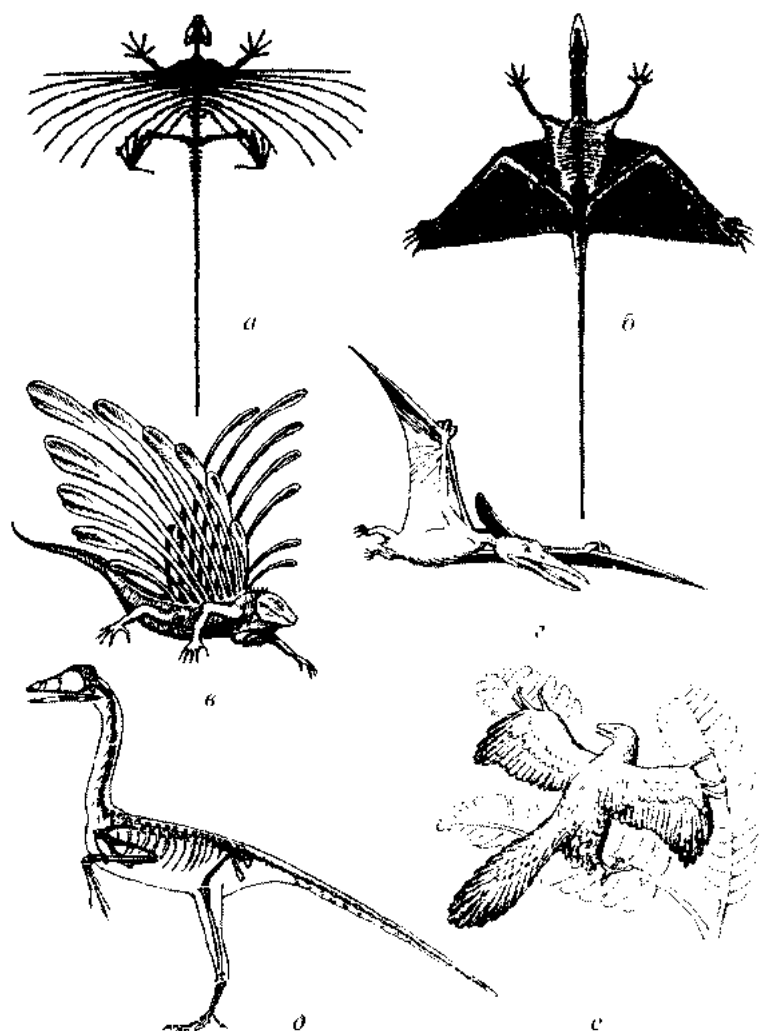


Рис. 47. Завоевание воздуха рептилиями: *а, б, в* – планеры из числа триасовых низших диапсид; *г* – птерозавры; *д, е* – предки птиц (по Dzik, 1997, и Фентон, 1997)

а – *Icarosaurus siefkei*; *б* – *Sharovipteryx mirabilis*; *в* – *Longisquama insignis*; *г* – птеранодон; *д* – протоавис; *е* – археоптерикс

та: на активный, машущий, полет у этих рептилий явно не хватает энергетики. Появившиеся в конце триаса воздушные архозавры (птерозавры) разом пресекли эти неуклюжие потуги низших диапсид. Первыми птерозаврами были хвостатые *рамфоринхи*, размером от воробья до вороны; в дальнейшем птерозавры становились все более крупными (например, *птеродактили* были не меньше орла, а у их верхнемеловых представителей, *птеранодонов*, размах крыльев достигал 8 м – *это самые большие летающие существа всех времен*⁶²) и наверняка перешли к парящему полету, вроде современных кондоров. Исчезновение в конце юры мелких высокоманевренных рамфоринхов (хвост летающему существу нужен как противовес для разворотов с малым радиусом) с машущим полетом, после чего остались лишь крупноразмерные «живые планеры» – птеродактили, судя по всему, было напрямую связано с появлением в это время птиц. В воздушном сообществе между птерозаврами и птицами происходит такое же размежевание по размерным классам, как и в наземном – между динозаврами и млекопитающими. Рамфоринхи (судя по содержимому их желудков) были частью насекомоядными, частью рыбающими – что-то вроде современных зимородков (рис. 48). В дальнейшем рыбадность стала для птерозавров «генеральной линией» – недаром почти все их скелеты найдены в мелководных морских отложениях⁶³.

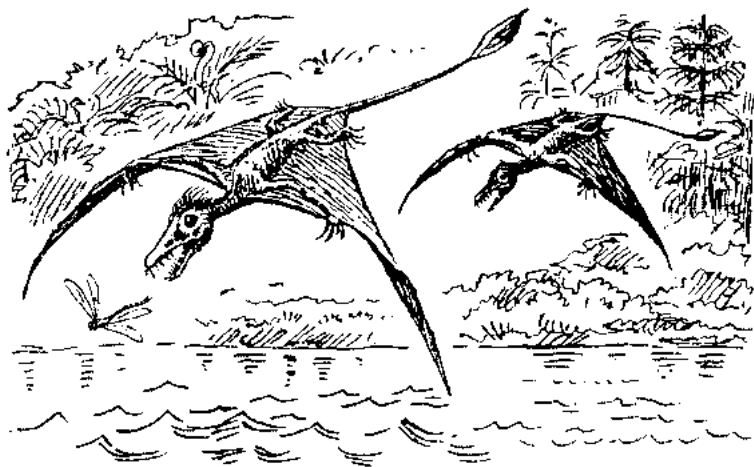


Рис. 48. Охотящиеся рамфоринхи (по Norman, 1994)

⁶² Недавно описанный птеранодон *Quetzalcoatlus* (от которого, правда, известны лишь несколько изолированных остатков) должен был иметь размах крыльев 16 м.

⁶³ У позднемелового птеродактиля *Pterodaustro* в нижней челюсти были сотни длинных щетинковидных зубов – полный аналог «китового уса», позволяющего отцеживать из воды мелких беспозвоночных.

Итак, в море господствуют крупные рептилии из числа низших завроморфов с «холодным» метаболизмом, в воздухе – относительно мелкие и теплокровные высшие архозавры. А что же «владыки суши» – динозавры? Вопрос об их возможной теплокровности дискутировался давно. В последнее время большинство палеонтологов сходятся на том, что интенсивность обмена у динозавров может быть и не достигала птичьей или млекопитающей, но заметно превышала таковую «обычных» рептилий. Во всяком случае, ранние представления о динозаврах как о массивных малоподвижных существах отошли в прошлое. Ужасные тероподы-велоцирапторы из «Парка юрского периода», напоминающие своим поведением крупных нелетающих птиц, судя по всему, вполне соответствуют реальности.

У динозавров тело было приподнято над землей гораздо больше, чем у любых современных рептилий с их широко расставленными в стороны конечностями. Об этом свидетельствуют, в числе прочего, их узкие следовые дорожки – как у млекопитающих и птиц. Иногда указывают на то, что динозавры просто не могли нести многотонное тело на своих не до конца выпрямленных («раскоряченных» по-рептильному) конечностях – это невозможно: надо, чтобы вес принимали на себя не мышцы, а вертикально поставленные кости (см. выше). Верно. Но все-таки это, пожалуй, не причина, а следствие. Ведь «прямохождение» выработалось уже у самых первых динозавров – небольших существ с комплекцией *кенгуру*, перед которыми проблема избыточного веса еще не стояла. Скорее наоборот: само происхождение динозавров было связано с общей активизацией обмена веществ. Это открыло им путь к парасагитальности (для нее, как мы помним, необходима продолжительная мышечная активность; следовательно – красная мускулатура, следовательно – аэробный метаболизм и теплокровность, и т. д.), а уже парасагитальность, в свою очередь, позволила наращивать размеры тела аж до завроподных 30 тонн.

Итак, активность метаболизма динозавров была наверняка выше обычного «рептильного». Были ли, однако, эти существа по-настоящему теплокровными? Весьма интересны в этом плане данные о гистологическом строении их костей. Есть два важных различия между костями динозавров и крупных млекопитающих, с одной стороны, и прочих рептилий – с другой. У первых двух практически незаметны **линии нарастания** (вроде «годовых колец»), обычные для типичных рептилий; отсутствие их свидетельствует о более постоянной внутренней среде, свойственной теплокровным животным. Кроме того, у динозавров и млекопитающих намного выше доля вторичной костной ткани, связанной с многочисленными **гаверсовыми каналами**, в которых расположены кровеносные сосуды. Это сви-

детельствует о более интенсивном метаболизме, приводящем к ускорению круговорота минеральных веществ между костями и тканевыми жидкостями. Однако доводы эти отнюдь не бесспорны. Так, наиболее близкими к млекопитающим по строению костей оказались исполинские завроподы, физиологически явно весьма далекие от млекопитающих, тогда как небольшие тероподы типа велоцираптора (для которых как раз есть все основания подозревать теплокровность) имеют типично рептильную костную ткань. Типично рептильные кости были и у мелких высших терапсид, наверняка близких по своему метаболизму к примитивным млекопитающим. Кости крупных крокодилов же перестраиваются по мере роста, хотя это вполне «холоднокровные» животные.

Другая группа доводов – экологическая. Если динозавры приближались по уровню метаболизма к млекопитающим, то и пищи им требовалось примерно в 10 раз больше, чем рептилиям сходного размера – что должно отражаться в соотношении биомассы хищников и их жертв. В сообществах палеозойских тетрапод это соотношение близко к 1:1, тогда как в «динозавровых» сообществах мезозоя доля хищников (по биомассе) составляет около 5 %, как и в современных сообществах млекопитающих. На это резонно возражают: существуют же местонахождения динозавров, где хищники преобладали по численности. С другой стороны, во многих современных сообществах, где верхушку трофической пирамиды формируют не млекопитающие, а рептилии (гигантский варан с острова Комодо или змеи в пустынях), биомасса хищника составляет менее 10 %. Да и вообще расчеты показывают, что если бы «драконы» вроде тиранозавра обладали таким же обменом, что и теплокровные хищники (и, соответственно, таким же аппетитом), то на их содержание не хватило бы всех ресурсов экосистемы...

Ныне большинство исследователей полагает, что по своему метаболическому режиму динозавры занимали не просто промежуточное положение между «теплокровными» и «холоднокровными» животными, но принципиально отличались от обоих. Наблюдения над крупными современными рептилиями показали, что если животное имеет приведенный размер тела более 1 м (а именно такими были почти все динозавры), то в условиях ровного и теплого (субтропического) климата с малыми суточными колебаниями температуры оно вполне способно поддерживать постоянную температуру тела выше 30 °С: теплоемкость воды (из которой на 85 % состоит тело) достаточно велика, чтобы оно просто не успевало охладиться за ночь. Главное: эта высокая температура тела обеспечивается исключительно за счет поступления тепла извне, безо всякого участия собственного метаболизма (на что млекопитающим прихо-

дится тратить 90 % потребляемой ими пищи). Итак, животное с размерами, свойственными большинству динозавров, может достигать той же степени температурного контроля, что и млекопитающие, сохраняя при этом типично рептилийный уровень метаболизма. Это явление Дж. Хоттон (1980) назвал **инерциальной гомойотермией**. Судя по всему, именно инерциальная гомойотермия (вкуче с бипедальностью) и сделала динозавров царями мезозойской природы.

Так что же, инерциальная гомойотермия – это все преимущества рептилийного обмена плюс все преимущества млекопитающего обмена, и никаких недостатков? Увы, так не бывает. Дело в том, что инерциальная гомойотермия возможна лишь в строго определенном климатическом режиме. Для ее поддержания необходим очень ровный и теплый климат, практически без перепада температур (как сезонного, так и суточного): понятно, что если существуют периоды сколь-нибудь существенного охлаждения, то термическая инерция тут же начинает работать против вас. Климат этот должен быть теплым, но не чрезмерно жарким: при такой физиологии обеспечивать теплосброс чрезвычайно трудно, и в нынешнем тропическом климате можно с легкостью умереть от теплового удара (известно, какие проблемы создает теплосброс для крупных млекопитающих вроде *слонов*). Именно такой ровный теплый климат («вся Земля – сплошные субтропики») и царил на протяжении всего мезозоя, который, как мы помним, был термоэрой. Однако термоэры (как и всё на свете) имеют обыкновение кончаться...

Обсуждаемая нами проблема имеет еще один аспект – связь теплокровности с фитофагией. Обычно полагают, что хищник по сравнению с фитофагом всегда будет существом более высокоорганизованным – и мозгов у него побольше, и обмен поинтенсивнее. Так, да не совсем. Усваивать мясо – это «не просто, а очень просто», но вот извлекать что-то полезное из принципиально низкокалорийных растительных кормов – это уже «высокая технология» и для нее нужно как минимум обладать приличным исходным метаболизмом. Давайте посмотрим, как распределены фитофаги среди позвоночных. Их много среди млекопитающих и птиц, однако их вовсе нет (за парой исключений, о чем речь впереди) среди современных амфибий и рептилий. А среди рыб фитофаги есть (например, известный всем толстолобик – неутомимый борец с зарастанием ирригационных сооружений), хотя их немного. Странная какая-то картина, бессистемная... Но это только на первый взгляд.

С млекопитающими и птицами все ясно – они теплокровные. А вот у рыб метаболизм, как ни странно, по целому ряду параметров является более продвинутым, чем у низших тетрапод. Мы помним, что у рыб иногда возникает временная «теплокровность» – за счет

наличия у них единственного круга кровообращения с полным разделением крови на венозную и артериальную. Так вот, один из двух случаев фитофагии у низших тетрапод – головастики (высокоспециализированные потребители водорослевых обрастаний), но ведь головастик-то по сути дела не амфибия, а рыба, т. е. существо с жаберным дыханием и единственным кругом кровообращения. Второй случай – сухопутные черепахи, которые, напротив, довели до полного логического завершения стратегию пассивной защиты (практически непроницаемый панцирь) и за счет этого минимизировали все прочие расходы организма.

Между тем, среди ископаемых низших тетрапод фитофагов хватало; они встречались и среди тероморфов (эдафозавры, дишинодонты), и среди завроморфов (птицетазовые динозавры и завроподы). Однако все они были существами крупноразмерными – в этих случаях фитофагия явно возникает на базе инерциальной гомеотермии. Именно поэтому в малом размерном классе фитофагия не возникает очень долго – вплоть до появления настоящих млекопитающих (что радикально изменит всю ситуацию в наземном сообществе).

Кстати, о фитофагии динозавров. В популярных книжках часто можно увидеть картинки, на которых бодро и весело шагающие по земле завроподы ощипывают листву с деревьев на манер *жирафов* либо слонов (примерно так же они себя ведут и в фильме «Парк юрского периода»). Вообще-то существо такой комплекции и с таким строением суставов на земле должно чувствовать себя неважно – большинство палеонтологов издавна полагало, что эти гиганты вели полуводный образ жизни, как нынешние *бегемоты*⁶⁴... Однако для нас сейчас важнее строение их зубов: это длинные узкие «карандашики», не соприкасающиеся между собою (см. рис. 45, а). Они кажутся совершенно непригодными для перетирания жесткой, лишённой палисадной ткани листвы голосеменных (другой-то в те времена не существовало). Создается впечатление, что это – отнюдь не «жернова» (как у коровы или кролика), а скорее «дуршлаг», при помощи которого отцеживают из воды какую-то достаточно нежную растительную пищу.

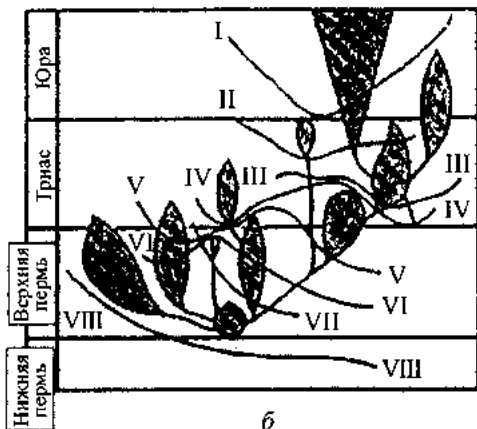
В этой связи А. Г. Пономаренко обращает внимание на уже знакомые нам плавающие маты – гигантские скопления водных мхов и

⁶⁴ Высказывалась достаточно обоснованная гипотеза, что завроподы обитали на морских мелководьях (чему есть прямые доказательства в виде их следов на известковом морском песке с остатками морских моллюсков). Они проводили время, стоя на дне, на глубине 3–4 м, и питались водорослями. Отсюда понятно, зачем им такие чудовищные размеры тела – просто чтобы не сбивало с ног волнами.

печеночников, обросших водорослями: клеточные стенки у этих растений не укреплены лигнином (в воде это не требуется), а главное – все это битком набито животным белком в виде населяющих матракообразных и водных насекомых. Сходное с завроподами строение имеют зубы прочих ранних растительоядных групп (игуанодонов, стегозавров), поэтому не исключено, что все они вели приводный образ жизни, питаясь главным образом плавающими матами. Может статься, что наземными растительными кормами (более грубыми) динозавры стали питаться лишь во второй половине мела, когда среди них появились группы, имеющие **зубные батареи** – последовательные ряды плотно сидящих зубов (как у акулы), сменяющие друг друга по мере их стирания. Появление этих групп, приспособленных к питанию высокообразивными кормами (гадрозавры, цератопсиды), было явно связано с распространением в это время покрытосеменных растений.

Итак, мезозой – время завроморфов: представители этой ветви доминируют и на суше (динозавры), и в морях (эвриапсиды), и в воздухе (птерозавры). А что же тероморфы? Именно в это время возникает самая продвинутая их группа, которая будет определять облик будущего, кайнозойского, сообщества позвоночных – млекопитающие (маммалии). Изучив детали этого процесса, Л. П. Татарин (1976) выдвинул концепцию **маммализации териодонтов** – достаточно растянутое во времени появление у самых различных представителей таксона, рассматриваемого в качестве предкового, отдельных признаков, характерных для таксона-потомка. Было показано, что диагностические признаки, отличающие маммалий от рептилий (вну. рснее ухо из трех косточек, мягкие губы, расширенные большие полушария мозга и т. д.) появляются в различных группах зверозубых ящеров **параллельно и независимо**, но лишь у одной группы – настоящих маммалий – возникает полный синдром из 8 таких признаков (рис. 49). Многие группы териодонтов пытаются «стать млекопитающими», а кто именно достигнет результата (в нашем случае потомки циногнат) – не столь важно.

Аналогичная тенденция параллельного развития ключевых признаков сохраняется и внутри маммалий. Так, среднее ухо «маммалийного типа», состоящее из трех слуховых косточек, входивших первоначально в состав нижней челюсти (у амфибий, рептилий и птиц есть единственная слуховая косточка, *stapes*), возникает у териевых млекопитающих (*сумчатых* и *плацентарных*) и прототериевых (однопроходных) млекопитающих двумя разными способами. Считается, что плацента у млекопитающих возникала минимум четырьмя различными способами (наш, «обезьяний» тип плаценты, когда зародыш буквально плавает в крови матери, – один из самых



Зубная кость

Рептилия



Зубная кость
Перепонка
Артикулярная кость

Цинодонт



Новый челюстной сустав

Млекопитающие



Среднее ухо



Среднее ухо



Среднее ухо

6

Рис. 49. Происхождение млекопитающих («маммализация териодонтов»): *a* – *Megazostrodon*, древнейшее из известных млекопитающих (верхний триас); *б* – схема филогенеза, демонстрирующая очередность приобретения млекопитающих признаков в различных филогенетических линиях тероморфов (I–VIII) – см. ниже; *в* – эволюция челюстных структур и среднего уха (по Татаринову, 1986, и Norman, 1994)

I – звукопроводящий аппарат из трех слуховых косточек; II – вторичное челюстное сочленение между зубной и челюстной костями; III – зачаточная барабанная перепонка в вырезке угловой кости; IV – мягкие, снабженные собственной мускулатурой губы; V – сенсорная зона на верхней губе (протоувисоры); VI – расширенные большие полушария головного мозга; VII – трехбугорчатые заклыковые зубы; VIII – верхние обонятельные раковины

примитивных, по сравнению с тем, что существует, например, у грызунов); в последнем случае вполне правомочно говорить о **плацентаризации териев** (по аналогии с маммализацией териодонтов). По-видимому, таков вообще механизм происхождения всех крупных групп: вспомните тетраподизацию кистеперых рыб и «эукариотизацию».

В последнее время стало ясно, что происхождение птиц осуществлялось по сходной схеме – ее можно назвать **авиизацией архозавров**. Птицы ведут свое происхождение от мелких ящеротазовых динозавров-манираптор, причем птичьи признаки тоже возникали неоднократно и независимо. Как полагает Е. Н. Курочкин (1996), полный синдром таких признаков возникал как минимум дважды: у хвостатых меловых *энанциорнисов* (они ведут свое происхождение от юрского *археоптерикса*, который, по сути, – еще просто оперенный динозаврик) и у настоящих (бесхвостых) птиц, чьими предками, судя по всему, были поздне триасовые тероподы *протоависы* (рис. 47, *d–e*); беззубыми птицы становятся параллельно в обеих этих ветвях. Особенно же интересны такие «незавершенные» попытки авиизации, как небольшой – ростом с первоклассника – динозавр *Avimimus*, который имеет в скелете передней конечности **пряжку** (эта кость служит птицам для раскрытия маховых перьев) и череп с выставленными орбитами (это нужно, чтобы глаз не тонул в перо), или недавно описанный *Sinopaleopteryx*, покрытый чем-то вроде пухового пера (у археоптерикса перья только маховые). Можно предположить, что перьевого покрова первоначально возникает как теплоизолятор для существ из малого размерного класса, не обладающих инерциальной гомойотермией, и лишь затем начинает использоваться для полета.

Вернемся, однако, к маммалиям. Часто пишут, что «мезозой был вском динозавров, а кайнозой – век пришедших им на смену млекопитающих». Это – типичный «научный предрассудок», из числа тех, о которых говорил С. В. Мейен (см. главу 9). На самом деле динозавры и млекопитающие появились на Земле одновременно (в конце триаса) и мирно сосуществовали потом на протяжении 120 млн лет. Более того, число известных на сегодня видов мезозойских млекопитающих просто-напросто **превышает** число видов динозавров; правда, все они были небольшими по размеру существами (по-настоящему маммалии вышли в крупный размерный класс только в эоцене), а потому не столь любимы популяризаторами науки и писателями-фантастами, как гиганские рептилии, но это уже другой вопрос.

Здесь, видимо, следует сказать несколько слов о вымирании динозавров, которое широкой публике отчего-то представляется едва

ли не самой жгучей тайной из всего, с чем имеют дело палеонтологи. Вообще о **Великом вымирании** на границе мелового периода и кайнозоя, охватившем множество групп животных, речь пойдет чуть далее (в главе 12), однако один из его аспектов – гибель «владык мезозойской суши» – лучше детально рассмотреть здесь. Обычно картину вымирания динозавров представляют себе так. Есть вполне процветающая и многочисленная группа животных (и хищных, и растительноядных), которая в один прекрасный момент (на границе между мелом и палеогеном) вымирает – в одночасье и повсеместно. Поскольку группа эта не имела конкурентов в животном мире (пришедшие ей на смену млекопитающие не вытеснили ее, а просто чуть позднее заняли освободившуюся экологическую нишу), события эти, очевидно, связаны с какой-то внешней – относительно сообщества позвоночных – катастрофой: климатической (резкое похолодание или, напротив, потепление), космической (взрыв сверхновой, изменение полярности магнитного поля планеты) или, на худой конец, биотической (появившиеся в позднем мелу цветковые растения отравили растительноядных динозавров алкалоидами, а маленькие, но злобные млекопитающие поели все их яйца). В последнее время стала довольно популярна **астероидная гипотеза**, связывающая Великое вымирание (и, в частности, гибель динозавров) с падением гигантского метеорита; поднимавшаяся в результате удара пыль сделала земную атмосферу почти непрозрачной для солнечных лучей, что имело катастрофические последствия для фотосинтезирующих растений и, далее, для питающихся ими животных.

Об астероидной гипотезе мы поговорим подробно в главе 12; упомянем лишь, что большинство палеонтологов относятся к ней (равно как к «взрывам сверхновых» и т. п.) весьма скептически. Все эти **импактные гипотезы** («гипотезы ударного воздействия») не отвечают на вопрос о странной избирательности этих импактов (динозавры тогда вымерли, а крокодилы, многие из которых были наземными, прекрасно себя чувствуют), безмерно переоценивают скорость вымираний (их можно назвать «стремительными» лишь в геологическом масштабе времени – речь идет о тысячах, и даже десятках тысяч лет) и их синхронность в разных местах планеты (в большинстве местонахождений последние динозавры исчезают до иридиевой аномалии, однако известны по меньшей мере две фауны динозавров палеогенового возраста, т. е. *заметно позже* ее). Но это частности. Более серьезный вопрос – правомочно ли вообще говорить о «вымирании динозавров в конце мела»?

Уточним, о чем идет речь. На протяжении истории любой группы постоянно появляются новые виды, а старые вымирают; вымирание есть совершенно нормальный компонент эволюционного про-

песса. Но известны также случаи катастрофических вымираний, как это произошло, например, на той же самой мел-палеогеновой границе с планктонными фораминиферами: группа спокойно наращивает разнообразие, а потом в одночасье – бабах! – из нескольких десятков видов остается один. Так вот, с динозаврами ничего подобного не происходило. Группа достигла максимума разнообразия в позднем мелу, а затем оно начало снижаться. Однако если посчитать именно темпы вымирания динозавров (а не изменения их суммарного разнообразия!), то окажется, что в конце маастрихтского века, когда вымерли последние 7 видов, не произошло ничего особенного, и темпы эти не выше, чем в предшествующие времена...

Как же так?! А очень просто: вымирание динозавров идет весь поздний мел с более или менее постоянной скоростью, но начиная с некоторого момента эту убыль перестает компенсировать возникновение новых видов; старые виды вымирают – а новых им на смену не появляется, и так вплоть до полного исчезновения группы. (Аналогия: страна проигрывает войну не потому, что противник стал наносить ей на фронте небывало высокие потери, а по другой причине – в тылу остановились из-за отсутствия сырья танковые и авиационные заводы.) Иными словами, в конце мела имело место не катастрофическое вымирание динозавров, а непоявление новых им на смену (это, согласитесь, заметно меняет картину). Значит, речь может идти о достаточно длительном «естественном» процессе. И даже если допустить, что упомянутые выше 7 последних видов (из маастрихта) погибли в результате некоего «импакта», это все равно не меняет сути дела.

Многие авторы полагают, что говорить следует о климатических изменениях. Действительно, в конце мела (маастрихтский век) началось заметное похолодание, а осушение морских шельфов вело к установлению более континентального климата с резкими температурными перепадами. Инерциально-гомотермным динозаврам все это и вправду было совершенно «не в масть». Однако больший интерес, на мой взгляд, представляют «биотические» гипотезы, касающиеся экосистемных перестроек. Среди неспециалистов достаточно популярны гипотезы о том, что растительноядные динозавры якобы не сумели приспособиться к новой диете – распространившейся в середине мела цветковой растительности: отравились алкалоидами, вырабатываемыми цветковыми, или тяжелыми металлами⁶⁵, активно концентрируемыми их тканями, либо сточили зубы о содержащиеся в их клетках кристаллы *кремнезема*, и т. п. Все это пред-

⁶⁵ Собирательное название элементов (медь, свинец и т. п.), соли которых высокотоксичны для высших животных.

ставляется абсолютно несерьезным — хотя бы потому, что на поздний мел просто приходится максимальный расцвет группы: из этого времени известно столько же видов динозавров, сколько за всю предшествующую историю (с триаса по конец раннего мела). Именно тогда, кстати, появляются специализированные потребители высокообразивных кормов (типа злаков) с зубными батареями. Иное дело — события, происходившие в мелу внутри сообщества позвоночных.

Мы с вами помним, что основой 120-миллионлетнего «мирного сосуществования» динозавров и млекопитающих было полное разделение их экологических ниш в соответствии с различиями в размерных классах. В мелком размерном классе, формируемом млекопитающими, в те времена не существовало настоящих плотоядных форм — только насаскомоядные и неспециализированные хищники (типа ежей или *опоссумов*). Ситуация поменялась в мелу, когда на эволюционную арену вышли териевые млекопитающие, имевшие заметно более высокий уровень метаболизма, нежели триасовые и юрские прототерии. На этой метаболической основе «истинно-гомойотермным» териям впервые удается создать фитофага в малом размерном классе — условно говоря, «крысу». Событие поистине революционное: легко понять, насколько в результате расширяется пищевая база субдоминантного сообщества⁶⁶. Теперь в нем с неуклонностью должен появиться и управляющий блок из специализированных хищников — столь же условно говоря, «хорек». И вот тут-то (совершенно неожиданно!) начинаются крупные неприятности у динозавров, ибо детеныши-то их являются членами не доминантного, а субдоминантного сообщества. Детеныш динозавра, не обладающий еще (в силу своих размеров) инерциальной гомойотермией, — это просто большая ящерица, лакомая добыча для такого вот (крутосуточно активного) «хорька».

Защитить детеныша — задача чепуховая... Но только на первый взгляд. Это, как нам известно, хорошо удается слонам и крупным копытным, ведущим стадный образ жизни, но с динозаврами ситуация иная. Легко наладить охрану кладки (некоторые динозавры в позднем мелу действительно отрабатывают такие типы поведения), однако когда детеныш имеет размер кролика, а родители — ростом со слона, то его быстрее раздавишь, чем защитишь от нападения⁶⁷. Сократить этот разрыв в размерах невозможно (размер детеныша огра-

⁶⁶ К фитофагии пытались перейти и некоторые прототерии (юрские мультитуберкуляты, несколько сходные с грызунами), однако эти попытки, как видно, не увенчались успехом.

⁶⁷ Ситуация, видимо, сходная с современными крокодилами: те активно охраняют кладку, но немедленно расстаются с вылупившимися детенышами.

ничен максимальными размерами яйца: если сделать его слишком большим, скорлупа не выдержит давления жидкости, а если увеличить толщину скорлупы, зародыш задохнется), и молодь динозавров обречена оставаться членом субдоминантного сообщества. Интересно, кстати, что именно в это время хищные динозавры-тероподы совершают ряд попыток войти в малый размерный класс, чтобы тоже использовать такой новый пищевой ресурс, как «крысы», однако все они оканчиваются неудачей: сообщество уже сформировано, ниши подслены, а тероподы-крошки успели к шапочному разбору, как тероморфы в триассе.

Этот сценарий событий, предполагающий постепенное угасание динозавров за счет полной утери ими малого размерного класса (А. С. Раутиан образно назвал малый размерный класс «меристой группой»), имея в виду, что именно из него исходят все эволюционные новации), представляется наиболее убедительным. Последнюю точку в истории «драконов мезозоя» действительно могло поставить маастрихтское похолодание и континентализация климата, однако это была именно «последняя соломинка, сломавшая спину верблюда». В любом случае, большинство палеозоологов не видит никаких оснований к тому, чтобы объяснять эти события внезапными (чуть было не сказал «потусторонними») причинами.

Мезозойские биоценотические кризисы. Ангиоспермизация мира (средний мел) и Великое вымирание (конец мела). Импактные и биотические гипотезы



Как уже было сказано, история наземных экосистем – это фактически история трех групп живых организмов: сосудистых растений, насекомых и позвоночных-тетрапод, а также их взаимоотношений.

Основу окружающего нас кайнозойского мира составляют цветковые растения и экологически связанные с ними группы насекомых (такие, как, например, опылители – пчелы, мухи, бабочки), а также общественные насекомые (муравьи и термиты). Наиболее заметными членами сообщества позвоночных являются плацентарные млекопитающие и птицы. Если говорить о водоемах, то тут доминируют *настоящие костистые рыбы*. Верхние трофические этажи в морях формируют морские млекопитающие (*китообразные и ластоногие*) и акулы современного типа.

Мезозойский мир выглядел совершенно иначе. Растительную основу его составляли голосеменные (помимо хвойных, очень разнообразными гинкговые, саговники и родственные им *беннеттиты*), в сообществе позвоночных доминировали архозавры – динозавры на земле, птерозавры в воздухе. Рыбы представлены в основном *ганойдами*⁶⁸, в морях главными хищниками являлись эвриапсидные рептилии (ихтиозавры и плезиозавры), а также головоногие (аммониты и белемниты). Различия среди насекомых не менее существенны: в те времена доминировали занимающие ныне подчиненное положение тараканы, цикады, *сетчатокрылые* и *скорпионницы*.

Когда же именно возник этот наш кайнозойский мир? И как произошла смена представителей – более-менее одновременно во всех группах или в течение долгого времени? Было это плавным замещением «ветеранов» «новобранцами» или, напротив, кризисом, сопряженным с массовыми вымираниями мезозойских групп?

⁶⁸ Ныне от этой группы уцелели лишь *осетровые* и некоторые экзотические формы вроде африканских многоперов и североамериканских *панцирных щук*.

О резких изменениях планетарной биоты в конце мелового периода ученые знали уже в XVIII веке. Происходившие тогда события часто называют **Великим вымиранием**. Наибольшее внимание обычно привлекает исчезновение гигантских рептилий (динозавров и птерозавров на суше, плезиозавров и мозазавров в море), однако помимо них в это время вымирают аммониты и белемниты, *иноцерамы* и *рудисты* (крупные, размером до 1 м, двустворки) и еще множество морских групп. Особенно сильно пострадал планктон: раковинные простейшие – радиолярии и фораминиферы, одноклеточные водоросли с известковым (*кокколитофориды*) и кремнеземным (*диатомеи*) скелетом. При этом меловые виды обычны и разнообразны вплоть до последнего миллиметра отложений перед мезозойско-кайнозойской границей. Из данных магнитостратиграфии следует, что наибольшие изменения фауны соответствуют периоду обращенной полярности магнитного поля Земли (так называемый **интервал 39**), длившимся не более 500 тыс. лет. Иными словами, смена мезозойской биоты на кайнозойскую произошла внезапно и очень быстро, что наводит на мысль о какой-то глобальной катастрофе. А поскольку изменения эти охватили как морские, так и сухопутные группы, экологически не связанные между собой, логично связать ее с какой-то внешней по отношению к биосфере причиной – земной (катастрофический вулканизм и т. п.) или космической (вспышка сверхновой, многократное усиление излучения из космоса из-за переполюсовки магнитного поля планеты, падение гигантского астероида и т. п.).

Здесь следует сделать одно отступление, касающееся методологии. Мы с вами уже говорили о том, что в основе европейского научного мышления лежит принцип «бритвы Оккама» (см. дополнение к главе 1): из нескольких конкурирующих гипотез выбирается наиболее простая, не вводящая «избыточных сущностей». Но ведь представления о «простоте» и о том, какие из сущностей являются «избыточными», могут довольно сильно различаться у представителей разных наук. Применительно к нашему конкретному случаю это означает следующее. Для физика более простыми, а потому более привлекательными, будут «однофакторные», импактные, гипотезы (извергнулись разом все вулканы – и все живое отравилось серой и тяжелыми металлами; упал астероид – и поднятая им пыль настолько замутила атмосферу, что растения перестали фотосинтезировать); представления же о системных свойствах биосферы являются «избыточными». Для биолога вполне очевидно, что экосистемы и биосфера являют собой не механические наборы живых организмов (вроде террариумов на Птичьем рынке), а высокоцелостные гомеостаты, обладающие своим собственным поведением, способные кондици-

онировать среду своего обитания и эффективно противостоять внешним возмущениям. Поэтому, с точки зрения биолога, более простыми будут гипотезы, предполагающие внутренние причины экосистемных смен – даже наиболее резких, кризисных (превращения червеобразной гусеницы в твердую неподвижную куколку, а куколки – в бабочку выглядят со стороны явными «кризисами» в процессе индивидуального развития насекомого), а внешние воздействия – «избыточной сущностью», которую можно привлечь лишь после того, как исчерпаны все иные, «внутрибиосферные» варианты объяснения. Это различие между «физиками» и «биологами» (названия, разумеется, условны) носит в некотором смысле мировоззренческий характер, вот почему лучше загодя обозначить свою позицию: я, как легко догадаться, занимаю «биологическую» позицию – положение обязывает...

Итак, возвращаемся к Великому вымиранию. В середине 60-х годов XX века при исследовании разреза пограничных мел-кайнозойских отложений в Губбио (Италия) в тонком слое глины, соответствующем фаунистической границе (его возраст – 67 млн лет), была обнаружена необычайно высокая концентрация редкого металла иридия (Ir), в 20 раз превышающая его среднее содержание в земной коре. Впоследствии такие **иридиевые аномалии** на мел-кайнозойской границе были найдены во множестве мест по всему миру, а содержание металла в некоторых из них превышает фоновое в 120 раз; протяженность периода, когда накапливались эти осадки, была (судя по толщине их слоя) очень мала – не более 10 тыс. лет. В земной коре иридий редок, потому что он хорошо растворим в железе: почти весь земной иридий сконцентрирован сейчас в ядре планеты. Его довольно много в веществе железных метеоритов, представляющих собой фрагменты планетных ядер.

