

Андрей Журавлев  
Сотворение Земли. Как живые организмы создали наш мир

АНДРЕЙ ЖУРАВЛЕВ  
СОТВОРЕНИЕ  
ЗЕМЛИ



КАК ЖИВЫЕ  
ОРГАНИЗМЫ  
СОЗДАЛИ  
НАШ МИР

  
ТРАЕКТОРИЯ

  
АЛЬПИНА НОН-ФИКШН

Текст предоставлен правообладателем

«Сотворение Земли. Как живые организмы создали наш мир / Андрей Журавлев»: Альпина нон-фикшн; Москва; 2018

ISBN 978-5-9614-5294-5

## Аннотация

*Если бы не живые существа, Земле была бы уготована унылая участь Марса. Именно разные организмы – от бактерий до цветковых растений и млекопитающих – превратили третью планету от Солнца в обитаемый мир, создали ее нынешнюю атмосферу, значительно повлияли на состав Мирового океана и каменной оболочки – литосферы. Никакие существенные запасы полезных ископаемых – от органических угля и нефти до, казалось бы, инертного золота – не могли бы образоваться без влияния живых существ. О том, как формировалась наша планета – такая, какой мы ее знаем, – книга Андрея Журавлева, палеонтолога, доктора биологических наук, профессора кафедры биологической эволюции биологического факультета МГУ.*

**Андрей Журавлев**

**Сотворение Земли. Как живые организмы создали наш мир**

Андрей Журавлев

# СОТВОРЕНИЕ ЗЕМЛИ

КАК ЖИВЫЕ ОРГАНИЗМЫ  
СОЗДАЛИ НАШ МИР



Научные редакторы *А. Марков, д-р биол. наук, профессор; Е. Самарин, д-р геол. – мин. наук, профессор*

Редактор *П. Суворова*

Руководитель проекта *А. Шувалова*  
Корректоры *М. Миловидова, С. Чупахина*  
Компьютерная верстка *А. Фоминов*  
Дизайн обложки *Ю. Буга*

*Иллюстрация на обложке Shutterstock*  
*В книге использованы иллюстрации из архива автора*

© Журавлев А., 2018  
© ООО «Альпина нон-фикшн», 2018

Рекомендовано к опубликованию решением учебно-методологического совета биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова

*Все права защищены. Данная электронная книга предназначена исключительно для частного использования в личных (некоммерческих) целях. Электронная книга, ее части, фрагменты и элементы, включая текст, изображения и иное, не подлежат копированию и любому другому использованию без разрешения правообладателя. В частности, запрещено такое использование, в результате которого электронная книга, ее часть, фрагмент или элемент станут доступными ограниченному или неопределенному кругу лиц, в том числе посредством сети интернет, независимо от того, будет предоставляться доступ за плату или безвозмездно.*

*Копирование, воспроизведение и иное использование электронной книги, ее частей, фрагментов и элементов, выходящее за пределы частного использования в личных (некоммерческих) целях, без согласия правообладателя является незаконным и влечет уголовную, административную и гражданскую ответственность.*

\* \* \*

*Моему отцу Юрию Журавлеву,  
первому редактору этой книги*

**Издание подготовлено в партнерстве с Фондом некоммерческих инициатив «Траектория» (при финансовой поддержке Н.В. Каторжнова).**

Фонд поддержки научных, образовательных и культурных инициатив «Траектория» ([www.traektoriafdn.ru](http://www.traektoriafdn.ru)) создан в 2015 году. Программы фонда направлены на стимулирование интереса к науке и научным исследованиям, реализацию образовательных программ, повышение интеллектуального уровня и творческого потенциала молодежи, повышение конкурентоспособности отечественных науки и образования, популяризацию науки и культуры, продвижение идей сохранения культурного наследия. Фонд организует образовательные и научно-популярные мероприятия по всей России, способствует созданию успешных практик взаимодействия внутри образовательного и научного сообщества. В рамках издательского проекта Фонд «Траектория» поддерживает издание лучших образцов российской и зарубежной научно-популярной литературы.

## **Предисловие**

Сегодня нам трудно представить мир, где нет глубоких озер и величественных рек, где не идут дожди и не валит снег, в недрах которого нет ни угля, ни железа, ни золота, в воздухе не хватает кислорода, а вместо шести континентов – один огромный суперконтинент или,

наоборот, только острова. А ведь все это наша Земля, только такая, какой она была за 30, 350, 2500 млн лет до появления человека. Да и всего 12 000 лет назад она была совершенно другой – с обширными ледниковыми щитами, покрывавшими значительные пространства северных континентов, огромными, гораздо большими, чем сейчас, степными просторами. Мир менялся всегда. И нынешнее его состояние тоже непостоянно. И виной тому не какие-то глобальные катаклизмы, вроде падения астероидов, землетрясений и вулканических взрывов, а деятельность существ – от мельчайших бактерий и одноклеточных водорослей до елей, слонов и, конечно, человека (это тоже один из видов организмов, занимающий на Земле определенную нишу).

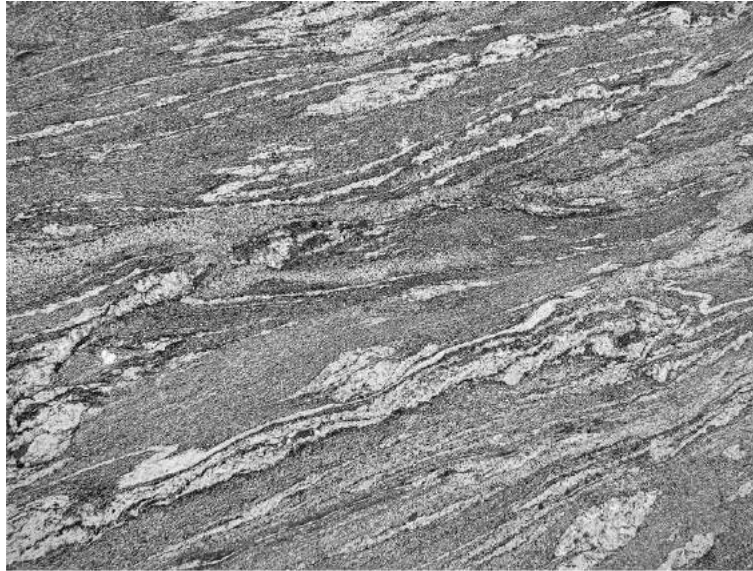
Пока на планете не появились первые сообщества организмов, на ней не образовывались железорудные, золоторудные, урановые и многие другие месторождения, а атмосфера была лишена кислорода. Пока не сложились настоящие лесные массивы, не могло быть долговременных озер и полноводных рек с обширными долинами, красивыми излучинами – меандрами – и островами, и, конечно, не образовывался каменный уголь. Фитопланктон – обитающие в верхних слоях водной толщи одноклеточные водоросли – стал не только главным породообразователем морских и озерных осадочных толщ, но и в значительной степени повлиял на облачный покров и климат планеты. И поскольку состав фитопланктона постоянно менялся, вместе с ним постоянно менялись и все эти, казалось бы, вечные природные феномены. Даже динозавры и мамонты приложили определенные усилия, чтобы мир стал чуточку другим. Конечно, есть в этом непостоянстве и свои циклы, скажем глобальные потепления и похолодания, но и эти циклы не являются повторением уже пройденного. А нынешнее «глобальное потепление» с точки зрения геологии и палеонтологии и вовсе таковым не является, поскольку на событие, способное оставить заметный след в геологической летописи, пока претендовать не может. Но если на него не обращать внимания – не изучать, – это явление может принести кучу бед.

Узнать же о прошлом Земли позволяют современные методы геологии и палеонтологии. Любые ископаемые организмы – в руках профессионального палеонтолога – становятся собеседниками, способными поведать много интересного. Именно остатки организмов, включая ископаемые следы, изотопные и молекулярные свидетельства их жизнедеятельности, позволяют наиболее полно реконструировать историю Земли за последние 4 млрд лет. Об этом этапе и пойдет речь в книге.

## Часть I

### Как бактерии создали атмосферу и все прочее (4000–635 млн лет назад)

ЭОН	ЭРА	ПЕРИОД	Начало (млн лет)
протерозойский	неопротерозойская	эдиакарский	635
		криогеновый	850
		тонский	1000
	мезопротерозойская	стенский	1200
		экзаский	1400
		калимский	1600
	палеопротерозойская	статерский	1800
		орозирский	2050
		риаский	2300
		сндерский	2500
архейский	неоархейская		2800
	мезоархейская		3200
	палеоархейская		3600
	эоархейская		4000
хадейский			4600



**Рис. 1.1.** Гранито-гнейсы Фенноскандинавского щита; архей (2,9–2,7 млрд лет); Карелия

## Глава 1 Слой времени

В этой книге есть страницы с буквами, складывающимися в слова и предложения, чтобы передать мысли ученых, чьи труды послужили основой для раскрытия ее темы, есть нумерация страниц и есть названия глав, в которых отражено содержание. Очень похоже устроена и каменная летопись Земли: каждый слой осадочных горных пород – это страница; заключенные в нем минералы, элементы, стабильные и радиоактивные изотопы и остатки органических веществ – это буквы; а организмы и геохимические процессы, когда-то предопределившие, что слой по содержанию (минералов и прочего) окажется именно таким, – авторы первоисточников наших знаний.

В каменной летописи есть и отдельные главы с названиями, и нумерация страниц. Конечно, все это существует для удобства пользования книгой (этой или земной). Так, «главы» – это подразделения Международной хроностратиграфической шкалы, смысл которой передает слово «стратиграфия» – «слоев описание» (от *лат.* *stratum* – слой и *греч.* *γράφω* – чертить, писать). А нумерация страниц – радиометрические датировки горных пород. Правда, отсчет ведется обратный: например, первая глава – «архей» – занимает страницы с 4-миллиардной по 2,5-миллиардную, а подглавка «голоцен» – последние 11 700.

Не следует думать, что это некое умозрительное удобство: «архей» (4,0–2,5 млрд лет назад) резко отличается по смыслу и содержанию от «протерозоя» (2,5–0,541 млрд лет назад) и оба они – от «фанерозоя» (0,541 млрд лет назад – ныне). Радиометрические датировки применяются уже более сотни лет (первые из них с использованием радиоактивных изотопов гелия и радия были получены в 1904 г. английским физиком Эрнстом Резерфордом) и постоянно совершенствуются. Даже породы возрастом в сотни миллионов лет теперь можно датировать с точностью до нескольких тысячелетий (рис. 1.2).



Рис. 1.2. Кристаллы циркона для определения радиометрического возраста; кембрий (530,7±0,9 млн лет); Восточный Ньюфаундленд, Канада (публикуется с разрешения Джозефа Киршвинка)

Наиболее распространенные методы радиометрического анализа – радиоуглеродный (в пределах 30 000 лет), аргон-аргоновый ( $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ ), рений-осмиевый (Re/Os), урано-свинцовые ( $^{238}\text{U}/^{206}\text{Pb}$ ,  $^{235}\text{U}/^{207}\text{Pb}$ ,  $^{232}\text{U}/^{208}\text{Pb}$  и  $^{207}\text{Pb}/^{206}\text{Pb}$ ); последние представляют собой совокупность четырех независимых измерений возраста для одного образца. Скепсис к подобному – «абсолютному» – выражению возраста Земли у профанов вызван тем, что они не догадываются о возможностях получения тех же возрастных характеристик сугубо геологическими методами.

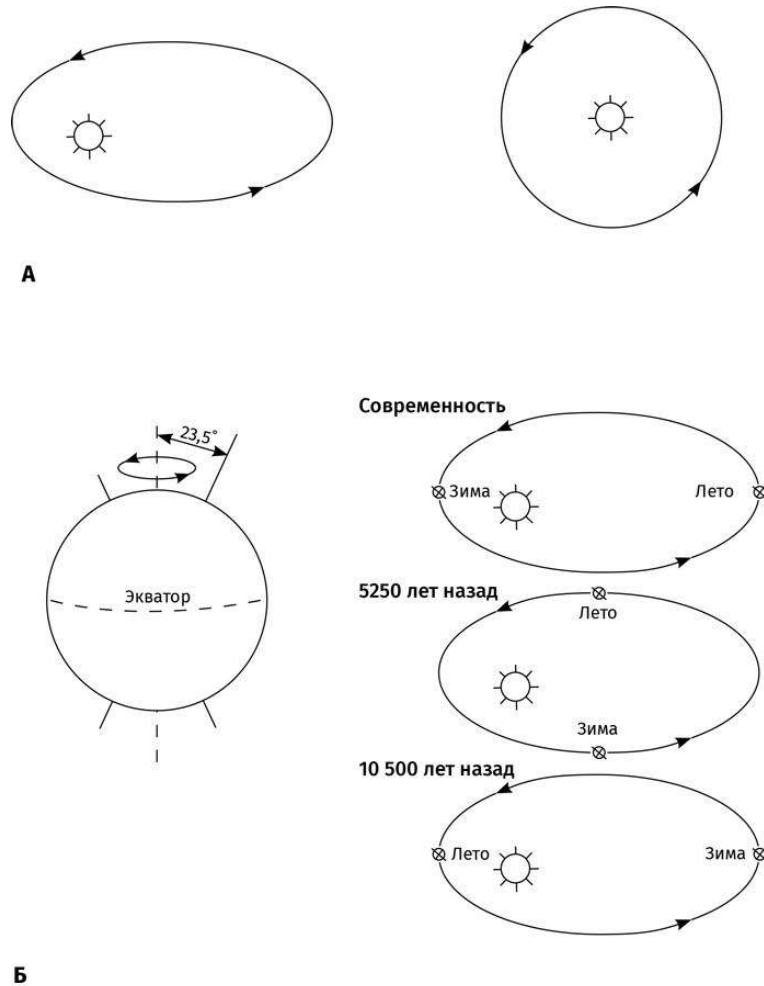
Достаточно, например, пересчитать количество осадочных слойков, не любых, конечно, а таких, которые формируются в течение года. Например, слой льда – это тоже горная порода (равно как и вода) в ледяных щитах Гренландии и Восточной Антарктиды. Последний позволяет нам заглянуть в прошлое на 160 000 лет (толщина ледяного панциря достигает здесь 2000 м). А благодаря пузырькам и «пыли» (тонким минеральным частицам), вмороженным в каждом слое, можно подробно узнать, каков был состав воздуха в те годы, какие преобладали температуры на поверхности планеты и откуда дули ветры.