Американский физик Л. Альварес (1980) предположил, что иридиевая аномалия – следствие удара о Землю крупного астероида, вещество которого рассеялось по всей ее поверхности (**астероидная гипотеза**). Чтобы дать наблюдаемое количество иридия, требуется тело внеземной природы диаметром приблизительно 10 км и массой 10^{10} т; при его падении на сушу возникла бы воронка диаметром около 100 км (главным претендентом на эту роль считают кратер Чикксулуб на Юкатанском полуострове). Расчеты показывают, что при таком ударе было выброшено в атмосферу огромное количество пылевидного материала (в 60 раз больше массы самого астероида). Альварес и его сторонники полагают, что эта пыль обращалась вокруг Земли несколько лет, прежде чем выпала обратно на поверхность. Это плотное пылевое облако, сквозь которое слабо проходит солнечный свет, должно было сильно ослабить фотосинтез, что привело к гибели растений

(прежде всего планктонных водорослей, имеющих очень короткий жизненный цикл), а затем и питающихся ими животных. Кроме того, это должно было вызвать резкое охлаждение поверхности планеты («астероидная зима»). В воде океанов из-за ослабления фотосинтеза накапливается CO_2 , что ведет к повышению ее кислотности, а это, в свою очередь, – к растворению раковин карбонатсекретирующих организмов (от фораминифер до иноцерамов).

В своем учебнике палеонтологии Р. Кэрролл (1993) пишет: «Ученые-физики, признавая основные выводы Альвареса, оспаривают некоторые детали. Специалисты по ископаемым остаткам обычно настроены очень критически». Российский ученый А. Г. Пономаренко весьма точно выразил отношение палеозоологов к «импактным» гипотезам, закончив соответствующую лекцию словами: «К несчастью, воззрения эти в последние годы распространились, как чума». Палеонтологи, конечно, не могут профессионально оценить математические модели, из которых следует принципиальная возможность наступления «астероидной зимы» (хотя по некоторым расчетам пыль должна была осесть не через несколько лет, а уже через несколько недель, да и гидрохимики напоминают о существовании в морской воде карбонатно-бикарбонатного буфера, кислотность которого изменить чрезвычайно трудно). Но вот о конкретных событиях конца мела им очень даже есть что сказать.

Наличие причинной связи между иридиевой аномалией (которая факт) и позднемеловым вымиранием (которое тоже факт) решительно ни из чего не следует. Иридиевых аномалий в отложениях самого различного возраста найдено (с той поры, как их стали целенаправленно искать) уже несколько десятков, однако они никак не связаны с крупными фаунистическими сменами. И наоборот, все попытки обнаружить следы астероидных импактов в горизонтах, соответствующих другим крупным вымираниям, таким, например, как пермо-триасовое (по справедливости «великим» следовало бы назвать именно его, т. к. оно было куда более масштабным, чем мел-палеогеновое) ни к чему не привели. Существует целый ряд точно датированных метеоритных кратеров даже более крупного размера, чем предполагаемый Альваресом (до 300 км в диаметре), и при этом достоверно известно, что ничего серьезного с биотой Земли в те моменты не происходило. Скрупулезное, «по миллиметрам», изучение пограничных разрезов показало, что синхронность иридиевой аномалии и Великого вымирания сильно преувеличена. Массовое вымирание морских организмов было «мгновенным» лишь по геологическим меркам и продолжалось, по разным оценкам, от 10 до 100 тысячелетий (а вовсе не годы, как это должно было быть по импактным моделям). Последовательность исчезновения планктонных организмов в разных местах неоди-

накова, а пики вымирания могут расходиться со временем иридиевой аномалии на десятки тысяч лет, причем многие группы (например, белемниты) вымирают до аномалии, а не после нее.

В этом смысле весьма показательна ситуация с Эльтантинским астероидом (около 4 км в поперечнике), упавшим в позднем плиоцене, около 2,5 млн лет назад, на шельф между Южной Америкой и Антарктидой; остатки астероида были недавно подняты из образовавшегося в морском дне кратера. Последствия этого падения выглядят вполне катастрофическими: километровые цунами забрасывали морскую фауну вглубь суши; именно тогда на андийском побережье возникли очень странные захоронения фауны со смесью морских и сухопутных форм, а в антарктических озерах вдруг появляются чисто морские диатомовые водоросли. Что же касается отдаленных, эволюционно значимых последствий, то их просто не было (следы этого импакта заключены внутри одной стратиграфической зоны), т. е. абсолютно никаких вымираний за всеми этими ужасными пертурбациями не последовало.

Обращает на себя внимание тот факт, что из всех групп, ставших жертвами Великого вымирания, наземными были лишь динозавры (которые к тому же, как мы помним, вымерли несколько позже иридиевой аномалии). Неморской группой были и вымершие тогда же птерозавры, но те, судя по всему, были трофически связаны с морем. (Кстати, упоминавшееся выше грандиозное пермо-триасовое вымирание было чисто морским – на суше тогда тоже не произошло ничего примечательного.) Если же обратиться к меловой континентальной биоте, то окажется, что радикальные изменения в составе ее ключевых групп (растений и насекомых) произошли примерно на 30 млн лет раньше – в конце раннего мела; А. Г. Пономаренко удачно назвал эти события **ангиоспермизацией мира**, выделив важнейшую их черту – массовое распространение ангиоспермов (цветковых растений). Здесь можно вспомнить, что ботаники иногда стремятся использовать свою собственную временную шкалу и делить историю расцветности не на палеозой, мезозой и кайнозой, а на **палеофит, мезофит и кайнофит**. Так вот, граница между мезофитом и кайнофитом проходит внутри мелового периода: с точки зрения ботаника (и, как мы увидим дальше, энтомолога) поздний мел – это фактически уже кайнозой.

Появление и распространение покрытосеменных – одно из ключевых событий в истории биосферы, а вызванные им изменения сопоставимы по своим масштабам с появлением наземных (сосудистых) растений или животных с минеральным скелетом. Нынешний мир – ангиоспермный; голосеменным и споровым пришел в мелу такой же конец, как в позднем палеозое – водорослевым матам (при

появлении сосудистой растительности). Ныне голосеменные растут лишь там, где им «позволяют»: сосна растет на песках и болоте, а лиственница – на вечной мерзлоте совсем не оттого, что им там хорошо, а оттого, что на эти неудобья «не позарился» никто из *цветковых*. В некоторых ландшафтах (в тропических лесах и в пустынях) голосеменных нет вовсе⁶⁹.

Если задать ботанику вопрос «какие черты покрытосеменных привели их к эволюционному успеху?» – он наверняка начнет говорить о двойном оплодотворении, о *триплоидном эндосперме* и т. п.; все это, конечно, верно, но немножко не о том. «С точки зрения биосферы», наиболее существенны, пожалуй, три свойства цветковых, позволившие им радикально изменить самую структуру мезозойских экосистем.

1. Склонность к *неотенции*; в данном случае – к образованию травянистых форм, которые, по сути дела, есть древесные проростки, ставшие способными к размножению. Вспомним, что голосеменные «траву» не образуют вовсе (ни сейчас, ни в прошлом). Именно травянистые двудольные являются самыми агрессивными **эксплерентами** («сорными растениями»), мгновенно захватывающими места нарушений растительного покрова, а травянистые однодольные, склонные к образованию многолетней дернины, наиболее эффективно препятствуют эрозии.

2. Появление «мясистых» листьев с большим объемом фотосинтезирующей паренхимы, вызвавшее появление листогрызущих насекомых. До того насекомые потребляли лишь генеративные органы, содержимое сосудов, даже древесину, но только не листья: в листе голосеменного (даже такого, как гинкго) просто нечего есть. Ситуация меняется лишь с появлением цветковых – объединенные листья и **мины** (ходы, проедаемые личинками насекомых в толще листа) известны с самого начала позднего мела (сеноманский век). Обширная фауна листогрызущих насекомых сформировалась на покрытосеменных, а уже потом они перешли на голосеменные, папоротники и хвощи.

3. *Энтомофилия* цветков, открывающая покрытосеменным путь к сложной коэволюции с насекомыми. Сам цветок покрытосеменных, судя по всему, сформировался в процессе адаптации к насекомому опылению для защиты завязи от повреждений ее опылителями.

⁶⁹ Единственные исключения – *гнетум* в первом случае, а также *эфедра* и *ветвичия* – во втором, но эти растения по своей жизненной форме являются имитаторами цветковых: у них есть широкий мягкий лист, ягоды и т. п. В некоторых новейших классификациях их даже стали включать в состав цветковых.

Ангиоспермы впервые появляются в палеонтологической летописи в начале раннего мела, в неокоме; на протяжении барремского и аптского веков они представлены единичными находками, в альбе идет стремительное нарастание их числа, а уже в самом начале позднего мела, в сеномане, цветковые составляют большую часть ископаемых флор, т. е. наступает кайнофит (рис. 50). Среднемеловая экспансия цветковых была столь стремительной (она фактически уложилась в ничтожный по геологическим меркам отрезок от 115 до 108 млн лет), что Дарвин в свое время в сердцах назвал этот эпизод палеонтологической истории «отвратительной тайной» (abominable mystery). Делались попытки объяснить это так: цветковые на самом деле появились на Земле давным-давно, минимум в юре; просто они обитали лишь в горах (не попадая по этой причине в палеонтологическую летопись), а в середине мела наконец заселили приводные местообитания, благоприятствующие попаданию в захоронения. Вообще такой «период скрытого существования» сбрасывать со счетов никак нельзя, но в данном случае эта гипотеза не проходит. Дело в том, что пыльца покрытосеменных (которая летает везде, и ее не «упрячешь» в горы) появляется в летописи одновременно с их макроостатками. По всем признакам, цветковые действительно возникли в начале мела, причем именно в приводных местообитаниях.

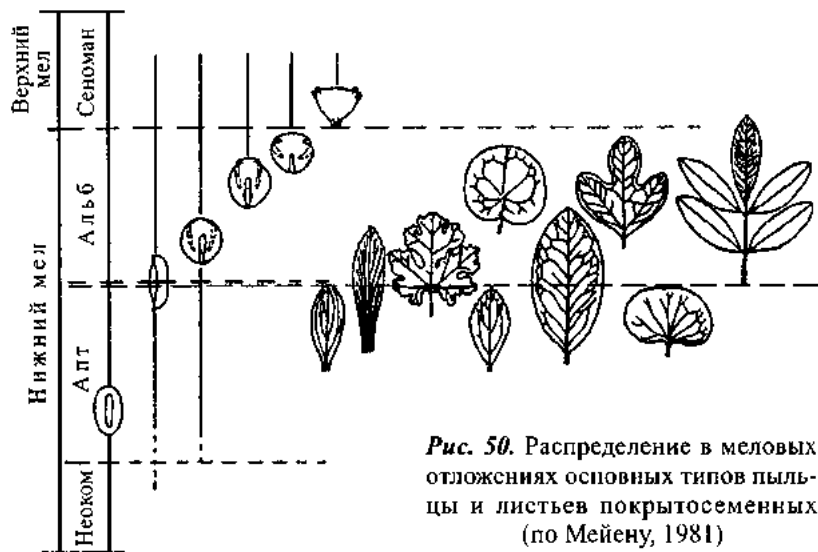


Рис. 50. Распределение в меловых отложениях основных типов пыльцы и листьев покрытосеменных (по Мейену, 1981)

В 70-х годах советские палеознтомологи исследовали множество местонахождений меловых насекомых в Сибири и Монголии, «закрасив» тем самым наиболее крупное «белое пятно» в геологической истории класса. Оказалось, что у насекомых график, который отражает долю вымерших таксонов в фаунах разных времен, выглядит довольно неожиданным.

данно (рис. 51). Доля вымерших семейств мало меняется на протяжении большей части мезозоя; на границе юры и мела она составляет около 60 %, затем, в течение раннего мела, стремительно падает от 60 до 20 %, а в позднем мелу это падение резко замедляется (от 20 до 5 %) и к началу кайнозоя кривая вновь «выходит на плато», только уже в районе 5 %.

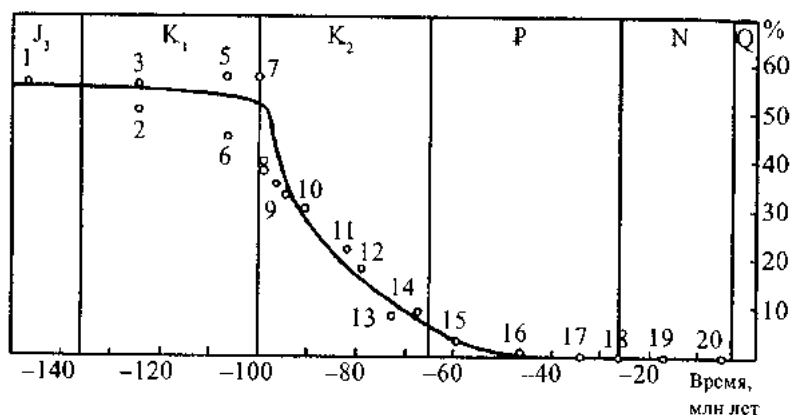


Рис. 51. Эволюция насекомых в мезозое: процент вымерших семейств от общего числа семейств насекомых в позднемезозойских и кайнозойских фаунах (по Жерихину, 1978)

Иными словами, у насекомых самая резкая фаунистическая смена, связанная с массовым вымиранием мезозойских групп, приходится не на конец мела, а на его середину (в точности как у растений). На этом основании В. В. Жерихин (1978) предложил следующую модель **среднемелового биоценотического кризиса**.

Покрытосеменные возникли в начале мелового периода, первоначально как **ценофобы** – растения, не входящие в закономерные, сложившиеся в длительной коэволюции **сукцессионные ряды**⁷⁰.

⁷⁰ Под **сукцессией** здесь подразумевается не всякая смена растительности, а то, что С. М. Разумовский (1982) называет **экогенетической сукцессией**: жестко детерминированная последовательность растительных ассоциаций (**серийный ряд**), каждая из которых видоизменяет состав почвы так, что он становится более благоприятен для ассоциации-последователя, нежели для нее самой, и приводит в конечном итоге к ассоциации-климаксу, в почвах которой достигнут «нулевой баланс» по органике. Климаксовая ассоциация не имеет внутренних причин к смене и может существовать неопределенно долго – пока не будет разрушена извне (например, лесным пожаром). Пример экогенетической сукцессии для Подмосковья: зарастание гари иван-чаем (**пионерная стадия**), березняк, смена его ельником и далее дубравой (климаксом); цикл этот длится около 300 лет. Совокупность климакса с ведущими к нему серийными рядами называют **сукцессионной системой**, ее можно рассматривать как гомеостат, который имеет равновесное состояние (климакс), а будучи же выведен из него внешними силами, возвращается в исходное положение при помощи ряда стандартизованных реакций (экогенетических смен).

В качестве «сорной» растительности они занимали свободные от других растений участки (речные отмели, береговые оползни, гари), которые соседствовали с гораздо более обширными участками, занятыми зрелыми сообществами мезофитной растительности. Покрытосеменные были исходно энтомофильными и смогли сформироваться лишь в окружении энтомофильных же голосеменных (таких, как беннеттиты, саговники, *кейтониевые*), используя уже сложившийся к тому времени комплекс их опылителей. Но если покрытосеменные оказались среди пионерных растений мезофита единственными энтомофилами (судя по всему, так оно и было), то это должно было дать им гигантские преимущества: именно для локально распределенных, не образующих сплошных зарослей пионеров насекомопыление особенно выгодно; впрочем, возможно, имело место и прямое конкурентное вытеснение покрытосеменными энтомофильных голосеменных из пионерных сообществ – за счет более эффективно-го привлечения насекомых, лучшей защиты от повреждения завязи опылителями и т. д.

Основой стремительной среднемиловой *экспансии* цветковых стало то, что им удалось закрепиться в качестве нормальной пионерной растительности, для чего решающими факторами стали их исходная энтомофильность и наличие среди них травянистых форм (что во много раз убыстряет зарастание поврежденных участков). Покрытосеменные не пытались потеснить всю мезофитную растительность, что было абсолютно нереально; они «всего-навсего» конкурентно вытеснили прежних пионеров и тем самым блокировали все последующие стадии мезофитной экогенетической сукцессии. Разрушение существовавших в то время закономерных сукцессионных рядов (мезофитная растительность продолжала существовать там, где существовала, но она потеряла способность восстанавливаться после *экзогенных* нарушений) вызвало полный развал мезозойских наземных экосистем и массовое вымирание входивших в них животных; наиболее интенсивно эта деструкция шла в альбе (захватывая конец апта и начало сеномана).

В. В. Жерихин (1978) обратил внимание на любопытнейшую черту энтомофаун этого времени: многие семейства, характерные для мезозоя, обнаруживаются в них в последний раз, тогда как сколько-нибудь заметного появления новых групп не происходит. При этом в палеонтологической летописи вновь появляется целый ряд реликтовых для того времени (раннемезозойских и даже позднеспалеозойских) групп. Это «**всплывание реликтов**» считают одним из наиболее ярких симптомов кризиса, охватившего среднемиловые сообщества: вымирание доминирующих раннемезолевых групп (наиболее тесно связанных с существующей сукцессионной системой) создаст

экологический вакуум, который снадолго заполняют древние формы, оттесненные к тому времени «на обочину жизни».

Складывающиеся на совершенно новой основе раннекайнофитные сообщества первоначально были несбалансированными и неустойчивыми. Слабость биоценологической регуляции и обилие незанятых экологических ниш вели к очень быстрой, взрывной, эволюции различных групп организмов (из насекомых здесь можно отметить высших бабочек и мух, *паразитических перепончатокрылых*, а также общественных насекомых – муравьев и термитов), по мере же насыщения биоценозов темпы эволюции снижались. Сложные трофические цепи в новых кайнофитных сообществах сформировались очень быстро (листья, поврежденные минирующими бабочками, сами эти бабочки и их высокоспециализированные паразиты из числа *наездников* Braconidae появляются в летописи почти одновременно, в сеномане) и в дальнейшем менялись мало. «По экологическому облику и систематическому составу позднемеловые фауны значительно сильнее отличаются от раннемеловых, чем от кайнозойских, и могут рассматриваться как ранний, первоначально сильно обедненный, вариант этих последних, – заключает Жерихин (1980). – В сущности, по набору жизненных форм они имеют не так уж много отличий от современных».

Если вернуться к истокам среднемелового кризиса (самому возникновению покрытосеменных), то можно здесь обнаружить еще один интересный аспект, на который обратил внимание А. Г. Пономаренко (1997). Серьезные эволюционные изменения среди насекомых начинаются несколько раньше широкого распространения покрытосеменных – с конца юры, что, казалось бы, противоречит гипотезе о причинной связи между этими явлениями, но только на первый взгляд. Именно в это время начинается очередная «...защита» – **ангиоспермизация голосеменных** – и широко распространяются *проангиоспермы* (термин В. А. Красиловой, 1989), т. е. голосеменные с отдельными чертами цветковых, например *гнетовое Eoantha* с крупными, явно энтомофильными «цветами» или беннеттит *Manliata*, имитирующий осоку (рис. 52). «С точки зрения экосистемы», точное систематическое положение всех этих проангиоспермов не столь уж важно, т. к. все они могут в некоторой степени играть экологическую роль настоящих покрытосеменных.

Неудивительно, что параллельно с энтомофильными голосеменными появляются антофильные насекомые; имитаторам цветковых в растительном мире сопутствуют столь же многочисленные имитаторы бабочек среди насекомых, например Kalligrammatidae из сетчатокрылых или Ancuretopsyhidae из скорпионниц (рис. 52). Важнее же всего то, что здесь складывается система с положительной

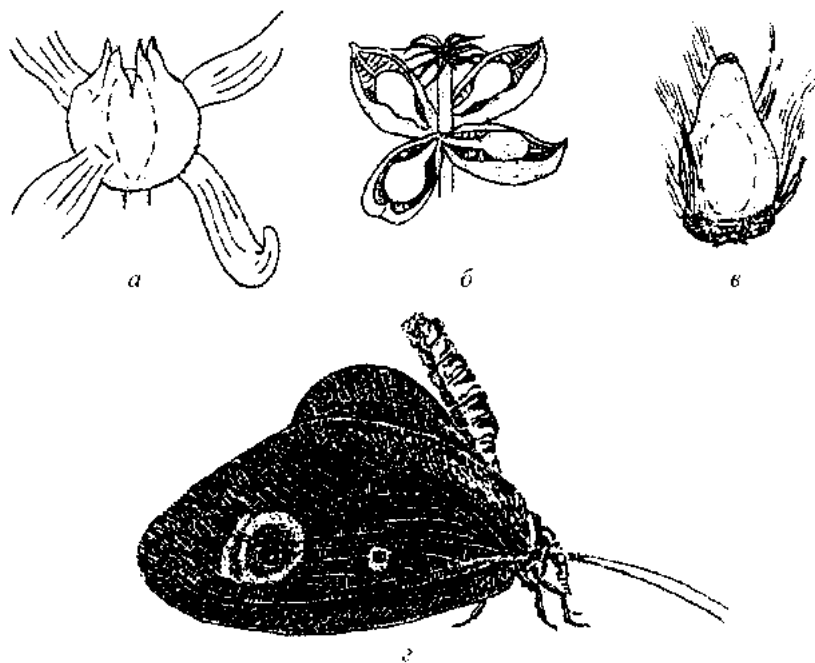


Рис. 52. Голосеменные-имитаторы цветковых и насекомые-имитаторы бабочек:

а – гнездовое *Dinophyton*; *б* – гнездовое *Eoantha*; *в* – беннеттит *Baisia*;

г – сетчато-крылое *Kalligrammatidac*
(по Красилову, 1994, и Пономаренко, 1980)

обратной связью: наличие у некоего беннеттита комплекса опыляющих его насекомых стимулирует появление энтомофилии у его соседей-голосеменных, что, в свою очередь, расширяет экологическую нишу этих насекомых-опылителей, и т. д. Каждый шаг на этом пути увеличивает вероятность следующего и делает появление покрытосеменных (т. е. растений с полным набором ангиоспермных признаков) совершенно неизбежным, а какая конкретно группа голосеменных даст начало «настоящим цветковым» (и кто из *меконтеропидных насекомых* породит «настоящих бабочек»), вообще-то говоря, не столь уж важно. Именно эти взаимно индуцируемые процессы Пономаренко и назвал «ангиоспермизацией мира».

Ангиоспермизация мира захватывает не только насекомых, но и все прочие компоненты континентальных экосистем. С начала мела на суше стремительно распространяются птицы (это особенно хорошо видно по укрупнению птерозавров – они полностью уходят в нишу крупных парителей) и терисвые млекопитающие; в пресных водоемах настоящие костистые рыбы вытесняют гаптоидов. После апт-альбского кризиса мир обретает вполне знакомый нам облик;

правда, в нем живут динозавры, да не просто живут, а вполне процветают на протяжении большей части позднего мела (судьба этой группы была рассмотрена нами в главе 11), и нет оснований напрямую связывать их вымирание с драматическими изменениями в морской биоте на границе мела и кайнозоя. Таким образом, мезозойско-кайнозойская смена на суше произошла много раньше, чем в море.

Ну а каковы же все-таки причины позднемелового Великого вымирания? Если не падение астероида и прочие «импакты», то что же? Давайте прежде всего попытаемся найти какие-нибудь общие черты для этого события и для другого морского вымирания – перм-триасового. Оно было самым крупным в истории Земли: тогда в морских группах вымерло 50 % семейств, 70 % родов и более 90 % видов (для сравнения: при мел-кайнозойском вымирании исчезло менее четверти семейств). Помимо прямого исчезновения множества палеозойских групп (трилобиты, палеозойские кораллы – *ругозы* и *табуляты*), произошла радикальная смена структуры морских экосистем (роль основных рифостроителей перешла от *мишнок* к кораллам, роль донных фильтраторов – от брахиопод к двустворчатым моллюскам, и т. п.). Причины этой грандиозной фаунистической смены остаются загадкой. Стандартные объяснения вроде «глобального катастрофического вулканизма» или морской регрессии, резко сократившей площадь шельфов (основной зоны обитания морских организмов), кажутся просто придуманными «за неимением лучшего». Мне лично наиболее остроумной и логичной (хотя и не бесспорной) представляется гипотеза Х. Таппан, специалиста по фитопланктону.

В 1986 году Таппан опубликовала работу под названием *Phytoplankton: below the salt at the global table* («Фитопланктон: за солью на планетарном столе»). Это название требует пояснения. Обитатели средневекового английского замка ели за одним длинным столом, примерно посередине которого стояла большая солонка. Она как бы отделяла почетные места, где сидел хозяин и его важные гости, от мест слуг, солдат и гостей второго сорта на другом конце стола; места эти называли, соответственно, «перед солью» и «за солью» («above and below the salt»). Кушанья, как легко догадаться, подавали сперва на тот конец, что «перед солью», а «за соль» доходило то, что оставалось.

Так вот, по мысли Таппан, наземная биота планеты всегда занимает место «во главе стола», а океанская – оказывается «за солью». Необходимые для жизнедеятельности фитопланктона биогены (прежде всего азот и фосфор) поступают с суши, за счет эрозии. Наземная растительность стремится подавить эрозию и оставить как можно больше биогенов для собственного потребления (вспомните о замы-

кании геохимических циклов). Таким образом, все заметные эволюционные успехи наземной растительности замедляют поступление биогенов в океан, что со временем вызывает вымирание соответствующих групп фитопланктона. Но фитопланктон – это основа первого трофического уровня любых морских экосистем, поэтому дальше разваливается вся цепь. Однако следует помнить, что инерция такой системы огромна и что между «прогрессивным изменением» в наземной растительности и вызванным им «фитопланктонным шоком» в океане проходит ощутимый срок.

Подойдя с этих позиций к пермо-триасовому и мел-палеогеновому морским вымираниям, мы увидим, что в поздней перми и в позднем мелу действительно произошли два серьезных изменения в структуре наземной растительности, прямо влияющие на регуляцию потока биогенов с суши. В перми высшая растительность впервые начинает заселять водоразделы, тормозя их прежде беспрепятственный размыв; этому способствует возникновение засухоустойчивых голосеменных (типа *вольциевых*) с пикноксилитической древесиной и мелкими, сильно склеротизованными листьями (а также, как мы помним, появление насекомых с водными личинками – см. главу 9). В позднем мелу появляется трава, образующая дернину, – наиболее эффективный из известных подавителей эрозии.

Эта гипотеза вполне проверяема. Логично предположить, что когда на суше возникла наземная растительность, это тоже должно было соответствующим образом повлиять на характер стока. Суша покрылась лесами где-то к середине девонского периода (см. главу 8). А в конце девона в море действительно происходит фран-фаменское вымирание – самое крупное после пермо-триасового и мел-палеогенового!

Что же касается импактов, то они, по всей видимости, не представляют угрозы для сбалансированных, «здоровых» экосистем, но вот если те уже находятся в состоянии кризиса (вроде планктона, столкнувшегося с серьезными глобальными изменениями в порядке поступления биогенов), то кратковременная «астероидная зима» вполне способна сыграть роль «последней соломинки, ломающей спину верблюда». Тут возможна аналогия с выпадением соли из пересыщенного раствора: никому ведь не придет в голову считать причиной этого процесса упавший в сосуд кристаллик, непосредственно инициировавший его начало.

**Кайнозой: наступление криозэры.
Новые типы сообществ –
тропические леса и травяные биомы.
Эволюция млекопитающих
и появление человека**



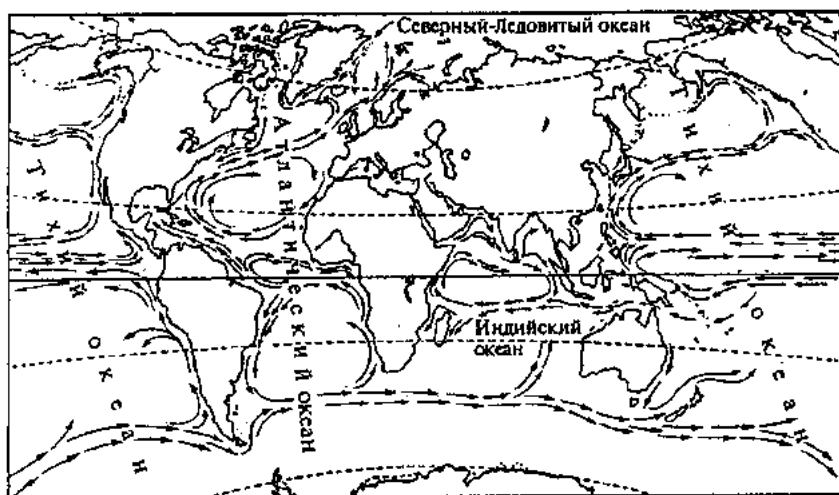
Мезозой, как мы помним из главы 9, был термоэрой и отличался «райским» климатом: теплым и выровненным по всей Земле, с ослабленным температурным градиентом между тропиками и полюсом. В рамках термоэр неоднократно происходили свои похолодания (например, в маастрихте), однако масштабы даже крупнейших из них не идут ни в какое сравнение с ледниковыми эпохами криозэр. В самом начале кайнозоя (в палеоцене и эоцене) климатическая ситуация оставалась еще прежней, мезозойской, а затем, в олигоцене, начались изменения, приведшие в конце концов к... так и тянет сказать: «к тому самому климатическому безобразию, в каком мы теперь имеем счастье прозябать (в буквальном смысле этого слова)». Одной из главных причин этих изменений считают перестройку глобальной системы морских течений, вызванную дрейфом континентов, что затруднило теплообмен между полярными и экваториальными бассейнами.

Согласно моделям климатологов, наиболее интенсивный теплообмен будет достигнут при таком взаиморасположении материков и полюсов, когда планета имеет свободные от суши полюса и экватор (вдоль которого складывалась бы под действием кориолисовых сил единая экваториальная циркуляция). Меридионально развернутые материки, расположенные в средних широтах, отводят рукава экваториальной циркуляции в высокие широты, откуда вдоль противоположных их берегов возвращается в экваториальную зону холодная вода из полярных бассейнов – возвращается сразу, не застываясь в полярных циркуляциях. Как легко видеть (рис. 53, а), мезозойская ситуация была в этом смысле близка к идеальной.

В кайнозое картина становится близка к обратной, и причиной тому – перемещения материков, на которые раскололся суперконтинент Гондвана (рис. 53, б). К концу эоцена движущаяся на север



а



б

Рис. 53. Материки и морские течения:

а – мезозойское (средний мел) и б – современное расположение материков (по Ясаманову, 1984)

Индия натывается на Азию, а кора в месте их столкновения сминается в Гималаи. Чуть позже в Евразию втыкается с юго-запада Африка (с еще не отделившейся от нее Аравией) – в результате поднимаются горные хребты Южной Европы и Иранское нагорье. Тетис, отделявший в мезозое северные (лавразийские) материки от южных (гондванских) – а именно по нему тогда шла экваториальная циркуляция – исчезает; ныне от Тетиса остались лишь изолированные морские бассейны (Средиземное и Черное моря, южная часть Каспийского моря), не имеющие постоянной связи с Мировым океаном⁷¹.

⁷¹ В миоцене был момент (мессинский кризис), когда Средиземное море почти полностью высохло, а дно его заросло саваннами африканского типа.

В Южном полушарии Антарктида последовательно отрывается от Австралии (эоцен) и Южной Америки (олигоцен), «наползает» на Южный полюс, а вокруг нее складывается замкнутая **антарктическая циркуляция**. Все это приводит к тому, что в олигоцене в Трансантарктических горах возникают первые ледники, которые в миоцене покрывают единым ледяным щитом весь материк. В плиоцене возникает Панамский перешеек (соединяющий Южную Америку с Северной, но разделяющий Атлантический и Тихий океаны) и глобальная экваториальная циркуляция оказывается полностью разрушенной (ныне мы имеем лишь один ее сегмент – в центральной части Тихого океана). Разрушение экваториальной циркуляции, возникновение «антарктического холодильника» на Южном полюсе и замыкание северного полярного бассейна – все это приводит к тому, что в четвертичном периоде (в плейстоцене) на материках Северного полушария развиваются грандиозные покровные оледенения (см. главу 14).

Надо заметить, что отсутствие в мезозое холодных климатических зон давно не вызывает сомнения у палеоклиматологов. Однако они зачастую не обращают внимания на то, что при более равномерном, чем ныне, распределении тепла по поверхности планеты не должно было существовать и климата типа современного тропического. Но тогда и сообщества, сложившиеся в условиях не существовавших ранее типов климата (бореального, с одной стороны, и тропического – с другой), должны быть эволюционно наиболее молоды... Если в некий момент на полюсах стало «слишком холодно», а на экваторе «слишком жарко», то реликты предыдущей эпохи имеют наилучшие шансы выжить прежде всего в субтропиках, господствовавших ранее по всей Земле. Специальный анализ, проделанный В. В. Жерихиным (1978), подтвердил это. Судя по всему, некоторые субтропические сообщества (такие, как, например, леса из *южного бука* в Новой Зеландии, Южной Австралии и андийской Южной Америке) сохранили не просто отдельные реликты раннего кайнофита, а самую структуру раннекайнофитных биоценозов.

Что же касается тропических лесов (мы будем называть их южноамериканским словом «гилея»), то укоренившиеся представления о глубокой древности их биоты являются очередным «научным предрассудком»; они связаны в основном с тем, что понятие «тропики» зачастую употребляют нечетко. В **астрономических тропиках** (т. е. между тропиками Рака и Козерога) действительно есть сообщества с весьма архаичными элементами (например, индонезийские «туманные леса» из древовидных папоротников), однако все они приурочены к горам и существуют на самом деле в условиях субтропического или даже умеренного климата. Если же рассмотреть лишь

климатические тропики, т. е. экосистемы, реально существующие в условиях тропического климата (с температурой самого холодного месяца не менее 18°C), – гилею и саванны, то окажется, что их биота практически лишена архаичных черт. Мы уже упоминали (глава 12) об отсутствии в составе тропических лесов голосеменных, столь характерных для мезозойских сообществ; ныне те приурочены либо к субтропикам (саговники, *араукарии*, *таксодиум*), либо к умеренной зоне (*секвойя*, *гинкго*).

Подсчеты Жерихина показали, что практически все по-настоящему древние группы насекомых (такие, как скорпионницы или сетчатокрылые) избегают тропиков. Общее число семейств, не встречающихся в истинных, климатических, тропиках очень велико, тогда как чисто тропических (в этом смысле) семейств среди насекомых – как это ни удивительно – ничтожно мало. Разумеется, тропическая энтомофауна чрезвычайно богата, и есть множество преимущественно тропических семейств, однако почти все они эволюционно молоды и не обнаружены в ископаемых донеогеновых фаунах либо представлены в них очень скудно.

Еще более интересны в этом плане приводимые Жерихиным (1980) данные по экологической структуре тропических лесов:

«Сообщества типа современной гилеи с их сложной ярусной структурой и высокой степенью **полидоминантности**⁷² вообще не могут существовать без участия филогенетически молодых групп. Полидоминантность в вечнозеленых лесах (в отличие от листопадных. – К. Е.) поддерживается только наличием специализированных опылителей (пчелы, антофильные птицы и рукокрылые), поскольку *анемофилия* эффективна лишь для самых высокоствольных деревьев...

Деструкция органического вещества как в гилейных, так и в саванновых сообществах производится прежде всего термитами... Препятствуя образованию подстилки и выраженного гумусового горизонта (и тем самым – развитого травяного яруса), они, по-видимому, обусловили превращение многих травянистых растений в *эпифиты* и формирование эпифитных консорциев, очень типичных для гилеи. Распределяя органическое вещество в мощном слое почвенного профиля более или менее равномерно, они обеспечивают возможность развития корневых систем на самых различных уровнях, в том числе и глубоких, что позволяет существовать гигантским деревьям с глубоко погруженными корнями...

⁷² Полидоминантный лес — лес, слагающийся большим числом лесобразующих пород. Широко известно такое сопоставление: на одном-единственном гектаре амазонской гилеи можно насчитать больше видов деревьев, чем во всей Англии.

В вечнозеленых лесах, где листья, не сменяясь, существуют на дереве по нескольку лет, требуется эффективное предотвращение сильного повреждения листвы фитофагами; в противном случае деятельность листового насоса не сможет обеспечить существование дерева. Функцию подавления численности открытоживущих фитофагов выполняют чрезвычайно обильные в гилее муравьи...»

Все перечисленные выше группы, «определяющие лицо» тропических экосистем (и опылители, и термиты, и муравьи), эволюционно очень молоды и не характерны для раннекайнозойских сообществ. Это и привело Жерихина к заключению, что тропические сообщества – наравне с бореальными – принадлежат к числу самых молодых на Земле; судя по всему, они возникли не раньше эоцена, а окончательное их формирование произошло уже в неогене.

С уверенностью говорить о времени формирования гилейных экосистем трудно из-за очень слабой палеонтологической изученности современной тропической зоны. Что же касается бореальных сообществ – например, **криофильных** (холодолюбивых) лесов с доминированием хвойных, типа тайги, – то они, по всей видимости, сложились в палеогене как высотный пояс в горах, а при неогеновом похолодании широко распространились на равнинах Северного полушария. В палеонтологической летописи они впервые достоверно появляются в верхнем миоцене Канадского архипелага (остров Миен); их состав напоминал современные лесотундровые редколесья.

Еще одна характерная для кайнозоя черта – **травяные биомы** (типа степей и саванн), существование которых основано на коэволюции злаков и крупных травоядных млекопитающих: при ряде условий (в засушливых и малоплодородных районах) животные способны воспрепятствовать восстановлению лесной растительности. В доэоценовые времена, судя по *пыльцевым спектрам*, сообществ такого типа на Земле не было. По мнению Жерихина (1993), эти биомы первоначально представляли собой сериальные сообщества, ведущие к соответствующим древесным климаксам (стадии с господством трав – например, луга – имеются во всех современных сукцессионных системах), однако затем возникла уникальная ситуация: фитофаги, изымая прирост биомассы (в современных степях это изъятие доходит до 60 % растительной продукции – абсолютный рекорд), оказались способны остановить экогенетическую сукцессию на безлесой стадии. Дальнейшая коэволюция млекопитающих и трав привела к стабилизации этих своеобразных «**зоогенных климаксов**»: необходимый для климаксового сообщества нулевой баланс по органике обеспечивается в них именно деятельностью животных-фитофагов. К основным чертам, отличающим эти травяные климаксы и от сериальных травяных сообществ, и от лесов, относятся: исключительно высокая продуктивность, очень быстрый оборот орга-

нического вещества и наличие легко мобилизуемого запаса этой органики в необычайно плодородных почвах (типа черноземов).

Известно, что основой существования этих сообществ является замечательная *коадаптация* доминирующих в растительном покрове злаков и фитофагов: злаки не имеют эффективной защиты от поедания (вроде колючек, ядовитости и т. п.), зато способны компенсировать обгрызание надземных частей резким ускорением их регенерации. Поэтому регуляция в таком сообществе достигается предельно просто: при снижении пресса фитофагов первичная продукция тоже автоматически снижается, и наоборот. Основную роль в пастбищных цепях этих экосистем играют млекопитающие, прежде всего различные копытные (потомки *кондилартр* – рис. 55, а) и хищные (потомки *креодонтов* – рис. 56, а); об эволюции сообщества позвоночных – чуть далее.

Иное дело детритные цепи. Возникновение стабильных травяных сообществ было бы просто невозможно без появления целого комплекса насекомых-**копрофагов**, перерабатывающих огромную массу экскрементов травоядных⁷³. В более древних (палеогеновых) лесных сообществах, где млекопитающие не достигали такой биомассы, как пастбищные копытные, с этой работой справлялись низшие навозники. Важнейшие же современные группы копрофагов (высшие навозники и навозные мухи) в заметных количествах появляются в захоронениях с конца олигоцена. В это же время складывается и не менее важный комплекс насекомых-**некрофагов** (мясные мухи и жуки-мертвоеды), ответственный за эффективную переработку трупов травоядных млекопитающих.

Сообщество наземных позвоночных в кайнозое развивалось независимо на трех разобщенных территориях, фаунистические контакты между которыми практически отсутствовали. Австралия (с ее сумчатыми и однопроходными) изолирована и поныне, а Южная Америка сохраняла свою обособленность от остальной суши вплоть до плиоцена, когда возник Панамский перешеек. Отсюда и происходит современное разделение мира на три зоогеографические области: **Нотогея** (Австралия), **Нюгея** (Южная Америка) и **Арктогея** (Евразия, Африка и Северная Америка). Так вот, по мнению Жерихина (1993), во всех этих трех областях травяные биомы возникали независимо, на базе совершенно различных комплексов крупных млекопитающих; собственно говоря, есть серьезные основания по-

⁷³ Когда в Австралию завезли домашних копытных, оказалось, что местные навозники не справляются с утилизацией их помета и накопление неразложившихся экскрементов на пастбищах останавливает возобновление трав. Пришлось завозить туда европейских навозников – тогда все пришло в норму.

лагать, что млекопитающие по-настоящему вышли в крупный размерный класс лишь в травяных биомах.

Раньше всего (в среднем эоцене) этот процесс начался в Южной Америке. Там среди исходно листоядных «*южноамериканских копытных*»⁷⁴ возникают первые травоядные формы, а также появляются гигантские травоядные *броненосцы-глиптодонты*, смахивающие на небольшой танк (рис. 54, а). В среднем же эоцене в Южной Америке впервые обнаруживаются и пыльцевые спектры с высоким содержанием пыльцы злаков, палеопочвы степного типа, а также фоссилизованные навозные шары, принадлежащие жукам-навозникам. Позднее, в олигоцене и особенно в миоцене, здесь возникает в высшей степени своеобразный комплекс пастбишных травоядных. Он включал *неполнозубых (глиптодонтов и наземных ленивцев)*, «южноамериканских копытных» (различные *литоптерны* демонстрирует сильное конвергентное сходство частью с лошадьми, частью с верблюдами, у *пиротериев* много общего со слонами, а среди *нотонгулят* были формы, схожие и с носорогами, и с бегемотами, и с кроликами – рис. 54, б–г), а также гигантских *кавиморфных грызунов* (некоторые из этих родственников морской свинки достигали размеров носорога) и просуществовал вплоть до установления в плиоцене сухопутной связи с Северной Америкой.

Что же касается хищников, то они в древней южноамериканской фауне всегда были в дефиците. Ни один из здешних отрядов плацентарных по не вполне понятным причинам так и не дал плотоядных форм – эту роль исполняли исключительно сумчатые. Довольно разнообразные *боргиениды* несколько напоминали собак (а еще больше – *тилацина*, тасманийского «сумчатого волка»), а *тилакосмилус* вполне заслуживает названия «сумчатый саблезубый тигр» и являет собой поразительный пример *конвергенции* с саблезубыми кошками Северного полушария (рис. 54, д–е). Дефицит млекопитающих хищников (на «несбалансированность» здешних фаун обратили внимание А. С. Раутман и Н. Н. Каландадзе, 1987) привел к тому, что эту нишу заполняли самые неожиданные персонажи. Так, с палеоцена по миоцен здесь существовали *себекозухии* – сухопутные крокодилы с высокой и узкой мордой (предполагают, что их образ жизни напоминал современных *комодских варапов*), а в эоцене появились дожившие до плейстоцена *фороракосы* –

⁷⁴ «Южноамериканские копытные» — шесть вымерших отрядов, *эндемичных* для этого материка. Все они, как и наши парнокопытные и непарнокопытные, ведут происхождение от кондилартр, однако с позднего мела развивались в изоляции и сходство с различными «северными» группами приобрели независимо, т. е. чисто конвергентно.

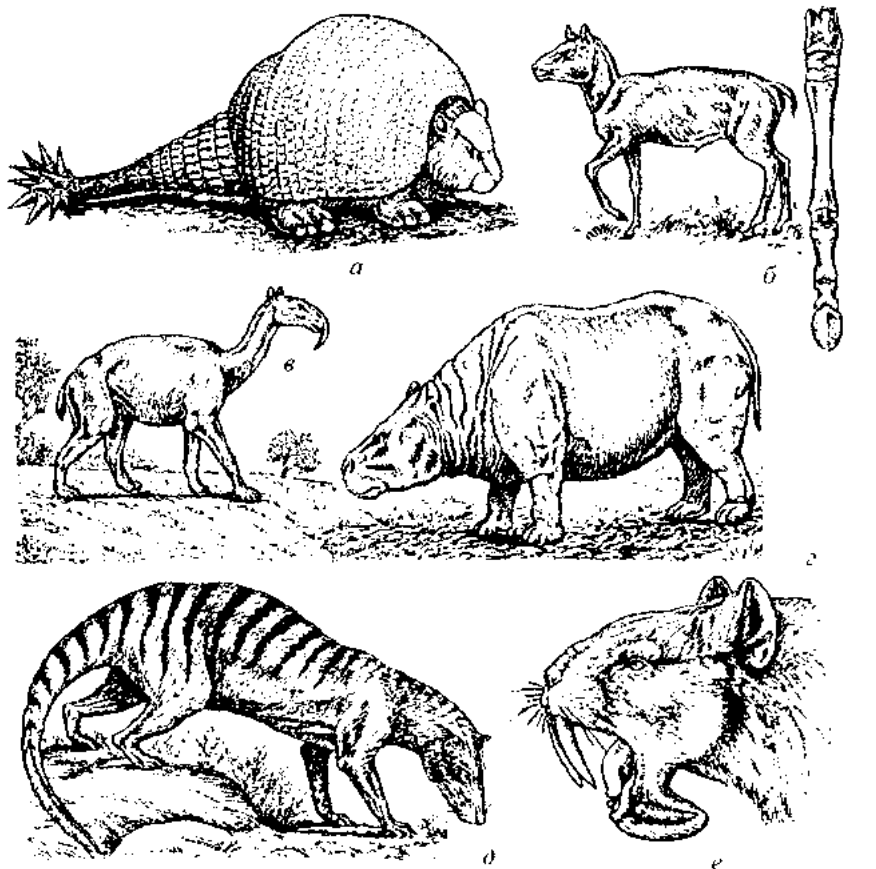
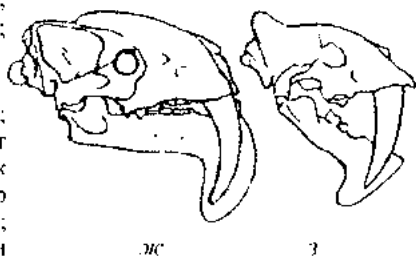


Рис. 54. Третичные млекопитающие Южной Америки: а – неполнозубые; б, в, г «южноамериканские копытные»; д, е – хищные сумчатые (по Фентон, 1997)

а – глиптондонт; б – литоптерна *Thoatherium*; в – литоптерна *Toxodon*; г – нотоунгуляк *Macrauchenia*; д – сумчатый волк *Prothylacynus*; е – сумчатый саблезубый тигр *Thylacosmilus*; ж – череп *Thylacosmilus*; з – череп «северной» саблезубой кошки *Smilodon* (в одном масштабе)



гигантские (ростом до 3 м) нелетающие хищные птицы, принадлежащие к журавлеобразным.

В Австралии (Нотогее) формирование травяного биома началось много позже, в неогене; здесь явно сыграл роль дрейф этого континента по направлению от полюса к экватору – в результате

значительная часть его территории попала в условия засушливого климата. Основу здешнего сообщества пастбищных млекопитающих составили крупные травоядные сумчатые – кенгуру и вымершие на памяти человека *дипротодонты* (их иногда, из-за двух крупных резцов, не слишком удачно называют «кроликами ростом с носорога»). Как и в древней южноамериканской фауне, здесь отчетливо прослеживается дефицит хищников: известны лишь два крупноразмерных хищных млекопитающих – тилацин (тасманийский «сумчатый волк») и древесный *тилаколео* (которого по аналогии можно назвать «сумчатым леопардом»). Недостаток млекопитающих хищников возмещался (опять-таки как в Южной Америке) за счет рептилий: исполинских варанов-*мегаланий* длиной до 7 м и сухопутных крокодилов, сходных по образу жизни с себестоухиями; хищные нелетающие птицы здесь не появились, однако некоторые из *австралийских страусов*, вероятно, выполняли роль падальщиков.

Третий случай формирования травяного биома – Арктогея. Здесь ситуация осложняется тем, что он формируется на единой таксономической основе (кондилартровой), но, судя по всему, независимо в Евразии и в Северной Америке. Сообщество пастбищных млекопитающих первоначально составляют непарнокопытные (*тапиры*, носороги в широком смысле и *халикотерии*⁷⁵) и *нежвачные* парнокопытные (*свинообразные* и верблюды); чуть позже к ним добавляются примитивные *трехпалые лошади* и *жвачные* парнокопытные (*олени*) (рис. 55). Помимо потомков кондилартришу крупных растительноядных пытались освоить лишь диноцераты – специализированные потомки каких-то крайне примитивных териевых млекопитающих (рис. 55, б), однако уже в эоцене эта группа полностью вымерла. Единство комплекса «северных» копытных достаточно высоко; самое же интересное состоит в том, что хотя практически все эти группы имеют американское происхождение (они проникали в Евразию через *Берингию* – область вокруг современного Берингова пролива, где тогда обсыхали обширные участки шельфа), травяные биомы с их участием в Азии начинают складываться заметно раньше, чем в Америке. В Центральной Азии саванны возникают уже в конце эоцена (появившиеся в это время гигантские безрогие носороги вроде *индрикоме-*

⁷⁵ Это были одни из самых своеобразных копытных: пропорции конечностей у них таковы, что локомоция их была «полудвуногой», как у гориллы, а на ногах у них вторично возникли крупные невяжные когти. Считают, что они облачивали листву деревьев, пригибая к себе ветви при помощи «рук».

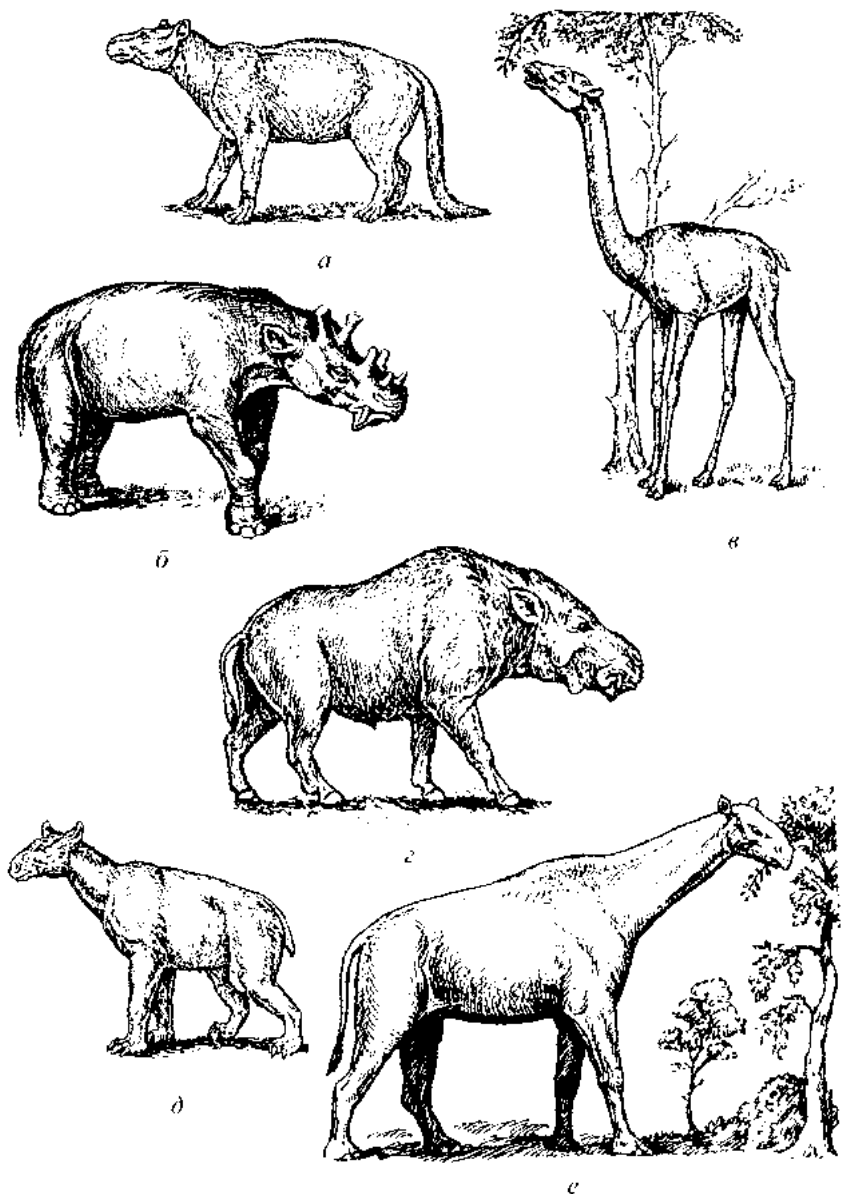


Рис. 55. Раннеретичные растительноядные млекопитающие Арктогеи:
 а – кондилартра (группа, исходная и для «северных», и для «южноамериканских»
 копытных) *Phenacodus*; б – диноцерат *Uintotherium*; в, г – парнокопытные;
 д, е – непарнокопытные
 (по Фентон, 1997, и Norman, 1994)

в – «жирафовый верблюд» *Aepicamelus*; г – гигантская (высота в холке 2,1 м) свинья
Dinochyus; д – халикотерий *Moropus*; е – гигантский безрогий носорог видрикотерий

рия – «гибрид слона и жирафа», самое крупное наземное млекопитающее, 6 м в холке – явно обитали в открытом ландшафте, а не в лесу), тогда как в Америке это происходит в олигоцене. В Африке травяных биомов, судя по всему, не существовало до миоцена; парнокопытные и непарнокопытные проникли сюда из Евразии сравнительно поздно, а эндемичные для этого континента *хоботные* (слоны и *мастодонты*) были в это время мелкими и чисто листовыми; видимо, они не могли удерживать сукцессию на безлесой стадии.

Что касается хищных млекопитающих, то на севере они, в отличие от южных континентов, были только плацентарными: сумчатые вообще существовали здесь очень недолго и так и не сумели выйти из ниши мелких насекомоядных. До того, как на севере появились специализированные плотоядные формы из креодонтов (рис. 56, а) и современных хищных (Carnivora), в этой роли подвизались своеобразные копытные – *мезонихиды* (рис. 56, б–в). Мезонихиды были всеядными существами (как полагают, «более плотоядными, чем кабан, но менее плотоядными, чем медведь»); они часто достигали размеров гиены, а *эндрюсарх* из палеоцена Монголии был крупнейшим наземным хищным млекопитающим⁷⁶ – его череп достигает в длину 85 см. Как это ни удивительно, именно от мезонихид ведут свое происхождение китообразные.

До олигоцена ситуация в травяных биомах Арктоген и Южной Америки развивалась параллельно. И там, и там основными травоядными являлись копытные – потомки различных кондилартр (на севере – непарно- и парнокопытные, на юге – «южноамериканские копытные»). И там, и там хищники были явно примитивнее своих жертв (на юге – сумчатые, на севере – архаичные всеядные копытные, мезонихиды) – расклад, разительно отличающий палеоген от мезозоя. И там, и там дефицит млекопитающих хищников возмещался за счет рептилий и птиц: сухопутных крокодилов (на юге – себекозухии, на севере – *баурузухии*) и гигантских неслетающих журавлеобразных (на юге – фороракосы, на севере – *диатримы*). Ситуация эта радикально изменилась, когда на эволюционную сцену вышли современные хищные (отряд Carnivora). Лучше всего это видно как раз по немедленному исчезновению в олигоцене всех этих «эрзац-хищников» – всеядных мезонихид, сухопутных крокодилов и диатрим, а также креодонтов (предков карнивор). Интересно, что в то же самое время исчезают и архаичные некопытные растительноядные – диноцераты.

⁷⁶ Именно это существо было описано И. А. Ефремовым в романе «Великая дуга» под названием «гишу – ужас ночей, пожиратель слонов».

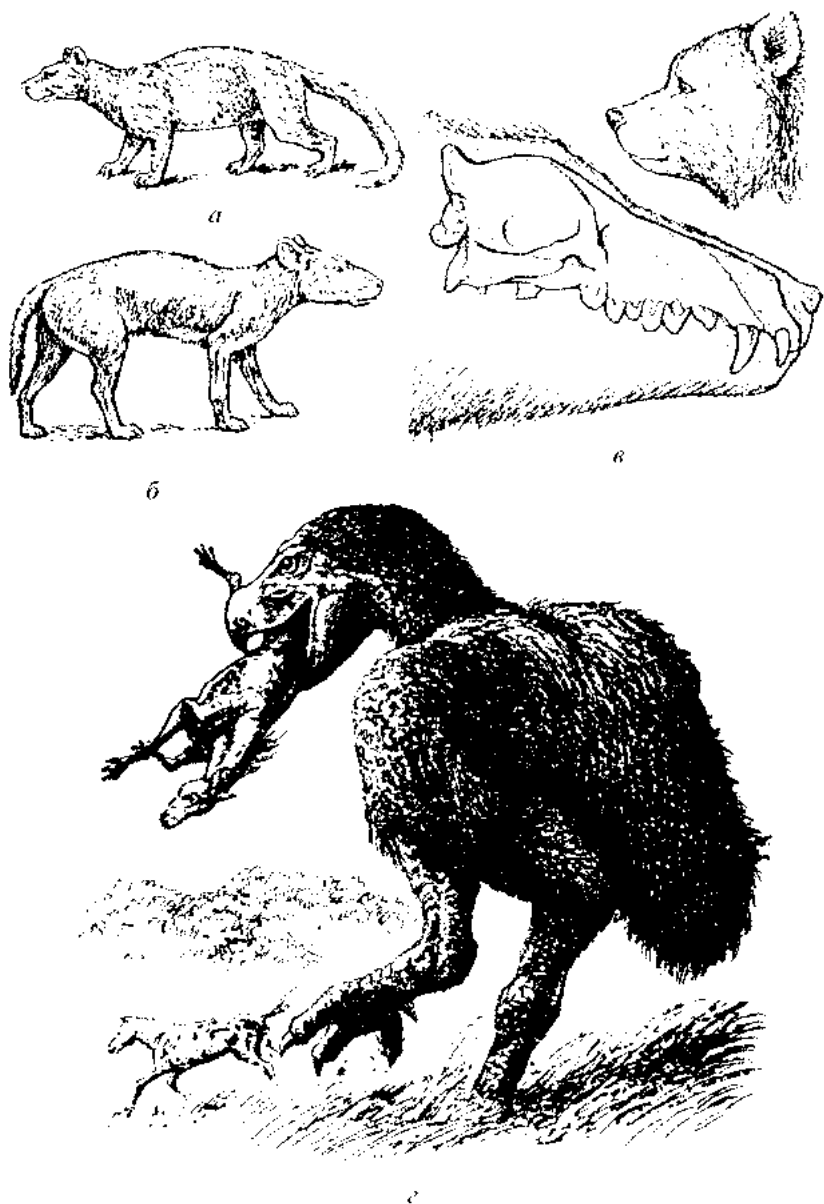


Рис. 56. Раннетретичные хищники Арктогси:
a – креодонт *Patriofelis* (длина около 1,5 м); *б* – собакоподобная мезонихида *Synoplotherium*; *в* – голова гигантской мезонихиды *Andrewarchus* (рядом, в том же масштабе, изображена голова бурого медведя); *с* – диаграмма (по Фентон, 1997, и Norman, 1994)

В миоцене единство территорий Северного полушария возрастает: возникает прямой транссредиземноморский контакт между Европой и Африкой, исчезновение **Тургайского моря** на месте Западно-Сибирской низменности облегчает миграции между Европой и Центральной Азией, а главное – возникают открытые ландшафты в чисто лесной доеле Берингии, и эта территория превращается для степных фаун Азии и Америки из «фильтра» в «коридор». С этого времени травяной биом становится фактически единым по всей Арктике, при этом каждая из территорий вносит свой вклад в становление его фауны, обретающей уже вполне современные черты.

Из Америки приходят травоядные (в смысле не листоядные) лошади, из Азии – *полорогие* (быки и *антилопы*)⁷⁷, из Африки – хоботные (слоны и мастодонты); вместе с еще некоторыми группами копытных, как «новыми» (жирафы и бегемоты), так и «старыми» (носороги), они формируют так называемую **гиппарионовую фауну** (*гиппарион* – одна из трехпалых лошадей). Та же картина и с входящими в гиппарионовую фауну хищными: кошки произошли в Америке, *псовые* – исходно – тоже, однако стайную социальную организацию (ставшую для этой группы ключевым фактором успеха) приобрели уже в Азии, *гиеновые* (тогда среди них были не только падалеяды, но и активные хищники типа гепарда) – в Африке. Интересно, что кошки исходно были саблезубыми. Позже, в миоцене, возникли кошки современного типа, однако возврат к саблезубости (что, очевидно, дает преимущества при охоте на крупную добычу с особо прочной шкурой) происходил у *кошачьих* многократно и независимо.

В начале плиоцена (3–4 млн лет назад) самой природой был поставлен грандиозный эволюционный эксперимент: установилась сухопутная связь между Северной и Южной Америкой через Панамский перешеек, и их фауны – североамериканская (являющаяся частью Арктогеи) и южноамериканская (пребывавшая весь кайнозой в условиях островной изоляции) – вступили в прямой кон-

⁷⁷ Лошади (из непарнокопытных) и полорогие (из парнокопытных) являют собою две вершины в эволюции травоядности. У обоих имеется в пищеварительном тракте «бродильная камера», где симбиотические микроорганизмы дополнительно ферментируют пережеванную траву, однако у полорогих это рубец в передней части желудка, а у лошадей – слепая кишка позади него. Полорогие переваривают пищу медленно и неторопливо, извлекая из нее максимум того, что возможно, а лошади, напротив, прогоняют травяную массу через желудок с предельной быстротой. Наблюдения в африканских саваннах показали, что лошади (зебры), избирательно питаются наиболее грубоволокнистыми травами, делают остальные типы корма более доступными для полорогих (антилоп).

такт между собой. Произошло перемешивание фаун: на севере появились сумчатые, неполнозубые (броненосцы, глиптондонты и наземные ленивцы), кавиморфные грызуны и фороракосы, а на юге – *высшие грызуны (хомякообразные)*, непарнокопытные (лошади и тапиры), парнокопытные (свинообразные, верблюды и олени), хоботные (мастодонты) и хищные (*енотовые, куны, псовые, медведи и кошки*).

Окончательные результаты **Великого американско-го обмена** (как назвал эти события Дж. Симпсон, 1983) оказались для севера и юга весьма различными. Североамериканская фауна просто-напросто обогатилась тремя экзотическими «иммигрантами» – опоссумом, девятипоясным броненосцем и *древесным дикобразом*, тогда как на юге произошла настоящая катастрофа, почище любых астероидных импактов: здесь полностью вымер весь пастбищный комплекс из «южноамериканских копытных», гигантских кавиморфных грызунов, хищных сумчатых и фороракосов, не выдержавших конкуренции с высшими копытными и карниворными хищниками (рис 57). Надо полагать, что судьба австралийских сумчатых и однопроходных – возникни у этого континента прямой сухопутный контакт с Азией – была бы столь же незавидной... Вообще в истории Великого американского обмена легко усмотреть прямые (и печальные) аналогии с человеческой историей: вспомним, чем обернулся «контакт» с европейской цивилизацией для древних самобытных культур доколумбовой Америки и черной Африки.

Кстати, раз уж речь зашла о человечестве... Согласно современным взглядам, человек (как биологический вид) возник именно в травяном биоме: наши обезьяньи предки⁷⁸ входили в состав гиппарионовой фауны. Первые *гоминиды* появились в конце миоцена (5–6 млн лет назад) на территории Восточной Африки. В прежние годы полагали, что гоминиды обособились среди прочих человекообразных обезьян много раньше, в среднем миоцене (12–15 млн лет назад), и не в Африке, а в Азии (тогда среди прямых предков человека числили индийского *рамапитека*). Однако сейчас полагают, что многие крупные миоценовые приматы (азиатские рамапитек и *сиванпитек*, африканский *кениапитек*, южноевропейский *оранопитек*) приобрели «человеческие черты» строения параллельно с гоминидами. Палсоантрополог Р. Фоули (1990) пишет: «Рамапитек, после того как ему было отказано в принадлежности к гоминидам, пополнил

⁷⁸ Мне не хотелось бы вступать здесь в полемический спор с авторами наводнивших Россию «религиозно-просветительских» брошюр. Замечу лишь, что папская энциклика, написанная в 1967 году после Второго Ватиканского Собора, признала: теория Дарвина «верно трактует вопросы происхождения человеческого тела».



Уайкерий малалий
Чатал-Уайкерий
Энсе-Луханий
Современность



Рис. 57. Великий американский обмен (по Корролу, 1993, и Norman, 1994)

Диаграмма замещения «южных» копытных на территории Южной Америки: в прямоугольниках – число родов, на шкале слева – ярусы южноамериканской региональной шкалы

нил ряды избранного общества несостоявшихся предков человека, каждый из членов которого обладал, как поначалу полагали, какой-нибудь уникальной чертой гоминид». Очевидно, мы в очередной раз имеем дело с процессом, который (по аналогии) можно назвать **гоминизацией приматов**.

Первые гоминиды – австралопитски – были небольшими прямоходящими существами (весом 25–50 кг); самцы их были почти вдвое крупнее самок – этот резкий **половой диморфизм** наводит на мысль о том, что они, подобно многим современным приматам, передвигались стаями, не образуя постоянных семей. Около 2,5–3,0 млн лет назад среди австралопитсков обособились две ветви – **робустная** (с массивным скелетом, крупными зубами и сильно выступающей челюстью) и **грацильная** (с легким сложением и относительно большим объемом черепной коробки). Робустные виды (*Australopithecus robustus*, *A. boisei*, *A. crassidens*) были почти чисто растительноядными, тогда как грацильные (*A. afarensis*, *A. africanus*) стали широко использовать животную пищу. Именно среди грацильных австралопитеков обособился 2,5 млн лет назад первый представитель рода *Homo* – *Homo habilis*, «человек умелый», названный так за способность к изготовлению каменных орудий (первые гальки со следами обработки датируются 2,5–2,7 млн лет). Он отличался от австралопитеков возросшим объемом черепной коробки и строением таза, обеспечивавшим более совершенную бипедальность и рождение более «головастых» детенышей.

Итак, человек появился в плиоценовой африканской саванне с ее сухим жарким климатом и с изобилием как копытных и хоботных, так и питающихся ими крупных хищников. От обезьян (и от прочих животных) человека отличает кожа, практически лишенная волосяного покрова, но снабженная огромным количеством потовых желез. Уровень потоотделения у человека во много раз превосходит все, что известно в животном мире, и служит чрезвычайно эффективным механизмом теплосброса (за что, правда, приходится платить жесткой связью с источниками воды). По мнению Р. Фоули (1990), именно этот терморегуляторный механизм плюс прямохождение (вертикально стоящий человек получает на треть меньше энергии от солнечных лучей, чем четвероногое животное) позволили первым людям занять в сообществе саванны совершенно уникальную экологическую нишу «**полуденного хищника**», выйдя из-под безнадежной конкуренции с крупными кошками, которые активны в сумерках, а днем спят.

Первые люди были, судя по всему, не столько охотниками, сколько падальщиками, вроде гиен. Впервые появившиеся каменные орудия были наиболее полезны именно для разделки туш очень крупных

толстокожих млекопитающих. «Такие звери, обычно неуязвимые для хищников, часто лежат нетронутыми некоторое время после смерти, т. е. другие животные не могут разорвать их кожу и добраться до мяса. Вполне вероятно, что при помощи каменных орудий гоминиды могли первыми начать разделку таких туш и, таким образом, [...] одерживали верх в конкуренции с другими животными, питавшимися падалью» (Р. Фоули, 1990). Каменные орудия, возможно, выполняли ту же функциональную роль, что и огромные клыки саблезубых кошек, которых многие палеонтологи считают трупоедами.

Важной формой внутривидовой кооперации, отличающей человека от прочих животных (включая приматов), является **способность делиться пищей**. Это одна из фундаментальных черт человеческого общества, возникающая (по археологическим данным) уже у плиоценовых гоминид, видимо, как результат **разделения труда**: вследствие полового диморфизма самцы и самки порознь занимаются поисками пищи (первые – животной, вторые – растительной), после чего следует неким образом поделить собранную добычу. В дальнейшем возникает необходимость в специальном месте, где этот дележ и происходит – иными словами, в **жилище**. Судя по всему, жилище, разделение труда и дележ пищи возникают уже на самых начальных этапах эволюции человека. Другой комплекс характерных для людей поведенческих реакций связан с заботой о потомстве. Потомство человека зависит от других людей (в первую очередь от родителей) много дольше, чем у любого другого примата. Одно из следствий этого – **высокая степень взаимозависимости человеческих индивидуумов**; это касается не только детей, но и самих взрослых, которых объединяет присутствие малышей, нуждающихся в заботе. Доказательством замедленного созревания детенышей мог бы служить характер прорезывания зубов (ранние гоминиды действительно демонстрируют это свойство). Все это приводит к тому, что основой человеческого поведения становится **кооперация между индивидуумами**.

Другая (в некотором смысле зеркальная) черта, отличающая гоминид, – категорическая неспособность ужиться со своей «дальней родней»: виды рода *Homo* сугубо аллопатричны, т. е. не сосуществуют сколь-нибудь продолжительное время. В раннем плейстоцене (1,6 млн лет назад) на смену «человеку умелому» пришел «человек прямоходящий» – *Homo erectus*, которого прежде называли питекантропом; именно в это время полностью вымирают австралопитеки. Примерно 1,2–1,0 млн лет назад «человек прямоходящий» вышел за пределы Африки и заселил Южную Азию и Европу, а 400 тыс. лет назад исчез, освободив место для «человека разумного» – *Homo sapiens*. Термином «**архаичные**» *Homo sapiens* обозначают людей,

живших в интервале 300–40 тыс. лет назад. Наиболее известны из них европейские неандертальцы (возраст 70–30 тыс. лет) – низкорослые, массивного сложения, с выступающей челюстью, но с мозгом даже более объемистым, чем у современного человека. *Homo sapiens* современного типа (*кроманьонец*) появился около 100 тыс. лет назад – и тоже в Восточной Африке. Он заселил Европу 30–40 тыс. лет назад и вытеснил неандертальца (злые языки бестактно уточняют: «съел»), практически не смешиваясь с ним.

Вопрос о разумности видов *Homo*, предшествующих нашему, сводится лишь к спору о терминах («А что есть разум?..»). Во всяком случае, хабилисы уже изготавливали каменные орудия (2,5 млн лет назад), поздние питскантропы пользовались огнем (500 тыс. лет назад), а неандертальцы хоронили своих умерших, совершая сложные погребальные обряды, и создавали произведения изобразительного искусства.

Вот замечательный сюжет для любителей так называемой альтернативной истории: 100 тыс. лет назад Африка оказалась начисто изолированной от остального мира (это действительно произойдет в будущем, через пару миллионов лет, когда до конца раскроется Красноморский рифт) и на планете возникли две цивилизации – кроманьонская в Африке и неандертальская в Евразии. Случись такое, флегматичные неандертальцы, может быть, создали бы что-нибудь более пристойное, чем то, что мы видим вокруг себя... Впрочем, вряд ли. Скорее всего, дело и в этом случае закончилось бы кроманьонской конкистой с «окончательным решением неандертальского вопроса».

Четвертичный период (антропоген): Великое оледенение. Ледниковая теория. Перигляциальные сообщества и мамонтовая фауна



Четвертичный период, или антропоген, – самый последний отрезок кайнозоя, начавшийся около 2 млн лет назад. Наиболее существенная черта этого времени – существование в высоких широтах нашей планеты **покровных оледенений**; во время **ледниковых эпох** они распространялись на юг до 40-х широт (рис. 58), а во время **межледниковий** – «сжались» до примерно нынешнего состояния (когда ими покрыта лишь Антарктида в Южном полушарии и Гренландия – в Северном). Разделение четвертичного периода на плейстоцен (Великое оледенение) и начавшийся 10–12 тыс. лет назад голоцен (время, в которое мы живем) в значительной степени условно: часто говорят, что на самом деле голоцен – это просто-напросто одно из плейстоценовых межледниковий, причем даже не самое крупное.

Вероятно, вам доводилось встречать где-нибудь на краях полей и на лесных опушках окатанные гранитные валуны, иногда с характерной «штриховкой», хотя никаких скальных выходов в окрестностях нет и в помине. По нынешнему времени любой школьник знает, что эти **эратические** (т. е. блуждающие) **валуны**, часто достигающие размеров танка, были перенесены от мест выхода соответствующих скальных пород движением древнего ледника, покрывавшего некогда обширные территории Европы и Северной Америки. Однако в 1837 году, когда швейцарский геолог Л. Агассис выдвинул свою теорию существования в истории Земли **ледникового периода**, основываясь именно на сходстве между эратическими валунами равнинной Европы и теми окатанными штрихованными булыжниками, которые на наших глазах вытаскивают из-под краев альпийских ледников, его разве что не подняли на смех. Тогда не только широкая публика, но и геологи не сомневались, что все эти валуны разносились чудовищными потоками воды и грязи во время библейского Всемирного потопа.



a



б

Рис. 58. Оледенение Северного полушария:
a – в наши дни; *б* – в последнюю ледниковую эпоху

(по Имбри, 1988)

<http://jufassit.ru/>

Здесь необходимо сделать одно замечание. Читатель современных учебников и популярных книжек зачастую выпосит из них впечатлени-е, будто все геологи-диллювиалисты, считавшие эрратические валуны и другие ледниковые (как это теперь нам известно) отложения «наносами» (диллювием) Всемирного потопа, были либо недоумками, либо религиозными мракобесами. Вот уж неправда! Да, конечно, Церковь освящала своим авторитетом теорию потопа. Да, конечно, выдающийся английский геолог У. Бакленд в торжественной лекции, открывавшей его курс в Оксфорде и названной «Объяснение связи между геологией и религией», выражал убежденность в том, что главная цель геологической науки – «подтвердить данные религии и показать, что известные ей факты согласуются с описанием Сотворения мира и Потопа, которые мы находим в заповедях Моисея». Однако в том-то и дело, что аргументация диллювиалистов была при этом именно научной, а не теологической (основанной на комментировании священных текстов).