Ленточные глины, а также их уплотненные аналоги – варвиты (от *швед.* varv – слой), образующиеся в озерах и в некоторых морях, позволяют «копнуть» еще глубже – на миллионы лет. Эти осадочные горные породы образуются благодаря ежегодному чередованию весенне-летнего и осенне-зимнего слойков от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров толщиной. (Далее вместо выражения «толщина» будет использоваться геологический эквивалент этой размерной характеристики – «мощность».) Весенне-летний слой осадка – обычно грубозернистый, светлый и содержит множество легко различимых скелетиков планктонных организмов (в этот сезон снос с суши усиливается, а жизнь во всех ее проявлениях процветает и расцветает), а осенне-зимний – тонкий и темный (сноса почти нет, лишь медленно оседает взвесь, а органика разрушается и уплотняется). Примерно также археологи подсчитывают годовые кольца у деревьев, чтобы получить дендрохронологические датировки. Правда, возраст отдельного дерева редко превышает первые тысячелетия, а варвиты образуют толщи в сотни метров, где число слойков доходит до нескольких миллионов. Чтобы получить хронологию Новгорода Великого, нужно создать дендрохронологическую шкалу всех наслоений его деревянных мостовых, а затем привязать к этой шкале прочие археологические находки (монеты, печати, берестяные грамоты). Чтобы выстроить хронологию Земли, можно точно так же переходить от одной толщи варвитов (геологического разреза) к другой, более древней...

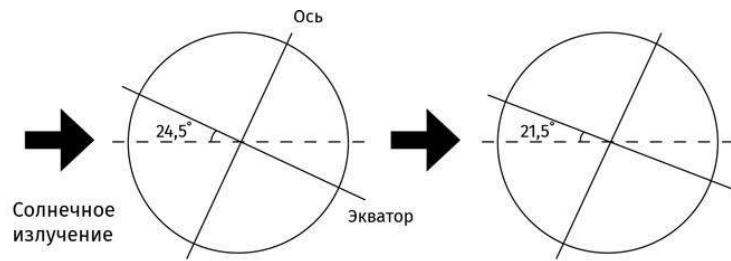
Расчет возраста отложений по ленточным глинам (варвохронология) тоже имеет столетнюю историю: впервые возможности метода были показаны шведским геологом Герхардом Якобом де Геером на 11-й сессии Международного геологического конгресса, состоявшейся

в Стокгольме в 1910 г. Просто радиометрическое датирование оказалось удобнее и дешевле (в том числе и радиоуглеродный метод в археологии вместо утомительного дендрохронологического). Точно так же, чтобы узнать, сколько страниц в этой книге, можно взглянуть на цифру, указанную на последней из них, а особо недоверчивые могут пересчитать все страницы. А если бы их было 4 млрд?

Когда же требуется узнать время, за которое сформировалась та или иная толща осадков, прибегают к варвохронологии или циклостратиграфии. Последний метод основан на выявлении повторяющихся ритмов в осадочных отложениях, связанных с периодичностью климатических колебаний. Связь такой периодичности с орбитальными циклами в Солнечной системе, где взаимное притяжение планет и крупных спутников искажает правильность орбит, предначертанную законами Кеплера – Ньютона, установил югославский физик Милутин Миланкович. Эти орбитальные циклы включают прецессию (примерно каждые 26 000 лет земная ось описывает коническую фигуру), нутацию (каждые 41 000 лет колеблется угол наклона оси к плоскости земной орбиты) и эксцентриситет – изменение формы орбиты с эллиптической на круговую и обратно, но в плоскости, перпендикулярной прежней, и снова на круговую каждые 400 000 лет (полный цикл) (рис. 1.3а – г).



**Рис. 1.3.** Параметры орбиты Земли, влияющие на климатическую цикличность (циклы Миланковича): а) эксцентриситет (изменение формы орбиты с эллиптической на круговую, каждые 100 000 лет); б) прецессия (движение оси вращения Земли по круговому конусу, ось которого перпендикулярна земной орбите,



В



с периодом около 26 000 лет); в) нутация (колебание угла наклона оси по отношению к плоскости земной орбиты от  $21,5^\circ$  до  $24,5^\circ$ , каждые 41 000 лет); г) ритмичность морских карбонатных отложений, обусловленная циклами Миланковича; кембрий (505 млн лет); р. Мая, Якутия

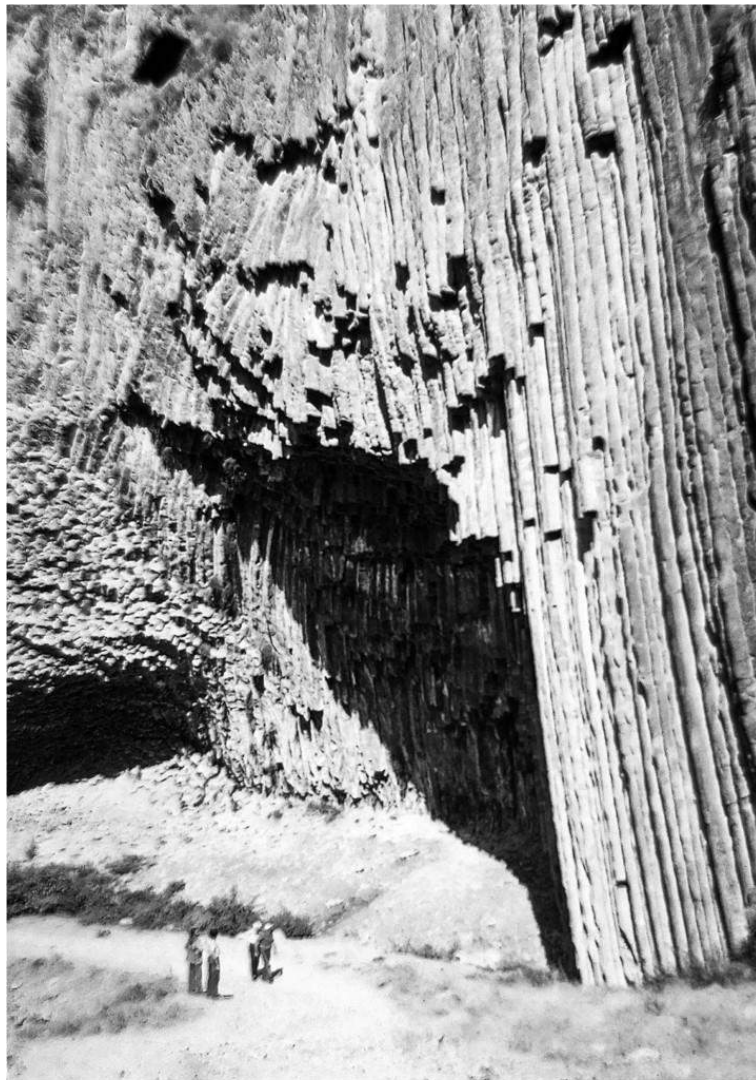
Эти смены орбитальных конфигураций приводят к тому, что через строго определенное количество лет планета оказывается то ближе к Солнцу тем или иным полушарием (прецессия и нутация) или вся целиком (эксцентриситет), то дальше от светила. В первом случае она получает несколько больше тепла, во втором – охлаждается. При наступлении теплой эпохи с обильными осадками в карбонатных породах накапливается больше частиц тяжелых минералов. Очевидно, сосчитать бесконечное число почти невидимых, пылевой размерности кусочков минералов во всех осадочных слоях нереально. Но можно определить величину магнитной восприимчивости каждого из них, которая зависит от содержания окислов железа, обладающих магнитными свойствами, построить магнитную спектрограмму и выявить число орбитальных циклов, в течение которых и накопились данные отложения.

Есть и другие сугубо геологические методы расчета возраста отложений горных пород и отдельных геологических объектов. Например, вулканические конусы базальтовых вулканов благодаря периодическим напластованиям застывших потоков лавы растут со скоростью около метра за столетие (рис. 1.4).

Зная, что высочайшая гора на Земле Мауна-Кеа (остров Гавайи) возвышается над ее поверхностью на 10 200 м (из них на 4205 м – над уровнем океана в виде острова), можно определить, что этому вулкану стукнуло более миллиона лет. Тот же возраст получаем,



датируя самые древние базальты этой горы радиометрическими методами. Базальтовая лава вообще очень богатый материал. Поскольку новообразование базальтовых слоев в срединно-океанических хребтах связано с расширением океанов, по этим горным породам можно определить и возраст самых крупных планетарных водоемов. Так, Атлантическому океану исполнилось примерно 150 млн лет. Проверить датировку можно, используя данные высокоточных приемных устройств, расположенных на разных континентах и многократно замеряющих по атомным часам время прохождения спутниковых радиосигналов или лазерных лучей, отраженных от Луны и космических аппаратов (или просто данные GPS – глобальной системы определения координат). Согласно таким замерам скорость расширения Атлантики, скажем, между Северной Африкой и югом Северной Америки – 0,025 м в год. Разделим ширину океана между этими точками – 3 700 000 м – на данную величину и убедимся, что Атлантический океан родился 148 млн лет назад. (Возможно, именно в эту пятницу.) На небольших участках Атлантического океана возраст коры достигает 195 млн лет – она древнее, чем тихоокеанские плиты.



**Рис. 1.4.** Столбчатая отдельность платобазальтов (высота столбов до 18 м, диаметр до 0,6 м); плейстоцен (170 000–165 000 лет); ущелье Гарни, Армения

## Глава 2 Как подвинуть Африку?

Океанические и тем более морские чаши постоянно меняют свои очертания. Когда не было современных океанов, существовали иные, ныне «вымершие»: Уральский на месте

Уральских гор – более 320 млн лет назад, Япет на месте Аппалачей – свыше 450 млн лет назад. В этих горах навечно впаяны останцы прежних срединно-океанических хребтов – древние базальты, превратившиеся со временем в зеленокаменные комплексы – офиолиты. Типичная для такого комплекса горная порода офиолит (от *греч.* ὄφις – змея и λίθος – камень) известна среди уральских умельцев-камнерезов как змеевик из-за травянисто-зеленого цвета и чешуйчатой структуры.

Причиной грандиозных изменений лика Земли является тектоника литосферных плит. Тектоника (от *греч.* τέκτων – строитель, художник или τεκτονικός – искусный в строительном деле) – это, собственно, и есть строительство литосферы (от *греч.* λίθος – камень и σφαῖρα – оболочка) из отдельных блоков – плит. Последние состоят из твердой земной коры (совокупности осадочных, магматических и метаморфических горных пород) и подстилающих ее верхних слоев мантии, имеющих сходный химический состав. Скользят плиты, поднимаются и опускаются по вязкому и разуплотненному прослою верхней мантии – астеносфере (от *греч.* α – не, σφῆν – клин и σφαῖρα – оболочка). Континентальная кора легче океанической (менее плотная), поэтому материки, образующие ядра континентальных литосферных плит, возвышаются над ложем океана и в областях столкновения этих плит с океаническими остаются «на плаву». Наоборот, более тяжелые океанические плиты подныривают под них, уходя в глубоководные желоба, подобные Курило-Камчатскому и Марианскому, и еще на 600–700 км дальше, пока полностью не расплавятся. Этот процесс называется субдукцией (от *лат.* sub – под и ductio – увод, отведение). Столкновение циклопических структур происходит с выделением огромного количества энергии, что выражается в формировании гигантских вулканических очагов, таких как Тихоокеанское вулканическое кольцо, включающее Анды, Кордильеры, Камчатку, Курильскую островную дугу, Японию и Новую Зеландию. Движение тихоокеанских плит в сторону континентальных на периферии океана обусловлено постоянным ростом подводного хребта, известного как Восточно-Тихоокеанское поднятие, за счет образования все новых слоев океанической коры в продольных глубоководных расселинах хребта – рифтах (от *англ.* rift – трещина, щель) в зоне подъема к поверхности горячих мантийных конвективных потоков. (Тысячекилометровый разлом Сан-Андреас в Калифорнии, прославленный многими блокбастерами и землетрясениями, тоже относится к тихоокеанскому рифту, хотя вклинивается в сушу.) Кора образуется из базальтовой лавы, которая, застывая вдоль рифтовой расселины, способствует раздвижению океанических плит. Это явление называется «спрединг» (от *англ.* spread – расширять). Атлантический океан, продолжением которого является Северный Ледовитый, ведет себя вроде бы более спокойно: никаких вулканических арок на периферии нет. Но спрединг происходит и там – вдоль хребтов Срединно-Атлантического и Рейкьянес. Только движутся здесь океанические плиты вместе с ближайшими континентами. Поскольку сам океан имеет S-образную конфигурацию, южная часть его хребта, раздвигаясь, толкает на север Африку, а северная – ей навстречу Европу. Там, где материки упираются друг в друга, происходит коллизия (от *англ.* collision – столкновение) континентальных плит, и, словно при ударе друг о друга гигантских льдин, начинается «торошение» – растут горные хребты, подобные Альпийскому поясу от Пиренеев до Кавказа с вулканами и сопутствующими периодическими землетрясениями. Так как вдоль срединно-океанических хребтов, а также вдоль любых рифтов литосферные плиты расходятся, а на границе континентов или разных плит сходятся, первый тип границ называется дивергентным, а второй – конвергентным.