Так, в 1821 году Бакленд исследовал найденные в одной из йоркширских пещер скелеты гигантских гиен и разрозненные кости 23 вымерших видов млекопитающих (львов, слонов, бегемотов и пр.). Он пришел к выводу, что пещера была гиеновым логовом, затопленным при Всемирном потопе. О том, что допотопные звери действительно утонули, свидетельствовало, по его мнению, положение костей, а также соотношение костей с перекрывающим их неслоистым суглинком. Изучив сталагмиты, выросшие поверх осадка, он установил, что возраст потопа – 5–6 тыс. лет, что замечательно совпадает с библейскими «датировками». Заключение Бакленда относительно конкретного седиментогенеза⁷⁹ впоследствии оказались ошибочными, однако методологически эти его построения совершенно корректны. Или другой пример. Предполагалось, что транспортировку эрратических валунов на сотни километров обеспечивали гигантские волны; они возникали лишь при Всемирном потопе, и в настоящее время ничего похожего в природе не наблюдается. Возможная динамика этих волн – их называли «волнами трансляции» – стала предметом тщательного анализа. Гидродинамические расчеты, выполненные математиками Кембриджского университета, дали точные характеристики глубин и скоростей течения водных масс потопа⁸⁰. Кроме того,

⁷⁹ Седиментогенез – процесс накопления и окончательного осаждения осадков в водной среде.

⁸⁰ История эта весьма назидательна в том смысле, что факт наличия у некоторой естественно-научной гипотезы математической модели (например, как в знакомых нам «импактных» гипотезах мелового вымирания) не должен гипнотизировать естествоиспытателя; математика – всего лишь инструмент (как та астролябия Остапа Бендера, которая «сама меряет... Было б только чего мерить»), который сам по себе истинности не гарантирует.

в 1833 году Ч. Лайель модифицировал классическую теорию: в рамках его **дрифтовой гипотезы** эрратические валуны транспортировались не текущей водой, а дрейфующими льдами и отлагались по мере их таяния; к тому времени полярным исследователям уже было известно, что айсберги иногда содержат вмержшие в лед валуны.

Однако ни лайелева гипотеза, ни классическая концепция неспособны были объяснить целый ряд фактов. Так, из **гипсометрического** (высотного) распределения «дрифтовых» наносов следовало, что уровень Океана некогда повышался на 1,5 км. Но откуда же бралась вся эта вода и куда она подевалась потом? Тут уж диллювиалистам приходилось прибегать к совершенно фантастическим допущениям: массы воды изливались у них из колоссальных подземных резервуаров, а потом столь же внезапно уходили в неведомые пустоты; гигантская комета задевала земную поверхность, порождая приливные волны, перехлестывавшие через высочайшие горы, и т. п. Неудивительно, что **гляциальная теория** Агассиса, наглядно демонстрировавшая, каким именно образом эрратические валуны, **морены** (несортированные массы гравия, камней и глины) и прочие «следы потопа» на наших глазах отлагаются горными ледниками, через некоторое время одержала решительную победу; ее приняли даже такие оппоненты Агассиса, как упомянутые выше Лайель и Бакленд (что в науке случается не так уж часто). Более того, иногда шутят, что перешедший на гляциалистские позиции Бакленд с его гигантским научным авторитетом сыграл для распространения ледниковой теории примерно такую же роль, как император Константин – для христианства.

Путем наблюдения за современными **гляциальными процессами** установлено, что ледники образуются из снега в местах, где он скапливается в количествах, превышающих летнее таяние. Снег слеживается в плотный **фирн**, а когда толщина снежного пласта достигает 30 м, нижние его слои под собственным весом начинают обращаться в чистый лед. Лед обладает замечательным свойством: под давлением он «течет», создавая водяную «смазку», понижающую трение (благодаря чему мы можем кататься на коньках). Дальнейшее увеличение толщины снежно-ледяных масс ведет к тому, что они начинают медленное движение, которое будет тем быстрее, чем толще ледник (и, соответственно, чем выше создаваемое им давление). Движущийся лед способен не только захватывать свободно лежащие обломки и мелкозем, но и отрывать целые глыбы коренных пород. Валуны, щебень и песок, вмороженные в придонные слои движущегося ледника, выполняют роль гигантского напильника, который сглаживает и шлифует (а местами, наоборот, царапает) каменные поверхности, служащие ледниковым ложем. При этом подо льдом форми-

руются своеобразные толщи валунных суглинков и песков, отличающиеся высокой плотностью, связанной с воздействием ледниковой нагрузки, – **основная, или донная, морена**.

Размеры ледника определяются равновесием между количеством ежегодно выпадающего на него снега и той его долей, что успевает растаять и испариться за теплые сезоны. При потеплении климата края ледников отступают на новые (равновесные) рубежи. Концевые части ледниковых языков «мертвеют», их лед перестает двигаться и постепенно стает. Включенные ранее в «мертвый» лед валуны, песок и суглинок высвобождаются, образуя вал, повторяющий очертания ледника, – **конечную морену**; другая часть обломочного материала (в основном песок) выносится потоками талой воды и отлагается вокруг в виде **флювиогляциальных равнин (зандров)**. Со временем геологи выяснили, что подобные потоки практически так же действуют и в глубине ледников, заполняя флювиогляциальным материалом трещины и внутрiledниковые *каверны*. После стайвания ледниковых языков с такими заполненными пустотами на земной поверхности остаются – **поверх вытаявшей донной морены** – хаотические нагромождения холмов различной формы и состава: **яйцевидные (при виде сверху) друмлины**, вытянутые на манер железнодорожных насыпей вдоль оси ледника (и перпендикулярно конечным моренам) **озы** и неправильной формы *камь*. Замечательно четко все эти формы **ледникового ландшафта** представлены в Северной Америке: граница древнего оледенения маркирована здесь конечно-моренным валом с высотами до 50 м, протянувшимся поперек всего континента от восточного его побережья до западного. К северу от этой «Великой китайской стены» ледниковые отложения представлены в основном мореной, а к югу от нее – **плащом флювиогляциальных песков и галечников**.

Поначалу геологи полагали, что покровное оледенение возникло на Земле лишь однажды (как и Потоп): ледник надвинулся, а затем отступил в свое нынешнее положение, оставив на память о себе все эти моренные гряды, камовые холмы и зандровые поля. Впоследствии, однако, обнаружили свидетельства многократности оледенений: заключенные между разновозрастными слоями морены слои торфа и даже гумусированные почвенные горизонты. Для образования почвы подобного рода необходимы достаточно теплый климат и обильная растительность – значит, холодные ледниковые эпохи (когда отлагались морены) перемежались с теплыми межледниковьями. В 1909 году А. Пенк и А. Брюкнер установили, что изученные ими древние галечные террасы с бортов альпийских речных долин аккумулировались в ледниковые эпохи (когда интенсивное морозное выветривание и отсутствие растительности ускоряли эрозию), а в теплые межледниковья начинался их размыв. Они выделили для Центральной Европы четыре

ледниковые эпохи, названные по соответствующим альпийским речкам – **гюнц, миндель, рисс и вюрм**. Впоследствии сходная последовательность плейстоценовых событий была установлена и для остальных территорий Северного полушария: в Восточной Европе различают окское (лихвинское), днепровское, московское и валдайское оледенения, в Северной Америке – небраскское, канзасское, илинойское и висконсинское.

Итак, подтвердив и развив теорию Агассиса, геологи оказались перед лицом проблемы: в чем же причина оледенений? Что вызывало рост ледниковых покровов прошлого и почему, распространившись почти на треть суши, они вдруг начинали отступать? «Астрономические» гипотезы усматривали причину этих изменений в периодическом сокращении количества тепла, поступающего на Землю от Солнца. Другая группа гипотез акцентировала внимание на том, что оледенение – лишь одно из звеньев глобальной климатической системы и что система «ледниковый щит – океан – атмосфера» работает как единая гигантская машина; суть дела, заключали они, не в количестве тепла, поступающего на Землю, а в том, насколько равномерно это тепло распределено по поверхности планеты.

Соляная гипотеза, предполагающая периодические падения светимости Солнца, не имеет ныне сторонников: по мнению астрофизиков, звезды спектрального класса G-2, к которому относится наше Солнце, к подобным глупым шуткам совершенно не склонны. Зато весьма популярна теория астронома М. Миланковича (1924), связывающая оледенения с изменениями летней **инсоляции** (поступления солнечной радиации) в высоких широтах обоих полушарий, что, в свою очередь, обусловлено циклическими изменениями трех параметров орбитального движения Земли вокруг Солнца (вариациями наклона земной оси и пр.). Сделав поправки на эффекты менявшегося альбеда (отражательной способности земной поверхности), он рассчитал сдвиги в географическом положении границ ледниковых покровов за последний миллион лет, которые неплохо совпали с периодизацией европейских оледенений. Как на инсоляционных кривых Миланковича, так и на палеоклиматическом графике Пенка и Брюкнера ледниковые эпохи запечатлелись в виде коротких резких пульсаций, отделенных друг от друга длинными интервалами, и при этом «Великое межледниковье» (между минделем и риссом) занимает на графике то же место, что и предсказанный Миланковичем длительный теплый интервал (рис. 59). Впоследствии картина оказалась гораздо более сложной, чем это представлялось в 30–40-е годы, однако ныне существование 100 000-летних климатических циклов, порождаемых орбитальными возмущениями, имеет вполне солидное обоснование.

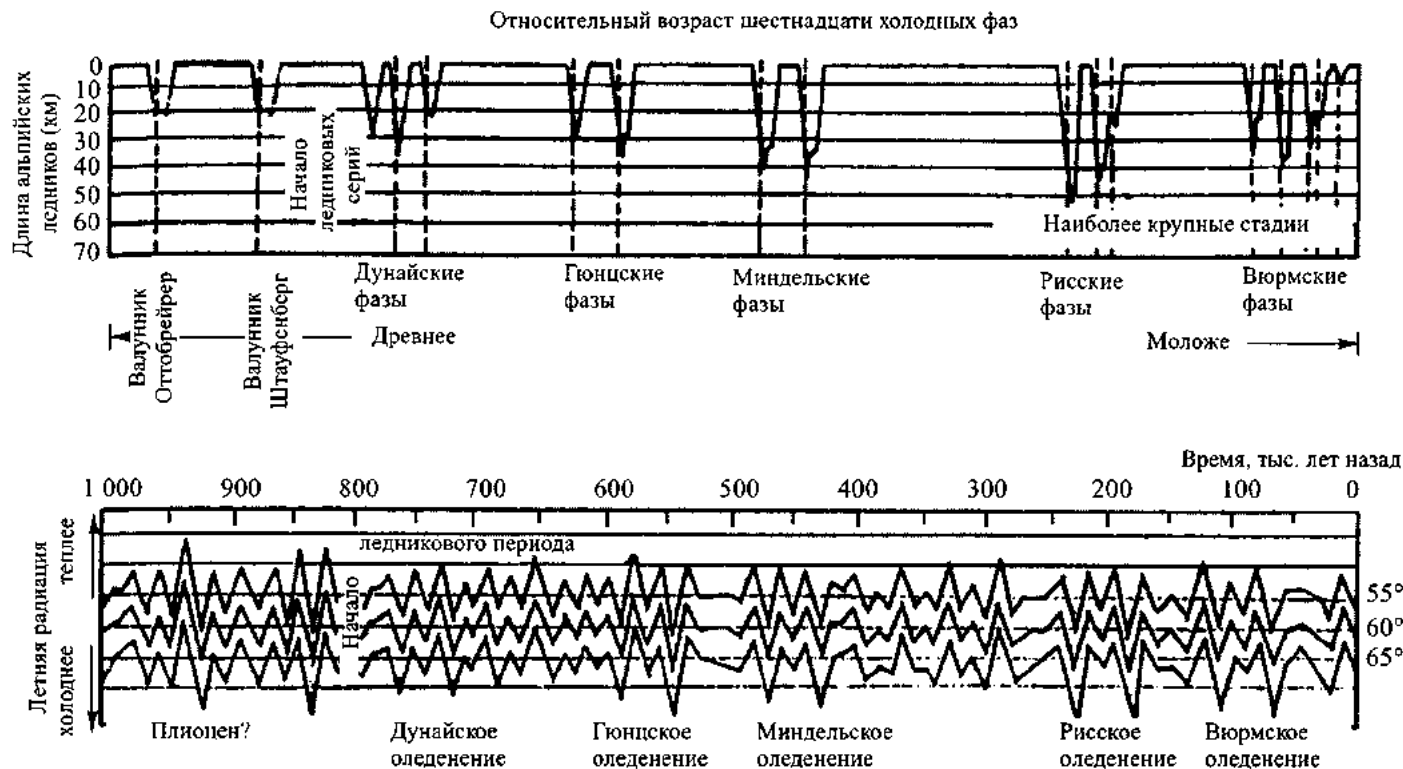


Рис. 59. Проверка теории Миланковича: сопоставление климатической истории Европы (вверху) с инсоляционными кривыми Миланковича, рассчитанными для 55-й, 60-й и 65-й широт (внизу) (по Имбри, 1988)

Теория Миланковича (в ее современных вариантах) удовлетворительно описывает динамику похолоданий и потеплений в н у т р и ледникового периода, однако, к сожалению, не отвечает на вопрос о наступлении самого этого периода: вполне очевидно, что вся эта астрономическая циклика была точно такой же и в предшествующие плейстоцену эпохи, но никаких оледенений при этом не порождала. Поэтому с середины 50-х годов стал расти интерес к «земным» гипотезам оледенений, переносящим акцент на динамические взаимодействия в системе «оледенение – океан – атмосфера»; мы уже упоминали об обратных парниковых эффектах, порождаемых изменениями атмосферного соотношения CO_2/O_2 , и о работе морских течений при различном расположении материков.

Одной из самых интересных представляется гипотеза климатологов М. Юинга и У. Донна (1956). Задавшись вопросом «почему оледенение не возникает сейчас, когда температурные условия Арктики вроде бы вполне тому благоприятствуют?» – они сочли это следствием **дефицита осадков**⁸¹. Главный тезис их гипотезы: решающее условие возникновения оледенения в Арктике – усиление притока несущих влагу воздушных масс и усиление снегопадов; от этого ледник начинает нарастать, альbedo увеличивается, температура падает... ну, дальше – ясно. Вопрос: что же за фактор повышал влажность в арктических широтах? Ответ: освобождение Ледовитого океана от его ледового панциря в результате усиления притока теплой воды из Северной Атлантики. При отсутствии покрова морских льдов этот океан должен становиться мощнейшим испарителем, воздух над ним – «заряжаться» водяным паром, а интенсивность снегопадов над окружающей сушей – резко возрастать; рост альbedo доводит падение температуры до ледниковой эпохи. А вот дальше самое интересное! В некоторый момент похолодание достигает той точки, когда Ледовитый океан вновь замерзает, и тогда начинается **дегляциация**: потеряв главный источник атмосферного питания, ледниковые покровы начинают «сжеживаться». Ледник тает, при этом уровень океана повышается, ветви теплого Северо-Атлантического течения вновь прорываются в Арктику, растапливают ее морские льды – и цикл начинается по новой.

Существование этой парадоксальной автоколебательной системы, в которой оледенение порождается потеплением, а дегляциация –

⁸¹ То, что ледник возникает не столько «от холода», сколько «от сырости», известно достаточно давно. Покровное оледенение достигало максимума в теплых и влажных приатлантических областях, тогда как в сухой и холодной Восточной Сибири и на Аляске существовали лишь локальные горные ледники (см. рис. 58).

похолоданием, нашло недавно косвенное подтверждение при изучении донных отложений Атлантики: оказалось, что в плейстоцене Гольфстрим периодически исчезал; при этом выяснилось, что усиление Гольфстрима действительно совпадает с периодами похолоданий, и наоборот. Вообще один из главных вопросов, на которые приходится отвечать «земным» гипотезам (подразумевающим примерное постоянство инсоляционного баланса планеты), сводится к тому, каким образом прекращается разрастание ледника; по идее этот процесс должен идти с положительной обратной связью. Ведь рост ледника приводит (через увеличение альбедо) к падению температуры, что еще увеличивает ледник – и так до тех пор, пока льдом не покроется вся планета... Один из наиболее убедительных ответов состоит в том, что по достижении ледником некоего порогового размера над ним (именно из-за высокого альбедо) возникает постоянно действующий антициклон (область высокого атмосферного давления), который усиливается по мере роста ледника и в конце концов лишает его «питания» – осадков. Таким образом, климат **перигляциальных** (окружающих ледник) территорий должен быть холодным и сухим, что полностью подтверждается палеонтологическими данными. В этих ландшафтах складывается весьма специфическая фаунистическая группировка с сочетанием **криофильных** (холодолюбивых) и **ксерофильных** (сухололюбивых) элементов, которую А. Я. Тугаринов (1929) назвал **тундростепной**; типично тундровые (влаголюбивые) элементы встречаются здесь лишь близ водотоков.

Сейчас группировки, сходные с перигляциальными, сохранились в виде так называемых **реликтовых степей** – островков среди таежного и лесотундрового ландшафта, приуроченных к южным склонам гор Северо-Восточной Сибири и Аляски, а также в холодных засушливых высокогорьях Центральной Азии (здесь их называют «пастбищем яков»). Реликтовые степи, как и тундра, представляют собой безлесые сериальные стадии к хвойным таежным климаксам – соответственно, ксеро- и гидросерию; соотношение площадей, занимаемых в ареале сукцессионной системы сообществами ксеро- и гидросериального ряда, определяется климатической ситуацией. В перигляциальном ландшафте, где вся вода вымерзает на массе ледника (как в морозилке холодильника) и ситуация складывается фактически аридная, доминируют криоксерофильные тундростепи, а настоящие тундры существуют лишь в виде приводных сообществ. Когда же ледниковая эпоха заканчивается и наступает межледниковье, ситуация меняется на обратную. Ледник тает, высвобождая массы воды, и доминировать на освобождающейся ото льда территории начинают сообщества гидроряда (тундра – это в некотором смысле чудовищно разросшееся таежное моховое болото), тундростепи же съе-

живаются до крохотных островков «реликтовых степей» на сухих прогреваемых южных склонах.

Тундростепь отличалась тем, что травяной ярус ее формировали в основном не мхи (как в тундре), а злаки; здесь складывался крайне криофильный вариант уже знакомого нам (по главе 13) травяного биома с его высокой биомассой пастбищных копытных и хищников – **мамонтовой фауны**. В ее составе были причудливо смешаны виды, приуроченные ныне к тундре (северный олень, овцебык, леминги), к степям (сайгак, лошадь, верблюд, бизон, суслики), а также виды, характерные лишь для этого сообщества и исчезнувшие вместе с ним: *мамонт*, *шерстистый носорог*, саблезубый тигр (*смилодон*), гигантская гисна (рис. 60). Исчезновение мамонтовой фауны, произошедшее в начале голоцена, одни исследователи связывают с климатическими изменениями, другие же считают этих животных жертвами человека («охотников на мамонтов»). Сторонники **гипотезы «антропогенного вымирания»** резонно указывают, что все предыдущие межледниковья, когда еще не было человека, криофильная мамонтовая фауна пережила вполне спокойно. Сторонники **гипотезы «климатических воздействий»** (опять-таки резонно) возражают, что голоценовое вымирание было наиболее масштабным не в относительно

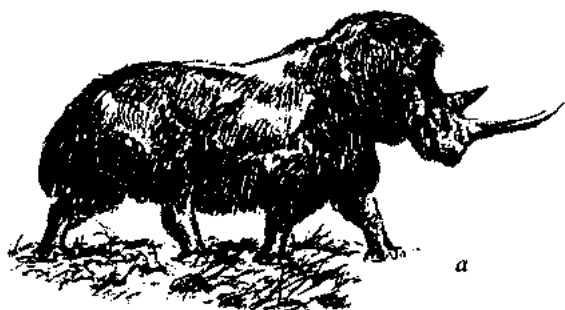


Рис. 60. Вымершие представители мамонтовой фауны:
а – шерстистый носорог; *б* – смилодон
(по Трофимову, 1965)

густо заселенной Евразии, а в практически безлюдной в те времена Северной Америке (человек проник сюда лишь около 10–12 тыс. лет назад из Азии через Берингов пролив); на прародине же человечества – в африканских саваннах – никаких вымираний вообще не было. Кроме того, вымирание захватило не только крупных травоядных и хищников, но и целую кучу маммальной мелочи, которая никак не могла быть для кроманьонцев ни добычей, ни врагами, подлежащими целенаправленному уничтожению.

Представляется, что наиболее близок к истине В. В. Жерихин (1993): «Каждый тип травяного биота произведен от вполне определенной сукцессионной системы с лесным климаксом (в случае тундростепи от тайги. – К. Е.). При вторичном сильном сокращении площади травяных сообществ они могут полностью утратить комплекс (поддерживающих их. – К. Е.) крупных травоядных, а тем самым и эндогенную стабильность. В этом случае они могут вновь приобрести статус сериальных. Ярким примером могут служить современные реликтовые тундростепи, сохранившиеся в таежных сукцессионных системах после полного исчезновения тундростепного биота». В момент таяния ледника и резкого увлажнения климата расширяются моховые тундры и сокращаются злаковые тундростепи, служащие пастбищем для мамонтовой фауны. Дополнительные неприятности для популяций этих животных создает то, что тундростепной ландшафт оказывается «нарезанным» на «острова»: и из теоретической экологии, и из современной практики заповедного дела известно, что для крупных животных несколько мелких резерватов хуже одного крупного (равного им по площади). Вот в этих-то, кризисных, условиях человек мог нанести мамонтовой фауне последний удар: выборочно уничтожая крупных копытных, он значительно ускорил превращение тундростепей в лесные сообщества. А дальше процесс пошел неостановимо, с положительной обратной связью, пока не исчез весь этот фаунистический комплекс (хотя часть его сохраняется ныне в фауне тундр и степей). Отметим, что дольше всего мамонт выжил на острове Врангеля (открытый недавно карликовый подвид, около 1,5 м в холке, вымер 5 тыс. лет назад – против 10–12 тыс. лет на континенте), где и поныне широко распространены реликтовые степи.

Самое же интересное то, что итоговое воздействие катастрофических (по любым меркам) плейстоценовых оледенений на биоту Северного полушария оказалось совершенно ничтожным. Да, вымерло некоторое количество млекопитающих из мамонтовой фауны, но, во-первых, темпы этого вымирания не превышают средних по кайнозою, а во-вторых, как мы теперь знаем, мамонтовая фауна вымерла скорее в результате прекращения оледенения. Известен лишь

один вымерший вид четвертичных насекомых (если не считать гигантского кожного овода, паразитировавшего на мамонте, и нескольких видов североамериканских жуков-навозников – те исчезли вместе со своими хозяевами и прокормителями); что же касается растений, то они, похоже, не пострадали вовсе. Создается отчетливое впечатление, что в плейстоцене менялось лишь географическое распространение экосистем (широколиственные леса временно отступали к югу, а на севере изменялось соотношение площадей, занятых сообществами гидро- и ксеросериального ряда) и отдельных видов (в перигляциальных сообществах Европы появлялись жуки, ограниченные ныне степями Якутии и Тибетом)⁸². Все это лишний раз свидетельствует о том, что экосистемы в норме обладают колоссальной устойчивостью, и разрушить их внешними воздействиями – даже катастрофическими – практически невозможно. Особенно замечательно плейстоценовая ситуация смотрится на фоне «тихих» внутрисистемных кризисов вроде среднемиоценовой ангиоспермизации – заведомо не связанной ни с какими импактами и драматическими перестройками климата, но вызвавшей обвальное вымирание в наземных и пресноводных сообществах.

С другой стороны, влияние плейстоценовых оледенений на климат планеты отнюдь не ограничивалось высокими ее широтами. Разрастание ледниковых щитов близ полюса тут же аукнулось на экваторе невиданным иссушением тропического пояса: установлено, что дождевые тропические леса Южной Америки периодически съезжались до нескольких десятков крохотных пятачков-«резерватов» в среднем течении Амазонки, а всю эту территорию занимали сухие саванны. Более того, есть серьезные основания полагать, что пустыни наиболее распространенного ныне на Земле средиземноморского типа⁸³ возникли лишь в плейстоцене. Если пустыни берегового и

⁸² Необходимо помнить, что появление на территории лесной зоны этих степных (т. е. вроде бы южных) видов маркирует не потепления, как иногда ошибочно полагают зоогеографы, а именно ледниковые эпохи.

⁸³ Существующие на Земле пустыни делят по динамике выпадения осадков на три типа. **Береговые пустыни** развиваются там, где к жарким побережьям подходят холодные морские течения (Намиб, Атакама): здесь осадков, считай, вовсе нет; жизни, соответственно, тоже. **Пустыни центральноазиатского типа** (Гоби, Бетпак-Дала): в них осадки «равномерно размазаны» по всему году – и потому жизнь тут есть весь год, но едва теплится. **Пустыни средиземноморского типа** (Сахара, Каракумы, Большая Песчаная пустыня в Австралии): здесь осадков столько же, что и в предыдущем типе, но только все они выливаются разом, за две-три недели; тут происходит краткий и бурный расцвет жизни (разнообразные эфемеры), которая затем переходит в латентное состояние – до следующего года.

центральноазиатского типа, грубо говоря, являются пустынями всегда, то средиземноморские пустыни становятся таковыми временно, в зависимости от глобальной климатической обстановки, т. е. от взаимодействий в системе «оледенение – атмосфера – океан». Например, иссушение Сахары (наступление песков на саванну) идет буквально на наших глазах: первые европейские путешественники застали озеро Чад настоящим внутренним морем, а в реках нагорья Тибести, что в самом центре Сахары, еще в 20-е годы прошлого века жили крокодилы.

Многие из этих климатических изменений повторялись «в миниатюре» на памяти человечества. На рис. 61 представлена кривая зимних температур в Европе за последнее тысячелетие. Во время так называемого **Малого ледникового периода** (1450–1850 гг.) ледники повсеместно наступали и их размеры превосходили современные (снежный покров появлялся, например, в горах Эфиопии, где его ныне не бывает). Во время же предшествовавшего тому **Атлантического оптимума** (900–1300 гг.) ледники сократились и климат был заметно мягче нынешнего (вспомните: именно в эти времена викинги назвали Гренландию «Зеленой страной»); следствием потепления в высоких широтах стало увеличение количества осадков, выпадающих в аридном поясе.

Итак, на севере стало тепло и, как писано в одном хорошем романе о викингах, «наступили времена изобилия и достатка, когда собирался такой прекрасный урожай ржи, а улов сельди был настолько велик, что большинство людей легко могли прокормить себя (что в Средневековье случалось нечасто. – К. Е.)». Итог этого «изобилия

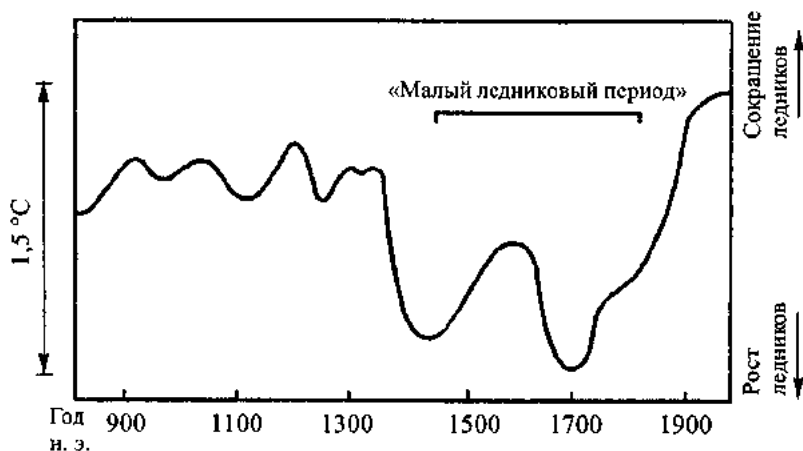


Рис. 61. Климат последнего тысячелетия (по Имбри, 1988)

и достатка» – норманская экспансия в Европе: «датская дань»⁸⁴ в Англии, варяжские дружины при всех состоятельных государях, колонизация Исландии и Гренландии, плавания в Америку. То же самое – на юге, где стало влажно, пустыня обратилась в степь; такое же «изобилие и достаток» посетило кочевые скотоводческие народы Центральной Азии; итог – «Монгольское нашествие» от Китая до Адриатики. На это же время приходится и расцвет городских цивилизаций в африканских саваннах – Канем, Гао, Гана, Мали, Ифе... О климатических воздействиях на судьбы человеческих цивилизаций можно говорить много, однако тут я уже явно начинаю отбивать хлеб у историков; как раз в такие моменты Шахерзада «прекращала дозволенные ей речи» – и была совершенно права.

Дополнение к главе 14

Историческая биогеография. Викариантная модель и концепция «оттесненных реликтов». Фитоспрединг

Биогеография – наука о закономерностях географического распространения живых существ. Вполне очевидно, что всякое живое существо экологически связано с определенным типом ландшафта, а если смотреть шире – с одной из природных (ландшафтно-климатических) зон: белый медведь – с арктическими льдами, лось – с тайгой, верблюды – с пустыней. С другой стороны, **ареал** (область распространения) некоей группы организмов в той или иной степени отражает и историю его формирования: район происхождения, время расселения, действие преград (кавиморфные грызуны, *широконосые обезьяны* и неполнозубые ограничены Южной Америкой, что отражает долгую изоляцию этого континента, нарушенную лишь недавно возникновением Панамского перешейка). В соответствии с этими двумя аспектами биогеографию подразделяют на **ландшафтную** (которая является фактически разделом экологии) и **историческую**. Например, верблюды распространены ныне в пустынях Азии – Центральной (двугорбый бактриан) и Передней (одногогорбый драмодер). Так вот, ландшафтная биогеография призвана ответить на вопрос о том, почему верблюды живут в зоне пустынь (а не в субтропических лесах или, скажем, в тайге), а историческая – почему верблюды распространены лишь в Азии и отсутствуют в Австралии

⁸⁴ Дань, которую английские короли в X–XI веках были вынуждены выплачивать викингам, регулярно вторгавшимся на Британские острова.

и Северной Америке (где есть вполне вроде бы подходящие для них пустыни).

Возможных вариантов тут два: то ли верблюды по каким-то причинам не достигли этих континентов, то ли они здесь раньше жили, но вымерли. Однако можно ли прийти к определенным и историческим выводам, исходя лишь из особенностей их современного распространения? Оказывается, можно. Ламы, ближайшие родственники верблюдов, распространены в Южной Америке, так что каким бы путем ни расселялись *мозоленогие* (хоть из Азии в Южную Америку, хоть наоборот – из Южной Америки в Азию), миновать Северную Америку они никак не могли. Соответственно, на этом материке мозоленогие наверняка жили, но вымерли, а вот Австралии этот подотряд, видимо, не достиг – так же, как все прочие плацентарные млекопитающие (кроме летучих мышей). Ископаемые находки подтверждают эту реконструкцию (верблюды произошли в Северной Америке и исчезли там совсем недавно), однако так бывает далеко не всегда.

Давайте попытаемся реконструировать историю сумчатых, исходя лишь из их современного распространения – Австралия и Южная Америка (опоссум проник в Северную Америку из Южной недавно, по панамскому мосту). В прежние годы, когда положение материков принималось неизменным, приходилось предполагать, что сумчатые возникли в Северном полушарии, затем проникли в Австралию (из Азии) и Южную Америку (из Северной), после чего вымерли на северных материках. По нынешним же временам логично предположить, что группа эта никогда не проникала на территорию Арктогеи (ну, кроме опоссума), будучи на протяжении всей своей истории изолированной на южных материках – так же, как, например, «южноамериканские копытные». Она возникла в конце мела, когда фрагмент Гондваны, объединявший Южную Америку, Австралию и Антарктиду, был уже изолирован от остального мира, и расселилась по нему до эоцена, когда от него отделилась Австралия. Ископаемые находки, однако, рисуют иную картину. Сумчатые действительно появились в Южной Америке в позднем мелу, а потом через Антарктиду проникли в Австралию; но родиной их является Северная Америка, откуда они – через Гренландию – заселили также Западную Евразию, где дожили до неогена, так и не проникнув ни в Юго-Восточную Азию, ни в Африку (рис. 62).

Рассмотренная ситуация наглядно демонстрирует два момента. Во-первых, насколько опасно в историко-биогеографических реконструкциях опираться лишь на современное распространение группы (что делается биогеографами сплошь и рядом). Во-вторых, насколько эти реконструкции зависят от концепций, господствующих в геологии, – о корректности таких концепций биогеографы (естественно!) профес-



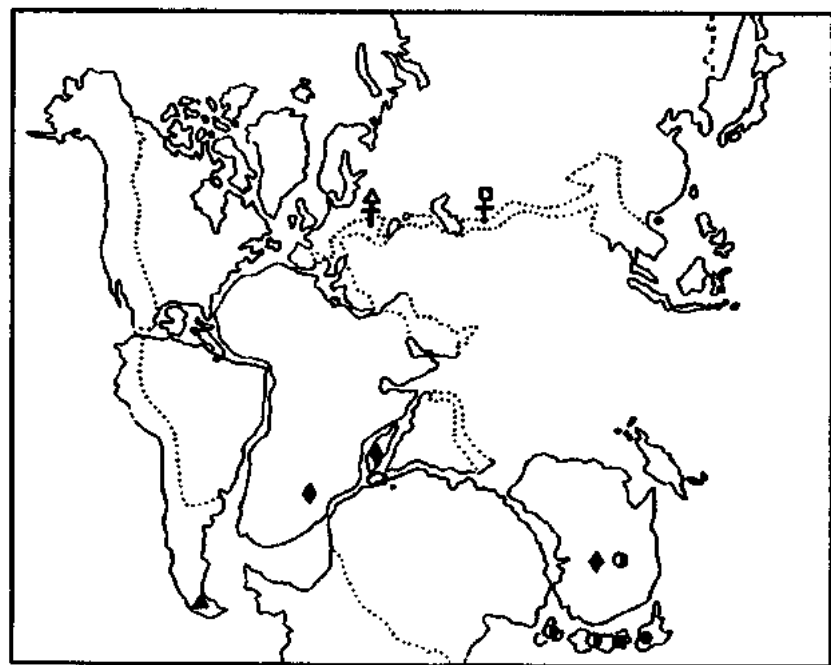
Рис. 62. Географическая история сумчатых: пути расселения из центра происхождения (по палеонтологическим данным) (по Norman, 1994)

сионально судить не могут и вынуждены много принимать «на веру». В этом смысле весьма показательна история изучения **дизъюнктивных** (разорванных) трансокеанических ареалов.

Многие животные и растения распространены лишь на южных оконечностях материков Южного полушария, разобщенных ныне океанами (рис. 63). Происхождение этих дизъюнкций издавна интриговало биогеографов. В XIX веке предполагали, что эти живые существа проникали из одной части их современного ареала в другую по неким «временным сухопутным мостам» – обширным участкам суши между континентами (расположение последних считалось тогда неизменным), которые впоследствии погрузились в океан. Типичный пример такого рода реконструкций – **Лемурия**, гипотетическая суша в Индийском океане, «созданная» биогеографами для того, чтобы напрямую «провести» из Африки в Индию лемуров, слонов, панголинов и т. п. Надо заметить, что сторонники этого направления быстро вошли во вкус и, по едкому замечанию Ч. Дарвина, принялись печь подобные «временные мосты», как блины.



a



б

Рис. 63. Пример южнополушарной дизъюнкции: распространение родов пауков-археид по современным материкам (а) и при нанесении его на карту Гондваны (б). Ископаемые рода (из эоценового балтийского янтаря и из юры Казахстана) помечены крестиком (по Еськову, 1984)

Хотя ныне эти реконструкции представляют лишь исторический интерес (они, помимо всего прочего, противоречат концепции изо-стазии), рациональное зерно в их «констатирующей части» определенно содержалось. Так, ботаник Дж. Гукер (1860) на огромном материале продемонстрировал высокое единство биоты материков Южного полушария (вспомним нотофагусовые леса на юге Австралии, в Новой Зеландии и в Чили). Последователи Гукера предполагали **автохтонное** (на месте своего нынешнего распространения) развитие биоты южных континентов – изолированных от северных и соединенных между собой некими сухопутными связями; предполагалось, что одним из основных источников формирования этой биоты могла служить Антарктида (еще не покрытая тогда ледником и имевшая существенно больший размер, чем ныне). Итак, в рамках этой концепции основное внимание уделялось единству южной биоты и обеспечивающим ее механизмам расселения.

Иной взгляд на природу южнополушарных дизъюнкций высказывал зоолог А. Уоллес (1876). Он полагал, что основные формообразовательные процессы идут на блоке северных континентов, откуда более молодые и продвинутые формы животных и растений оттесняют более древних и архаичных все дальше к югу. Южные оконечности материков Южного полушария являются, таким образом, «последней линией обороны» этих реликтовых (сохранившихся от более древних эпох) групп, которые в прежние времена имели гораздо более широкое, обычно *панконтинентальное*, распространение. С этой точки зрения нет принципиальной разницы между трансокеаническими дизъюнкциями и дизъюнкциями, расположенными на одном материке (например, европейско-дальневосточными, как у жерлянок): и те и другие возникают в результате сокращения исходного ареала и вымирания «соединительных звеньев». Концепцию Уоллеса (ее позднее назвали **теорией «оттесненных реликтов»**) подтверждали ископаемые находки – многие «крайне южные» ныне животные и растения (араукарии, саговники, двоякодышащие рыбы, *бескилевые птицы* и т. д.) действительно обитали раньше на северных континентах. Пауки-археиды (рис. 63), например, были первоначально открыты в ископаемом состоянии – в эоценовом балтийском янтаре, и лишь спустя несколько десятков лет в Южном полушарии были найдены их современные представители. В рамках этой концепции (в отличие от гукеровской) акцент переносился на архаичность и реликтовый характер южной биоты.

Модель Уоллеса, хорошо обоснованная палеонтологическими данными и не вводящая таких «избыточных сущностей» (по Оккаму), как сухопутные межматериковые соединения непонятной геологической природы, долго считалась главенствующей. Однако с тех

пор, как в геологии возобладала тектоника плит, среди биогеографов возродился интерес к гукеровской модели: ведь теперь уже не было нужды воздвигать между материками какие-то «сухопутные мосты» – достаточно сдвинуть между собой сами материка. Эта модель позволяет рассматривать разнообразные южнополушарные дизъюнкции как прямой результат раскола Гондваны и сохранения на ее разошедшихся в результате континентального дрейфа фрагментах представителей некогда единой биоты этого мезозойского праматерика (рис. 63, б). Гукеровские построения считают одним из основных источников наиболее популярной ныне биогеографической концепции – **викариантной биогеографии**. Ее задача состоит в том, чтобы согласовать последовательность ветвления *филогенетического древа* таксона с рисуемой геофизиками последовательностью расхождения фрагментов Пангеи.

Один из основоположников этого направления, энтомолог Л. Брундин (1966), изучал комаров-звонцов (*Chironomidae*) Южного полушария. Он показал, что они резко отличны от всех северополушарных (что отражает давнюю их изоляцию на территории Гондваны); среди южных *хирономид* наиболее архаичные, уклоняющиеся, формы обитают в Южной Африке, а наиболее близки между собой обитатели Австралии и Южной Америки. Эта последовательность родственных связей вполне соответствует порядку, в котором расходились фрагменты Пангеи: раньше всего произошел раскол на Лавразию и Гондвану (триас), внутри Гондваны же последовательно теряли связь друг с другом (через Антарктиду) Южная Африка (юра), Новая Зеландия (мел), и наконец Австралия и Южная Америка (эоцен и олигоцен) (рис. 64). Позже такие последовательности были построены для множества южнополушарных (гондванских) групп, главным образом для насекомых и иных наземных и пресноводных беспозвоночных.

Однако веские подтверждения получила в последнее время и уоллесовская теория «оттесненных реликтов». По мере изучения мезозойских и палеогеновых насекомых стало ясно, что многие, если не большинство, из «крайне южных» групп, которыми оперируют сторонники викариантной биогеографии (в том числе те хирономиды, с которыми имел дело Брундин), в действительности были ранее широко распространены в Северном полушарии. Если искать современные аналоги той энтомофауне, что содержится в верхнемеловых янтарях Сибири и Канады, то на память приходит Новая Зеландия. Накапливается все больше аргументов в пользу того, что экзотическая биота, которая занимает ныне изолированные участки на крайнем юге южных континентов, в мезозое имела почти всесветное распространение. Сторонники теории «оттесненных реликтов» не отрицают того, что некоторые из южнополушарных ареалов могли

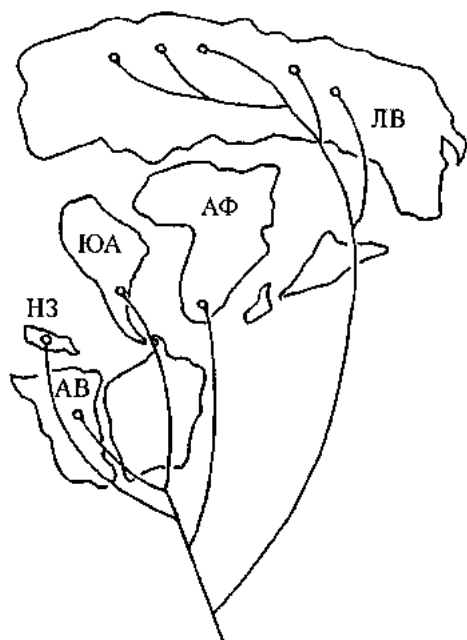


Рис. 64. Схема, отражающая степень родства между комами-звонцами, обитающими в Южной Америке (ЮА), Австралии (АВ), Новой Зеландии (НЗ), на юге Африки (АФ) и на блоке северных континентов, в Лавразии (ЛВ). Порядок ветвлений кладограммы действительно совпадает с порядком, в котором теряли между собой связь фрагменты Пангеи (по Brundin, 1966)

возникнуть в результате раскола Гондваны и расхождения ее фрагментов. Они лишь подчеркивают, что распознать такие случаи среди дизъюнкций, достоверно возникших в результате вымирания «связующих звеньев» на северных материках, в принципе невозможно.

Модели Уоллеса и Гукера, возникшие из в общем-то частной проблемы происхождения биоты южных материков и акцентировавшие внимание в первом случае на ее *архаичности* и реликтовости, а во втором – на ее единстве (и обеспечивающих это единство механизмах), позже трансформировались в две альтернативные научные традиции (нечто вроде «линии Платона» и «линии Демокрита» в античной философии, приведших позднее к идеализму и материализму). К этим двум линиям в принципе может быть сведено все многообразие концепций и моделей, существующих в исторической биогеографии. Однако здесь (как и в иных случаях длительного сосуществования научных концепций) возникает впечатление, что «линия Уоллеса» и «линия Гукера» *не взаимоисключающи, а взаимодополнительны*: они просто рассматривают предмет исследования (арсал таксона) с разных сторон и лишь в паре дают о нем *адекватное* представление. В гукеровской модели таксон принимается как неизменная данность, а предметом анализа становится его расселение (преграды и их преодоление); в уоллесовской же модели исследуют таксонообразование и вымирание, полагая расселительный

процесс относительно малосущественной деталью. Можно сказать, что уоллесовская модель пытается спроецировать время в пространство, а гукеровская – пространство во время.

В своей исходной версии уоллесовская модель предполагала, что основной центр формообразования находится на блоке северных континентов, откуда всяческая архаика вытесняется на юг. Позже, однако, существование по всей планете единого, если так можно сказать, «градиента архаичности» от юга к северу было отвергнуто; в частности, было установлено, что представления о глубокой древности и консервативности тропической биоты не соответствуют действительности (см. главу 13). На самом деле реликты концентрируются во внетропических областях (главным образом в субтропиках) обоих полушарий, хотя в Южном, по ряду причин, сильнее, чем в Северном.

Реликтовый ареал таксона, распространенного во внетропических областях обоих полушарий, называют **биполярным** или **амфитропическим**. Ареал этот может в дальнейшем подвергаться различным модификациям. Упомянем в этой связи предложенную К. Ю. Еськовым (1984) модель «циркумпацифического домино», основанную на распространении современных и вымерших беспозвоночных и растений в Тихоокеанском регионе. Она представляет собой нечто вроде «периодической системы» транспацифических дизъюнкций: все их варианты рассматриваются как последовательные стадии сокращения единого биполярного ареала (рис. 65). Редукция северной «дольки» (рис. 65, 6) и породит тот самый «гондванский ареал», которым оперирует викариантная биогеография. Обратная ситуация (редукция южной «дольки» – рис. 65, 2) наблюдается заметно реже, однако существует и целый ряд таксонов, вымерших в Южном полушарии и сохранившихся в Северном (таковы, например, *хвостатые* амфибии и насекомые из отрядов *верблюдок* и *тараканосверчков*). Некоторые авторы связывают эту асимметрию просто с худшей палеонтологической изученностью южных материков; и действительно, за последние годы, после открытия крупных местонахождений мезозойских насекомых в Австралии и Бразилии, число случаев документированного вымирания в Гондване «лавазийских» таксонов возросло вдвое!

Итак, ключевой проблемой для уоллесовской схемы оказывается механизм образования такого исходного ареала, из которого можно вывести все остальные: биполярного, биполярной пары «сестринских» таксонов (таковы, например, буки и ногофагусы), или же такого типа распространения, когда более продвинутые субтаксоны приурочены к тропикам, а более архаичные – к внетропическим областям. Необходимое для этого вымирание таксона на территории

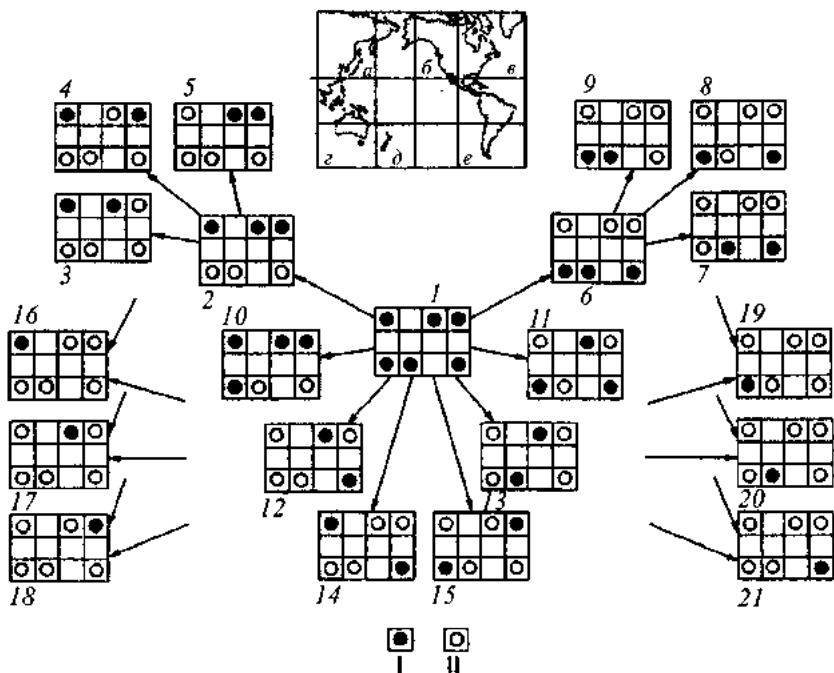


Рис. 65. «Циркумпацифическое домино» – вероятный ход сокращения первоначально единого биполярного циркумпацифического ареала. I – группа присутствует в регионе, II – группа вымерла; а – внетропическая Восточная Азия, б – запад Северной Америки, в – восток Северной Америки, з – внетропическая Австралия, д – Новая Зеландия, е – внетропическая Южная Америка (по Eskov, 1986)

Примеры ареалов: 1 – пауки подотряда Hurochilomorphae; 2 – хвойные рода *Tsuga*; 3 – насекомые отряда Grylloblattida; 4 – гигантские саламандры Cryptobranchiidae; 5 – саламандры семейства Ambistomatidae; 6 – клопы подотряда Peloridiina; 7 – цветковые семейства Tetrachondraceae; 8 – цветковые семейства Eucyphiaceae; 9 – ручейники семейства Helicophiidae; 10 – хвойные семейства Taxodiaceae; 11 – насекомые-вислокрылки рода *Protochauloides*; 12 – пауки-птицееды семейства Mesicobothriidae; 13 – лягушки семейства Leiopelmidae; 14 – цветковцы семейства Lardisabalaceae; 15 – скорпионницы семейства Meropidae

тропиков – с замещением его более продвинутыми формами или без такового – находит объяснение в двух альтернативных моделях: «экваториальной помпы» и «зональной стратификации».

«Экваториальная помпа» (термин принадлежит Ф. Дарлингтону) предполагает, что именно в тропических экосистемах с их стабильностью среды и высоким разнообразием идет постоянное и наиболее активное формообразование. При этом реликты «выдавливаются» (помпа!) и на север, и на юг за счет конкуренции со стороны более молодых, продвинутых таксонов. Наиболее завершённый вид

эта модель приобрела в работе С. В. Мейсна (1987), основанной на палеоботаническом материале. Он показал, что в течение палеозоя почти все надродовые таксоны высших растений появлялись в экваториальном поясе в более древних стратиграфических слоях, чем за его пределами, и, следовательно, имеют экваториальное происхождение; например, доминирующие в Гондване и Ангариде глоссоптериевые и кордаиты первоначально возникли в тропиках Евразии (см. главу 9).

Именно тропический пояс является главной ареной макроэволюционных событий. Отсюда сформировавшиеся таксоны при потеплениях «растекаются» во внеэкваториальные широты (Мейен назвал это **фитоспреди́нгом** – по аналогии со спреди́нгом океанического дна), где при последующих похолоданиях они либо вымирают, либо эволюционируют в более узких (обычно внутривидовых) таксономических рамках; для внетропических областей на протяжении всей истории характерно длительное переживание архаических форм (**внетропическое персистирование**). При этом процесс этот строго однонаправленный: вселения бореальных групп в тропики при похолоданиях не происходит никогда (рис. 66). Причину повышенной интенсивности *макроэволюции* в тропиках Мейен видел в том, что здесь очень сильна биотическая конкуренция, но зато ослаблена неизбирательная абиотическая компонента отбора (холод, засухи и т. д.). В результате естественный отбор менее жестко, чем в иных местах, выбраковывает крупные морфологические новации, давая шанс «перспективным монстрам» (термин Р. Гольдшмидта, 1940).

Альтернативный взгляд на природу амфитропических ареалов высказывал В. В. Жерихин (1978). Он основан на том, что в мезозое и раннем палеогене климатическая зональность в ее современном виде отсутствовала и климат практически по всей планете был близок к нынешнему субтропическому. В конце палеогена произошла климатическая перестройка, в результате которой тепло стало распределяться по поверхности планеты менее равномерно: на полюсах стало заметно холоднее, чем прежде, а на экваторе – жарче. В итоге единую «теплоумеренно-субтропическую» биоту Земли охватил процесс «зональной стратификации»; он заключался в том, что в экваториальных и приполярных широтах (где сменился климат) начались экосистемные перестройки, приведшие к достаточно массовому вымиранию мезозойских и раннепалеогеновых групп. Эти группы имели наилучшие шансы выжить в двух амфитропических «кольцах» с субтропическим и теплоумеренным климатом, господствовавшим ранее по всей планете – где они и поныне существуют в статусе реликтов (см. также главу 13).

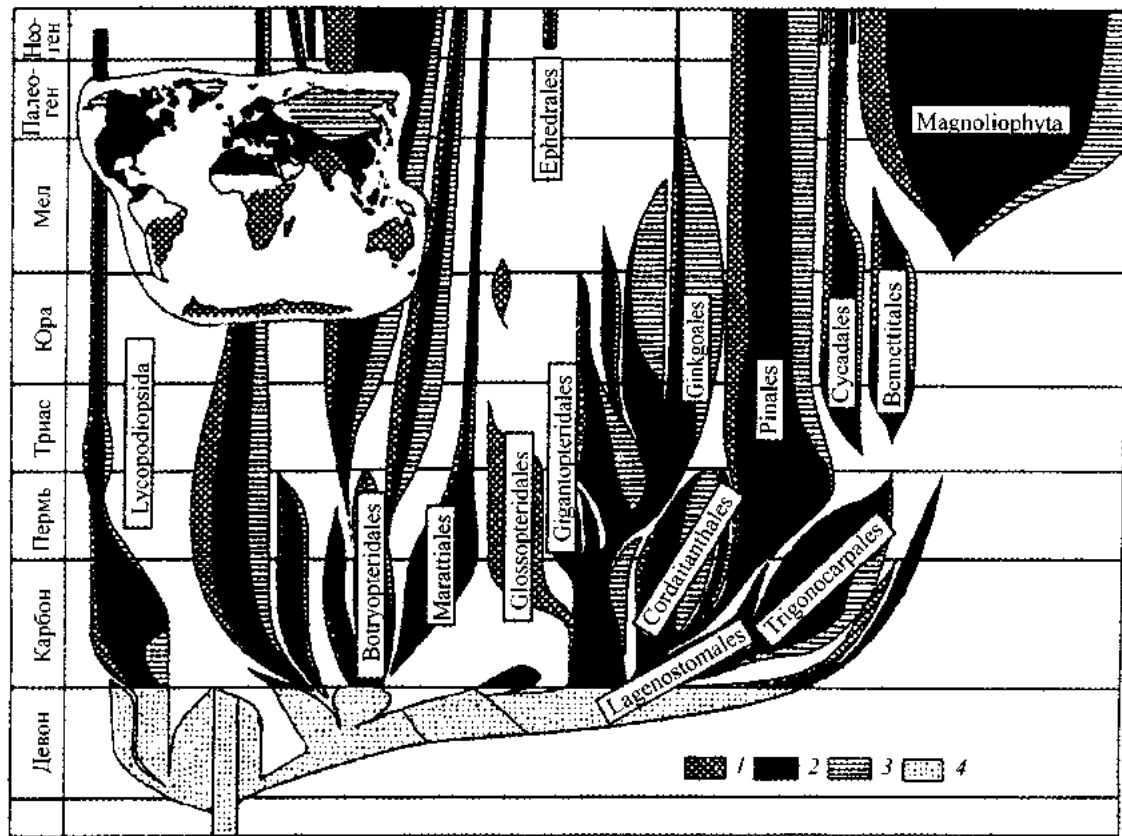


Рис. 66. Филогения высших растений и географическая приуроченность основных филогенетических линий (по Мейену, 1987)
 1 – нотальные (гондванские) внетропические области; 2 – экваториальные области; 3 – бо-реальные внетропические области; 4 – географическая ситуация неопределенна

Сравнение моделей «экваториальной помпы» и «зональной стратификации» позволяет прийти к достаточно неожиданному выводу о том, что они в действительности не альтернативны, а взаимодополнительны. Более того, К. Ю. Еськовым (1994) была предложена и обобщающая их концепция. Она состоит в том, что единый механизм мейеновского «фитоспрединга» может работать в различных режимах, диктуемых внешними (макроклиматическими) условиями, и «экваториальная помпа» есть просто один из этих рабочих режимов. Фитоспрединг понимается здесь как локализация макроэволюционных процессов (ведущих к возникновению новых таксонов) в тех районах Земли, где климатические условия наиболее благоприятны и, соответственно, абиотическая компонента естественного отбора наиболее ослаблена; отсюда затем происходит однонаправленное «растекание» таксонов в районы с более жесткой абиотикой, где эти группы могут выживать и после своего вымирания в исходных районах. Фитоспрединг, таким образом, должен порождать целый ряд «градиентов архаичности»: гумидно-аридный, равнинно-высокогорный, океаническо-континентальный и т. д. Однако в эпохи резко выраженной широтной зональности климата (т. е. в криозэры) на всех них накладывается мощнейший экваториально-полярный температурный градиент, который низводит их до «градиентов второго порядка» и затушевывает их существование.

Именно в эти периоды фитоспрединг и работает в режиме «экваториальной помпы». В эпохи же с ослабленной широтной зональностью (термоэры) центры формообразования не локализованы в экваториальной зоне, а более диффузно распределены по всей планете. Число нарушений установленной Мейеном закономерности в стратиграфическом распределении членов таксона (в низких широтах они появляются в более древних слоях, чем в высоких) должно заметно возрастать в аazonальные эпохи. Анализ распределения позднепалеозойских и мезозойских групп насекомых подтвердил, что в целом это действительно так. Процесс же перехода биоты Земли от «полиградиентного» состояния (азональные эпохи) к «моноградиентному» (зональные эпохи) происходит в соответствии с моделью «зональной стратификации». Итак, фитоспрединг – это универсальный механизм флоро- и фауногенеза; он имеет три режима работы, определяемых глобальным термическим градиентом, и режимы эти формируют замкнутый трехчленный цикл: «экваториальная помпа» (поздний палеозой, криозэра) – «диффузные центры формообразования» (мезозой – ранний палеоген, термоэра) – «зональная стратификация» (поздний палеоген) – снова «экваториальная помпа» (неоген, криозэра) и т. д.

Рекомендуемая литература

Художественная литература

- Доил А. К. Затерянный мир. – Любое издание.
Ефремов И. А. Дорога ветров. – М.: Географиз, 1962.
Крайтон М. Парк юрского периода. – М.: Вагриус, 1993.
Обручев В. А. Плутония. – Любое издание.
Обручев В. А. Земля Санникова. – Любое издание.
Рони Ж. Старший. Борьба за огонь. – Любое издание.
Рони Ж. Старший. Пещерный лев. – Любое издание.
Смит Дж. Л. Б. Старина четвероног. – М.: Мир, 1965.

Научно-популярная литература

- Азимов А. Вид с высоты. – М.: Мир, 1965.
Азимов А. Вселенная. От плоской земли до квазаров. – М.: Мир, 1969.
Аугуста И., Буриан З. Гиганты суши. – Прага: Артия, 1966.
Аугуста И., Буриан З. Жизнь древнего человека. – Прага: Артия, 1960.
Аугуста И., Буриан З. Книга о мамонтах. – Прага: Артия, 1962.
Аугуста И., Буриан З. Летающие ящеры и древние птицы. – Прага: Артия, 1961.
Аугуста И., Буриан З. По путям развития жизни. – Прага: Артия, 1963.
Аугуста И., Буриан З. Ящеры древних морей. – Прага: Артия, 1965.
Гангнус А. Через горы времени. – М.: Мысль, 1973.
Журавлев А. Ю. Затерянный мир динозавров. – М.: Аванта-Плюс, 2003.
Заварзин Г. А. Бактерии и состав атмосферы Земли. – М.: Наука, 1984.
Ивахненко М. Ф., Корабельников В. А. Живое прошлое Земли. – М.: Просвещение, 1987.
Имбри Дж., Имбри К. П. Тайны ледниковых эпох. – М.: Прогресс, 1988.
Иорданский Н. Н. Эволюция жизни. – М.: Академия, 2001.
Красилов В. А. Нерешенные вопросы теории эволюции. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986.
Крылов И. Н. На заре жизни. – М.: Наука, 1972.
Маккорд А., Херси Б., Раунд Г. Доисторическая жизнь. – М.: Росмэн, 1996.
Медведев Юл. Судеб посланник. Бросая вызов. – М.: Советская Россия, 1982.
Мейен С. В. Из истории растительных династий. – М.: Мысль, 1971.

- Мейен С. В. Следы трав индейских. – М.: Мысль, 1981.
 Мошин А. С. Популярная история Земли. – М.: Наука, 1980.
 Наугольных С. В. Встречи с прошлым. – М.: Геос, 2001.
 Орлов Ю. А. О мире древних животных. – М.: Наука, 1989.
 Очев В. Г. Еще не пришли динозавры. – Саратов: Науч. книга, 2000.
 Рождественский А. К. На поиски динозавров в Гоби. – М.: Наука, 1969.
 Розанов А. Ю. Что произошло 600 миллионов лет назад. – М.: Наука, 1986.
 Уеда С. Новый взгляд на Землю. – М.: Прогресс, 1980.
 Фентон К. Л., Фентон М. А. Каменная книга. Летопись доисторической жизни. – М.: Наука, 1997.
 Фули Р. Еще один великолепный вид. – М.: Мир, 1990.
 Эйдельман Н. Ищу предка. – М.: Эврика, 1976.
 Эттенборо Д. Жизнь на Земле. – М.: Мир, 1984.
 Яковлева И., Яковлев В. По следам минувшего. – М.: Дет. лит., 1983.

Научная и учебная литература

- Дарлингтон Ф. Зоогеография. – М.: Мир, 1966.
 Друцциц В. В. Палеонтология беспозвоночных. – М.: Изд-во МГУ, 1962.
 Жерихин В. В. Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. – М.: КМК, 2003.
 Историческое развитие класса насекомых. – М.: Наука, 1980.
 Красилов В. А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. – М.: Наука, 1994.
 Красилов В. А. Эволюция и биостратиграфия. – М.: Наука, 1977.
 Кусакин О. Г., Дроздов А. Л. Филема органического мира. – СПб.: Наука, 1994.
 Кэрролл Р. Палеонтология и эволюция позвоночных: В 3 т. – М.: Наука, 1992–1993.
 Мейен С. В. Листья на камне: Размышления о палеоботанике, геологии, эволюции и путях познания живого. // Труды Геологического института РАН. Научно-популярная серия. Вып. 1. – М.: Геос, 2001.
 Мейен С. В. Основы палеоботаники. – М.: Недра, 1986.
 Мошин А. С., Шишков Ю. А. История климата. – Л.: Гидрометеоиздат, 1979.
 Пригожин И., Стенгерс И. Порядок из хаоса. – М.: Прогресс, 1986.
 Разумовский С. М. Закономерности динамики фитоценозов. – М.: Наука, 1981.
 Симпсон Дж. Великолепная изоляция. – М.: Мир, 1983.
 Татаринов Л. П. Очерки по теории эволюции. – М.: Наука, 1987.
 Шредингер Э. Что такое жизнь с точки зрения физика. – М.: Госизд-во иностр. лит., 1947.

Биографический словарь

АГАССИС (Agassiz) Жан Луи (1807 – 1873) – швейцарский естествоиспытатель (с 1846 в США). Ученик и последователь Ж. Кювье, противник эволюционной теории Ч. Дарвина. Труды по ископаемым и современным рыбам. Один из создателей ледниковой теории.

АДЛЕР (Adler) Альфред (1870 – 1937) – австрийский врач-психиатр и психолог. Ученик З. Фрейда. Основатель школы «индивидуальной психологии».

АЛЬВАРЕС (Alvarez) Луис Уолтер (1911 – 1988) – американский физик, нобелевский лауреат (1968). Труды по теории резонансов. Выдвинул астероидную гипотезу массовых вымираний.

АРРЕНИУС (Arrhenius) Сванте Август (1859 – 1927) – шведский физикохимик, нобелевский лауреат (1903). Труды по химической кинетике. Создатель теории электролитической диссоциации, один из создателей гипотезы панспермии.

АРХИМЕД (около 287 – 212 до н. э.) – древнегреческий математик и физик.

БАКЛЕНД (Buckland) Уильям (1784 – 1856) – английский геолог, геолог и минералог. Дилювиалист, перешедший на гляциалистские позиции.

БЕККЕРЭЛЬ (Becquerel) Антуан Анри (1852 – 1908) – французский физик, нобелевский лауреат (1903). Открыл естественную радиоактивность солей урана.

БЕЛОУСОВ Борис Павлович (1893 – 1970) – российский химик. Открыл автоколебательные реакции («химические часы»).

БЕРГ Лев Семенович (1876 – 1950) – российский биолог и географ. Труды по лимнологии, климатологии, ихтиологии, физической географии.

БЕРКНЕР (Berkner) Ллойд (1905 – 1967) – американский геофизик, автор гипотезы «кислородного контроля».

БЕРНАЛ (Bernal) Джон Десмонд (1901 – 1971) – английский физик и философ. Труды по рентгеноструктурному анализу и по науковедению.

БЕРНУЛЛИ (Bernoulli) Даниил (1700 – 1782) – швейцарский физик, один из создателей гидродинамики.

БЭТЕ (Bethe) Ганс Альбрехт (р. 1906) – немецкий физик (с 1935 в США), нобелевский лауреат (1967). Указал наиболее вероятные циклы термоядерных реакций, являющиеся источниками внутризвездной энергии.

БОЛЬЦМАН (Boltzmann) Людвиг (1844 – 1906) – австрийский физик, один из основателей статистической физики и физической кинетики.

БОМОН, Эли де Бомон (Elie de Beaumont) Жан Батист Леоне – французский геолог. Выделил основные эпохи горообразования (Герцинскую, Каледонскую, Ларамийскую), выдвинул контракционную теорию орогенеза.

БРУНДИН (Brundin) Ларс – шведский энтомолог, специалист по систематике двукрылых и по исторической биогеографии.

БРУНО (Bruno) Джордано (1548 – 1600) – итальянский философ-материалист.

БРЮКНЕР (Bruckner) Эдвард (1862 – 1927) – немецкий климатолог, доказавший неоднократность плейстоценовых оледенений.

БРЮН (Brunhes) Бернар (1876 – 1910) – французский геофизик, открывший явление прямой и обратной намагниченности изверженных пород.

БУРЗИН Михаил Борисович (р. 1957) – российский палеонтолог, специалист по микрофоссилиям и древнейшим (докембрийским) формам жизни.

БЭКОН (Bacon) Фрэнсис (1561–1626) – английский философ-материалист.

ВАЙЦЕККЕР (Weizsacker) Карл Фридрих фон (р. 1912) – немецкий физик и астроном. Предложил (совместно с Г. А. Бете) схему термоядерных реакций, являющихся источниками внутризвездной энергии. Автор одной из космогонических концепций.

ВЕГЕНЕР (Wegener) Альфред Лотар (1880 – 1930) – немецкий геофизик и метеоролог. Автор теории дрейфа континентов – первой версии мобилизма.

ВЕЙН (Wine) Фредерик – английский геофизик, один из создателей современной тектоники плит.

ВЕРНАДСКИЙ Владимир Иванович (1863 – 1945) – российский геохимик, основатель биогеохимии, один из создателей со-

временной концепции биосферы. Поддерживал гипотезу панспермии.

ВЁЗЕ (Woese) Карл – американский микробиолог. Выделил самостоятельное царство «архебактерии».

ВИЛЁНКИН Борис Яковлевич (р. 1937) – российский гидробиолог (ныне в Израиле), специалист по обороту вещества и энергии в морских экосистемах.

ВОЛЬТЁРРА (Volterra) Вито (1860 – 1940) – итальянский математик. Труды по математической физике и интегро-дифференциальным уравнениям. Некоторые из этих уравнений оказались приложены к описанию сложных биологических процессов.

ВОРОБЬЁВА Эмилия Ивановна (р. 1934) – российский зоолог, специалист по сравнительной анатомии и палеонтологии кистеперых рыб.

ГАДЛЕЙ (Hadley) Джон (1682 – 1744) – английский физик, оптик и астроном. Предложил одну из первых моделей атмосферной циркуляции.

ГАЛИЛЁЙ (Galilei) Галилео (1564 – 1642) – итальянский ученый, один из создателей точного естествознания.

ГЁККЕЛЬ (Haeckel) Эрнст (1834 – 1919) – немецкий биолог-эволюционист. Предложил первое «родословное древо» животного мира, выдвинул теорию происхождения многоклеточных от двуслойного предка (гастролы), сформулировал биогенетический закон.

ГЁКСЛИ (Huxley) Томас Генри (1825 – 1895) – английский биолог-эволюционист. Привел сравнительно-анатомические доказательства родства человека и высших обезьян, единства строения черепа всех позвоночных.

ГЕЛЬМГОЛЬЦ (Helmholtz) Герман Людвиг (1821 – 1894) – немецкий естествоиспытатель. Труды по физике, биофизике и физиологии. Математически обосновал закон сохранения энергии, разработал термодинамическую теорию химических процессов; впервые измерил скорость распространения нервного импульса, заложил основы физиологии зрения и слуха.

ГИЛЯРОВ Меркурий Сергеевич (1912 – 1985) – российский зоолог и эколог, один из создателей почвенной зоологии.

ГЛЁССНЕР (Glessner) Мартин (1906 – 1989) – австрийский геолог и палеонтолог (с 1938 в Австралии), специалист по древнейшим

(докембрийским и кембрийским) организмам, один из первых исследователей эдиакарской фауны.

ГНИЛОВСКАЯ Марина Борисовна (р. 1939) – российский палеонтолог, специалист по древнейшим (докембрийским) организмам.

ГОЛЬДАНСКИЙ Виталий Иосифович (р. 1923) – российский физикохимик. Основные труды по ядерной химии. Выдвинул гипотезу возникновения хиральной чистоты.

ГОЛЬДШМИДТ (Goldschmidt) Рихарт (1878 – 1958) – немецкий биолог, генетик (с 1936 в США). Сторонник существования скачкообразных изменений в природе.

ГОУЛД (Gould) Стивен Джей (р. 1941) – американский палеонтолог, автор дополняющей классический дарвинизм концепции «прерывистого равновесия».

ГРАЖДАНКИН Дмитрий Владимирович (р. 1971) – российский палеонтолог (ныне в Великобритании), специалист по древнейшим (докембрийским) организмам.

ГУКЕР (Hooker) Джозеф Долтон (1817 – 1911) – английский ботаник, автор первой системы цветковых растений, доведенной до родов. Выдвинул биогеографическую гипотезу о прямых связях между флорами континентов Южного полушария.

ГЮЙГЕНС (Huygens) Христиан (1629 – 1695) – нидерландский ученый. Труды по физике (волновая теория света), оптике, астрономии и математике (теория вероятностей).

ДАРВИН (Darwin) Чарлз Роберт (1809 – 1882) – английский естествоиспытатель, создатель теории эволюции органического мира на основе естественного отбора (дарвинизм).

ДАТТОН (Dutton) Кларенс Эдвард (1841 – 1912) – американский геолог и сейсмолог, один из создателей концепции изостазии.

ДЖИНС (Jeans) Джеймс Хопвуд (1877 – 1946) – английский физик и астрофизик. Труды по кинетической теории газов, по строению и эволюции звезд и туманностей.

ДОНН (Donn) Уильям – американский климатолог, специалист по ледниковым эпохам.

ЕВКЛИД (III в. до н. э.) – древнегреческий математик.

ЕСЬКОВ Кирилл Юрьевич (р. 1956) – российский зоолог, специалист по паукообразным и по исторической биогеографии.

ЕФРЕ́МОВ Иван Антонович (1907 – 1972) – российский геолог и палеонтолог, исследователь Сибири и Монголии. Труды по анатомии и эволюции зверозубых ящеров. Основатель тафономии – науки о закономерностях попадания организмов в палеонтологическую летопись.

ЖЕРИ́ХИН Владимир Васильевич (1945 – 2001) – российский палеонтолог. Труды по ископаемым насекомым и палеоэкологии, по общим закономерностям экосистемных кризисов прошлого. Один из создателей теории среднемелового кризиса.

ЖУРАВЛЁВ Андрей Юрьевич (р. 1958) – российский палеонтолог, специалист по фауне и стратиграфии кембрия, по палеоэкологии.

ЗАВА́РЗИН Георгий Александрович (р. 1933) – российский микробиолог, специалист по функционированию микробных сообществ в настоящем и в прошлом и по их геохимической роли.

ЗЕЙЛÁХЕР (Seilacher) Адольф (р. 1925) – немецкий палеонтолог, специалист по древнейшим (докембрийским) организмам; основоположник изучения следов, оставленных ископаемыми организмами.

ЗЮСС (Suess) Эдуард (1831 – 1914) – австрийский геолог. Обобщил представления о строении и развитии земной коры на основе контракционной гипотезы.

ИВА́ХНЕНКО Михаил Федосьевич (р. 1947) – российский палеонтолог, специалист по ископаемым рептилиям.

ИОРДА́НСКИЙ Николай Николаевич (р. 1938) – российский биолог. Труды по анатомии и эволюции челюстного аппарата земноводных и пресмыкающихся.

КАЛАНДА́ДЗЕ Николай Николаевич (р. 1939) – российский палеонтолог, специалист по палеоэкологии и исторической биогеографии.

КАМШИ́ЛОВ Михаил Михайлович (1910 – 1979) – российский генетик, ученик И. И. Шмальгаузена. Труды по теории эволюции, популяционной генетике, фенотипетике.

КАРНО́ (Carnot) Сади (1796 – 1832) – французский физик и инженер, один из создателей термодинамики.

КА́СТЛЕР (Kastler) Генри – американский биохимик. Впервые приложил к процессам превращения нуклеиновых кислот методы теории информации.

КЭ́МПБЕЛЛ (Campbell) С. – американский палеонтолог и палеогеохимик, специалист по ископаемым почвам.

КЛА́УД (Claud) Престон (р. 1912) – американский палеонтолог, специалист по микрофоссилиям, один из первых исследователей докембрия.

КЛИМОНТОВИЧ Юрий Львович (р. 1924) – российский физик, специалист по статистической физике и термодинамикс.

КЛА́УЗИУС (Clausius) Рудольф Юлиус (1822 – 1888) – немецкий физик, один из создателей термодинамики и молекулярно-кинетической теории. Поддерживал гипотезу «тепловой смерти Вселенной».

КОРИО́ЛИС (Coriolis) Гюстав Гаспар (1792 – 1843) – французский физик. Труды по теории относительного движения.

КО́РЛИСС (Corliss) Джон – американский протистолог, специалист по одноклеточным «животным», автор концепции «многоотканевых организмов».

КРАСИ́ЛОВ Валентин Абрамович (р. 1937) – российский геолог и палеонтолог (ныне в Израиле), специалист по стратиграфии мезозоя, ископаемым растениям и по теории эволюции.

КРЕБС (Krebs) Ханс Адольф (1900 – 1981) – немецкий биохимик (с 1933 в Великобритании), нобелевский лауреат (1953). Труды по обмену углеводов. Описал основные реакции аэробного окисления – цикл трикарбоновых кислот (цикл Кребса) и орнитинный цикл синтеза мочевины.

КРЫЛÓВ Игорь Николаевич (1932 – 1990) – российский геолог и палеонтолог, специалист по строматолитам. Предложил первую естественную классификацию строматолитов, приложив к реконструкции их облика методы проективной геометрии.

КУ́РОЧКИН Евгений Николаевич (р. 1940) – российский палеонтолог, специалист по ископаемым птицам.