Теория литосферных плит, верность которой доказывается не только наблюдением за вышеназванными геологическими явлениями, но и замерами движений плит благодаря спутниковому и наземному мониторингу, объясняет, почему на дне океанов бессмысленно искать самые древние отложения. Их и не нашли, несмотря на тысячи скважин, заложенных по проекту глубоководного бурения с корабля «Гломар Челленджер» и международной программе бурения океанического дна начиная с 1968 г. А вот на континентах, хотя и они претерпели существенные изменения, кое-что осталось. По большей части это кое-что – тоже

морские отложения, поскольку материковый шельф является частью континентов, а порой целые материки «тонули», покрываясь на десятки миллионов лет обширными мелководными эпиконтинентальными морями, аналогов которых нет в современном мире. И это явление было обусловлено тектоникой литосферных плит, поскольку с ростом океанических хребтов огромные объемы воды выталкиваются из океанических чаш на сушу. Данный процесс называется тектоноэвстазией (от «тектоника» и *греч.* εὔ – совершенно, στάσις – стояние). Обусловленный тектоноэвстазией подъем уровня моря – на сотни метров – на порядок превышает рост уровня моря в результате таяния ледниковых шапок (гляциоэвстазия от *лат.* glacies – лед и эвстазия) – не более нескольких десятков метров. К слову, поскольку гигантские ледяные щиты Северной Америки и Европы растаяли около 12 000 лет назад, дальнейшее потепление к заметному повышению уровня моря уже не приведет. Впрочем, для исчезновения под волнами океана Нидерландов, Дании и Северной Сибири, наиболее богатой нефтегазовыми месторождениями части России, и этого будет достаточно. Нас, однако, сейчас интересует не то, что исчезнет, а то, что осталось. Даже простые расчеты показывают: чем древнее земные породы, тем меньшие площади они должны занимать. Ведь любые горные хребты, будь то все еще величественный, но далеко не высотный Урал или Казахский мелкосопочник, когда-то вздымались Андами и Гималаями. Если мы, к примеру, возьмем горный хребт высотой 5 км и площадью 25 км<sup>2</sup> (условный квадрат 5 × 5 км), то общий объем горных пород в нем составит 125 км<sup>3</sup>. Любой, бывавший в горах, легко представит, что хребт прорезают ручьи и реки, что мороз и жара, а также деятельность самых разных организмов – от невидимых глазу бактерий и одноклеточных грибов до лишайников и кустарников – со временем превращают самые прочные скалы в труху курумов и речных наносов. И все это измельчается и перемещается все дальше и дальше от хребта. Такое преобразование горных пород на поверхности планеты за счет физико-химических и биохимических процессов называется выветриванием. Если с нашего условного хребта стекают пять горных рек, способных унести десятую часть кубометра горных пород в день каждая (далеко не самые бурные потоки), то за год они размоют около 180 м<sup>3</sup>. Значит, чтобы сровнять весь горный хребт с землей, живым и неживым силам природы понадобится не более 700 млн лет. (Кстати, именно так пытался определить возраст Земли английский геолог и биолог Чарлз Дарвин, избрав для расчетов мощность меловых утесов на юго-востоке Англии.) Так что чем древнее отложения, тем меньше от них остается в результате выветривания.

Еще более действенны процессы, связанные с тектоникой плит, – субдукция и гранитный метаморфизм в зоне коллизии. Ведь и сами материки вместе с шельфами не всегда были такими, как сейчас. Осталось ли вообще что-нибудь от древнейших отложений? Да, осталось. Хотя при возрасте Земли 4,567 млрд лет от ее горных пород возрастом свыше 4,03 млрд лет не сохранилось ничего, кроме жалких крох: переотложенных в более молодых осадках обломков кристаллов циркона (ZrSiO<sub>4</sub>) – одного из самых устойчивых минералов – возрастом 4,2 и 4,4 млрд лет на кратоне Йилгарн (Западная Австралия). И даже эти крохи способны кое-что прояснить благодаря захваченным ими в момент кристаллизации частицам других минералов: например, наличие у планеты той поры земной коры, жидкой водной оболочки, где кристаллы сформировались, и магнитосферы. Данные о древнейшей водной оболочке особенно ценны, поскольку от нее не уцелело больше ничего: она полностью испарилась и развеялась в космосе во время мощных метеоритных бомбардировок, которым планеты земной группы подверглись 4,0–3,8 млрд лет назад. К этому интервалу приурочено большинство лунных и марсианских кратеров; земные же поглощены тектоническими процессами. (Появились сведения об обнаружении в зеленокаменном поясе Нуввуагиттук на Канадском щите – на северо-западе полуострова Лабрадор – связанных с гидротермами морских отложений возрастом 3,77–4,28 млрд лет и даже о следах бактериальной жизнедеятельности в них. Однако эти находки и их датировка требуют дальнейшего всестороннего изучения.) В результате всевозможных и непрекращающихся преобразований земных слоев 80 % из них имеет возраст менее 200 млн лет, а вот на Луне, где процесс

тектоники плит не пошел, те же 80 % представлены горными породами древнее 4 млрд лет. Поэтому, чтобы заглянуть глубже, придется слетать на Луну и привезти образцы оттуда, благо это уже сделали в 1960–1970-е гг. бесстрашные американские астронавты и хитроумные советские спускаемые аппараты: возраст древнейших лунных пород оказался 4,417 млрд лет (отдельных кристаллов – до 4,51 млрд лет). Некоторые включения минералов в метеоритах, найденных на Земле, но представляющих собой остатки протопланетного вещества, могут быть и постарше нашей планеты – до 4,568 млрд лет (время образования Солнечной системы) (рис. 2.1). Утерянная глава каменной летописи Земли – 4,568–4,0 млрд лет – называется хадейским эоном (от *греч.* *χάϊος* – подземный мир).



**Рис. 2.1.** Железникелевый метеорит Гибсон (общая масса собранных обломков метеорита – 21 000 кг; хадей (4,544 млрд лет); Намибия

Дальше речь пойдет исключительно о геологической истории Земли – о том огромном временном интервале (4 млрд лет), события которого можно восстановить с помощью седиментологических, геохимических, палеонтологических и других методов, применяемых в науках о Земле.

Уцелевшая, «первоначальная», летопись начинается с архейского эона (от *греч.* *ἀρχαῖος* – первоначальный, древний). Архейские «материки», по площади больше напоминавшие крупные современные острова, ныне вкраплены в различные континенты, где выходят на поверхность в виде древних щитов. А щиты состоят в основном из метаморфических (измененных, местами довольно сильно) горных пород, подобных гнейсам и гранитам (рис. 1.1). Геологи, геохимики и палеонтологи, правда, и среди этих клочков умудряются высмотреть наименее покоренные временем и тектоническими процессами останцы. К ним и приковано внимание ученого мира, особенно к древнейшим комплексам Акаста на северо-западе Канады (4,03 млрд лет), Исуа и Акилия на западе Гренландии (>3,8 млрд лет) и более молодым областям Канадско-Гренландского, или Канадского, щита, кратонам Йилгарн и Пилбара (3,6 млрд лет) в северо-западной части Австралийского щита, зеленокаменному поясу Барбертон (3,5 млрд лет) и кратонам Зимбабве и Каапвааль (3,6 млрд лет) на Южно-Африканском щите, и Фенноскандинавскому щиту, охватывающему Скандинавию, Финляндию, Карелию и Кольский полуостров (3,5 млрд лет) (рис. 2.2). Кратоны (от *греч.* *κράτῆνω* – укреплять) – это самые древние стабильные участки коры, которые условно можно считать протоконтинентами.

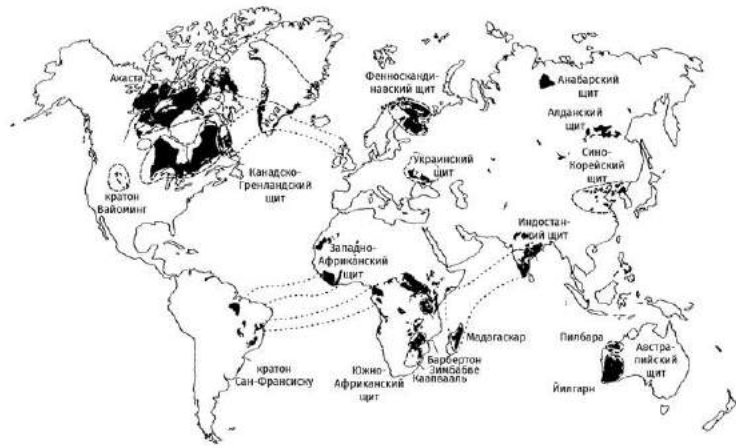


Рис. 2.2. Древние кратоны (протоконтиненты) Земли возрастом 3,5 млрд и более лет

Интересной геологической особенностью протоконтинентов являлось то, что они состояли из фрагментов океанической и континентальной коры. Иначе говоря, механизм тектоники плит уже был запущен. Не вдаваясь в подробности глубинного движителя этого механизма (процессы в мантии и ядре Земли), следует отметить, что необходимым условием его запуска является дифференциация коры на относительно тяжелую и плотную океаническую ( $2900 \text{ кг/м}^3$ ) и легкую континентальную ( $2500\text{--}2700 \text{ кг/м}^3$ ). В геологии их также именуют «темной» и «светлой» – по цвету основных породообразующих минералов. Океаническая кора по большей части состоит из темно-зеленых и иссиня-черных минералов, богатых магнием, железом и кремнием, – пироксенов  $(\text{Ca,Na,Mg,Fe}^{2+})(\text{Mg,Fe}^{3+},\text{Al})\text{Si}_2\text{O}_6$ , оливинов  $(\text{Mg,Fe})_2\text{SiO}_4$ , основных плагиоклазов  $(\text{Na,Ca,Al})(\text{Si,Al})\text{Si}_2\text{O}_8$ , а континентальная – из серых, белых и красноватых кремний- и алюминийсодержащих силикатов (таких как кварц –  $\text{SiO}_2$ , калиевый полевой шпат –  $\text{KAlSi}_3\text{O}_8$ , альбитовый плагиоклаз –  $\text{NaAlSi}_3\text{O}_8$ ). Отсюда и другое название этих главных минеральных комплексов: магический (аббревиатура от *lat. magnesium* – магний, *ferrium* – железо и суффикс *ic*) и фельзитовый (от *lat. ferrium* – железо, *alumen* – квасцы, *silex* – кремь и тот же суффикс). Анализ распределения этих минералов в магматических источниках, земных слоях разного возраста и космических телах, включая астероиды, показывает, что «темная материя» здесь первична, а «светлая» – результат ее дифференциации, преобразования в недрах и на поверхности Земли.

Сами по себе ни минералы, ни состоящие из них горные породы, ни земная кора, которая из них, в свою очередь, построена, превращаться во что-то другое не будут: нужно либо отправить их обратно в недра на переплавку, либо изменить состав на поверхности.

Первичная коматиит-магнезиально-базальтовая протокора, которая, вероятно, существовала 4,4 млрд лет назад, мало отличалась по составу от морских базальтов. Это и были базальты, только формировались они при более высоких температурах, чем современные, поскольку мантия в хадейском и архейском эонах была горячее. Из протокоры образовывались небольшие острова, которые хаотически перемещались конвекционными мантийными потоками и буквально таяли в них. Но если все слои земной коры были до поры до времени – до начала архейского эона – по составу, физическим и химическим свойствам почти одинаковыми, то можно ли заставить их погружаться и всплывать относительно друг друга? Тем более что главная фельзитовая порода – гранит – термодинамически несовместима с ультрамагическими мантийными минералами и не может напрямую выплавиться из последних, а слишком горячая мантия препятствует субдукции.

Оказывается, все-таки можно. В чем принципиальная разница Земли и несколько уступающего ей по размеру Марса? Не только в том, что на Голубой планете плиты движутся, а на Красной – нет, и даже не в наличии Мирового океана на первой из них и «Мировой суши» – на второй, но и в том, что на Земле открыто примерно 5000 разных минералов, а на Марсе – почти на порядок меньше. Про Луну и говорить нечего – их там около 150. Причем появление двух третей земных минералов (3000) прямо или косвенно

связано с наличием на ней жизни. Жизнь – архейские бактериальные сообщества – и запустила, по сути, тектонику плит современного типа.