КА́ЛЛУА́ (Caillois) Роже (1913 – 1978) – французский историк и философ, последователь Й. Хейзинги.

КА́РРОЛЛ (Carroll) Роберт – канадский палеонтолог, специалист по сравнительной анатомии и филогении палеозойских амфибий и рептилий.

КЮРИ́ (Curie) Пьер (1859 – 1906) – французский физик, один из создателей учения о радиоактивности.

ЛА́ВЛОК (Lovelock) Джеймс – английский химик и философ, автор концепции «Геи», рассматривающей обитаемую планету в качестве аналога живого организма.

ЛАГРА́НЖ (Lagrange) Жозеф Луи (1736 – 1813) – французский математик и механик. Труды по вариационному исчислению, математическому анализу, дифференциальным уравнениям.

ЛА́ЙЕЛЬ (Lyell) Чарлз (1797 – 1875) – английский естествоиспытатель, один из создателей современной геологии. В противовес теории катастроф развил учение о медленном и непрерывном изменении земной поверхности под влиянием постоянных геологических факторов.

ЛАПЛА́С (Laplace) Пьер Симон (1749 – 1827) – французский физик, астроном и математик. Классические труды по теории вероятностей и небесной механике. Создатель одной из первых космогонических теорий. Представитель механистического детерминизма.

ЛОБАЧЕ́ВСКИЙ Николай Иванович (1792 – 1856) – российский математик, создатель неевклидовой геометрии (геометрия Лобачевского).

ЛО́ТКА (Lotka) Алфред Джеймс (1880 – 1949) – американский математик. Совместно с В. Вольтеррой (и независимо от него) предложил систему дифференциальных уравнений для описания отношений между хищником и жертвой.

ЛЯПУ́НОВ Алексей Андреевич (1911 – 1973) – российский математик. Труды по теории функций, по математическим вопросам кибернетики и лингвистики.

МАК-МЕНА́МИН (McMenamin) Марк – американский палеонтолог, специалист по докембрийским и кембрийским организмам.

МА́КСВЕЛЛ (Maxwell) Джеймс Клерк (1831 – 1879) – английский физик, создатель классической электродинамики. Труды по статистической физике и термодинамике. Установил статистическое распределение молекул по скоростям в состоянии термодинамического равновесия («распределение Максвелла»).

МА́РГУЛИС (Margulis) Линн (р. 1938) – американский протистолог, создатель современной версии теории симбиогенеза.

МАРКС (Marx) Карл (1818 – 1883) – немецкий экономист, философ и политик (с 1849 в Лондоне), создатель трудовой теории стоимости. Приложил диалектический метод Гегеля к моделированию исторических процессов. Основатель коммунистического движения.

МА́РШАЛЛ (Marshall) Ларри – американский геолог, автор гипотезы «кислородного контроля».

МЕ́ЙЕН Сергей Викторович (1935 – 1987) – российский палеонтолог. Труды по палеоботанике, фитогеографии и теории эволюции. Придерживался одной из «не-дарвиновских» теорий эволюции, номогенеза.

МЕРЕЖКО́ВСКИЙ Константин Сергеевич (1855 – 1921) – российский биолог. Труды по альгологии, систематике беспозвоночных, антропологии. Один из создателей теории симбиогенеза.

МИЛА́НКОВИЧ (Milankovic) Милутин (1879 – 1958) – югославский математик и астроном, выдвинувший и обосновавший астрономическую теорию ледниковых эпох.

МИ́ЛЛЕР (Miller) Стэнли Ллойд (р. 1930) – американский биохимик. Впервые осуществил синтез простых органических молекул из неорганических веществ.

МО́РЛИ (Morley) Лоуренс – канадский геофизик, один из создателей современной тектоники плит.

МОХОРО́ВИЧИЧ (Mohorovicic) Андрей (1857 – 1936) – югославский геофизик и сейсмолог. Установил наличие границы раздела между земной корой и мантией Земли («поверхность Мохоровичича»).

МУ́ЛЬТОН (Moulton) Форрест Рэй (1872 – 1951) – американский астроном, один из авторов планетезимальной гипотезы происхождения Солнечной системы.

МУ́РЧИСОН (Murchison) Родерик Импи (1792 – 1871) – английский геолог и палеонтолог. Выделил силурскую, девонскую и пермскую системы.

МА́ТТЬЮЗ (Matthews) Друм (р. 1931) – английский геофизик, один из создателей современной тектоники плит.

НЕ́ЙМАН (Neumann) Джон (Янош) фон (1903 – 1957) – венгерский математик (с 1930 в США). Труды по функциональному анализу и теории игр. Один из создателей кибернетики.

НОЛЛЬ (Knoll) Эндру – американский палеонтолог, специалист по микрофоссилиям и палеогеохимии.

НЬЮТОН (Newton) Исаак (1643 – 1727) – английский математик, астроном и физик, создатель классической механики.

ОБРУЧЕВ Владимир Афанасьевич (1863 – 1956) – российский геолог и географ, исследователь Сибири и Центральной Азии, их геологического строения и полезных ископаемых.

ОККАМ (Ockham) Уильям (1285 – 1349) – английский философ и логик (с 1328 в Мюнхене). Сформулированный им методологический принцип «неумножения сущностей сверх необходимого» получил название «бритвы Оккама».

ОЛСОН (Olson) Эверетт (1910 – 1993) – американский палеонтолог, специалист по палеозойским амфибиям и рептилиям.

ОПАРИН Александр Иванович (1894 – 1980) – российский биохимик. Выдвинул гипотезу возникновения жизни на Земле из коацерватных капель.

ПАСТЁР (Pasteur) Луи (1822 – 1895) – французский биолог и химик, создатель современной микробиологии, иммунологии и стерсохимии.

ПЕНК (Penck) Альбрехт (1858 – 1945) – немецкий геоморфолог и географ. Доказал неоднократность плейстоценовых оледенений.

ПОНОМАРЁНКО Александр Георгиевич (р. 1938) – российский палеонтолог, специалист по ископаемым насекомым и по палеозоологии.

ПОППЕР (Popper) Карл Раймунд (1902 – 1994) – австрийский философ, логик и социолог (с 1937 в Новой Зеландии, с 1945 в Великобритании). Выдвинул принцип фальсифицируемости (опровержимости), согласно которому критерий научности теории определяется возможностью ее опровержения опытным путем. Антимарксист.

ПРИГОЖИН (Prigogine) Илья Романович (р. 1917) – бельгийский физикохимик русского происхождения, нобелевский лауреат (1977), один из создателей термодинамики неравновесных процессов.

РАЗУМОВСКИЙ Станислав Михайлович (1929 – 1983) – российский геоботаник и фитогеограф, создатель современной версии теории моноклимакса.

РАЙТНЕР (Reitner) Йоахим – немецкий зоолог, специалист по современным и ископаемым губкам.

РАНКОРН (Runcorn) Стэнли Кейт (р. 1922) – английский геофизик, один из создателей современной тектоники плит.

РАННЕГАР (Runnegar) Брюс – американский палеонтолог, специалист по микрофоссилиям и молекулярной биологии ископаемых организмов.

РАСНИЦЫН Александр Павлович (р. 1936) – российский палеонтолог, специалист по ископаемым насекомым и по теории эволюции и теории систематики.

РАУТИАН Александр Сергеевич (р. 1949) – российский палеонтолог, специалист по ископаемым позвоночным, по палеобиогеографии и теории эволюции.

РЭССЕЛ (Russell) Генри Норрис (1877 – 1957) – американский астроном и астрофизик, создатель одной из первых теорий эволюции звезд.

РЕТАЛЛЭК (Retallack) Грегори – американский геолог и седиментолог, специалист по палеопочвам.

РИЧАРДСОН (Richardson) Джон – английский палеоботаник, специалист по раннепалеозойским ископаемым спорам и по корреляции морских и континентальных отложений.

РОЗАНОВ Алексей Юрьевич (р. 1936) – российский геолог и палеонтолог, специалист по стратиграфии кембрия и кембрийской границе, по палеогеохимии и по микрофоссилиям.

РОМЕР (Romer) Алфред Шервуд (1894 – 1973) – американский зоолог и палеонтолог. Классические труды по сравнительной анатомии и палеонтологии позвоночных, по происхождению и ранней эволюции тетрапод.

СИМПСОН (Simpson) Джордж Гейлорд (1902 – 1984) – американский палеонтолог. Труды по ископаемым млекопитающим и по теории эволюции. Один из создателей современной версии дарвинизма – «синтетической теории эволюции».

СКОТТ (Scott) Роберт Фолкон (1868 – 1912) – английский исследователь Антарктиды. Руководил экспедицией к Южному полюсу, в ходе которой погиб.

СМИТ (Smith) Джон – английский зоолог, открывший современных кистеперых рыб.

СОРОХТИН Олег Георгиевич (р. 1927) – российский геофизик, специалист по моделированию процессов взаимодействия литосферы, гидросферы и атмосферы.

СПРИГГ (Sprigg) Реджиналд (1919 – 1994) – австралийский геолог и палеонтолог, открыватель и первый исследователь докембрийских животных (эдиакарская фауна).

СТЕББИНС (Stebbins) Джордж Ледъярд (1906 – 2000) – американский ботаник, специалист по теории эволюции, сравнительной анатомии и палеонтологии растений.

СТЕНО (Steno) Николаус (1638 – 1686) – датский естествоиспытатель. Труды по геологии, кристаллографии и анатомии.

СУН ВЭЙГӨ – китайский палеонтолог, открывший макроскопическую протерозойскую фауну (хайнаньская биота).

ТАПШАН (Tarran) Хелен – американский палеонтолог, специалист по микрофоссилиям (зоо- и фитопланктону).

ТАТАРИНОВ Леонид Петрович (р. 1926) – российский палеонтолог, специалист по ископаемым рептилиям, в основном тероморфным. Предложил ставшую классической схему «параллельной маммализации териодонтов».

ТИМОФЕЕВ-РЕСОВСКИЙ Николай Владимирович (1900 – 1981) – российский генетик, один из создателей современной версии дарвинизма – «синтетической теории эволюции».

ТОМСОН (Thomson) Уильям, лорд Кельвин (Kelvin) (1824 – 1907) – английский физик. Труды по термодинамике, по теории электрических и магнитных явлений. Предложил абсолютную шкалу температур (шкала Кельвина). Разделял гипотезу панспермии.

ТУГАРИНОВ Аркадий Яковлевич (1880 – 1948) – российский географ и орнитолог, исследователь Сибири. Труды по археологии, ботанике, орнитологии, по позднечетвертичным позвоночным.

УОЛЛЕС (Wallace) Алфред Рассел (1823 – 1913) – английский зоолог и исследователь тропиков, один из создателей биогеографии. Одновременно с Ч. Дарвином (и независимо от него) создал теорию эволюции на основе естественного отбора.

ФАМИНЦЫН Андрей Сергеевич (1835 – 1918) – российский физиолог растений. Доказал симбиотическую природу лишайников, впервые выдвинул гипотезу симбиогенеза.

ФЕДОНКИН Михаил Александрович (р. 1946) – российский палеонтолог, специалист по древнейшим (докембрийским) организмам.

ФОКС (Fox) Сидней (1912 – 1998) – американский биохимик. Осуществил безматричный синтез полипептидов, сходный с тем, что мог иметь место в процессе возникновения жизни.

ФÓУЛИ (Fouley) Ричард – английский антрополог, специалист по палеоантропологии.

ФРЕЙД (Freud) Зигмунд (1856 – 1939) – австрийский врач-психиатр и психолог, основатель психоанализа.

ХЕЙЕРДА́Л (Heyerdahl) Тур (р. 1914) – норвежский этнограф и археолог. Для подтверждения своей теории заселения островов Тихого океана из Америки проделал этот путь на плоту, являющемся копией инкских морских плотов.

ХÉРБЕРТ (Herbert) Франк (1920 – 1986) – американский писатель.

ХЕСС (Hess) Гарри (1906 – 1969) – американский геофизик, один из создателей современной тектоники плит.

ХÓЛДЕЙН (Haldane) Джон Скотт (1860 – 1936) – английский физиолог. Выдвинул гипотезу происхождения жизни, сходную с гипотезой А. И. Опарина.

ХОТТОН (Hotton) Джон – южноафриканский палеонтолог, специалист по ископаемым рептилиям.

ЧЭМБЕРЛЕН (Chamberlin) Томас (1843 – 1928) – американский геолог и геофизик, один из авторов планетезимальной гипотезы происхождения Солнечной системы.

ШАТТОН (Chatton) Эдуард – французский протистолог. Ввел термины «прокариоты» и «эукариоты».

ШЭНБОРН (Schosnborn) Уильям – американский геолог и палеонтолог, специалист по докембрию.

ШМИДТ Отто Юльевич (1891 – 1956) – российский ученый и исследователь Арктики. Труды по высшей алгебре (теория групп). Автор космогонической гипотезы, по которой Солнечная система образовалась в результате конденсации околосолнечного газо-пылевого облака.

ШОПФ (Schopf) Уильям – американский палеонтолог, специалист по микрофоссилиям докембрия.

ШРЁДИНГЕР, Шрёдингер (Schrödinger) Эрвин (1887 – 1961) – австрийский физик, нобелевский лауреат (1933), один из создателей квантовой механики.

ЭДДИНГТОН (Eddington) Артур Стэнли (1882 – 1944) – английский астроном и астрофизик. Труды по теории внутреннего строения и эволюции звезд, по теории относительности и релятивистской космогонии.

ЭЙГЕН (Eigen) Манфред (р. 1927) – немецкий физикохимик, нобелевский лауреат (1967). Труды по биокатализу и молекулярной биологии.

ЭЙНШТЕЙН (Einstein) Альберт (1879 – 1955) – немецкий физик-теоретик (с 1933 в США), нобелевский лауреат (1921), один из основателей современной физики, создатель частной и общей теории относительности.

ЭЛІ ДЕ БОМОН – см. Бомон.

ЭШБИ (Ashby) Уильям Росс (1903 – 1972) – английский нейрофизиолог и биофизик, один из создателей кибернетики.

ЮИНГ (Ewing) Морис (1906 – 1974) – американский климатолог, специалист по ледниковым эпохам.

ЯНШИН Александр Леонидович (1911 – 1999) – российский геолог. Труды по тектонике, литологии, полезным ископаемым.

Словарь терминов

АБИОГЕНЕ́З – образование органических соединений, распространенных в живой природе, вне организма без участия ферментов (возникновение живого из неживого); одна из современных гипотез происхождения жизни.

АВТОТРО́ФЫ, автотро́фные организмы – организмы, способные самостоятельно синтезировать органические вещества из неорганических, используя энергию фотосинтеза (*фототрофы*) или окислительно-восстановительных химических реакций (*хемотрофы*). См. также *Гетеротрофы*.

АДАПТА́ЦИЯ – приспособление строения и функций организмов к условиям их существования.

АДЕКВА́ТНЫЙ – вполне соответствующий, совпадающий.

АМФИБИОТИ́ЧЕСКИЙ – связанный с жизнью как в воде, так и на суше.

АНАЛО́ГИЯ – сходство в каком-либо отношении между предметами, явлениями или понятиями.

АНАЭРО́БЫ, анаэро́бные организмы – организмы, способные жить и развиваться в анаэробных условиях, т. е. при отсутствии свободного кислорода. К анаэробам относится часть микроорганизмов. См. также *Аэробы*.

АНЕМОФИ́ЛИЯ – приспособленность цветков растений к опылению при помощи ветра.

АНТИЦИКЛОН – крупномасштабная область высокого атмосферного давления с циркуляцией воздуха по часовой стрелке в Северном полушарии и против часовой стрелки – в Южном, со слабыми ветрами и малооблачной погодой. См. также *Циклон*.

АНТОФИ́ЛИЯ – приспособленность различных животных к связям с цветками.

АРИ́ДНЫЙ КЛИ́МАТ – климат, характеризующийся преобладанием испарения над атмосферными осадками, что создает дефицит влаги, т. е. сухой климат с высокими температурами воздуха и малым количеством атмосферных осадков (в пустынях и полупустынях). См. также *Гумидный климат*.

АРХАЙЧНОСТЬ – черты, свидетельствующие о древности организма или биоты.

АСПЕКТ – точка зрения, с которой рассматривается предмет, явление или понятие.

АСФЙКСНЫЙ – непригодный для дыхания из-за недостаточности кислорода.

АЭРО́БЫ, аэро́бные организмы – организмы, способные жить и развиваться только в аэробных условиях, т. е. при наличии свободного кислорода. Аэробами являются животные, растения и часть микроорганизмов. См. также *Анаэробы*.

БЭ́НТОС – совокупность живых организмов, обитающих на дне водоемов (на грунте и в грунте).

БИОГЭ́НЫ, биогэ́нные элементы – химические элементы, непременно входящие в состав живых организмов (углерод, кислород, азот, сера и др.).

БИОСФЭ́РА – область распространения жизни на Земле. Состав, структура и энергетика биосферы определяются главным образом прошлой и/или современной деятельностью живых организмов.

БИО́ТА – исторически сложившаяся совокупность живых организмов, объединенных общей областью распространения и временем существования.

БРОЖЭ́НИЕ – процесс ферментативного неполного окисления углеводов, происходящий без участия свободного кислорода; конечным продуктом брожения могут быть спирт или органические кислоты (молочная, уксусная). Составляет основу обмена веществ многих бактерий.

БУ́ФЕРНЫЕ РАСТВО́РЫ – водные растворы слабой кислоты и ее соли или слабого основания и его соли; обладают способностью сохранять определенный уровень кислотности (концентрации водородных ионов) при добавлении небольших количеств сильной кислоты или щелочи. Пример буферного раствора – существующий в морской воде карбонатно-бикарбонатный буфер (угольная кислота с углекислым кальцием).

ВЕ́РИФИКА́ЦИЯ – проверка истинности теоретических положений, установление достоверности опытным путем.

ВОССТАНОВИТЕЛЬНАЯ АТМОСФЕРА – атмосфера, в составе которой отсутствуют газы-окислители: молекулярный кислород, галогены и т. п.

ГЕЛОФИТЫ – болотные травянистые растения.

ГЕОХИМИЧЕСКИЙ ЦИКЛ – путь миграции атомов некоего химического элемента в оболочках Земли (атмосфере, гидросфере, литосфере и биосфере) в ходе природных (в том числе биологических) процессов.

ГЕТЕРОГЕННЫЙ – неоднородный по составу (ср.: *гомогенный*).

ГЕТЕРОТРОФЫ, гетеротрофные организмы – организмы, неспособные самостоятельно синтезировать органические вещества из неорганических и использующие органику, созданную другими живыми существами. Относятся животные, грибы и часть бактерий. См. также *Автотрофы*.

ГИПЕРТОНИЧЕСКИЙ – имеющий повышенное давление (ср.: *гипотонический*).

ГИПЕРТОНИЧЕСКИЙ РАСТВОР – раствор, осмотическое давление которого выше осмотического давления внутриклеточного содержимого.

ГИПОЛИМНИОН – слой воды в озерах на глубине 14–20 м, характеризующийся недостатком кислорода, относительно низкой температурой (летом не выше 5–10 °С), отсутствием автотрофных организмов. Переходная область между эпилимнионом (поверхностным слоем воды – до глубины 5–8 м) и гиполимнионом называется металимнионом.

ГИПОТЕЗА – научное предположение, выдвигаемое для объяснения какого-либо явления и требующее проверки на опыте и/или теоретического обоснования для того, чтобы стать достоверной научной теорией.

ГИПОТОНИЧЕСКИЙ – имеющий пониженное давление (ср.: *гипертонический*).

ГИПОТОНИЧЕСКИЙ РАСТВОР – раствор, осмотическое давление которого ниже осмотического давления внутриклеточного содержимого.

ГЛИКОЛИЗ – анаэробное расщепление углеводов в животном организме с образованием молочной кислоты.

ГОМОГЕ́ННЫЙ – однородный по составу (ср.: *гетерогенный*).

ГОМУ́НКУЛУС – по представлениям средневековых алхимиков, существо, подобное человеку, которое можно получить искусственно, «в колбе».

ГРАДИЕ́НТ – мера возрастания или убывания в пространстве какой-либо физической величины на единицу расстояния.

ГУМИ́ДНЫЙ КЛИ́МАТ – климат, характеризующийся преобладанием атмосферных осадков в виде воды над испарением, что ведет к избыточному увлажнению. См. также *Аридный климат*.

ГУ́МУС – органический компонент почвы, образующийся в результате биохимических превращений растительных и животных остатков.

ДАВЛЕ́НИЕ СВЕ́ТА – давление, производимое светом на тела, отражающие или поглощающие свет. Сила давления света на малые частицы в космических процессах – того же порядка, что и сила тяжести.

ДЕГАЗА́ЦИЯ МА́ГМЫ – удаление из расплавленной магмы растворенных в ней газов, происходящее как в канале вулкана, так и на поверхности Земли.

ДЕТЕРМИ́НИЗМ – философская концепция, признающая объективную закономерность и причинную обусловленность всех явлений природы и общества.

ДЕТРИ́ТНАЯ ЦЕПЬ – трофическая цепь, звеньями которой являются: мертвое органическое вещество, питающиеся им микроорганизмы, а далее детритофаги и их хищники.

ДЕТРИТОФА́Г – потребитель мертвой органики (трупов, остатков растений, экскрементов).

ДИСПЕ́РСНЫЙ – находящийся во взвешенном состоянии, характеризующийся таким состоянием вещества; дисперсная система – вещество в виде малых частиц (дисперсная фаза) вместе с той средой (дисперсионная среда), в которой они распределены.

ДИФФЕРЕНЦИА́ЦИЯ – разделение (структурное или функциональное) целого на части.

ДИФФУ́ЗИЯ – проникновение молекул одного вещества (жидкости, газа, твердого тела) в другое при непосредственном их соприкосновении, обусловленное тепловым движением молекул.

ДЫХАНИЕ (в биохимическом смысле) – процесс полного окисления углеводов до углекислого газа и воды, происходящий в присутствии кислорода. Основа обмена веществ животных и растений; имеется и у некоторых бактерий.

ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР – стохастический (вероятностный) процесс преимущественного переживания и размножения более приспособленных организмов и элиминации (выбраковки) менее приспособленных.

ЗАПАДНЫЙ ПЕРЕНОС (в атмосфере) – отклонение воздушных течений от первоначального направления: в Северном полушарии вправо, в Южном – влево; возникает под действием отклоняющей силы вращения Земли (кориолисова сила).

ЗООПЛАНКТОН – совокупность планктонных животных. См. также *Планктон, Фитопланктон*.

ИЗОТОПЫ – атомы одного и того же химического элемента, ядра которых содержат одинаковое число протонов, но разное число нейтронов. Обладают одинаковыми химическими, но разными физическими свойствами. Существуют устойчивые (стабильные) и неустойчивые (радиоактивные) изотопы.

ИНТЕРПРЕТАЦИЯ – истолкование, разъяснение смысла чего-либо.

ИНФОРМАЦИОННЫЙ ШУМ – сигнал, возникающий в коммуникационной системе и не являющийся передаваемым полезным сигналом.

ИНФОРМАЦИЯ – количественная мера устранения неопределенности (энтропии), мера организации системы.

КАВЕРНА – пустота, полое пространство, образовавшееся в массиве горных пород.

КАТАЛИЗАТОР – вещество, изменяющее скорость химической реакции. Обычно катализаторами называют ускорители реакций, а ингибиторами – вещества, замедляющие реакции.

КВАНТ СВЕТА, фотон – частица-носитель свойств электромагнитного поля.

КВАНТОВАЯ МЕХАНИКА – раздел физики, изучающий законы движения и взаимодействия частиц очень малой массы (например,

электронов, протонов и т. д.), лежащие в основе современного понимания строения материи на уровне атомов.

КЕ́ЛЬВИНА ШКАЛА́ – абсолютная шкала температур, не зависящая от свойств термометрического вещества (начало отсчета – абсолютный нуль температуры). По имени У. Томсона (Кельвина).

КОАДАПТА́ЦИЯ – взаимное приспособление (друг к другу) организмов, входящих в одну экосистему, в процессе совместной эволюции.

КОНВЕРГЕ́НЦИЯ – приобретение в ходе эволюции сходного строения и функций неродственными организмами вследствие их приспособления к сходным условиям обитания.

КОНГЛОМЕРА́Т – сцементированная обломочная горная порода, состоящая преимущественно из гальки; образуется в результате размыва и перетложения более древних пород.

КОНЕ́ЧНЫЙ ВОДОЁМ СТО́КА – море или бессточное озеро.

КОНСУМЕ́НТЫ – организмы, являющиеся потребителями органического вещества (гетеротрофы); составляют второй и более высокие трофические уровни экосистемы (растительноядные животные, хищники, вторичные хищники). См. также *Продуценты, Редуценты, Трофическая цепь*.

КО́НУС ВЬИ́НОСА – аккумулятивная форма рельефа в виде полуконуса; возникает на месте крутого перелома продольного профиля реки с крутого на более пологий, в результате чего поток теряет силу и несомые им твердые частицы начинают отлагаться.

КОРА́ ВЫВЕ́ТРИВАНИЯ – комплекс горных пород, возникающих в результате преобразования в континентальных условиях магматических и осадочных пород под действием выветривания. Многие коры выветривания возникли вследствие биогенных процессов.

КОРИО́ЛІСОВА СИ́ЛА, Корио́ліса си́ла – одна из сил инерции, вводимая для учета влияния вращения подвижной системы отсчета на относительное движение тела. По имени Г. Г. Кориолиса.

КРАСНОЦВЕ́ТЫ – собирательное название осадочных пород различного происхождения, имеющих красноватую окраску за счет содержащихся в них окислов железа.

КРЕ́БСА ЦИКЛ, цикл трикарбо́новых кислото́в – одна из стадий процесса дыхания, сложный замкнутый круг превращений, по ходу ко-

торых молекула трехатомной пировиноградной кислоты превращается в три молекулы углекислого газа с выделением большого количества энергии. По имени Х. А. Кребса.

КРЕМНЕЗЁМ – диоксид кремния (SiO_2), бесцветные кристаллы; в природе – минерал кварц.

КРИПТИЧЕСКИЙ – скрытый, тайный; криптическая окраска – защитная окраска.

ЛАТЕНТНЫЙ – скрытый, внешне не проявляющийся.

ЛИТОРАЛЬ – прибрежная часть морского дна, затопляемая в прилив и обсыхающая в отлив.

ЛОКОМОЦИЯ – совокупность координированных (согласованных) движений, при помощи которых животное перемещается в пространстве.

ЛОТКИ – ВОЛЬТЕРРЫ МОДЕЛЬ – система двух дифференциальных уравнений, используемых для моделирования динамики численности в изолированной паре взаимодействующих между собой популяций (хищник – жертва, паразит – хозяин и т. п.). По имени В. Вольтерры и А. Д. Лотки.

МАГМА – расплавленная масса преимущественно силикатного состава, богатая растворенными газами, образующаяся в глубинных зонах Земли и дающая при застывании магматические горные породы. В вулканических областях магма, достигая земной поверхности, изливается в виде лавы.

МАКРОМОЛЕКУЛА – большая молекула, молекула полимера.

МАКРОСКОПИЧЕСКИЙ – видимый невооруженным глазом, без помощи микроскопа.

МАКРОЭВОЛЮЦИЯ – процесс возникновения таксонов высокого (надвидового) ранга.

МАРТИРОЛОГ – вид христианской церковной литературы (сборник повествований о страдальцах и мучениках за веру с описанием пережитых ими преследований), а также вообще перечень жертв гонений, перенесенных кем-либо страданий.

МАТРИЧНАЯ РЕПРОДУКЦИЯ – серийное воспроизведение объектов на основе единого образца (примеры: печать с типографских форм, синтез молекул белка на молекуле матричной РНК).

МЕТАЛИМНИОН – см. *Гиполимнион*.

МЕТАФИЗИКА – рассуждения о «духовных первоначалах бытия», принципиально недоступных чувственному опыту (таких, как душа, Бог и т. п.). Философия, постигающая начала мира путем умозрения.

МИТОТИЧЕСКОЕ ВЕРЕТЕНО – система цитоплазматических нитей, натянутых между центриолями, разошедшимися к полюсам клетки, и направляющих движение хромосом в процессе клеточного деления.

МОДЕЛЬ ЛОТКИ – ВОЛЬТЕРРЫ – см. *Лотки – Вольтерры модель*.

МОНОФИЛИЯ – происхождение группы организмов от общего предка (ср.: *полифилия*).

МЫСЛЕННЫЙ ЭКСПЕРИМЕНТ – форма теоретического моделирования процессов или систем, не осуществимых в данный момент по техническим или иным причинам.

НЕОТЕНИЯ – способность некоторых видов организмов размножаться на ранних стадиях развития.

ОБЛИГАТНЫЙ – обязательный, неперенный.

ОКИСЛИТЕЛЬНАЯ АТМОСФЕРА – атмосфера, в составе которой имеются газы-окислители (молекулярный кислород, галогены и т. п.).

ОЛИГОТРОФНЫЕ ВОДОЁМЫ – «малокормные» водоёмы, продукция которых низка, в том числе по причине низкой концентрации биогенов.

ОНТОГЕНЕЗ – индивидуальное развитие живого организма, охватывающее все изменения, претерпеваемые им от момента зарождения до окончания жизни. Онтогенез следует рассматривать в единстве и взаимообусловленности с историческим развитием, *филогенезом*.

ОСМОС – диффузия растворителя через полупроницаемую перегородку (мембрану), отделяющую раствор от чистого растворителя или раствора меньшей концентрации; характеризуется осмотическим давлением.

ОСМОТИЧЕСКОЕ ДАВЛЕНИЕ – избыточное давление со стороны раствора, препятствующее проникновению растворителя из менее концентрированного раствора в более концентрированный

через разделяющие эти два раствора перегородку (мембрану), непроницаемую для растворенных веществ.

ОТКРЫТАЯ СИСТЕМА – термодинамическая система, которая может обмениваться с окружающей средой веществом, а также энергией и импульсом. Открытые системы могут находиться в стационарных состояниях, далеких от равновесия.

ПАЛЕОГЕОГРАФИЯ – наука о физико-географических условиях геологического прошлого Земли. Включает палеоэкологию, палеобиогеографию, палеоклиматологию и др.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКАЯ ЛЕТОПИСЬ – совокупность ископаемых остатков организмов и следов их жизнедеятельности.

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ – наука об ископаемых организмах; разделы – палеоботаника и палеозоология.

ПАНКОНТИНЕНТАЛЬНЫЙ – распространенный по всем континентам.

ПАНСПЕРМИЯ – гипотеза о возможности переноса жизни во Вселенной с одного космического тела на другое.

ПАРАДИГМА – система представлений и методология, принимаемые в качестве образцовых, задающих тон в той или иной области знания.

ПАРАЛИЧЕСКИЕ УГЛЕНОСНЫЕ БАССЕЙНЫ – бассейны, в угленосной толще которых прибрежно-морские (паралические) отложения многократно переслаиваются с континентальными.

ПАРСИМОНИЯ – бережливость, экономия (от латинского parsimonia); принцип парсимонии – правило, согласно которому из альтернативных гипотез, равно согласующихся с фактами, следует выбирать самую простую, включающую минимальное число прямо не проверяемых предположений.

ПАРЦИАЛЬНОЕ ДАВЛЕНИЕ ГАЗА (в смеси) – то давление, которое имел бы этот газ, если бы он один занимал весь объем смеси.

ПАСТБИЩНАЯ ЦЕПЬ – трофическая цепь, которая начинается с зеленого растения и идет далее к пасущимся, растительноядным животным (организмам, поедающим растения) и к хищникам (организмам, поедающим животных).

ПИЩЕВАЯ ЦЕПЬ – см. *Трофическая цепь*.

ПЛАН СТРОЕНИЯ – совокупность наиболее фундаментальных характеристик структуры некоего живого организма (таких, как тип симметрии, направление первичной оси тела и т. п.).

ПЛАНКТОН – совокупность организмов, обитающих в толще воды и пассивно переносимых водными течениями. См. также *Зоопланктон*, *Фитопланктон*.

ПЛОСКОСТЬ ЭКЛИПТИКИ – см. *Эклиптика*.

ПОГРУЖЁННЫЕ МАКРОФИТЫ – водные высшие растения, укореняющиеся в дне водосмов.

ПОЛИФИЛИЯ – происхождение группы организмов от нескольких предковых групп, не связанных близким родством (ср.: *монофилия*).

ПОПУЛЯЦИЯ – совокупность особей одного вида, населяющая определенную территорию и в той или иной степени изолированная от других таких совокупностей.

ПОСТИНДУСТРИАЛЬНОЕ ОБЩЕСТВО – общественная формация, которая, согласно ряду теорий, придет на смену капитализму и социализму (индустриальному обществу). Характеризуется преобладанием (до 9/10 населения) занятых в сфере «производства информации», прекращением роста народонаселения и переориентацией экономики на удовлетворение преимущественно культурных потребностей.

ПРЕЗУМПЦИЯ (в юриспруденции) – признание факта достоверным, пока не будет доказано обратное.

ПРОДУЦЕНТЫ – автотрофы, создающие (путем фотосинтеза или хемосинтеза) органические вещества из неорганических; составляют первый трофический уровень экосистемы (зеленые растения, создающие органическое вещество). Противопоставляются консументам и редуцентам.

ПРОЛЮВИЙ – рыхлые образования, возникающие в результате переноса (водными временными потоками) и отложения продуктов выветривания.

ПЫЛЬЦЕВЫЕ СПЕКТРЫ – совокупность ископаемой пыльцы, отражающая состав некой ископаемой флоры.

РАДИОИЗОТОПНАЯ ДАТИРОВКА – метод определения абсолютного возраста горных пород, основанный на соотношении начальных и конечных продуктов ядерного распада определенного изотопа.

РАСТИТЕЛЬНАЯ АССОЦИАЦИЯ – элементарная, нерасчлененная далее единица структуры растительного покрова.

РЕДУЦЕНТЫ – организмы, питающиеся мертвым органическим веществом и подвергающие его минерализации (деструкции), т. е. трофический уровень экосистемы, на котором находятся «падальщики», потребляющие мертвую органику. См. также *Консументы*, *Продуценты*.

РЕКОНСТРУКЦИЯ – восстановление чего-либо по сохранившимся остаткам и описаниям.

РЕЛИКТ – организм, унаследованный от предшествующих эпох.

РЕЦЕНТНЫЙ – ныне живущий, современный (о фауне и флоре).

РИЗОСФЕРА – часть почвы, непосредственно соприкасающаяся с корнями растений и характеризующаяся значительно большим скоплением микроорганизмов, чем удаленная от корней.

РОДОСЛОВНОЕ ДРЕВО – см. *Филогенетическое древо*.

САПРОФИТ – организм, питающийся остатками растений и животных и превращающий органические вещества в неорганические.

СИМБИОЗ – длительное сожительство организмов разных видов, приносящее им взаимную пользу.

СИМБИОНТ – один из участников симбиоза.

СИНЦИТИЙ – тип строения ткани с неполным разграничением клеток.

СЛОЕВИЩЕ, таллом – тело низших растений, не расчлененное на стебель, листья и корень.

СОЛНЕЧНЫЙ ВЕТЕР – истечение плазмы солнечной короны в межпланетное (межзвездное) пространство; на уровне Земли средняя скорость частиц солнечного ветра (электронов и протонов) – около 400 км/с, число частиц – до нескольких десятков в 1 см³.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ – наука, изучающая закономерности строения и развития отдельных органов и систем органов путем их сравнения у животных из различных систематических групп.

СТОХАСТИЧЕСКИЙ – случайный, вероятностный; стохастический процесс – процесс, характер изменения которого во времени точно предсказать невозможно.

СТРАТЕ́ГИЯ – составная часть военного искусства; стратегия – искусство ведения войны, тактика – искусство ведения боя.

СТРАТИГРА́ФИЯ – раздел геологии, изучающий последовательность формирования горных пород и их первичные пространственные взаимоотношения.

СТРАТИФИКА́ЦИЯ – разделение единой массы вещества на слои, имеющие различные свойства; пример – распределение по вертикали слоев воды различной плотности, обуславливающее теплообмен и другие физические процессы в морях и озерах.

СУБЛИМА́ЦИЯ – переключение низших, преимущественно сексуальных побуждений на высшие, интеллектуально и социально полезные цели.

ТАКСО́Н – достаточно обособленная группа живых или вымерших организмов, связанных единством происхождения, которой может быть присвоен определенный таксономический ранг (род, семейство, класс и т. д.).

ТА́КТИКА – составная часть военного искусства. См. *Стратегия*.

ТАКЫ́Р – дно периодически пересыхающего озера в пустынной зоне. При высыхании поверхность дна покрывается плотной глинистой коркой, разбитой трещинами усыхания на многоугольники.

ТАЛЛО́М – см. *Словеще*.

ТЕКТО́НИКА – отрасль геологии, изучающая развитие структуры земной коры и ее изменения под влиянием тектонических движений и деформаций. **Тектоника плит** – гипотеза, предполагающая, что литосфера разбита на крупные плиты, которые перемещаются по астеносфере в горизонтальном направлении.

ТЕКТОНИ́ЧЕСКИЙ – относящийся к тектонике.

ТЕО́РИЯ – устоявшаяся система взглядов по некоему научному вопросу, которую разделяет существенная часть специалистов, изучающих этот вопрос.