Во-первых, в поисках пропитания – необходимых микроэлементов и электронов – для обеспечения обмена веществ бактерии (а кроме них в архее никого пока не было) разлагали горные породы и минералы. Извлекать определенные элементы можно с помощью ферментов, которые, в отличие от химических катализаторов, способны ускорять реакции при обычных условиях, однако требуются в незначительных количествах даже при катализе большой массы вещества, и хелатных комплексов (от *греч.* χηλή – раздвоенный; такие молекулы структурно похожи на клешни, которые прочно удерживают ионы металлов). Свидетельства бактериальной деятельности навсегда запечатлены в древних базальтах в виде субмиллиметровых в диаметре извилистых ходов, в которых сохранились глинистые минералы – следы переработки базальта, а иногда и органическое вещество (конечно, только в виде почти кристаллических сгустков органического углерода – керогенов). Подобные следы, чтобы быть уверенными в их принадлежности микробам, ученые отыскивали и в свежем вулканическом стекле: поскольку, кроме кремнезема, в нем содержится большое количество редких в окружающей среде элементов (например, закисное железо,  $Fe^{2+}$ ), как только базальтовая лава начинает остывать, первые же попавшие на ее поверхность бактериальные споры прорастают, и начинается бурное пиршество. (Каждый кубометр современного базальтового стекла – с содержанием до 17 % железа – может пропитать до  $2,5 \times 10^{16}$  анаэробных железобактерий.) Во-первых, бактерии ускоряют выветривание силикатных минералов (подобных вышеназванным пироксенам, оливинам, плагиоклазам) на порядок и проникают в них гораздо глубже, чем любые активные вещества под действием физических и химических сил. По прошествии всего нескольких лет горная порода превращается в насыщенное водой «нанорешето», разуплотняется, а такие продукты ее выветривания, как иллитовые и смектитовые глины, представляют собой субстрат-накопитель, ускоряющий в морской среде осаждение ионов калия. В дальнейшем новообразованная минеральная затравка способствует выплавке гранитного материала вместо базальтового.

Во-вторых, бактериальные сообщества принялись за создание совершенно новых горных пород и минералов – карбонатов, фосфатов, сульфидов, железных и других руд. В большинстве своем эти разности имеют меньшую плотность, чем мафические пироксены и оливины.

На протоконтинентах, подобных Акасте, разнообразие фельзитовых пород ограничивалось кварцевым диоритом, трондьемитом и гранодиоритом, образовавшимися при частичном плавлении толеитового базальта, из-за неглубокого заложения зон субдукции.

Когда же эти зоны, представляющие собой плавильный котел тектонических процессов, опустились в область более высоких давлений, то из исходного комплекса минералов стали выплавляться более легкие и плавучие граниты, а также связанные с их образованием вулканические породы (андезиты, риолиты) и гнейсы. Однако, чтобы зона субдукции ушла глубже в недра Земли, на нее нужно «надавить», скажем, положить сверху горную гряду: чем выше такая гряда, тем, благодаря явлению изостазии, сильнее продавится под ней астеносфера и дальше вниз нырнет под континентальную кору океаническая. Горы же образуются в результате столкновения участков континентальной коры, пусть это даже протоконтиненты, или последних с вулканическими арками. Далее из пород гранитного ряда и гнейсов с высоким разнообразием минералов и начинают складываться ядра континентов – древние кристаллические щиты. А гнейсы к тому же являются первыми свидетельствами, пусть и преобразованными, появления осадочных отложений (древнейшие – 3,85 млн лет, Исуа). Ни на Марсе, ни на Венере, ни на Луне граниты и гнейсы не появились: поверхность этих небесных тел застыла на стадии мафической протокоры. На Земле же вследствие воздействия биосферы на литосферу и преобразования мафических пород не только возник фельзитовый ряд, но и процесс (тектоника плит) пошел и значительно ускорился.

Названный выше зеленокаменный пояс Барбертон и кратоны Пилбара и Каапвааль и есть остатки древнейшей океанической и континентальной коры соответственно. В первых присутствуют подушечные базальтовые лавы (при застывании лавы в морской среде ее поверхность приобретает вид плотно уложенных подушек) и полосчатые железистые формации, во вторых – граниты и разнообразные мелководные осадочные породы. А самая древняя ископаемая тектоническая граница плит возрастом 2,7 млрд лет выявлена с помощью сейсмофизических методов под Канадским щитом – в провинциях Квебек и Онтарио.

Превзойти же геологические силы жизнь смогла, обретя иной источник энергии. Все тектонические процессы – движение плит, горообразование и др. – идут благодаря тепловому потоку, поступающему из недр Земли (радиоактивный распад и остаточное аккреционное тепло, выделившееся при столкновении планетезималей и протопланет). Этот поток оценивается в  $8,7 \times 10^{-5}$  Вт/м<sup>2</sup>, но тектоника успевает захватить не более десятой доли энергии ( $\sim 1 \times 10^{-5}$  Вт/м<sup>2</sup>). Остальное рассеивается в космосе. Жизненные силы через различные формы фотосинтеза подпитываются напрямую от энергии Солнца – 340 Вт/м<sup>2</sup>. Причем за время эволюции КПД организмов возрос: от анаэробного фотосинтеза, зависимого от различных соединений, как доноров электронов, живые существа перешли на кислородный его вариант. В этом случае используется неисчерпаемый океан электронов – вода. Быстрое истощение некоторых элементов (железо, азот, фосфор), необходимых для функционирования организмов, должно было бы ограничить дальнейший рост КПД, но благодаря ускорению круговорота этих элементов (за счет совершенствования трофической пирамиды и появления новых организмов – деструкторов отмершего органического вещества) и эта проблема была решена. На сегодняшний день биосфера потребляет в год  $26,8 \times 10^{-5}$  Вт/м<sup>2</sup> только солнечной энергии. Это всего 0,07 % от энергии Солнца, поскольку 30 % рассеивается атмосферой и поверхностью Земли, а еще 69,93 % уходит на нагрев планеты и теряется в виде длинноволнового излучения.

И все равно организмы потребляют энергии на порядок больше, чем могут получить все континенты, горы и прочие геологические образования вместе взятые. Именно поэтому биосфера может себе позволить атмосферу, химически неравновесную с горными породами: это неравновесие и есть основа биохимического выветривания. [Названный выше уровень потребления энергии биосферой рассчитан исходя из данных по годовой фиксации углерода при фотосинтезе –  $9 \times 10^{15}$  моль; энергии, необходимой для связывания одного моля углерода с органической молекулой (пентоза), – 477 000 Дж; и площади планеты –  $5,1 \times 10^{14}$  м<sup>2</sup>, умноженной на  $3,15 \times 10^7$  с в году.]

Перестройка планеты организмами стартовала в самом начале архейского эона.

### Глава 3 Известковый океан

Архейский мир был совсем другим: суша составляла 4 % от общей площади планеты (ныне – 28 %); плато, поскольку континентальная кора была тоньше, возвышались не более чем на 2000 м (сейчас – 5500 м), а океаническая кора была толще, из-за чего вершины океанических хребтов отстояли от поверхности океана в среднем на 660–1200 м (теперь они запрятаны в два раза глубже).

Иным был и состав океана. Поскольку основным источником главного морского аниона –  $\text{Cl}^-$  – является глубинная дегазация Земли, а поглощается этот анион в результате геохимических преобразований океанической коры, то за последние 4 млрд лет его среднее содержание не очень сильно менялось. А вот соотношение катионов, преобладающих в морской воде, не могло не измениться: пока не появились кислородная атмосфера и достаточно большая фельзитовая суша, благодаря выветриванию которой усилился сток щелочных ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ) и некоторых щелочноземельных катионов ( $\text{Mg}^{2+}$ ), обильным и достаточно активным в водной среде был  $\text{Ca}^{2+}$ . Важнейший источник этого катиона –

гидротермальная активность, связанная с высокотемпературными преобразованиями океанической коры, – уже существовал. И архейский океан, вероятно, представлял собой не концентрированный раствор хлорида натрия, как сейчас, а раствор хлорида кальция ( $\text{CaCl}_2$ ). Модель такого океана доступна (почти доступна): озеро Дон-Жуан в антарктической долине Райта, на дне которого формируется минерал антарктицит ( $\text{CaCl}_2 \times 6\text{H}_2\text{O}$ ), а в гиперсоленой (44%) воде обитают цианобактерии и некоторые одноклеточные эукариоты.

К выводу о солевом режиме архейского океана можно прийти и другим путем: сейчас общая масса карбонатов составляет  $4,4 \pm 1,0 \times 10^{20}$  кг, что приблизительно включает  $1,8 \pm 0,4 \times 10^{20}$  кг кальция. Это в 70 раз больше массы данного металла в Мировом океане, и, следовательно, значительная его часть ( $1,0 \times 10^{20}$  кг), пребывавшая в архейском эоне в растворе, вошла ныне в состав горных пород. Анализ флюидных включений в осадочном кремнеземе и гидроокислах железа возрастом 3,5–3,2 млрд лет (Пилбара) также выявил  $\text{CaCl}_2$ – $\text{NaCl}$  солевой состав архейского океана. Там же и в поясе Барбертон обнаружены архейские морские эвапориты: пласты поваренной соли – галита ( $\text{NaCl}$ ), перемежающиеся с треной [ $\text{Na}_2(\text{CO}_3) \times \text{Na}(\text{HCO}_3) \times 2\text{H}_2\text{O}$ ] и нахколитом [ $\text{Na}(\text{HCO}_3)$ ]. Сейчас такие минералы формируются в щелочных ( $\text{pH} = 8,1$ ) озерах, подобных Магади и Натрон в Восточно-Африканской рифтовой системе, прогреваемых до  $70^\circ\text{C}$ . А вот сульфаты, такие как гипс ( $\text{CaSO}_4 \times 2\text{H}_2\text{O}$ ), характерные для наших дней и всего фанерозойского эона, в то время не образовывались, что указывает на низкий уровень содержания  $\text{SO}_4^{2-}$ -иона.

Еще более показательны для представления о составе архейского океана карбонаты кальция. По характерным шестоватым кристаллам с квадратным сечением, организованным в «ежики» – ботриоиды (рис. 3.1), известно, что весьма распространенным осадочным образованием был арагонитовый морской цемент (в кристаллической решетке арагонита наряду с кальцием присутствуют атомы стронция). Сами же ботриоиды были аномальной величины – более метра в диаметре. А наслоения магнезиально-кальцитового цемента, который распознается по шевроновой структуре (тонкие призмы, наклоненные в противоположную сторону в каждом последующем слое), достигали нескольких метров мощности, простираясь на десятки километров. Ныне размерность таких структур не превышает первые сантиметры, хотя океан от трех до семи раз перенасыщен карбонатом кальция. Понятно, что подобные карбонатные образования могли достигать аномальных размеров, поскольку на дне морей еще не появились ни животные с известковым скелетом, не обызвествленные водоросли или цианобактерии, которые развиваются намного быстрее неорганических кристаллов и, перехватывая поток ионов  $\text{Ca}^{2+}$  и  $\text{HCO}_3^-$ , не дают им расти.

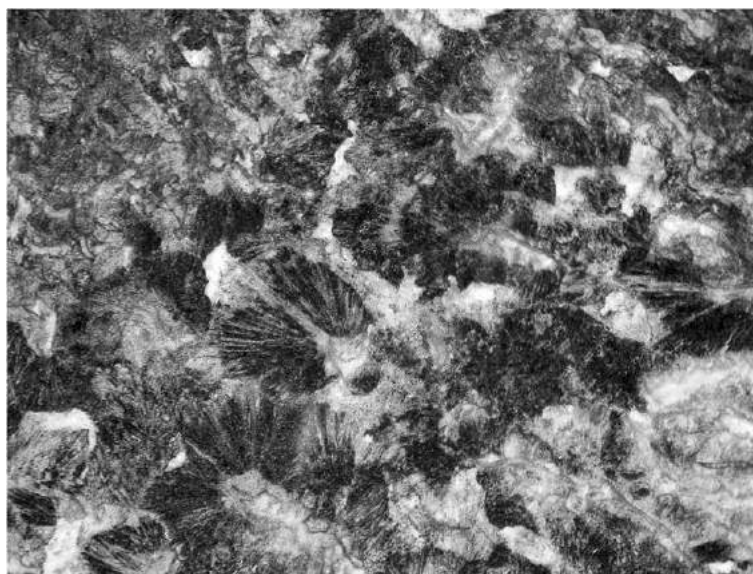


Рис. 3.1. Ботриоиды первично арагонитового морского цемента (диаметр 1 см); эдиакарий (550 млн лет); Намибия



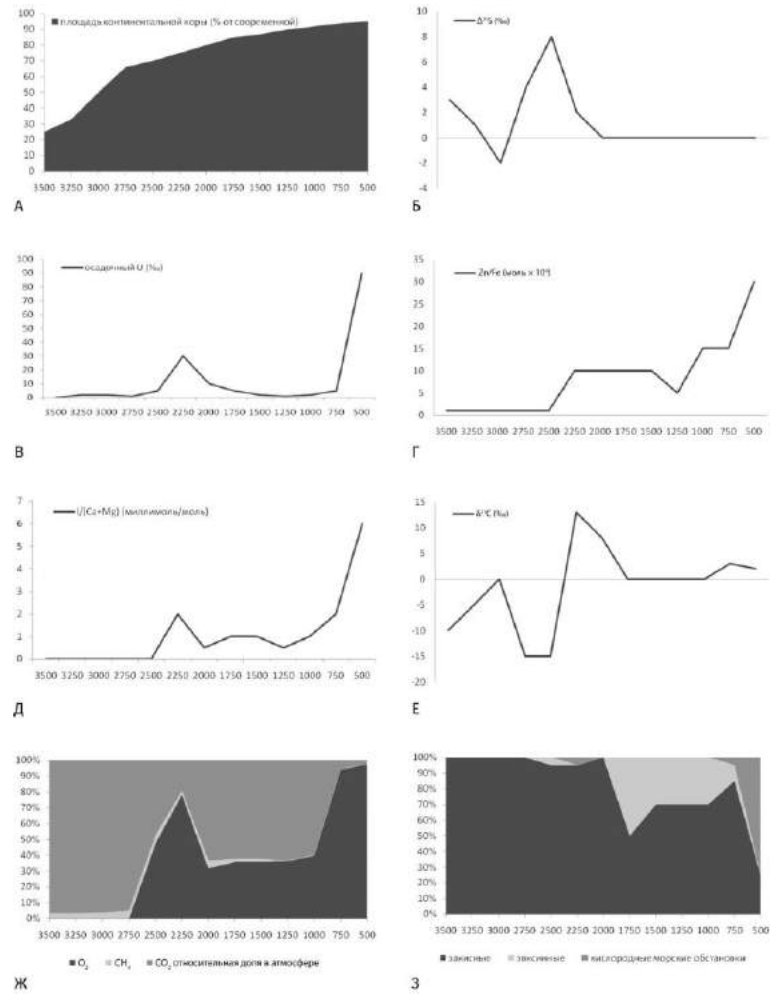
Опираясь на расчеты и особенности озер Дон-Жуан, Магади и Натрон, можно предположить, что архейский  $\text{CaCl}_2$ -океан был кислым ( $\text{pH} = 5,5$ ) и позднее стал щелочным. Это очевидно не так. Моделирование континентального стока, исходя из доступного для выветривания ряда горных пород и бескислородного состава атмосферы, показывает, что в океане катионы  $\text{Fe}^{2+}$ , которые к тому же поступали из гидротермальных источников, должны были преобладать над  $\text{Ca}^{2+}$ , тем более над  $\text{Mg}^{2+}$  и  $\text{Na}^+$ . Кроме того, с суши в больших объемах выносился бикарбонат ( $\text{HCO}_3^-$ ). Бикарбонат быстро нейтрализовал ионы  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$  и  $\text{Na}^+$ , что и способствовало образованию обильных карбонатов этих металлов. Так, благодаря закисному железу, которое оставалось в растворе, и карбонатно-бикарбонатному буферу океаническая среда поддерживалась ближе к нейтральной ( $\text{pH} = 5,7-6,9$ ). Это не исключало появления отдельных кислых водоемов вблизи вулканически активных островов. С суши и океаном в какой-то степени разобрались. А что на небе – были ли там тучи, а если были, то из каких газов состояли?

## Глава 4 Что и откуда мы знаем о первичной атмосфере

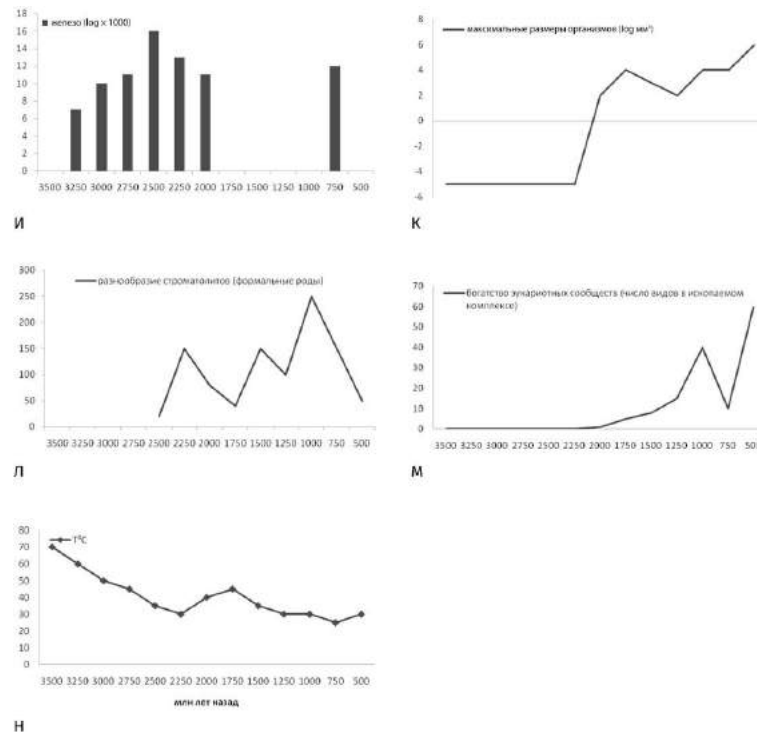
Но откуда и что мы знаем об архейской атмосфере – воздушной оболочке Земли, если даже от ее самой твердой оболочки мало что осталось? Основных источников знаний – три: сами горные породы и слагающие их минералы, их изотопный состав и некоторые физические особенности этих пород. Есть, конечно, и физико-химические модели, предсказывающие определенный состав атмосферы. Однако любые модели имеют множество решений и требуют проверки, которая опять же сводится к поиску фактических – геологических, включая палеонтологические остатки, – материалов.

Таким фактическим материалом, прежде всего, служат данные о составе архейских осадочных горных пород. В прибрежно-морских отложениях этого возраста часто встречаются окатанные (т. е. испытавшие длительный перенос) обломки пирита ( $\text{FeS}_2$ ), уранинита ( $\text{UO}_2$ ) и сидерита ( $\text{FeCO}_3$ ). Такие обломки могут накапливаться только в бескислородной среде.

Очень необычным явлением, оставившим свой след в архейских отложениях, было независимое от массы фракционирование стабильных изотопов серы ( $\Delta^{33}\text{S} \approx \delta^{34}\text{S} - 0,515\delta^{34}\text{S}$ ) (рис. 4.1б). Это явление было обусловлено воздействием ультрафиолетового облучения среднего и длинноволнового спектра (400–280 нм) на двуокись серы ( $\text{SO}_2$ ), поступавшую в атмосферу вместе с другими вулканическими газами. При этом молекулы, содержавшие  $^{33}\text{S}$ , подвергались выборочному фотолизу и фотовозбуждению (в современной атмосфере фотонный удар принимают на себя молекулы озона и кислорода). В результате значения  $\Delta^{33}\text{S}$  сильно варьируют (от  $-2$  до  $+12\%$ ), что и наблюдается в архейских сульфидах (например, пирите) в виде размашистой изотопной подписи.



**Рис. 4.1.** Изменения площади континентов, основных показателей окислительно-восстановительных условий и состава океана и атмосферы, объемов накопления железных руд, а также эволюционные преобразования организмов и сообществ и значения палеотемператур в архейском и протерозойском зонах (3,5–0,5 млрд лет назад): а) рост площади континентальной коры; б) независимое от массы фракционирование изотопов серы — показатель наличия озонового слоя; в) содержание осадочного урана в углеродистых сланцах; г) молярное соотношение цинка и железа в карбонатных отло-



жениях; д) молярное соотношение йода и кальция-магния в карбонатных отложениях — показатели насыщенности океана кислородом; е) изотопная подпись углерода — показатель продуктивности биоты; ж) относительная доля в атмосфере кислорода, метана и углекислого газа; з) относительное сочетание в океане закисных, сероводородных (эвксинных) и кислородных обстановок; и) объемы железных руд; к) максимальный размер организмов; л) морфологическое разнообразие строматолитов; м) богатство эукариотных сообществ; н) палеотемпературы

А вот следы оледенений в архейской летописи полностью отсутствуют, но уже в Исуа (3,7 млрд лет) есть штормовые отложения и признаки разрушения минералов под воздействием текущей воды, например мелкие миндалины кварца, заполняющие пустоты в базальтах. Почему же Земля не превратилась в мерзлый шарик без жидкой воды и признаков жизни, если в начале архейского эона светимость Солнца была на 20–25 % слабее, чем сегодня? В середине прошлого века известные астрономы Карл Саган и Джордж Мьюллен обратили внимание и на это несоответствие теоретических ожиданий практическим наблюдениям и удачно назвали его «парадоксом слабого молодого Солнца». Для объяснения «парадокса» за последние полстолетия были предложены десятки гипотез. И продолжают появляться новые. Последние, правда, принадлежат перу (клавиатуре) исключительно астрофизиков и прочих специалистов, от геологии далеких. (Трудно сказать, что им мешает набрать в поисковике выражение «faint young Sun paradox» и получить пару-другую сотен статей по теме, авторами 99 % которых окажутся геофизики и геохимики.) Как любые достижения, и особенно псевдодостижения науки, которые на слуху, будоражат сознание обывателей и те клюют на нелепые сочетания слов вроде «наномойка» или «нанопарикмахерская», так и какая-нибудь модная «темная энергия» начинает привлекаться для объяснения любых явлений. И тогда «при разумном значении локальной постоянной Хаббла легко объяснить, почему Земля получала приблизительно постоянную плотность потока солнечного излучения на протяжении длительного периода в прошлом» — автор цитаты из статьи, опубликованной в научном журнале, имеет в виду поступательное удаление Земли от Солнца в поле однородного распределения «темной энергии». Или, поскольку светимость Солнца зависит от его массы и величины гравитационной постоянной, при более высоких значениях последней светимость была выше, а орбита Земли — практически круговой и меньшего радиуса, на которой планета получала больше энергии. Сама же гравитационная постоянная превратилась в «переменную» под влиянием все той же

«темной энергии». Если бы Земля была «чугуниевой болванкой», могло быть что угодно, но наша планета – сложное геобиологическое явление, и подобные перестройки орбитальных параметров не могли бы не оставить на ней следов.

Например, гигантские нагромождения тайдалитов (от *англ.* tide – морской прилив и отлив). Ведь будь орбита Земли 4–3 млрд лет назад ближе к Солнцу или Луна ближе к Земле, по земной поверхности прокатывались бы мощнейшие приливно-отливные течения. Однако тайдалиты – морские слоистые отложения, состоящие из повторяющихся ритмов песчаник-алевролит-аргиллит (от наиболее грубозернистой разности, формирующейся в начале приливного цикла, до самой мелкозернистой, венчающей его; мощность отдельных слоев составляет от 0,5 до 8 см), даже архейские, ничем (почти ничем) не отличаются от современных (рис. 4.2). Небольшая разница, конечно, наблюдается – годовая ритмика несколько другая.

Так, в эдиакарских тайдалитах Южной Австралии (620 млн лет), в которых удалось проследить приливно-отливные циклы за 60 лет, синодальный ритм (от полнолуния до полнолуния или от новолуния до новолуния) длился 14,75 дня, а не 14,26, как сейчас. Чтобы вычислить циклы, составляется развертка всех слоев, где против порядкового номера каждого слоя откладывается его мощность; затем в полученной «кардиограмме» с помощью гармонического анализа находят повторы одинаковой частоты и близкой амплитуды. Синодальный цикл распознается в тайдалитах особенно отчетливо – по максимальной мощности ритма, поскольку в момент противостояния Луны, Земли и Солнца из-за эффекта сложения лунного и солнечного приливов образуется максимальная (сизигийная, от *греч.* σύζευξις – сопряжение) приливная волна. (В это время зеваки любят собираться у аббатства Ле Мон-Сен-Мишель в Нормандии и глазеть, как гранитный останец с аббатством на вершине превращается в остров, а большая автомобильная стоянка – в пролив.) На развертке заметны и менее крутые квадратурные пики: Луна в это время пребывает в 1-й или 3-й четверти – ось Луна – Земля расположена под прямым углом к оси Земля – Солнце, а значит, горб лунного прилива ослабляется впадиной солнечного. Всего же выявлено 1580 сизигийно-квадратурных циклов. Изучая другие особенности этих тайдалитов – суточные циклы и «прохождение» Солнца через экватор (дни равноденствия), вызывающее самые большие сизигийные приливы, можно определить, что эдиакарские сутки длились 21,9 часа (Земля быстрее совершала оборот вокруг оси), а в году насчитывалось 400 дней (и ночей).



Рис. 4.2. Тайдалит в песчано-аргиллитовых морских отложениях; ордовик (485–470 млн лет); Иберийские горы, Испания

Данные по тайдалитам позволяют решить и проблему рецессии Луны, неподвластную физикам. Это явление – убегание Луны от Земли – тоже связано с приливами. Именно

приливное трение, что установил немецкий философ Иммануил Кант в 1754 г. и математически обосновал физик Джордж Дарвин (сын выдающегося эволюциониста) в 1879-м, замедляет вращение Земли: поскольку период суточного вращения планеты короче времени прохождения спутника по орбите, ближний приливный горб «обгоняет» Луну, и, придерживая его, та притормаживает Землю. Сам же спутник, замедляя вращение планеты, в соответствии с законом сохранения совокупного момента вращения перемещается на все более дальнюю орбиту. Сейчас Луна удаляется со скоростью 3,81 см в год, что рассчитали с помощью лазерной локации поверхности нашего естественного спутника (угловые отражатели были установлены американскими астронавтами и советскими станциями «Луна-17» и «Луна-21», доставившими туда луноходы почти полвека назад). И если бы скорость рецессии была постоянной, то Луна не могла бы появиться в «небе» ранее 1,5 млрд лет назад и первые миллионы лет своего существования с близкого расстояния вызвала бы мощнейшие возмущения в мантии и непрерывную канонаду супервулканов. Однако и возраст спутника мало уступает земному, и следов таких процессов, как уже сказано, в осадочных толщах нет. Так, быть может, скорость света замедляется, а вовсе не Луна удаляется? (Физики из Хьюстона предлагают и такие идеи. Хьюстон, у вас проблемы?) Впрочем, исходя из длительности эдиакарских суток, можно определить, что скорость рецессии в то время составляла 2,17 см в год, а усредненное, рассчитанное по длительности приливо-отливных циклов в разные периоды значение этой переменной не превышало 1,46 см в год. Получается, что даже 4 млрд лет назад Луна находилась более чем в 320 000 км от поверхности Земли – не намного ближе, чем сегодня (в среднем 384 400 км). Очень далеко до предела Роша – 18 000 км, на котором, согласно расчетам французского астронома Эдуарда Роша, сделанным в 1848 г., сила самогравитации спутника, подобного Луне, уравнивается приливной силой планеты, и спутник разрушится. Если же учесть, что взаимная конфигурация океанов и континентов на протяжении большей части истории планеты была иной, чем ныне, когда меридионально расположенный относительно узкий Атлантический океан создает резонансную волну (оттого и уровень приливов в нем выше, чем в Тихом), то средний показатель рецессии мог быть еще меньше.