ТЕПЛОРО́Д – по распространенным в XVIII – начале XIX вв. представлениям, невесомая материя, присутствующая в каждом теле и являющаяся причиной тепловых явлений.

ТЕРМОДИНАМИ́ЧЕСКАЯ СИСТЕ́МА – макроскопическое тело, выделенное из окружающей среды при помощи перегородок или оболочек (они могут быть также мысленными, условными), которое

характеризуется макроскопическими параметрами: объемом, температурой, давлением.

ТОЖДЕСТВО – отношение между объектами (предметами реальности, восприятия, мысли), рассматриваемыми как «одно и то же»; «предельный» случай отношения равенства.

ТРИВИАЛЬНЫЙ – обычный, лишенный свежести и оригинальности.

ТРИПЛОИДНЫЙ – обладающий тройным набором хромосом.

ТРОФИЧЕСКАЯ ЦЕПЬ, пищевая цепь – ряд организмов, связанных друг с другом отношениями, через которые в экосистеме происходит перенос энергии: каждое звено служит пищей для следующего звена.

ТРОФИЧЕСКИЙ УРОВЕНЬ – совокупность организмов, объединяемых типом питания.

УРАВНЕНИЕ ШРЭДИНГЕРА – см. *Шредингера уравнение*.

ФАКУЛЬТАТИВНЫЙ – возможный, необязательный (например, факультативный признак).

ФЕРРОМАГНЕТИК – вещество, обладающее самопроизвольной намагниченностью благодаря ферромагнитной упорядоченности в расположении его атомных магнитных моментов.

ФИЛЕТИЧЕСКИЙ РЯД, филетическая линия – непрерывный ряд последовательных во времени групп (популяций, видов), каждая из которых является потомком предшествующей группы и предком следующей.

ФИЛОГЕНЕЗ – историческое развитие организмов, или эволюция органического мира. Филогенез следует рассматривать в единстве и взаимообусловленности с индивидуальным развитием, *онтогенезом*.

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ДРЕВО, родословное древо – изображение родственных отношений внутри любой таксономической группы организмов или всего органического мира в виде дерева, в основании которого находятся предковые формы, а на разветвлениях ствола – потомки.

ФИТОПЛАНКТОН – совокупность растительных планктонных организмов. См. также *Зоопланктон*, *Планктон*.

ФИТОФАГИЯ – питание растительной пищей; фитофаги – животные, питающиеся растениями.

ФОРМАЦИЯ – комплекс горных пород, совместное залегание которых обусловлено общностью условий образования.

ФОТИЧЕСКАЯ ЗОНА – участок экосистемы, степень освещенности которого достаточна для фотосинтеза.

ФОТОАВТОТРОФЫ, фототрофы – организмы, способные самостоятельно синтезировать органические вещества из неорганических, используя энергию Солнца. Относятся растения, цианобактерии и часть бактерий. См. также *Хемоавтотрофы*.

ФОТОДИССОЦИАЦИЯ ВОДЫ – разложение молекулы воды на свободный кислород и свободный водород при помощи энергии квантов света (фотонов).

ФОТОН – см. *Квант света*.

ФОТОТАКСИС – движение свободно перемещающихся организмов, вызванное односторонним световым раздражителем.

ФОТОТРОФЫ – см. *Фотоавтотрофы*.

ХЕМОАВТОТРОФЫ, хемотрофы – организмы, способные самостоятельно синтезировать органические вещества из неорганических, используя энергию окислительно-восстановительных химических реакций. Относятся часть бактерий. См. также *Фотоавтотрофы*.

ЦЕНТРИОЛЬ – постоянная структура всех животных и некоторых растительных клеток, основная часть так называемого клеточного центра. Центриоли участвуют в митотическом делении клетки.

ЦИКЛ КРЕБСА – см. *Кребса цикл*.

ЦИКЛ ТРИКАРБОНОВЫХ КИСЛОТ – см. *Кребса цикл*.

ЦИКЛОН – крупномасштабный атмосферный вихрь во внетропических широтах радиусом в несколько сотен или тысяч километров, с пониженным давлением в центре и с преобладанием облачной погоды и осадков. Воздух циркулирует против часовой стрелки в Северном полушарии и по часовой – в Южном. См. также *Антициклон*.

ШИРОТНАЯ КЛИМАТИЧЕСКАЯ ЗОНАЛЬНОСТЬ – закономерное распределение по поверхности планеты ландшафтно-климатических поясов, возникающее в связи с экваториально-полярным температурным градиентом.

ШКАЛА КЕЛЬВИНА – см. *Кельвина шкала*.

ШРЁДИНГЕРА УРАВНЕНИЕ – основное уравнение квантовой механики; позволяет определить возможные состояния системы, а также изменения состояния во времени. По имени Э. Шредингера (точнее Шрёдингера).

ЭВАПОРИТЫ – химические осадки, выпадающие на дно бассейнов в результате пересыщения растворов: соли и некоторые виды известняков.

ЭВТРОФИКАЦИЯ – увеличение содержания органического вещества в водоеме; при загрязнении водоема органикой уменьшается количество растворенного в воде кислорода, расходуемого на ее окисление.

ЭВТРОФНЫЕ ВОДОЁМЫ – «кормные» водоёмы, продукция которых превышает ее потребление консументами, в том числе по причине высокой концентрации биогенов.

ЭКВАТОРИАЛЬНО-ПОЛЯРНЫЙ ТЕМПЕРАТУРНЫЙ ГРАДИЕНТ – разница температур в экваториальных и полярных областях, возникающая по причине того, что лучи центрального светила падают на шарообразную поверхность планеты под разными углами.

ЭКВИВАЛЕНТНЫЙ – равносильный, равноценный, равнозначный, заменяющий что-либо.

ЭКЗОГЕННЫЙ – внешнего происхождения, вызванный внешними причинами (ср.: *эндогенный*).

ЭКЗОТИЧЕСКИЙ – свойственный отдаленным (например, южным или восточным) странам и в силу этого кажущийся причудливым и удивительным.

ЭКЛИПТИКА – большой круг небесной сферы, по которому происходит видимое годичное движение Солнца; плоскость эклиптики – плоскость земной орбиты.

ЭКСПАНСИЯ – расширение сферы влияния государства или некой политической группировки, осуществляемое как экономическими методами (например, вывоз капитала), так и внеэкономическими (например, вооруженный захват территории, дипломатическое давление).

ЭМПИРИЧЕСКИЙ – основанный на непосредственном (чувственном) опыте, опирающийся только на опыт.

ЭНДЕМИКИ – виды растений и животных (роды, семейства и т. д.), ограниченные в своем распространении относительно небольшой

территорией (встречающиеся только в определенном географическом районе).

ЭНДЕМИЧНЫЙ, эндемический – местный, свойственный данной местности.

ЭНДОГЕННЫЙ – внутреннего происхождения, вызванный внутренними причинами (ср.: *экзогенный*).

ЭНДОСПЕРМ – запасаящая ткань в семенах растений.

ЭНТОМОФИЛИЯ – приспособленность цветков растений к опылению при помощи насекомых.

ЭНТРОПИЯ – мера неопределенности ситуации (случайной величины) с конечным или счетным числом исходов.

ЭОН – отрезок времени геологической истории, в течение которого сформировалась зонотема; объединяет несколько эр.

ЭНОТЕМА – наиболее крупное подразделение стратиграфической шкалы.

ЭПИЛИМНИОН – см. *Гиполимнион*.

ЭПИФИТЫ – растения, поселяющиеся на других растениях, но не являющиеся паразитами и использующие эти растения лишь как место прикрепления.

ЭРОЗИЯ – процесс разрушения горных пород, складывающийся из механического размывания и химического растворения.

ЭФЕМЕРЫ – растения с очень коротким периодом вегетации, проводящие большую часть года в латентном состоянии.

Словарь названий живых и ископаемых организмов

Значком (†) отмечены вымершие группы.

АВСТРАЛИЙСКИЕ СТРАУСЫ, казуарообразные (Casuariformes) – отряд нелетающих бескилевых птиц, ограниченный Австралийской зоогеографической областью. Миоцен – ныне.

АВСТРАЛОПИТЕК (*Australopithecus*) (†) – наиболее ранний род семейства гоминид (Hominidae). Плиоцен – ранний плейстоцен Восточной и Южной Африки.

АКАНТОСТЕГА (*Acanthostega*) (†) – один из древнейших родов амфибий-лабиринтодонтов. Девон Гренландии.

АКРИТАРХИ (†) – собирательное название для ископаемых одноклеточных водорослей со стойкой, но неминерализованной оболочкой. Протерозой – палеоген.

АКУЛЫ (Selachomorpha) – подкласс хрящевых рыб. Карбон – ныне.

АМЕРИКАНСКИЕ ДИКОБРАЗЫ, древесные дикобразы (Erethizontidae) – отдельное семейство дикобразов. Грызуны, обитающие в лесах Северной и Южной Америки. *Erethizon dorsatum* – единственный представитель кавиморфных грызунов, распространенный за пределами Южной Америки (в Северной Америке).

АММОНИТЫ, аммоноидеи (Ammonoidea) (†) – подкласс головоногих моллюсков. Девон – мел.

АМНИОТЫ (Amniota) – высшие позвоночные (рептилии, птицы и млекопитающие), приспособившиеся к развитию на суше.

АМФИБИИ, земноводные (Amphibia) – наиболее примитивный класс позвоночных-тетрапод, сочетающий признаки наземной организации (пятипалая конечность) с физиологическими особенностями водных животных (размножение икринками, жаберное дыхание личинок и пр.). Девон – ныне.

АНАМНИИ (Anamnia) – низшие позвоночные (бесчелюстные, рыбы и амфибии), «прикованные к воде».

АНАПСИДЫ (Anapsida) – рептилии, исходно не имеющие височных впадин в крыше черепа.

АНКИЛОЗАВРЫ, панцирные динозавры (*Ankylosauria*) (†) – подотряд четвероногих растительноядных динозавров отряда птице-тазовых. Мел.

АННЕЛИДЫ – см. *Кольчатые черви*.

АНОМАЛАКАРИС (*Anomalacaris*) (†) – род крупных морских членистоногих неясного систематического положения. Кембрий.

АНТИЛОПЫ – собирательное название полорогих парнокопытных, имеющих сравнительно небольшие размеры и легкое сложение.

АНТРАКОЗАВРЫ (*Anthracosauria*) (†) – отряд амфибий, от которого ведут свое происхождение рептилии. Карбон – пермь.

АПТЕРИГОТЫ – см. *Первичнобескрылые*.

АРАУКАРИИ (*Araucariaceae*) – древнейшее семейство ныне живущих хвойных. Триас – ныне; современные распространены в Южной Америке и Австралийской области.

АРТРОДИРЫ (*Arthrodira*) (†) – подкласс панцирных рыб-плакодерм. Силур – девон.

АРТРОПОДЫ – см. *Членистоногие*.

АРХЕБАКТЕРИИ (*Archaeobacteria*) – наиболее архаичный из типов прокариот; от более продвинутых бактерий (*Eubacteria*) отличаются строением клеточной стенки и структурой генома. Хемоавтотрофы, живущие в различных экстремальных местообитаниях (в океанских глубинах близ подводных вулканов, в горячих источниках и т. п.).

АРХЕОПТЕРИКС (*Archaeopteryx*) (†) – единственный представитель подкласса ящероптиц (просто мелкий оперенный динозаврик). Поздняя юра Европы.

АРХЕОЦИАТЫ – раннекембрийские прикрепленные фильтраторы, которых прежде выделяли в тип *Archaeocyatha*, а ныне включают в состав губок, причём разных их групп.

АРХОЗАВРЫ (*Archosauria*) – подкласс рептилий, включающий наиболее высокоразвитых представителей этого класса (динозавров и птерозавров); дал начало птицам. Ныне живущие представители – крокодилы. Пермь – ныне; расцвет в мезозое.

АСКОМИЦЕТЫ (*Ascomyceta*) – класс высших грибов.

АСЦИДИИ (*Ascidiae*) – класс типа оболочников (*Tunicata*); оболочников либо считают самостоятельным типом, либо включают в тип хордовых. В ископаемом состоянии не найдены.

АТЛАНТРОП – см. *Питекантроп*.

БАБОЧКИ (Lepidoptera) – отряд насекомых с полным превращением. Юра – ныне.

БАНГИЕВЫЕ (Bangiophyceae) – самый архаичный класс типа красных водорослей. Протерозой – ныне.

БАТРАХОЗАВРЫ (Batrachosauria) (†) – сборная группа, в которую включают низших тетрапод, сочетающих признаки амфибий и рептилий. Карбон – пермь.

БАУРУЗУХИИ (Baurusuchidae) (†) – семейство наземных крокодилов. Эоцен Европы.

БЕГЕМОТЫ (Hippopotamidae) – семейство млекопитающих подотряда нежвачных парнокопытных. Миоцен – ныне.

БЕЛЕМНИТЫ (Belemnitida) (†) – отряд класса головоногих моллюсков. Карбон – мел.

БЕННЕТТИТЫ (Bennettitales) (†) – порядок голосеменных класса саговников. Триас – мел.

БЕСКИЛЕВЫЕ ПТИЦЫ (Ratitae) – надотряд птиц, включающий крупные нелетающие формы, лишенные киля грудины и имеющие редуцированные передние конечности. Палеоген – ныне.

БЕСЧЕЛЮСТНЫЕ (Agnatha) – древнейший класс позвоночных, от которого ныне сохранились лишь представители подкласса круглоротых (миноги известны своими гастрономическими достоинствами). Ордовик – ныне.

БЕСЧЕРЕПНЫЕ (Acrania) – см. *Ланцетники*, *Хордовые*.

БОЛОТНЫЙ КИПАРИС – см. *Таксодиум*.

БОРГИЕНИДЫ (Borhyaenidae) (†) – семейство хищных южноамериканских сумчатых. Эоцен – плиоцен.

БРАХИОПОДЫ (Brachiopoda) – тип вторичпоротых беспозвоночных; имеют двустворчатую раковину и по внешнему виду сходны с двустворчатыми моллюсками. Кембрий – ныне; расцвет в девоне.

БРОНЕНОСЦЫ (Dasypodidae) – семейство млекопитающих отряда неполнозубых. Южная Америка. Эоцен – ныне.

БЫКИ (Bovinae) – подсемейство парнокопытных семейства полорогих. Миоцен – ныне.

ВЕЛЬВИ́ЧИЯ (*Welwitschia*) – голосеменное, формирующее отдельный порядок класса гнетовых. Пустыни Южной Африки. В ископаемом состоянии неизвестно.

ВЕНДОБИО́НТЫ (†) – собирательное название крупноразмерных бесскелетных организмов позднего докембрия. Венд.

ВЕНДОТЭ́НИИ (*Vendotenia*) (†) – лентовидные макроскопические водоросли неясного систематического положения. Венд.

ВЕРБЛЮ́ДКИ (*Raphidioptera*) – отряд насекомых с полным превращением. Пермь – ныне; расцвет в юре.

ВЕРБЛЮ́ДЫ (*Camelidae*) – семейство подотряда мозолоногих (отряд непарнокопытных). Оligocene – ныне.

ВЕСНЯ́НКИ (*Plecoptera*) – отряд насекомых с неполным превращением и водными личинками. Пермь – ныне.

ВНУТРЕННЕРА́КОВИННЫЕ ГОЛОВОНО́ГИЕ – головоногие, раковина которых скрыта под мантией и в той или иной степени редуцирована: белемниты и почти все современные представители класса.

ВО́ДОРОСЛИ (*Algae*) – собирательное название для всех типов автотрофных низших растений, обитающих, как правило, в водной среде.

ВОЛОСА́ТЫЙ НОСОРО́Г – см. *Шерстистый носорог*.

ВО́ЛЬЦИЕВЫЕ (*Voltziaceae*) (†) – семейство хвойных. Пермь – мел.

ВТОРИЧНОРО́ТЫЕ (*Deuterostomia*) – одно из двух основных подразделений животного царства (*Metazoa*), у представителей которого в онтогенезе происходит замыкание рта зародыша и возникновение ротового отверстия взрослого животного на ином месте.

ВЫ́СШИЕ ГРЫЗУНЫ́ – собирательное название всех грызунов кроме кавиморфов. Эоцен – ныне.

ВЫ́СШИЕ РАСТЭ́НИЯ (*Embryophyta*) – многоклеточные наземные или вторичноводные растения, тело которых имеет сложно дифференцированные системы органов и тканей. К ним относятся сосудистые растения и мохообразные. Силур – ныне.

ГАДРОЗА́ВРЫ, утконóбые динозавры (*Hadrosauria*) (†) – подотряд растительноядных динозавров отряда птицезавровых. Юра – мел.

ГАЛЛЮЦИГЕНИЯ (*Gallucigenia*) (†) – род морских лобопод. Кембрий.

ГАНЮИДЫ (*Ganoidomorpha*) – надотряд низших лучеперых рыб. Пермь – ныне; расцвет в юре.

ГАТТЕРИЯ (*Sphenodon punctatus*) – единственный современный представитель рептилий отряда клювоголовых. Эндемик Новой Зеландии.

ГИЕНОВЫЕ (*Hyaenidae*) – семейство млекопитающих отряда хищных. Миоцен – ныне.

ГИНГГО ДВУЛОПАСТНЫЙ (*Ginkgo biloba*) – единственный современный представитель голосеменных класса гинкговых. В палеогене и неогене был широко распространен по всему Восточному полушарию, ныне – эндемик Китая. В природных местообитаниях не найден; сохранился лишь как священное дерево в буддийских монастырях.

ГИНГГОВЫЕ (*Ginkgopsida*) – класс голосеменных, представители которого отличаются веерообразными дву- или многолопастными листьями. В основном в умеренной зоне Северного полушария. Карбон – ныне; расцвет в юре.

ГИППАРИОН (*Hipparion*) (†) – род небольших трехпалых лошадей. Северная Америка, Евразия и Африка. Миоцен – плиоцен.

ГЛИПТОДОНТЫ (*Glyptodontidae*) – семейство млекопитающих отряда неполнозубых. Эоцен – плейстоцен Южной Америки.

ГЛОССОПТЕРИЕВЫЕ (*Glossopteridales*) (†) – порядок листопадных гинкговых. (Глоссоптерис – растение с языковидными выростами на концах листьев; отсюда название: греч. *glóssa* – язык.) В основном континенты Южного полушария. Карбон – триас.

ГЛОССОПТЕРИЕВАЯ ФЛОРА (†) – флора с доминированием глоссоптериевых, существовавшая на южных континентах во время оледенений Гондваны. Поздний карбон – пермь.

ГНЕТОВЫЕ (*Gnetopsida*) – класс типа голосеменных. Юра – ныне; расцвет в мелу.

ГНЕТУМ (*Gnetum*) – один из трех современных родов гнетовых. Распространен в тропиках.

ГОЛОВОНОГИЕ (*Cephalopoda*) – наиболее высокоорганизованный класс типа моллюсков. Кембрий – ныне.

ГОЛОСЕМЕННЫЕ (Gymnospermae) – тип семенных растений. Представлен исключительно древесными наземными формами. Объединяет хвойные, гинкговые, саговники, гнетовые и ряд ископаемых групп. Девон – ныне; расцвет в мезозое.

ГОМИНИДЫ (Hominidae) – семейство высших приматов, включающее два рода: человек (*Homo*) и австралопитек (*Australopithecus*).

ГОРГОНОПСИДЫ (Gorgonopsida) (†) – отряд хищных «зверозубых ящеров»-терапсид. Пермь.

ГРИБЫ (Mycota) – царство эукариот, объединяющее неподвижные гетеротрофные организмы, среди которых есть и паразиты, и сапрофиты, и симбионты. Докембрий – ныне.

ГРИЛЛОНОВЫЕ (Gryllones) – группа отрядов насекомых с неполным превращением, родственных прямокрылым. Карбон – ныне.

ГУБКИ (Spongia) – тип низших животных, не имеющих стабильной клеточной дифференцировки. Кембрий – ныне.

ДВОЯКОДЫШАЩИЕ (Dipnoi) – надотряд низших костных рыб (лопастепёрых). Девон – ныне. Три современных рода эндемичны для Африки, Южной Америки и Австралии.

ДВУКРЫЛЫЕ (Diptera) – отряд насекомых с полным превращением. Триас – ныне.

ДВУПАРНОНОГИЕ (Diplopoda) – класс наземных членистоногих-многоножек. Девон – ныне.

ДВУСТВОРЧАТЫЕ, двустворчатые моллюски (Bivalvia) – класс типа моллюсков. Кембрий – ныне.

ДИАПСИДЫ (Diapsida) – рептилии, имеющие две пары височных впадин в крыше черепа.

ДИАТОМЕИ, диатомовые водоросли (Diatomeae) – тип одноклеточных водорослей, имеющих кремнийорганический панцирь. Юра – ныне.

ДИАТРИМЫ (Diatrimae) (†) – отряд гигантских хищных нелетающих птиц надотряда журавлеобразных. Эоцен Европы и Северной Америки.

ДИКИНСОНИЯ (*Dikinsonia*) (†) – род билатерально-симметричных (т. е. двусторонне-симметричных) вендобионтов. Венд.

ДИКТИОНЕВРИДЫ (Dictyoneurida) (†) – отряд насекомых с неполным превращением. Карбон – пермь.

ДИНИХТИС (*Dinichtys*) (†) – род панцирных рыб, один из самых крупных их представителей. Девон.

ДИНОЗАВРЫ (Dinosauria) (†) – два отряда, к которым принадлежат наиболее крупные и высокоорганизованные рептилии подкласса архозавров. Триас – мел.

ДИПРОТОДОНТЫ (Diprotodontidae) (†) – семейство крупных травоядных сумчатых. Миоцен – плиоцен Австралии.

ДИЦИНОДОНТЫ (Dicynodontida) (†) – отряд растительноядных «зверозубых ящеров»-терапсид. Пермь – триас.

ДОЖДЕВЬЕ ЧЕРВИ – собирательное название нескольких семейств почвообитающих кольчатых червей из класса малощетинковых (*Oligochaeta*). В ископаемом состоянии неизвестны, но по косвенным признакам (следы рытья) – с ордовика.

ДРЕВЕСНЫЕ ДИКОБРАЗЫ – см. *Американские дикобразы*.

ЕНОТОВЫЕ (*Procyonidae*) – семейство млекопитающих отряда хищных. Оligоцен – ныне.

ЖВАЧНЫЕ (*Ruminantia*) – подотряд млекопитающих отряда парнокопытных, объединяющий оленей, быков, антилоп и жирафов. Эоцен – ныне.

ЖЕСТКОКРЫЛЫЕ – см. *Жуки*.

ЖИВОТНЫЕ (*Metazoa*) – одно из царств органического мира, объединяющее подвижные многоклеточные организмы с гетеротрофным питанием.

ЖИРАФЫ (*Giraffidae*) – семейство парнокопытных млекопитающих. Миоцен – ныне.

ЖУКІ́, жесткокрылые (*Coleoptera*) – отряд насекомых с полным превращением. Пермь – ныне.

ЖУРАВЛЕОБРАЗНЫЕ (*Gruiformes*) – надотряд птиц, многократно дававший крупных нелетающих хищников (диатримы, фороракосы). Эоцен – ныне.

ЗАВРОМО́РФЫ (*Sauromorpha*) – одна из двух основных эволюционных линий амниот, объединяющая диапсидных, анапсидных и эвриапсидных рептилий и птиц. См. также *Тероморфы*.

ЗАВРОПÓДЫ (Sauropoda) (†) – подотряд ящеротазовых динозавров, объединяющий гигантские четвероногие растительноядные формы. Триас – мел.

ЗВЕРООБРА́ЗНЫЕ ЯЩЕРЫ – см. *Синапсиды*.

ЗЕЛЁНЫЕ ВО́ДОРΟΣЛИ (Chlorophyta) – тип растительного царства, представленный одноклеточными, колониальными и многоклеточными формами. Докембрий – ныне.

ЗЕМНОВО́ДНЫЕ – см. *Амфибии*.

ЗМÉИ (Serpentes) – подотряд диапсидных рептилий (сильно специализированная группа ящериц). Мел – ныне.

ЗОЛОТÍСТЫЕ ВО́ДОРΟΣЛИ (Chrysophyta) – тип растительного царства, представленный одноклеточными, колониальными и многоклеточными формами. Кембрий – ныне.

ИГУАНОДÓНЫ, игуанодóнты (Iguanodontidae) (†) – семейство бипедальных растительноядных динозавров отряда птицетазовых. Ранний мел.

ИЗВЕСТКÓВЫЕ ВО́ДОРΟΣЛИ – собирательное название макроскопических водорослей (в основном красных), талломы которых имеют известковые включения и оттого хорошо сохраняются в ископаемом состоянии. Кембрий – ныне.

ИНДРИКОТÉРИИ (Indricotheriidae) (†) – семейство гигантских безрогих носорогов (отряд непарнокопытных). Оligоцен.

ИНОЦЕРА́МЫ (Inoceramidae) (†) – семейство крупных (размером до 1 м) двустворчатых моллюсков. Юра – мел.

ИНФУЗО́РИИ (Infusoria) – класс типа простейших. В ископаемом состоянии неизвестны.

ИХТИОЗА́ВРЫ, рыба́щеры (Ichthyosauria) (†) – отряд морских рыбообразных рептилий подкласса эвриапсид. Триас – мел.

ИХТИОСТÉГА (*Ichthyostega*) (†) – один из древнейших родов амфибий-лабиринтодонтов. Девон Гренландии.

КАВИМО́РФНЫЕ ГРЫЗУНЫ́, кавимóрфы (Cavimorpha) – наиболее архаичный из подотрядов грызунов, сохранившийся ныне лишь в Южной Америке. Оligоцен – ныне.

КАЗУАРООБРА́ЗНЫЕ – см. *Австралийские страусы*.

КАЛАМИТЫ (*Calamitales*) (†) – порядок древовидных хвощеобразных. В числе основных углеобразователей. Девон – пермь; расцвет в карбоне.

КАЛЬМАРЫ (*Teuthida*) – отряд внутреннераковинных головоногих. Триас – ныне.

КАПТОРИНИДЫ (*Captorhynomorpha*) – отряд, к которому принадлежат самые ранние карбоновые рептилии. Карбон – пермь.

КЕЙТОННИЕВЫЕ (*Caytoniales*) (†) – порядок голосеменных, относимый ныне к классу гинкговых. Триас – мел.

КЕНГУРУ́, кенгуро́вые (*Marsupodidae*) – семейство крупных травоядных сумчатых. Миоцен – ныне.

КЕНИАПИТЕ́К (*Kenyaapithecus*) (†) – род человекообразных обезьян, близких к гоминидам. Миоцен Восточной Африки.

КИСТЕПЁРЫЕ РЫ́БЫ (*Crossopterygia*, *Crossopterigiomorpha*) – надотряд низших костных рыб (лопастепёрых), давший начало наземным тетраподам. Девон – ныне; расцвет в девоне. Единственный современный представитель – латимсрия.

КИТООБРА́ЗНЫЕ (*Cetacea*) – отряд млекопитающих, ставший чисто водным. Происходят от архаичных всеядных копытных-мезонихид. Эоцен – ныне.

КЛЮВОГОЛÓВЫЕ (*Rhynchocephalia*) – отряд диапсидных рептилий. Триас – ныне; расцвет в триасе и юре. Единственный современный представитель – гаттерия.

КОККОЛИТОФОРÍДЫ (*Coccolithophorida*) – порядок одноклеточных золотистых водорослей. В числе основных образователей писчего мела. Триас – ныне.

КОЛОВРА́ТКИ (*Rotatoria*) – тип микроскопических червеобразных организмов. В ископаемом состоянии неизвестны.

КО́ЛЬЧАТЫЕ ЧЁРВИ, аннелíды (*Annelida*) – тип высших червей; родственны членистоногим. Кембрий – ныне.

КОМАРЫ́-ЗВОНЦЫ́, хирино́миды (*Chironomidae*) – семейство двукрылых с водными личинками. Юра – ныне.

КОМО́ДСКИЙ ВАРА́Н (*Varanus komodoensis*) – самая крупная современная ящерица (длина до 3 м). Эндемик о. Комодо в Индонезии.

КОНДИЛЯРТРЫ (Condylarthra) (†) – отряд растительноядных млекопитающих, давший начало различным группам копытных. Поздний мел – эоцен.

КОНОДОНТЫ (†) – собирательное название мелких зубовидных остатков ископаемых, являющихся частями ротовых органов древних вторичноротых – щетинкочелюстных и хордовых. Кембрий – триас; наиболее обильны в ордовике.

КОРДАЙТЫ (Cordaitales) (†) – порядок голосеменных из класса хвойных. В основном в холодной и умеренной зонах Северного полушария. Карбон – пермь.

КОСТЫСТЫЕ РЫБЫ – см. *Настоящие костистые рыбы*.

КОСТНЫЕ РЫБЫ (Osteichthyes) – класс рыбообразных позвоночных, в осевом скелете которых хрящ частично или полностью замещен костной тканью. Девон – ныне.

КОШАЧЬИ (Felidae) – семейство млекопитающих отряда хищных. Оligocene – ныне.

КРАСНЫЕ ВОДОРОСЛИ (Rhodophyta) – тип растительного царства, представленный одноклеточными, колониальными и многоклеточными формами. Докембрий – ныне.

КРЕОДОНТЫ (Creodonta) (†) – отряд всеядных млекопитающих, давший начало отряду настоящих хищных. Палеоцен – миоцен.

КРОКОДИЛЫ (Crocodylia) – отряд рептилий подкласса архозавров. Триас – ныне.

КРОМАНЬОНЦЫ – первые из ставших известными науке люди современного типа (*Homo sapiens*). Название дано по находке в гроте Кро-Маньон во Франции. Появились около 40 тыс. лет назад.

КРЫЛАТЫЕ НАСЕКОМЫЕ (Pterygota) – подкласс насекомых, имеющих крылья (которые могут быть вторично утрачены). Карбон – ныне.

КСЕНОФИОФОРЫ (Xenophiophora) – отряд многоядерных простейших класса саркодовых.

КУНЬИ (Mustelidae) – семейство млекопитающих отряда хищных. Оligocene – ныне.

ЛАБИРИНТОДОНТЫ (Labyrinthodontida) (†) – подкласс амфибий с крокодилообразной формой тела и коническими зубами лабиринтового строения. Девон – юра; расцвет в карбоне.

ЛАНЦЁТНИКИ (Amphioxii) – класс хордовых, формирующий отдельный подтип – бесчерепные. Мелкие рыбообразные животные, зарывающиеся в песок на морских мелководьях. Кембрий – ныне.

ЛАСТОНО́ГИЕ (Pinnipedia) – отряд млекопитающих, ведущий происхождение от хищных. Ныне полагают, что группа полифилитична: моржи и морские львы произошли от медведей (олигоцен Тихого океана), а тюлени – от куньих (миоцен Атлантики).

ЛАТИМЁРИЯ (*Latimeria chalumnae*) – единственный современный представитель надотряда кистепёрых рыб. Эндемик Мозамбикского пролива.

ЛЕНИ́ВЦЫ НАЗЁМНЫЕ (Megalonychoidae) (†) – семейство млекопитающих отряда неполнозубых. Миоцен – голоцен Южной Америки. Род *Megalonyx* в плиоцене и плейстоцене населял Северную Америку.

ЛЕПИДОДЭ́НДРОНЫ (Lepidodendrales) (†) – порядок древовидных плауновидных. В числе основных углеобразователей. Девон – пермь; расцвет в карбоне.

ЛЕПОСПО́НДИЛЫ, лепоспóндильные (Lepospondyli) – см. *Стегоцефалы*.

ЛЕТА́ЮЩИЕ ЯЩЕРЫ – см. *Птерозавры*.

ЛИТОПТЁ́РНЫ (Lithopterna) (†) – один из отрядов «южноамериканских копытных». Палеоцен – плейстоцен.

ЛИША́ЙНИКИ (Lichenes) – симбиотические организмы, состоящие из грибного и водорослевого компонентов. Докембрий(?) – ныне.

ЛОБОПÓДЫ (Lobopoda) – тип первичноротых беспозвоночных, по ряду признаков занимающий промежуточное положение между кольчатыми червями и членистоногими. Кембрий – ныне; расцвет в кембрии.

ЛОПАСТЕПЁ́РЫЕ РЫ́БЫ (Sarcopterygii) – подкласс низших костных рыб, объединяющий кистепёрых и двоякодышащих. Девон – ныне; расцвет в палеозое.

ЛОПАТОНО́ГИЕ – см. *Хиолиты*.

ЛОШАДИ́НЫЕ (Equidae) – семейство млекопитающих отряда непарнокопытных. Эоцен – ныне.

ЛУЧЕПЁ́РЫЕ РЫ́БЫ (Actinopterygii) – подкласс высших костных рыб, объединяющий надотряды ганоидов и настоящих костистых. Девон – ныне.

МАЛОЩЕТИНКОВЫЕ ЧЕРВИ – см. *Олигохеты*.

МАММАЛИИ – см. *Млекопитающие*.

МАМОНТ (*Mammuthus*) (†) – род млекопитающих отряда хоботных. Плейстоцен – голоцен Евразии и Северной Америки.

МАСТОДОНТ (*Mastodontus*) (†) – род млекопитающих отряда хоботных. Плейстоцен Северной Америки.

МЕГАЛАНИИ (*Megalia*) (†) – исполинские вараны (длиной до 7 м). Плейстоцен – голоцен Австралии.

МЕДВЕДИ (*Ursidae*) – семейство млекопитающих отряда хищных. Эоцен – ныне.

МЕДУЗОИДЫ (†) – радиально-симметричные вендобионты, внешне схожие с медузами.

МЕЗОНИХИДЫ (*Mesonychidae*) (†) – семейство архаичных всеядных копытных, выполнявших в раннепалеогеновых фаунах роль крупных хищников. Палеоцен – эоцен.

МЕКОПТЕРОИДНЫЕ НАСЕКОМЫЕ (*Mecopteroidea*) – самый продвинутый надотряд насекомых с полным превращением, к которому относятся бабочки, ручейники, двукрылые и скорпионовые мухи. Пермь – ныне.

МЕЧЕХВОСТЫ (*Xiphosura*) – класс морских членистоногих подтипа хелицероных. Кембрий – ныне.

МИНОГИ (*Cyclostomata*) – подкласс доживших до современности рыбообразных из класса бесчелюстных. Карбон – ныне.

МЛЕКОПИТАЮЩИЕ (*Mammalia*) – наиболее высокоразвитый класс наземных позвоночных. Характеризуются дифференцированными зубами, постоянной температурой тела, кожей с волосяным покровом и вскармливанием детенышей молоком. Поздний триас – ныне.

МНОГОНОЖКИ – собирательное название трахейнодышащих членистоногих с червеобразным, гомономно сегментированным телом. Раньше числились подтипом *Myciropoda*, теперь считаются группой из нескольких неродственных между собой классов.

МНОГОПЕРООБРАЗНЫЕ, многопёры (*Polypteriiformes*) – отряд ганоидных рыб. Современные – эндемики тропической Африки. Эоцен – ныне.

МОЗАЗАВРЫ (*Mosasauridae*) (†) – семейство гигантских (длиной до 10–12 м) морских ящериц, близких к варанам. Поздний мел.

МОЗОЛЕНОГИЕ (Tylopoda) – подотряд отряда парнокопытных. Верблюды в широком смысле. Эоцен – ныне.

МОРСКИЕ КРОКОДИЛЫ (†) – собирательное название нескольких неродственных между собой семейств крокодилов, перешедших к чисто водному образу жизни. Юра – мел.

МОРСКИЕ ПЁРЬЯ (Pennatularia) – отряд подкласса восьмилучевых кораллов. Мел – ныне.

МОХООБРАЗНЫЕ, моховидные (Bryophyta) – тип, объединяющий самые примитивные из высших растений, имеющих слоевищную организацию тела и не имеющих корневой системы, – мхи и печёночники. Ордовик(?) – ныне.

МХИ (Bryopsida) – класс типа мохообразных, у представителей которого слоевище дифференцировано на листья и стебель. Девон – ныне.

МША́НКИ (Bryozoa) – тип вторичноротых беспозвоночных, представленный прикрепленными колониальными формами. В палеозое создавали рифовые постройки. Ордовик – ныне.

НАЁЗДНИКИ, паразитические перепончатокрылые (Parasitica) – подотряд перепончатокрылых насекомых, личинки которых паразитируют в тканях различных наземных членистоногих. Юра – ныне.

НАСЕКО́МЫЕ (Insecta) – класс трахейнодышащих наземных членистоногих. По числу видов (более миллиона) превосходит все животное царство вместе взятое. Девон – ныне.

НАСТОЯЩИЕ КОСТИ́СТЫЕ РЫ́БЫ (Teleostei) – надотряд высших лучепёрых рыб с полностью окостеневшим скелетом. Триас – ныне; расцвет с палеогена.

НАУТИЛОИДЕ́И (Nautiloidea) – подкласс головоногих моллюсков, имеющих наружную раковину, прямую или свернутую. Кембрий – ныне; расцвет в палеозое.

НАУТИ́ЛУС (*Nautilus pompilius*) – головоногий моллюск, единственный доживший до современности представитель наутилоидей. Распространен в юго-западной части Тихого океана.