Иными словами, взаимодействия триады Солнце – Земля – Луна практически не изменились со времени появления Луны, что случилось через 60 млн лет после образования Солнечной системы. Вывать к космическим силам для решения проблем архейского избыточного тепла бессмысленно. «Значит, – как полагал один персонаж Даниила Хармса, – жизнь победила смерть неизвестным для меня способом». На самом деле способ известен и сейчас на слуху: парниковый эффект – нагревание молекул некоторых газов во внутренних слоях атмосферы под воздействием инфракрасного излучения.

Наиболее вероятными претендентами на роль древних парниковых газов являются углекислый ( $\text{CO}_2$ ), метан ( $\text{CH}_4$ ), аммиак ( $\text{NH}_3$ ), закись азота ( $\text{N}_2\text{O}$ ), карбонилсульфид ( $\text{OCS}$ ), а также, косвенно, азот ( $\text{N}_2$ ). (Высокое парциальное давление азота расширяет адсорбционные зоны молекул  $\text{CO}_2$ ,  $\text{CH}_4$  и водяного пара.)  $\text{NH}_3$ , которому отводили роль парникового газа Саган и Мьюллен, а также  $\text{N}_2\text{O}$  и  $\text{OCS}$  из перечня можно сразу вычеркивать: эти газы легко разрушаются ультрафиолетовым излучением и накопиться в атмосфере в достаточно больших количествах не могут. А вот  $\text{N}_2$ ,  $\text{CO}_2$  и  $\text{CH}_4$  не только устойчивы, но и выделяются в значительных объемах при дегазации мантии (подводные и наземные вулканы, метаморфизм) и в процессе жизнедеятельности различных микробов и, следовательно, могли насытить архейскую атмосферу. Чтобы создать ощутимый парниковый эффект в архейском эоне, правда, понадобилось бы не менее 3 % двуокиси углерода (почти в 100 раз больше, чем ныне). Однако при таких концентрациях этот газ сконденсировался бы в облака, отражающие солнечные лучи, и по мере остывания планеты оседал бы снежными шапками на полюсах, как на Марсе. Кроме того, при высоких концентрациях углекислого газа ( $\geq 1\%$ ) ультрафиолетовые лучи частично поглощались бы его молекулами, а частично рассеивались, и независимое от массы фракционирование стабильных изотопов серы не происходило бы.

Да и сидерита в архейских палеопочвах почти нет, а этот карбонат железа просто-таки обязан был накапливаться при высоком парциальном давлении  $\text{CO}_2$ .

Более пригодным для разогрева мог бы быть азот, который хорошо абсорбирует инфракрасное излучение. И достаточно устойчив, чтобы попасть в ископаемую летопись даже как газ. Например, включения флюидов в гидротермальном кварце в более древних базальтах (3,49–3,46 млрд лет) кратона Пилбара содержат атмосферный газ, когда-то растворенный в поверхностных водах. Аммиак в них отсутствует, а инертный аргон и азот определяются. Соотношение молекул разных газов во включениях зависит от парциального давления каждого из них: при современном парциальном давлении  $\text{N}_2$  ( $7,9 \times 10^4$  Па) и  $^{36}\text{Ar}$  (3,2 Па) их соотношение колеблется в пределах  $1,02\text{--}1,31 \times 10^4$  при температуре воды от  $2^\circ\text{C}$  (средняя для глубоких вод) до  $70^\circ\text{C}$  (архейский предел) и солености 0–16‰. Для архейского времени ее можно проверить по тем же включениям, и соотношение  $\text{N}_2/^{36}\text{Ar}$  не выходит за пределы  $1,0 \times 10^4$ . Следовательно, парциальное давление азота не превышало  $5,0 \times 10^4$  Па, и с ролью основного теплоизолятора он справиться не мог.

Остается метан. Тем более что метан, как парниковый газ, в 21–25 раз эффективнее двуокиси углерода, поскольку поступление в атмосферу  $1 \times 10^9$  кг метана равнозначно  $21\text{--}25 \times 10^9$  кг углекислого газа (данные Рабочей группы I при Межправительственной панели по изменению климата за 2007 г.). Усиленный парниковый эффект метана обусловлен тем, что его молекулы абсорбируют более широкий спектр лучей, чем молекулы двуокиси углерода. Установить, какой из этих газов преобладал в архейской атмосфере, можно по ее плотности. Казалось бы, вообще неразрешимая задача...

Способ определения плотности древней атмосферы предложил еще в середине XIX в. англичанин Чарлз Лайель, один из основоположников современной геологии и наставник Чарлза Дарвина: нужно измерить диаметр ископаемых отпечатков дождевых капель. Такие отпечатки хорошо сохраняются в вязких и быстро твердеющих вулканических туфах при условии, что прошедший дождь был недолгим и несильным. В противном случае следы капель либо размоются, либо перекроют друг друга. Взяв за образец отпечатки дождевых капель на современных туфах – тех, что образовались в 2010 г. после извержения вулкана Эйфьядлайёкюдль, и сравнив их с туфами из супергруппы Вентерсдорп в Каапваале, возраст которых 2,7 млрд лет, установили: самые крупные древние капли в момент удара о землю были в среднем мельче современных. Поскольку размер капель зависит от плотности атмосферы, значит, атмосфера была в 1,5–2 раза менее плотной, чем ныне.

Конечно, при этом требуется статистическая обработка огромного количества замеров, сделанных с помощью лазерного сканирования отпечатков капель, как и при другом методе определения плотности древней атмосферы, тоже связанном с вулканиками. Поскольку свежая базальтовая лава содержит огромные объемы газов, часть из них навсегда остается в виде пузырьков, заключенных в породе, такой как континентальные базальты Бунгал на кратоне Пилбара (2,74 млрд лет). Пузырьки же скапливаются на поверхности и подошве лавового языка, там, где вязкая лава, соприкасаясь с воздухом или холодными скалами, остывает быстрее. Размер навечно запечатанных в породе пузырьков на поверхности лавового языка прямо зависит от атмосферного давления, к которому прибавляется вес лавового пласта при расчетах величины лунок на его подошве. Зная мощность пласта и плотность базальтовой лавы ( $2650 \text{ кг/м}^3$ ) и измерив самые крупные лунки на его поверхности и наименьшие на подошве, можно вычислить плотность атмосферы. Чем ниже плотность атмосферы, тем меньше разница в размере пузырьков внизу и наверху. Древние полости, конечно, позднее заполнились вторичным аморфным кремнеземом (его мы видим сейчас как вкрапления красивых агатов и сердоликов), кальцитом или хлоритом, превратившись в каменные миндалины. Расчеты, сделанные по соотношению средних величин таких миндалин, снова показывают, что архейская атмосфера была в два раза менее плотной. И скорее всего, не могла состоять из углекислого газа или азота, но могла быть насыщена метаном.

Этот газ, несомненно, поставляли вулканы: более низкое соотношение таких элементов, как ванадий и скандий ( $V/Sc = 5,2$ ) в архейских океанических базальтах, чем в протерозойских и современных ( $V/Sc = 6,8-7,0$ ), указывает, что расплав формировался в глубинных восстановительных условиях и, следовательно, их излияние сопровождалось выделением метана, сероводорода и водорода. Однако основным источником метана, вероятно, была жизнедеятельность метанобразующих архей, оставивших заметные следы в изотопной летописи планеты: резко отрицательные значения  $\delta^{13}C$  ( $-40-60\%$ ), характерные для архейских керогенов, накопившихся в морских и озерных условиях и в палеопочвах (рис. 4.1е, ж), указывают на двухступенчатое фракционирование стабильных изотопов углерода: сначала археями, а затем метанооксиляющими бактериями (например, гамма-протеобактериями). Никакие другие группы организмов, хотя более легкий изотоп выбирают все, не способны производить отбор столь тщательно. (Археи, как и бактерии, относятся к прокариотам – одноклеточным либо колониальным существам, в клетках которых нет органелл, а наследственное вещество рассредоточено в цитоплазме.) Остатки самих метанобразующих архей и метанооксиляющих бактерий обнаружены в кремнистых сланцах возрастом 3,47 млрд лет на кратоне Пилбара. Сами микроскопические остатки, напоминающие нитчатые колониальные бактерии, были найдены четверть века назад, но их органическая природа оспаривалась. Лишь в наши дни благодаря точечному анализу изотопного состава углерода в органическом веществе удалось доказать, что некоторые микрофоссилии принадлежат метанобразующим археям (их изотопная подпись варьирует от  $-33\%$  до  $-38\%$ ), а другие – метанооксиляющим бактериям ( $\delta^{13}C = -39\%$ ). Углерод архей могли извлекать из ацетатов – солей уксусной кислоты ( $CH_3COOH$ ), которые формировались при выветривании древних континентов, либо из углекислого газа. А необходимый им для синтеза метана водород (донор электрона) выделялся при воздействии морской воды на свежую океаническую кору, где водород теряли богатые железом коматииты и базальты в результате деятельности железооксилирующих анаэробных бактерий. Изотопная подпись углерода показывает отклонение ( $\delta^{13}C$ ) в соотношении стабильных изотопов этого элемента ( $^{13}C/^{12}C$ ) в исследуемом образце от такового в стандарте, выраженное в количестве частиц на тысячу – промилле (‰). Этот показатель рассчитывается по формуле:

$$\delta^{13}C = \left[ \frac{(^{13}C/^{12}C)_{\text{образец}} - (^{13}C/^{12}C)_{\text{стандарт}}}{(^{13}C/^{12}C)_{\text{стандарт}}} \right] \times 10^3.$$

По той же формуле определяются отклонения изотопной подписи ( $\delta$ ) других элементов, о которых речь пойдет ниже ( $^{18}O/^{16}O$ ,  $^{30}Si/^{28}Si$ ,  $^{34}S/^{32}S$ ,  $^{11}B/^{10}B$ ,  $^{15}N/^{14}N$ ,  $^7Li/^6Li$ ). Разными для каждой пары являются только стандартные образцы.

В отличие от радиоактивного изотопа ( $^{14}C$ ) доля стабильных изотопов углерода в современном мире постоянна ( $^{12}C/^{13}C = 98,89/1,11$ ). Поэтому любые отклонения от стандартной пропорции определены и значимы, а в случае углерода практически всегда опосредованы деятельностью живых существ.

Метанобразующие археи вполне могли поддерживать концентрацию метана в атмосфере, достаточную для создания парникового эффекта, – на уровне 0,1 % (ныне  $< 0,0002\%$ ) или его смесь с  $CO_2$ . Поскольку в отсутствие главного окислителя – кислорода – продолжительность существования молекул метана могла быть на три порядка больше, чем нынешний 10-летний срок, по достижении соотношения  $CH_4/CO_2$ , близкого к 1, молекулы метана полимеризовались до этана ( $C_2H_6$ ). И легкая дымка превратилась в туман, в котором содержание метана могло в 600 раз превышать современный уровень. (Похожая по составу атмосфера с метановыми облаками и дождями существует на Титане, спутнике Сатурна.) При определенной размерности частиц и наличии в нем паров воды туман мог оставаться проницаемым и не препятствовал нагреву поверхности Земли. Под защитой метано-этанового тумана могла повыситься и концентрация  $NH_3$ ,  $OCS$  и серных соединений, включая аэрозоли полиатомной серы ( $S_8$ ).

## Глава 5 Архей и археи

Сиренево-оранжевый туман не просто уберег Землю от переохлаждения, но, возможно, сделал планету даже более жаркой, чем ныне. Соотношение стабильных изотопов кислорода ( $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ ) и кремния ( $^{30}\text{Si}/^{28}\text{Si}$ ) в архейском (3,5–2,5 млрд лет) осадочном кремнеземе, удержавшем первичный изотопный сигнал, указывает на температуру океанических вод в пределах 50–60 °С. Близкое соотношение этих изотопов выявлено и в естественных пробах архейской воды — капельках, заключенных в кристаллах галита (каменной соли), а также в керогенах (только для  $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ ). Если повышенные значения изотопных подписей кислорода и кремния в кремнеземе еще можно объяснить осаждением этого минерала вблизи гидротерм или в теплых изолированных водоемах, то кероген формировался в нормально-морских условиях.

Да и первично осадочный кремнезем можно отличить от других его разновидностей по определенным минералогическим и геохимическим критериям. В архейском океане молекулы ортокремневой кислоты ( $\text{H}_4\text{SiO}_4$ ) полимеризовались в водной толще, образуя коллоидные наносферы, которые в условиях высокой солености слипались друг с другом и оседали на дно, где некоторое время продолжали расти. Поэтому слои кремнезема нацело сложены сферическими гранулами ( $\leq 0,2$  мм). (Протерозойский кремнезем, образование которого связано с полосчатыми железными формациями, имеет иную структуру, а все фанерозойские кремневые отложения состоят из скелетов разных организмов.)

Редкость волновых знаков (ряби) на поверхности относительно глубоководных турбидитов — отложений морских мутьевых потоков (от англ. turbid — взвешенный, мутный) возрастом 2,7 млрд лет — предполагает низкую вязкость морской воды, также обусловленную повышенной температурой. Особенности архейских эвапоритов уже отмечались.

Если же обратиться к молекулярным корням древа жизни, то самыми древними организмами оказываются термофильные археи — прокариоты, обитающие в горячих источниках, обычно с повышенной кислотностью. (Кстати, «архей» и «археи» — слова однокоренные, подчеркивающие древность понятий, ими определяемых.) Близкие к ним метанобразующие археи также предпочитают жить при 40–85 °С, причем с повышением температуры объемы произведенного ими метана растут. Более того, реконструированные предковые белки группы факторов элонгации (удлинения), отвечающие за последовательное присоединение аминокислот к синтезируемому на оргanelле-рибосоме белку (иначе говоря, за удлинение белковой молекулы), являются устойчивыми к высоким температурам (45–80 °С и даже выше 80 °С). Поскольку и бактерии, и археи не обходятся без таких компонентов, то, скорее всего, унаследовали их от общего раннеархейского предка, и этот предок имел термостойкий белок-удлинитель.

Так что жизнь не только могла зародиться в «теплом прудике», как предполагал Чарльз Дарвин в письме к своему другу, английскому ботанику Джозефу Гукеру, но и долгое время существовать в тепличной обстановке. В теплой среде и темпы эволюции, вероятно, были выше. Поэтому уже в архейском эоне существовали всевозможные группы бактерий и архей, освоивших разные обстановки и образовавшие сложные сообщества. Обычно мы их не видим, а если видим, то отличить одни округлые микроскопические тельца от других (большинство прокариот имеет именно такую, коккоидную, форму) даже на современном материале без специальных анализов невозможно, но их присутствие чувствуется. В первую очередь благодаря изотопной подписи, оставленной фототрофами, буквально — «питающимися светом» (от греч. φως — свет и τροφή — пища).

Фототрофы фракционируют стабильные изотопы углерода — отбирают изотоп с меньшей массой и более высокой колебательной энергией (реакция с ним требует меньших энергетических затрат). Поэтому в ходе фотосинтеза органическое вещество обогащается легким изотопом ( $^{12}\text{C}$ ), а среда — обедняется, что и фиксируется в конечном счете в осадочных горных породах в виде изотопной подписи.

Необычная изотопная углеродная подпись вроде бы уже стоит на отложениях возрастом 3,8 млрд лет на западе Гренландии. Выражается она в заметной изотопной разнице между графитом,



заклученным в кристаллах апатита (от  $-13\%$  до  $-49\%$ ), и углеродом в составе самого минерала ( $-2,3\%$ ). При дальнейшем изучении этого апатита выяснилось, что графит образует не внутрикристаллические включения, а, наоборот, оторочку вокруг первичных кристаллов и, значит, сформировался позже, чем апатит. А вот насколько позже, сказать сложно. В целом, чтобы установить биогенную природу подобных и даже морфологически более сложных включений, требуется доказать: 1) осадочную природу самих отложений; 2) первичность включений, которые должны быть достаточно обильны; 3) их тесную генетическую связь с первичными минералами в породе; 4) сходство степени изменения включений с таковой первичных минералов; 5) невозможность объяснить изотопную подпись углерода абиогенными процессами; 6) приложить усилия к поиску следов других биогенных элементов — O, N, S, P и 7) молекулярных органических остатков — биомаркеров. Казалось бы, все это невозможно, но ведь получается!

Вряд ли фракционированием изотопов на заре жизни занимались кислородные фототрофы, такие как цианобактерии: в архейских водах, учитывая высокое содержание растворенного железа и кремния, не могло находиться достаточно фосфора для поддержания жизни этих микробов. А вот анакисгенные фотоферротрофы в таких условиях процветать могли. Таким бактериям тоже нужна энергия света для синтеза органических соединений, но в качестве донора электрона, необходимого для протекания окислительно-восстановительных реакций, они используют закисное железо ( $Fe^{2+}$ ), а не воду, поэтому побочными продуктами их деятельности является  $Fe^{3+}$  (и различные минералы железа), а не кислород. Другие хемотрофы примерно тогда же получили доступ и к энергии недр, особенно на срединно-океанических хребтах, где позднее сложились необычные глубоководные сообщества черных курильщиков. Признаки их жизнедеятельности заметны по изотопной подписи другого элемента — серы ( $^{34}S/^{32}S$ , или  $\delta^{34}S$ ).

Сохранилось ли что-нибудь от архейских организмов, кроме почти невидимых дырок в древних базальтах и изотопных подписей? Конечно, и немало. О метанобразующих археях и метанооксиляющих бактериях из Пилбары уже говорилось. Там же, в Пилбаре (формация Стрелли-Пул) и в поясе Барбертон (соответственно, 3,43 и 3,2 млрд лет), найдены коккоидные тельца с органической оболочкой, состоящей из разных углеводородных молекул и азота, и связанные с ними кристаллы пирита, сохранившие изотопную подпись серы, характерную для серных бактерий.

На первый взгляд, учитывая обилие сульфидов — минералов серы, осаждение которых редко обходится без участия серных бактерий, — в этом нет ничего удивительного, но особая изотопная подпись видна не всегда, а остатки тех, кто «расписался», практически не сохраняются. Предполагается, что серные бактерии, подобные пурпурным и зеленым, были главными архейскими фототрофами и продуцентами (от лат. *pro-ducere* — производить, создавать) органического вещества. Используя сероводород и сульфиды, они освобождали необходимые для фотосинтеза электроны и окисляли исходные молекулы до серы ( $S^0$ ) и в незначительной степени до сульфата ( $SO_4^{2-}$ ). Последние взаимодействовали с катионами железа и никеля, недостатка которых в архейском эоне не было, с образованием соответствующих сульфидов (например, пирита). Причем объемы серных соединений уравнивали объемы органического вещества.

Особенно интересно, что часть бактериального сообщества Стрелли-Пул населяла приливно-отливную зону несмотря на смертельный уровень ультрафиолета: микробы закрепились когда-то под кварцевыми зернами, которые лежали на литорали, среди черного пиритового песка. Они выживали под прозрачным кварцем, подобно тому как в пустыне Намиб сейчас выживают почвенные колониальные цианобактерии носток (*Nostoc flagelliforme*). Кварц — это и экран, предохраняющий от коротковолнового излучения, и прозрачное окно, пропускающее достаточно света для фотосинтеза, и аккумулятор влаги: вода конденсируется на нижней поверхности камешка из-за суточного перепада температур. Более того, возвращаясь к архейским бактериям, в приливно-отливной зоне благодаря естественной, пусть и слабой аэрации воды им был доступен кислород, полностью отсутствовавший даже на небольшой глубине. (Пока не появился озоновый щит, кислород в небольших количествах образовывался за счет фотолиза воды.) Вероятно, в такой обстановке могли возникнуть и более сложные организмы. Во всяком случае, в той же формации Стрелли-Пул, в ее морских мелководных

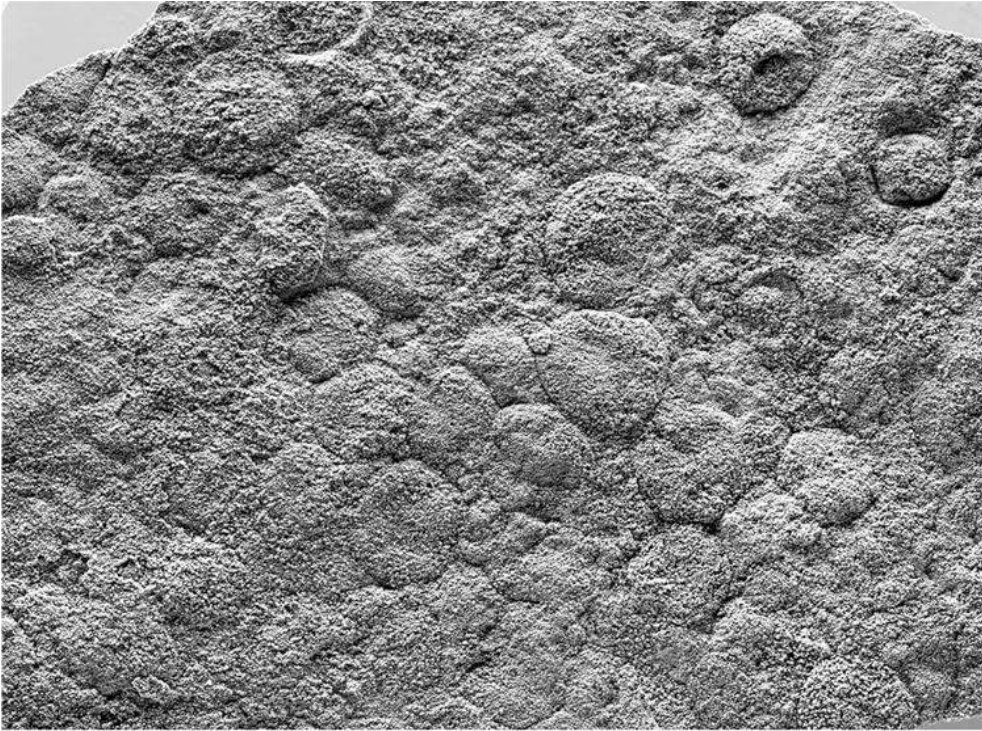
отложениях выявлены цепочковидные колонии из чечевицеподобных клеток (20–100 мкм в диаметре) с оторочкой и мелкими сферическими тельцами внутри. Эти «чечевичины» не похожи на каких-либо современных прокариот, но не имеют сложно устроенной оболочки, которая выдавала бы в них эукариот (организмов с клеточными органеллами, включая ядро — от греч. εὐ — совершенно и κάρβον — орех, ядро).

Хотя самые древние микроскопические ископаемые остатки на сегодня выявлены в формации Стрелли-Пул, следы архейской и протерозойской бактериальной жизнедеятельности видны во всем. Даже перекатывавшиеся по морскому дну песчинки обрастали бактериальными пленками, продолжавшими осаждение карбоната, и превращались в причудливые слоистые шарики — ооиды, иногда достигавшие в диаметре нескольких сантиметров (рис. 5.1). В целом же подавляющая масса архейских и протерозойских карбонатов, значительно нарастивших площадь континентов, обязана своим происхождением бактериальным сообществам. Без них это было просто физически (и химически) невозможно: при повышенном уровне углекислого газа возрастает и кислотность среды, что усиливает растворимость карбонатов, особенно кальцита и арагонита. Воспрепятствовать растворению карбонатных минералов способны микробы, преобразуя среду из кислой в щелочную хотя бы в придонном слое.



**Рис. 5.1.** Известковые ооиды (диаметр 1 см); криогений (650 млн лет); горы Флиндерс, Южная Австралия

Поскольку в архейском и протерозойском мире еще не было животных, а до рубежа 850–800 млн лет — и простейших, способных питаться биоматами и пленками, они покрывали все свободное пространство, где содержалась хоть какая-то влага (рис. 5.2).



**Рис. 5.2.** Отпечатки сферических колоний цианобактерии *Beltanelliformis brunsae* (до 1,5 см в диаметре); эдиакарий (550 млн лет); р. Юдома, Якутия ( публикуется с разрешения Андрея Иванцова)

Благодаря таким покрытиям, склеивавшим частицы внеклеточными полимерами, в докембрийских отложениях, начиная с возраста 3,48 млрд лет (древнейшие — в Пилбаре), нередко сохраняются структуры поверхности осадка, даже песчаников, практически исчезнувшие из фанерозойской осадочной летописи. Подобные структуры получили свое общее название — текстуры, образованные под влиянием микробных матов: например, «слоновья шкура» — следы усыхания биоматов, киннейя (*Kinneyia*) — сморщенные биопленки (рис. 5.3) или манчуриофикус (*Manchuriophycus*) — слепки биопленок, свернувшихся в трубочку вдоль пляжных песчаных прибойных валиков. (И те и другие поначалу приняли за остатки многоклеточных организмов и присвоили им зоологические имена.)

Иногда на поверхности песчаников сохраняется органическое вещество, обволакивающее песчинки, с вполне различимыми бактериальными трихомами и углеродной изотопной подписью, выдающей цианобактерий (−24‰). Если выйти на влажный песчаный берег сразу после утреннего отлива, то творцов подобных текстур можно застать и в наши дни. Только очень недолго: не проходит и получаса, как от них не остается и следа. Точнее, следы как раз остаются, но от моллюсков, съевших биопленки.