НЕАНДЕРТА́ЛЬЦЫ – укоренившееся в науке название раннего подвида современного человека (*Homo sapiens neandertalensis*). По названию долины Нсандерталь около Дюссельдорфа в Германии. Существовали 200–40 тыс. лет назад.

НЕЖВА́ЧНЫЕ, свинообразные (*Nonruminantia*) – подотряд парнокопытных млекопитающих, объединяющий свиней и бегемотов. Эоцен – ныне.

НЕПОЛНОЗУ́БЫЕ (*Edentata*) – отряд архаичных плацентарных млекопитающих, объединяющий броненосцев, ленивцев и муравьедов. Эндемичен для Южной Америки (во время Великого обмена появлялся в Северной). Палеоцен – ныне.

НОСОРО́ГИ (*Rhinocerotidae*) – семейство непарнокопытных млекопитающих. Эоцен – ныне.

НОТОЗА́ВРЫ (*Nothosauria*) (†) – отряд морских рептилий подкласса эвриансид. Триас.

НОТОУНГУЛЯ́ТЫ (*Notoungulata*) (†) – один из отрядов «южноамериканских копытных». Палеоцен – плейстоцен.

ОБОЛО́ЧНИКИ – см. *Асцидии*.

ОДНОПРОХО́ДНЫЕ (*Monotremata*) – инфракласс млекопитающих, сохраняющих ряд признаков рептилий (имеют млечные железы, но откладывают яйца). Современные представители (утконос и ехидна) – эндемики Австралии. Мел – ныне.

ОЛÉНИ (*Cervidae*) – надсемейство парнокопытных млекопитающих. Миоцен – ныне.

ОЛИГОХÉТЫ, малочетинковые черви (*Oligochaeta*) – класс типа кольчатых червей, объединяющий почвенные (дождевые черви) и пресноводные формы (трубочники).

ОНИХОФО́РЫ (*Onychophora*) – класс беспозвоночных типа лобопод. Современные онихофоры живут на суше (в почве тропических лесов) и дышат при помощи трахей. В ископаемом состоянии неизвестны.

ОПÓССУМ (*Didelphis marsupialis*) – единственное современное сумчатое, живущее за пределами Южной Америки и Австралии (в Северной Америке).

ОРАНОПИТЕ́К (*Oranopithecus*) (†) – род человекообразных обезьян, близких к гоминидам. Миоцен Европы.

ОРНИТОЗУ́ХИИ (*Ornithosuchia*) (†) – подотряд рептилий отряда текодонтов. Крупные двуногие хищники, напоминающие динозавров-теропод. Триас.

ОСЕТРÓВЫЕ, осетровообразные (*Acipenseriformes*) – отряд примитивных лучепёрых рыб из надотряда ганоидов. Юра – ныне.

ОСТРАКОДЕРМЫ, панцирные бесчелюстные (Ostracodermi) (†) – древнейшие рыбообразные из класса бесчелюстных, передняя часть тела которых была покрыта панцирем. Ордовик – девон.

ПАНДЕРИХТИДЫ (Panderichthyidae) (†) – семейство кистепёрых рыб, представители которого независимо приобрели некоторые признаки наземных позвоночных – тетрапод. Девон.

ПА́НЦИРНЫЕ БЕСЧЕЛУСТНЫЕ – см. *Остракодермы*.

ПА́НЦИРНЫЕ ДИНОЗА́ВРЫ – см. *Анкилозавры*.

ПА́НЦИРНЫЕ ПАУКИ́ – см. *Тригонотарбы*.

ПА́НЦИРНЫЕ РЫ́БЫ – см. *Плакодермы*.

ПА́НЦИРНЫЕ ЩУ́КИ (Lepisosteida) – отряд примитивных лучепёрых рыб из надотряда ганоидов. Современные – в Северной Америке. Мел – ныне.

ПАПОРОТНИКООБРА́ЗНЫЕ, папоротники (Polypodiophyta) – тип споровых растений. Объединяет как древесные, так и травянистые формы; часть последних ведет водный образ жизни. Девон – ныне; расцвет в карбоне.

ПАРАЗИТИ́ЧЕСКИЕ ПЕРЕПОНЧАТОКРЫ́ЛЫЕ – см. *Наездники*.

ПАРАРЕПТИ́ЛИИ (Parareptilia) – выделяемая в некоторых классификациях эволюционная линия рептилий, объединяющая черспах и некоторые вымершие формы.

ПАРЕЙЗА́ВРЫ (Pareiasauria) (†) – отряд растительноядных рептилий подкласса анапсид. Пермь.

ПАУКООБРА́ЗНЫЕ (Arachnida) – класс наземных членистоногих из подтипа хелицерных. Силур – ныне.

ПЕЛИКОЗА́ВРЫ (Pelycosauria) (†) – отряд рептилий подкласса синапсид, объединяющий низших зверообразных ящеров. Как хищные, так и растительноядные формы. Карбон – пермь.

ПЕРВИЧНОБЕСКРЫ́ЛЫЕ, аптериготы (Apterygota) – подкласс насекомых, представители которого изначально не имели крыльев. Девон – ныне.

ПЕРВИЧНОРО́ТЫЕ (Protostomia) – одно из двух основных подразделений животного царства (Metazoa), у представителей которого ротовое отверстие взрослого животного возникает на месте зародышевого рта.

ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫЕ (Hymenoptera) – отряд насекомых с полным превращением.

ПЕТАЛОНА́МЫ (Petalonames) (†) – вендобионты с листовидной формой тела. Венд.

ПЕЧЁНОЧНИКИ (Hepaticopsida) – класс типа мохообразных, представители которого имеют плоское слоевище, не дифференцированное на листья и стебель. Силур – ныне. (Возможно, печёночникам принадлежат некоторые споры из позднего ордовика.)

ПИРОТЭ́РИИ (Pyrotheria) (†) – один из отрядов «южноамериканских копытных», члены которого несколько напоминают хоботных. Эоцен – олигоцен.

ПИТЕКА́НТРОП (†) – название, данное древнейшим людям (1 млн лет), скелетные остатки которых были найдены на о. Ява. Позже яванский питекантроп, синантроп (Китай), атлантроп (Северная Африка) и ряд других «видов» древнейших людей были объединены под названием *Homo erectus* – «человек прямоходящий». Возраст – 1,3–0,4 млн лет.

ПЛАКОДЭ́РМЫ, панцирные рыбы (Placodermi) (†) – подкласс архайчных хрящевых рыб; голова и передняя часть тела у них были покрыты щитками. Конец силура – девон.

ПЛАКОДОН́ТЫ (Placodontia) (†) – отряд морских рептилий подкласса эвриапсид. Триас – юра.

ПЛАУНОВИ́ДНЫЕ, плаунообразные (Lycopodiophyta) – тип споровых растений. Объединяет как древесные, так и травянистые формы; часть последних ведет водный образ жизни. Девон – ныне; расцвет в карбоне.

ПЛАЦЕНТА́РНЫЕ (Placentalia) – высший инфракласс млекопитающих, рождающих вполне сформировавшихся детенышей.

ПЛЕВРОЗА́ВРЫ (Pleurosauridae) (†) – семейство водных рептилий отряда клювоголовых. Юра – мел.

ПЛЕВРОМЕ́ЙИ (Pleuromeiaceae) (†) – семейство плауновидных, часть которых была водными растениями. Пермь – триас.

ПЛЕЗИОЗА́ВРЫ (Plesiosauria) (†) – отряд морских рептилий подкласса эвриапсид. Триас – мел.

ПЛИОЗА́ВРЫ (Pliosauroidae) (†) – подотряд плезиозавров, представители которого имели короткую шею и очень крупную голову. Юра – мел.

ПОГОНОФОРЫ (Pogonophora) – тип вторичноротых беспозвоночных. Глубоководные червеобразные животные с венчиком щупалец, часто строящие жилые трубочки. Кембрий – ныне.

ПОДЁНКИ (Ephemeroptera) – отряд насекомых с неполным превращением и водными личинками. Карбон – ныне.

ПОЗВОНОЧНЫЕ (Vertebrata) – высший подтип типа хордовых, представители которого имеют костный или хрящевой внутренний скелет. Делится на надклассы рыбообразных (бесчелюстные, хрящевые рыбы и костные рыбы) и тетрапод (амфибии, рептилии, птицы и млекопитающие). Ордовик – ныне.

ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ, цветковые (Angiospermae) – тип семенных растений, господствующий в настоящее время в растительном покрове. Ранний мел – ныне.

ПОЛОРОГИЕ (Bovidae) – семейство парнокопытных млекопитающих, объединяющее антилоп, быков, баранов и козлов. Оligocen – ныне.

ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫЕ (Hemiptera) – отряд насекомых с неполным превращением. Пермь – ныне.

ПОЛУШНИКИ (Isoetacea) – семейство травянистых плауновидных, члены которого растут в воде. Триас – ныне.

ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ – см. *Рептилии*.

ПРИАПУЛИДЫ (Priapulida) – тип морских первичноротых, сближаемых с круглыми червями. Кембрий – ныне; расцвет в кембрии.

ПРИМАТЫ (Primates) – отряд млекопитающих, к которому относятся лемуры, обезьяны и люди. Поздний мел – ныне.

ПРОАНГИОСПЕРМЫ (†) – собирательное название мезозойских голосеменных с отдельными чертами цветковых (ангиоспермов). Поздняя юра – ранний мел.

ПРОКАРИОТЫ (Procaryota) – живые организмы, клетки которых не имеют четко дифференцированного ядра с оболочкой и типичного хромосомного аппарата. Архей – ныне.

ПРОПТЕРИДОФИТЫ (Propteridophyta) – см. *Риниофиты*.

ПРОСТЕЙШИЕ (Protozoa) – тип одноклеточных животных (в новейших классификациях – несколько самостоятельных типов). Некоторые строят известковые и кремнезёмные раковинки. По косвенным признакам, появились в протерозое; достоверные находки (раковинки): кембрий – ныне.

ПРОТОАВИС (*Protoavis*) (†) – род мелких хищных динозавро-теропод, от которого, как полагают, происходят настоящие (бесхвостые) птицы. Поздний триас Северной Америки.

ПРОТОТЭРИИ (Prototheria) – наиболее примитивный подкласс млекопитающих, объединяющий инфракласс однопроходных и ряд ископаемых групп. Поздний триас – ныне.

ПРЯМОКРЫЛЫЕ (Orthoptera) – отряд насекомых с неполным превращением. Карбон – ныне.

ПРЯМЫЕ ГОЛОВОНОГИЕ – головоногие, раковина которых не свернута спиралью: часть наутилоидей.

ПСИЛОФИТЫ (Psilophyta) – см. *Риниофиты*.

ПСОВЫЕ (Canidae) – семейство млекопитающих отряда хищных. Олигоцен – ныне.

ПТЕРАНОДОНЫ (*Pteranodon*) (†) – род летающих ящеров, к которому принадлежат наиболее крупные представители отряда (до 8 м в размахе крыльев). Поздний мел.

ПТЕРОДАКТИЛИ (Pterodactyloidea) (†) – подотряд отряда летающих ящеров, к которому относятся крупные бесхвостые формы. Юра – мел.

ПТЕРИДОСПЕРМЫ, семенные папоротники (†) – собирательное название растений, сочетающих в себе признаки голосеменных и папоротникообразных (семена и расчлененную «папоротниковую» листву). В старых классификациях считались естественной группой (классом голосеменных). Карбон – триас; расцвет в перми.

ПТЕРОЗАВРЫ, летающие ящеры (Pterosauria) (†) – отряд рептилий подкласса архозавров. Триас – мел.

ПТИЦЕТАЗОВЫЕ (Ornithischia) (†) – отряд из надотряда динозавров. Объединяет растительноядные формы: как двуногие, так и четвероногие. Юра – мел.

ПТИЦЫ (Aves) – класс позвоночных, ведущий свое происхождение от рептилий-архозавров. Приспособлены к активному полету: передние конечности преобразованы в крылья, постоянная и высокая температура тела, перьевой покров обеспечивает теплоизоляцию и создает опорные плоскости для полета. Поздняя юра – ныне.

РАДИОЛЯРИИ (Radiolaria) – подкласс простейших класса саркодовых. Морские планктонные организмы, строящие сетчатый кремнезёмный панцирь. Кембрий – ныне.

РАКООБРАЗНЫЕ (Crustacea) – класс жабродышащих членистоногих; морские, пресноводные, реже наземные и паразитические формы. Кембрий – ныне.

РАКОСКОРПИОНЫ, эвриптериды (Eurypterida) (†) – класс водных членистоногих подтипа хелицеровых. Обитали большей частью в опресненных морских лагунах и в пресных водах. Ордовик – пермь.

РАМАПИТЕК (*Ramapithecus*) (†) – род человекообразных обезьян, близких к гоминидам. Миоцен Индии.

РАМФОРИНХИ (Rhamphorhynchoidea) (†) – подотряд отряда летающих ящеров, к которому относились мелкие хвостатые формы. Триас – юра.

РЕПТИЛИИ, пресмыкающиеся (Reptilia) – самый примитивный из классов позвоночных-амниот. Независимы от водной среды (размножаются при помощи яиц, кожу предохраняет от высыхания роговой покров), однако температура тела остается непостоянной. Карбон – ныне; расцвет в мезозое.

РИНИОФИТЫ (Rhyniophyta), проптеридофиты, псилофиты (†) – тип споровых растений, объединяющий самые примитивные из сосудистых растений – травянистые формы с дихотомическим ветвлением. Силур – девон.

РИЧЧИЯ (*Riccia*) – род печёночников с мелкими, дихотомически ветвящимися слоевищами. Обитают на сырых почвах и в водоемах. В ископаемом состоянии неизвестен.

РОГАТЫЕ ДИНОЗАВРЫ – см. *Церапонсиды*.

РУГОЗЫ, четырёхлучевые кораллы (Rugosa, Tetracorallia) (†) – подкласс из класса коралловых полипов. Ордовик – пермь.

РУДИСТЫ (Rudistae) (†) – отряд крупных двустворчатых моллюсков. Юра – мел.

РУЧЕЙНИКИ (Trichoptera) – отряд насекомых с полным превращением, имеющих водную личинку. Пермь – ныне.

РЫБООБРАЗНЫЕ (Pisciformes) – надкласс позвоночных, объединяющий первичноводных животных, которые имеют жаберное дыхание и двигаются при помощи плавников. Включает классы бесчелюстных, хрящевых рыб и костных рыб. Ордовик – ныне.

РЫБОЙЩЕРЫ – см. *Ихтиозавры*.

САБЕЛЛИДИТИДЫ (*Sabelliditida*) (†) – ископаемый отряд неясного систематического положения. Червеобразные организмы, строившие жилые трубки. Предположительно родственны погонофорам. Венд – кембрий.

САБЛЕЗУБЫЕ КОШКИ (†) – собирательное название неродственных между собой представителей семейства кошачьих, имевших сильно удлинённые (до 20–30 см) клыки. Оligоцен – плейстоцен.

САБЛЕЗУБЫЙ ТИГР – см. *Смилодон*.

САГОВНИКОВЫЕ, цикадопсиды (*Sucadopsida*) – класс голосеменных. Формы с коротким толстоствольным или клубневидным подземным стеблем. Триас – ныне.

САЛАМАНДРЫ (*Salamandroidea*) – подотряд отряда хвостатых амфибий. Юра – ныне.

САРКОДОВЫЕ (*Sarcodina*) – класс типа простейших; к нему принадлежат амёбы, а также ряд групп, строящих известковые и кремнезёмные панцири. Кембрий – ныне.

СВЁРНУТЫЕ ГОЛОВОНОГИЕ – головоногие, раковина которых свёрнута спиралью: аммониты и часть наутилоидей.

СВИНООБРАЗНЫЕ (*Suiformes*) – см. *Нежвачные*.

СЕБЕКОЗУХИИ (*Sebecidae*) (†) – семейство наземных крокодилов. Палеоцен – миоцен Южной Америки.

СЕЙМУРИЯ (*Seymouria*) (†) – род амфибий отряда антракозавров; в их строении комбинируются амфибийные и рептильные черты. Ранняя пермь Северной Америки.

СЕКВОЙЯ (*Sequoia*) – род хвойных порядка таксодиевых. В палеогене был широко распространён по всему Северному полушарию, ныне – эндемик тихоокеанского побережья США.

СЕМЕННЫЕ ПАПОРОТНИКИ – см. *Птеридоспермы*.

СЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ (*Spermatophyta*) – надтип сосудистых растений, главный признак которого – наличие семян. Объединяет голосеменные и покрытосеменные. Девон – ныне.

СЕТЧАТОКРЫЛЫЕ (*Neuroptera*) – отряд насекомых с полным превращением. Пермь – ныне; расцвет в мезозое.

СИВАПИТЕК (*Sivapithecus*) (†) – род человекообразных обезьян, близких к гоминидам. Миоцен Индии.

СИНАНТРОП – см. *Питекантроп*.

СИНÁПСИДЫ, зверообразные ящеры (*Synapsida*) (†) – подкласс рептилий, давший начало млекопитающим. Рептилии имели одну пару височных впадин в крыше черепа. Карбон – триас.

СИНЕ-ЗЕЛЁНЫЕ ВО́ДОРΟΣЛИ – см. *Цианобактерии*.

СИФÓНОВЫЕ ВО́ДОРΟΣЛИ (*Siphonales*) – порядок зеленых водорослей, крупное (в несколько сантиметров) слоевище которых представляет собой многоядерный синцитий или даже одну-единственную гигантскую клетку. Ордовик – ныне.

СКОРПИО́ННИЦЫ, скорпио́новые му́хи (*Mecoptera*) – отряд насекомых с полным превращением. Пермь – ныне; расцвет в мезозое.

СКОРПИО́НЫ (*Scorpiones*) – отряд класса паукообразных, связанный, как сейчас полагают, прямым родством с ракоскорпионами. Силур – ныне.

СЛО́НЫ (*Elephantoidea*) – подотряд хоботных млекопитающих. Эоцен – ныне.

СМИЛОДÓН, саблезубый тигр (*Smilodon*) (†) – род крупных саблезубых кошек. Плейстоцен.

СОСУ́ДИСТЫЕ РАСТÉНИЯ (*Tracheophyta*) – все высшие растения, за исключением мохообразных. Делятся на надтипы споровых (риниофиты, плауновидные, хвощеобразные и папоротникообразные) и семенных (голосеменные и покрытосеменные). Силур – ныне.

СПÓРОВЫЕ РАСТÉНИЯ (*Pteridophyta*) – надтип сосудистых растений, размножающихся при помощи спор. Включает типы риниофитов, плауновидных, хвощеобразных и папоротникообразных. Силур – ныне.

СПРИГГÍНА (*Spriggina*) (†) – билатерально-симметричный (т. е. двусторонне-симметричный) вендобионт, внешне сходный с членистоногими. Венд.

СТЕГОЗÁВРЫ (*Stegosauria*) (†) – подотряд четвероногих растительноядных динозавров отряда птицетазовых. Юра – мел.

СТЕГОЦЕФÁЛЫ (*Stegocephalia*) (†) – название палеозойских амфибий, имевших унаследованную от рыб костную крышу черепа. С тех пор как было установлено, что стегоцефалы есть искусственное объединение трех неродственных между собой вымерших групп (лабиринтодонтов, лептоспондиллов и батрахозавров), это название употребляют лишь в популярной литературе.

СТРЕКО́ЗЫ (Odonata) – отряд насекомых с неполным превращением; у современных и мезозойских стрекоз личинка водная, у палеозойских – наземная. Карбон – ныне.

СУ́МЧАТЫЕ (Marsupialia) – инфракласс млекопитающих, рождающих живых, но не вполне сформировавшихся детенышей, донашиваемых самкой в постоянной брюшной сумке. Ранний мел – ныне.

СУ́МЧАТЫЙ ВОЛК – см. *Тилацин*.

СУ́МЧАТЫЙ ЛЕОПА́РД – см. *Тилаколео*.

СУ́МЧАТЫЙ САБЛЕЗУ́БЫЙ ТИГР – см. *Тилакосмилус*.

ТАБУЛЯ́ТЫ (Tabulatoidea) (†) – отряд палеозойских кораллов. Кембрий – пермь.

ТАКСО́ДИУМ, болотный кипарис (*Taxodium*) – род хвойных порядка таксодиевых. В палеогене был широко распространен в Северном полушарии, ныне – эндемик Северной Америки.

ТАПИ́РЫ (Tapiridae) – семейство непарнокопытных млекопитающих. Эоцен – ныне.

ТАРАКАНОСВЕРЧКИ́ (Notoptera) – отряд насекомых с неполным превращением. Карбон – ныне; расцвет в перми. Современные (один род) – эндемики тихоокеанского побережья США и Японии.

ТАРАКА́НЫ (Blattodea) – отряд насекомых с неполным превращением. Карбон – ныне; расцвет в мезозое.

ТЕКОДО́НТЫ (Thecodontia) – отряд рептилий подкласса архозавров. Поздняя пермь – триас.

ТЕРА́ПСИДЫ (Therapsida) (†) – надотряд рептилий подкласса синансид, объединяющий высших зверообразных ящеров, наиболее близких к млекопитающим. Как хищные, так и растительноядные формы. Пермь – юра.

ТЕ́РИЕВЫЕ (Theria) – высший подкласс млекопитающих, объединяющий инфраклассы сумчатых и плацентарных (и противопоставляемый прототериям). Ранний мел – ныне.

ТЕРОМО́РФЫ (Theromorpha) – одна из двух основных эволюционных линий амниот, объединяющая синансидных рептилий и млекопитающих.

ТЕРОПО́ДЫ (Theropoda) (†) – подотряд ящеротазовых динозавров, объединяющий хищные двуногие формы. Триас – мел.

ТЕТРАПО́ДЫ, четвероногие (*Tetrapoda*) – надкласс позвоночных, объединяющий наземных и вторичноводных животных с легочным дыханием и двумя парами конечностей. Включает классы амфибий, рептилий, млекопитающих и птиц. Девон – ныне.

ТИЛАКОЛЕ́О, сумчатый леопард (*Thylacoleo*) (†) – род австралийских сумчатых; крупный древесный хищник. Плиоцен – плейстоцен.

ТИЛАКО́СМИЛЮС, сумчатый саблезубый тигр (*Thylacosmilus*) (†) – род южноамериканских сумчатых; крупный хищник, напоминающий саблезубых тигров Северного полушария. Миоцен – плиоцен.

ТИЛАЦИ́Н, сумчатый волк (*Thylacinus*) – род австралийских сумчатых; хищник, напоминающий обликом крупную собаку. Миоцен – ныне.

ТИРАНОЗА́ВРЫ (или тираннозавры) (*Tyrannosaurus*) – род хищных динозавров (относятся к карнозаврам подотряда теропод); одни из последних динозавров, обитавших на Земле. Длина до 13 м, череп длиной до 1,5 м. Известны из позднего мела Северной Америки.

ТИХОХО́ДКИ (*Tardigrada*) – класс беспозвоночных типа лобопод (в прежних классификациях включались в тип членистоногих). Микроскопические формы: как водные, так и наземные. Мел – ныне.

ТОМИОДЭ́НДРОН (*Tomiodendron*) (†) – род древовидных плауновидных с прямым неветвящимся стволом. Ранний карбон.

ТРЕ́ХПА́ЛЫЕ ЛО́ШАДИ (†) – собирательное название примитивных представителей семейства лошадей; число пальцев у них еще не редуцировано до одного. Преимущественно небольшие листоядные формы. Эоцен – миоцен.

ТРИГОНОТА́РБЫ, панцирные пауки (*Trigonotarbida*) (†) – отряд класса паукообразных, представители которого первыми заселили сушу. Силур – карбон.

ТРИЛОБИ́ТЫ (*Trilobita*) (†) – класс жабродышащих членистоногих; исключительно морские бентосные формы. Кембрий – пермь.

ТРУ́БОЧНИКИ (*Tubificidae*) – семейство малощетинковых червей.

УТКОНО́СЫЕ ДИНОЗА́ВРЫ – см. *Гадрозавры*.

ФИТОЗА́ВРЫ (*Phytosauria*) (†) – подотряд рептилий отряда текодонтот. Обитатели пресноводных водосмов, обликом и образом жизни напоминающие крокодилов. Триас.

ФОРАМИНИФЕРЫ (Phoraminiifera) – подкласс простейших класса саркодовых. Строят известковые, органические и кремнийорганические раковины; обитают в морях, изредка – в пресных и подземных водах. Кембрий – ныне.

ФОРОРА́КОСЫ (Phorogacidae) (†) – семейство гигантских хищных нелетающих птиц из отряда журавлеобразных. Эоцен – плейстоцен Южной Америки (в плейстоцене появились и в Северной Америке).

ХАЙНА́НЬСКАЯ БИО́ТА (†) – фауна червеобразных бесскелетных организмов из позднего докембрия. Протерозой.

ХАЛИКОТЕ́РИИ (Chalicotheriidae) (†) – семейство непарнокопытных млекопитающих. Их передние конечности – гораздо длиннее задних, были снабжены мощными когтями. Эоцен – плиоцен.

ХАМПСОЗÁВРЫ (Champsosauria) (†) – отряд диапсидных рептилий неясного систематического положения. Обитатели пресноводных водоемов, обликом и образом жизни напоминающие крокодилов. Поздний мел – палеоген.

ХА́РОВЫЕ (Charophyta) – тип, объединяющий самые высокоорганизованные водоросли; родственны, с одной стороны, зеленым водорослям, а с другой – высшим растениям. Относительно крупные растения с дифференцированным слоевищем и сложно устроенными органами размножения. Силур – ныне.

ХВО́ЙНЫЕ (Pinopsida) – класс голосеменных, к которому принадлежит подавляющее большинство современных представителей типа. Деревья и кустарники с игольчатыми и чешуевидными листьями. Карбон – ныне.

ХВОСТА́ТЫЕ (Urodela) – отряд амфибий, объединяющий тритонов, саламандр и близкие к ним формы. Юра – ныне.

ХВОЩЕОБРА́ЗНЫЕ, членистостебельные (Equisetophyta) – тип споровых растений. Объединяет как древесные, так и травянистые формы. Девон – ныне; расцвет в карбонс.

ХЕЛИЦЕ́РОВЫЕ (Chelicerata) – подтип членистоногих, объединяющий как первичноводные формы с жаберным дыханием (мечехвосты и ракоскорпионы), так и наземные, с легочным и трахейным дыханием (паукообразные). Кембрий – ныне.

ХИОЛÍТЫ (Hyolitha) (†) – класс типа моллюсков, близкий к лопатоногим (Scaphopoda). Кембрий – пермь; расцвет в кембрии.

ХИРОНОМЫДЫ – см. *Комары-звонцы*.

ХОАНОФЛАГЕЛЛЯТЫ (Choanoflagellata) – отряд простейших класса жгутиковых. Жгутиконосцы с плазматическим воротничком. В ископаемом состоянии неизвестны.

ХОБОТНЫЕ (Proboscifera) – отряд млекопитающих, объединяющий слонов, мастодонтов и ряд ископаемых групп. Эоцен – ныне; расцвет в олигоцен – миоцене.

ХОМЯКООБРАЗНЫЕ (Cricetina) – подотряд высших грызунов, к которому сейчас принадлежит большинство представителей отряда. Олигоцен – ныне.

ХОРДОВЫЕ (Chordata) – тип высших вторичноротых животных, объединяющий позвоночных и ланцетников. Кембрий – ныне.

ХРЯЦЕВЫЕ РЫБЫ (Chondrichthyes) – класс рыбообразных позвоночных, осевой скелет которых целиком состоит из хряща. Силур – ныне.

ЦВЕТКОВЫЕ – см. *Покрытосеменные*.

ЦЕРАТОПСИДЫ, рогатые динозавры (Ceratopsida) (†) – подотряд четвероногих растительноядных динозавров отряда птицетазовых. Мел.

ЦИАНОБАКТЕРИИ, сине-зелёные водоросли (Cyanophyta) – тип автотрофных прокариотических организмов; «скорее бактерии, нежели водоросли». Одиночные и колониальные формы. Колонии образуют органогенные известковые постройки (строматолиты). Архей – ныне.

ЦИКАДОПСИДЫ – см. *Саговниковые*.

ЦИКАДЫ (Auchenorrhyncha) – подотряд насекомых отряда полужесткокрылых. Пермь – ныне.

ЦИКЛОПЫ (Cyclopoidea) – подотряд ракообразных отряда веслоногих. Основной компонент современного зоопланктона. Кембрий – ныне.

ЦИНОДОНТЫ (Cynodontida) (†) – подотряд высших зверозубых рептилий, от которого ведут свое происхождение млекопитающие. Поздняя пермь – ранняя юра.

ЧЕЛОВЕК УМЁЛЫЙ (*Homo habilis*) (†) – наиболее древний вид из рода «человек» (*Homo*). Изготавливали каменные орудия. Восточ-

ная Африка. Поздний плиоцен – ранний плейстоцен (2,5–1,5 млн лет назад).

ЧЕЛЮСТНОРОТЫЕ (Gnathostomi) – эволюционная ветвь (инфратип), включающая всех позвоночных (кроме бесчелюстных), т. е. рыб и тетрапод. Силур – ныне.

ЧЕРЕПАХИ (Chelonina) – отряд рептилий подкласса синапсид. Триаc – ныне.

ЧЕТВЕРОНОГИЕ – см. *Тетраподы*.

ЧЕТЫРЁХЛУЧЕВЫЕ КОРАЛЛЫ – см. *Ругозы*.

ЧЛЕНИСТОНОГИЕ, артроподы (Arthropoda) – высший тип первичноротых, представители которого имеют членистый наружный скелет из хитина. Объединяет как первичноводных животных, дышащих жабрами, так и наземных и вторичноводных, дышащих при помощи «книжечных» легких и трахей. Кембрий – ныне.

ЧЛЕНИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ – см. *Хвощеобразные*.

ШЕРСТИСТЫЙ НОСОРОГ, волосатый носорог (*Coelodonta*) (†) – род из семейства носорогов. Существовали в условиях ледникового климата, имели длинную шерсть. Плейстоцен Евразии и Северной Америки.

ШИРОКОНОСЫЕ ОБЕЗЬЯНЫ (Platyrrhini) – подотряд отряда приматов. На протяжении всей своей истории был ограничен Южной Америкой. Олигоцен – ныне.

ЩЕТИНКОЧЕЛЮСТНЫЕ (Chaethognatha) – тип вторичноротых морских животных. В ископаемом состоянии от них остаются лишь фрагменты ротовых частей – конодонты. Кембрий – ныне.

ЭВРИАПСИДЫ – рептилии, имеющие одну пару височных впадин в крыше черепа (которые образуются иным образом, чем височные впадины синапсид).

ЭВРИПТЕРИДЫ – см. *Ракоскорпионы*.

ЭДИАКАРСКАЯ ФАУНА (†) – фауна крупных (до 1 м) бесскелетных организмов из позднего докембрия. Венд.

ЭЛАСМОЗАВРЫ (Elasmosauridae) (†) – семейство плезиозавров, обладавших гибкой шеей, которая по длине превосходила тело более чем вдвое. Юра – мел.

ЭНАНЦИОРНИСЫ (*Enanciornithes*) (†) – подкласс примитивных птиц, сохранявших ряд рептильных признаков в строении скелета (прежде всего остатки хвоста). Нижний и верхний мел.

ЭНДРЮСА́РХ (*Andrewsarchus*) (†) – самый крупный представитель семейства мезонихид. Самое крупное наземное хищное млекопитающее всех времен. Палеоцен Монголии.

ЭТОЗА́ВРЫ (*Actosauria*) (†) – подотряд рептилий отряда текодонтов. Четвероногие растительноядные формы, покрытые панцирем; напоминают панцирных динозавров. Триас.

ЭУКАРИО́ТЫ (*Eucaryota*) – живые организмы, клетки которых имеют четко дифференцированное ядро с оболочкой и типичный хромосомный аппарат. Протерозой – ныне.

ЭФЕ́ДРА (*Ephedra*) – род голосеменных класса гнетовых. Кустарники, произрастающие в пустынях и иных засушливых местностях. Олигоцен – ныне.

ЮЖНОАМЕ́РИКА́НСКИЕ КОПЫ́ТНЫЕ (†) – собирательное название шести вымерших отрядов млекопитающих, эндемичных для Южной Америки. Как и северные, ведут происхождение от кондиляртр, однако с позднего мела развивались в изоляции и сходство с различными группами северных копытных приобрели независимо. Палеоцен – плейстоцен.

Ю́ЖНЫЙ БУК (*Notofagus*) – род растений семейства букоцветных; в основном крупные деревья, но некоторые образуют стланиковые формы. Южные оконечности Южной Америки, Австралии и Новая Зеландия. Поздний мел – ныне.

ЯРНЕ́МИЯ (*Jarnemia*) (†) – род всндобионтов с мешковидной формой тела. Вснд.

ЯЩЕ́РИЦЫ (*Lacertilla*) – отряд диапсидных рептилий. В основном мелкие наземные животные, однако некоторые их группы (мозазавры) становились крупными морскими хищниками. Триас – ныне.

ЯЩЕРОТА́ЗОВЫЕ (*Saurischia*) (†) – отряд надотряда динозавров. Объединяет как гигантских четвероногих растительноядных животных, так и хищных двуногих. Триас – мел.

ЯЩЕ́РЫ – собирательное название гигантских рептилий палеозоя и мезозоя.

Геохронологическая шкала

Цифрами обозначены границы между подразделениями: млн лет назад.

Таблица 1

Эон (эонотема)		Эра (эратема)	
Фанерозой	Продолжительность 540–575 млн лет	540	Кайнозойская KZ
			Мезозойская MZ
			Палеозойская PZ
Криптозой (докембрий)	Протерозой PR	2 500	Рифейская R
			Карельская
	Архей AR	3 500	Архейская
			Катархейская
4 600			

Примечания.

1. Ранг докембрийских подразделений (эра, период и т. д.) соотносится с рангом соответствующих фанерозойских единиц весьма условно.

2. Криптозой (докембрий): продолжительность свыше 3,5 млрд лет; подразделяется на архей и протерозой (граница между ними – 2 500 ± 100 млн лет назад).

3. Протерозой часто делят на неопротерозой, мезопротерозой и палеопротерозой. Последняя часть протерозоя – венд (вендский период V); начало – 650–680 млн лет назад.

4. Американские палеонтологи предпочитают делить каменноугольный период на два: миссисипий (соответствующий европейскому раннему карбону) и пенсильваний (средний и поздний карбон).

5. Неоком (ранний мел) делят на баррем, готерив, валанжин и берриас, которым часто придают статус самостоятельных веков.

6. Хотя разделение третичного периода на палеоген и неоген является достаточно устоявшимся, в научной литературе по-прежнему широко используются такие понятия, как «третичные млекопитающие», «третичные флоры» и т. п.

7. В составе плейстоцена изредка выделяют самостоятельный период – зуплейстоцен.

Эра	Период	Эпоха	Век		
Кайнозойская KZ	Четвертичный (антропогенный) Q	Голоценовая	Общепринятых подразделений нет		
		Плейстоценовая			
	2	Неогеновый N	5 — Плиоценовая	Плезанский Табианский	
			Миоценовая	Мессинский Тортонский Ссраваллийский Лангийский Бурдигальский Аквитанский	
	67	24	36 — Олигоценная	Хаттский Рюпельский	
				55 — Эоценовая	Приабонский Бартонский Лютетский Ипрский
			Палеоценовая		Танетский Монский Датский
				138	Меловой K
	Раннемеловая	Альбский Аптский Неокомский			
	205	Юрский J	Позднеюрская		
Среднеюрская			Батский Байосский Ааленский		
Раннеюрская			Тоарский Плинсбахский Синемюрский Геттангский		
248	Триасовый T	Позднетриасовая	Рэтский Норийский Карнийский		
		Среднетриасовая	Ладинский Анизийский		
		Раннетриасовая	Оленекский Индский		

Эра	Период	Эпоха	Век	
Палеозойская PZ	Пермский P	Позднепермская	Татарский Казанский Уфимский	
		Раннепермская	Кунгурский Артинский Сакмарский Ассельский	
	290	Карбоновый (каменно- угольный) C	Позднекарбоновая	Гжельский Касимовский
			Среднекарбоновая	Московский Башкирский
			Раннекарбоновая	Серпуховский Визейский Турнейский
	354	Девонский D	Позднедевонская	Фаменский Франкий
			Среднедевонская	Живетский Эйфельский
			Раннедевонская	Эмский Зигенский Жединский
	420	Силурийский S	Позднесилурийская	Даунтонский Лудловский
			Раннесилурийская	Венлокский Лландоверийский
	445	Ордовикский O	Позднеордовикская	Ашгильский Карадокский
			Среднеордовикская	Лландельский Лланвирский
			Раннеордовикская	Аренгский Тремадокский
	495	Кембрийский C	Позднекембрийская	Тремпеллонский Франконский Дресбагский
			Среднекембрийская	Майский Амгинский
Раннекембрийская			Еланский Ботомский Атдабанский Томмотский	

чем у молчали
учебники

Вероятность
случайного возникновения
жизни соответствует вероятности
того, что типографский шрифт,
сброшенный с крыши небоскреба,
сложится в 105-ю страницу
романа «Война и мир»