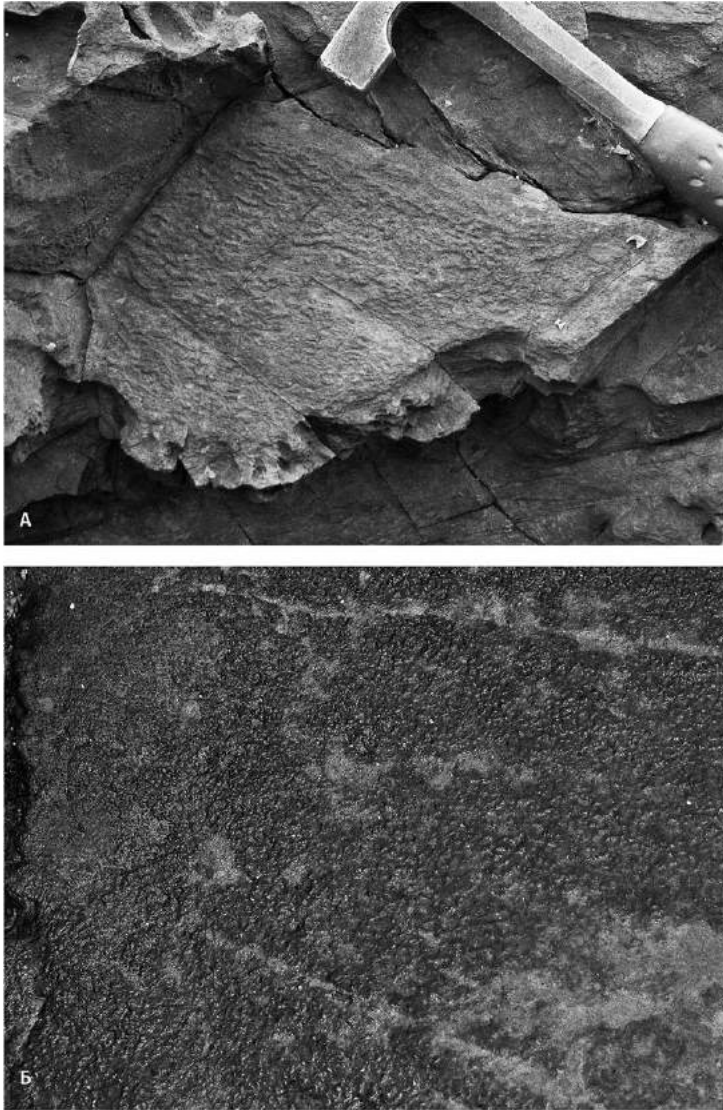


Рис. 5.3. Следы усыхания бактериальных пленок *Kinneyia*; о. Ланкави, Малайзия: а) кембрий (490 млн лет); б) современные

## Глава 6

# Золотой век

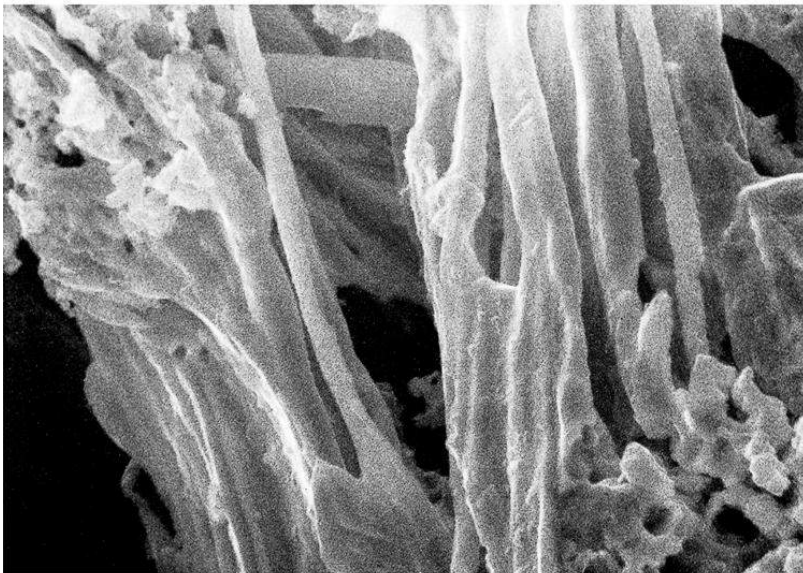
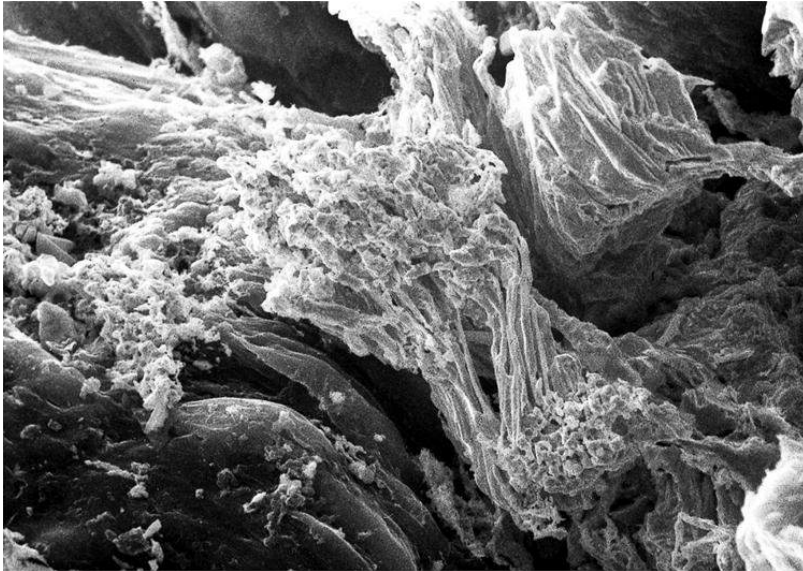
Как уже говорилось, очень многие минералы и горные породы, а в особенности залежи полезных ископаемых, — суть следы жизнедеятельности тех или иных организмов. Практически ни одна рудная залежь, которую экономически выгодно разрабатывать (не просто извлечь из горных пород определенные элементы или соединения, но и продать так, чтобы окупилась затраты на добычу и коррумпированные власти), не образовалась без ведома живых существ. Именно они естественным путем обогащают руды — создают экономические (с нашей точки зрения) запасы полезных ископаемых даже такого инертного самородного минерала, как золото. Этот металл практически неуничтожим: за то время, что его так полюбили дамы и монополии — со времен Древнего Египта, когда была составлена первая геологическая карта с изображением золотоносных гранитов (Туринский папирус), иначе говоря, за 3000 лет, — человечество добыло порядка  $12\text{--}13 \times 10^7$  кг благородного металла. И практически вся эта масса существует до сих пор, пусть золотые маски фараонов, изящные скифские фигурки, сосуды инков и короны всяческих царьков, многократно перековываясь и переливаясь, превратились в слитки резервных фондов или сережки, выставленные за пуленепробиваемым стеклом модного ювелирного бутика. (Конечно, главная роль золота в современном мире — защита электропроводящих элементов от коррозии.)

Различаются коренные и россыпные месторождения. Вторые образуются в результате перебива первых, обычно реками, поэтому золотой песок и самородки скапливаются в руслах или вблизи устьев рек, современных и ископаемых разного геологического возраста. Основные месторождения золота образовались в архейской зоне, 3,8–2,5 млрд лет назад. Поркьюпайн, Керкленд-Лейк, Йеллоунайф и Тимминс — на Канадском щите, Калгурли, Балларат, Бендиго и другие — на Австралийском, Колар-Голдфилс — на Индостанском, Морру-Велью и Гонку-Соку — на кратоне Сан-Франсиску (Бразилия), рудные поля Западной и Южной Африки, где особо выделяется Витватерсранд, содержат (и содержали — ряд из них уже исчерпан) три четверти всех известных золотых руд. Только на долю Витватерсранда в ЮАР, сформировавшегося 2,6 млрд лет назад, приходится  $81 \times 10^6$  кг разведанного золота (40% мировых запасов).

Предполагалось, что золотые руды в этом месторождении, приуроченные по большей части к галечным конгломератам, образовались в результате механического переноса и перебива золотых частиц реками. Но именно изучение золота Витватерсранда выявило совсем иную картину: золотые залежи создают живые существа. Конечно, не огромные и свирепые рыжие муравьи, которые, согласно Геродоту, извлекали самородки для персидского царя Дария. (Возможно, до Геродота дошли слухи о сурках, которые при прокладке своих нор могут «выдавать на гора» самые разные гальки, а если попадутся, то и золотые.) «Добывали» драгоценный металл бактерии. «Живое» золото открыл южноафриканский геолог Дитер Хальбауэр, описавший в 1978 г. обремененные золотыми частицами мельчайшие углеродные столбики, которые, по его мнению, более всего походили на остатки лишайников и грибов. До недавнего времени его открытие воспринимали как «несостоявшуюся сенсацию», пока микроскопическое изучение рудных образцов, изотопного состава серы и углерода, а также моделирование рудообразования в колониях современных микробов (например, бета-протеобактерий) и геохимические расчеты, предпринятые несколькими коллективами ученых разных стран, не подтвердили отчасти правоту Хальбауэра. Более того, опыты, поставленные в тех же условиях, но без участия бактериальных биофильмов, к осаждению золотых частиц не привели. Да, золотая руда — биохемогенная, но сконцентрирована не грибами или лишайниками, а бактериальными сообществами.

В бескислородных архейских условиях, когда вулканические газы в основном представляли собой сероводород, летучую серную кислоту и сернистый газ с парами воды (плавилась-то в зонах субдукции в основном мафические породы), кислотные реки размывали золотосодержащие породы и выносили растворы на мелководье. Из-за этого жившим там бактериям приходилось буквально «купаться» в золоте. Вместе с растворами, несущими жизненно важные элементы — железо и серу, туда же могли поступать опасные соединения, подобные тетрахлориду и цианиду золота и дитиосульфатоаурату  $[\text{AuCl}_4^-]$ ,  $\text{AuCN}$ ,  $\text{Au}(\text{S}_2\text{O}_3)_2^-$ . Для обеззараживания этих смертельно ядовитых веществ микробы Витватерсранда восстанавливали их до органико-металлических комплексов или до золота (подобно современным бета-протеобактериям), и из раствора оседали драгоценные наночастицы. (При непрерывном поступлении раствора концентрация частиц возрастает в тысячи раз в течение недели.) Эти частицы накапливались на бактериальных матах (словно на золотом руне в Древней Колхиде). Поскольку жить в золоте постоянно невозможно (такой эксперимент провел на себе царь Мидас), колонии развивались над уже осажденными золотыми агрегатами в виде полых трубочек, буквально слепков трихомов (многоклеточных бактериальных цепочек), и по мере поступления новых растворов создавали рудные запасы (рис. 6.1).

Итак, Витватерсранд и, вероятно, другие архейские месторождения — результат взаимодействия бактериальных сообществ и бескислородной архейской атмосферы. Больше в истории Земли подобные месторождения не появлялись и уже никогда не появятся уже хотя бы потому, что с развитием континентов и со смещением части очагов вулканической деятельности на сушу состав вулканических газов изменился. (Хотя в небольших масштабах бактериальные биофильмы продолжают осажать золотые наночастицы в горячих вулканических источниках Новой Зеландии.)

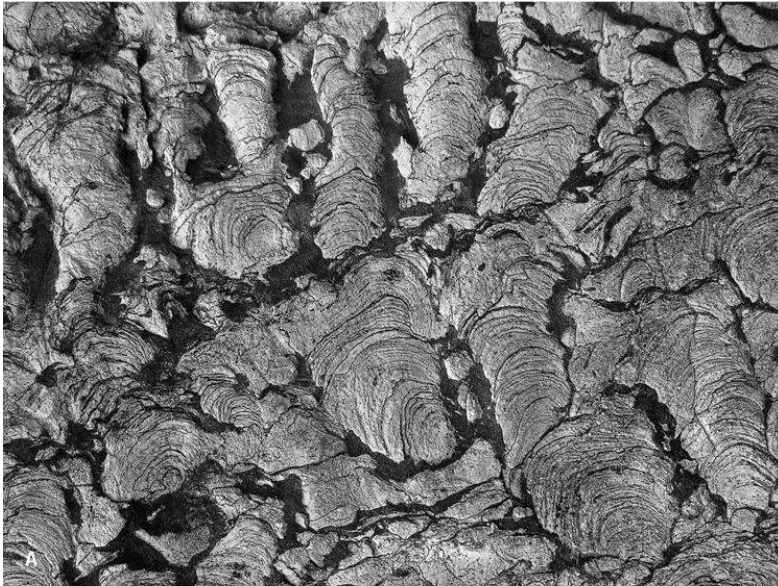


**Рис. 6.1.** Бактериальные чехлы, сохранившиеся в виде слепков из золота (диаметр 2 мкм); архей (3 млрд лет); месторождение Витватерсранд, ЮАР (публикуется с разрешения Елены Жегалло)

## Глава 7

# Ковровые камни

В первую очередь следы жизнедеятельности древних бактерий, даже целых сообществ, сохранились в виде строматолитов (от греч. *στρομα* — подстилка, ковер и *λίθος* — камень) — тонкослоистых, обычно известковых, куполовидных построек (рис. 7.1). Миллиметровая, реже сантиметровая, слоистость строматолитов проявляется в изменении соотношения микрокристаллических сростков разной размерности, концентрации глинистых частиц или органического вещества и содержания некоторых элементов, но всегда любой из этих показателей многократно, закономерно и ритмично меняется.



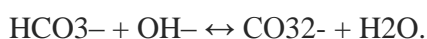
**Рис. 7.1.** Карбонатные строматолиты: а) столбчатые ветвящиеся; мезопротерозой (1,6–1,0 млрд лет); Китай; б) конические; эдиакарий (550 млн лет); р. Юдома, Якутия

Нередко в качестве примера строматолитов приводят современные известковые столбики, растущие в гиперсоленой мелководной бухте Хамелин залива Шарк на западе Австралии. В развитии последних, правда, существенную роль играют одноклеточные эукариоты — диатомовые и зеленые водоросли. Поэтому и структура у них другая — не тонкослойная, состоящая из миллиметровых разностей карбоната кальция, а рыхлая, грубая. К докембрийским строматолитам ближе те, что образуются сугубо бактериальными сообществами в лагунах Те-Куронг в Южной Австралии или Вермелья в Бразилии. Впрочем, и они не являются прямым аналогом, поскольку выживают в весьма особенных условиях: при резких изменениях солевого и температурного режима. Да и форма у них довольно простенькая: низкие, почти плоские купола. Не сравнить с тем огромным разнообразием строматолитов, что существовали в протерозойском эоне — кустистые и столбчатые, правильные конические (до 3 м высотой) и подушечные, словно гигантские площади (несколько квадратных километров), вымощенные булыжником. Внешне похожие на них бактериальные постройки сейчас существуют на глубинах в десятки метров в щелочных озерах на востоке Турции (Ван), юго-западе Канады (Павилион) и в Индонезии (кратер вулкана Сатонда). Но отчетливых слоев эти микробные сообщества не образуют, поэтому называются микробиалитами. Вряд ли стоит распространять и эту модель, к тому же реализованную при очень низком содержании кальция, на сложные древние строматолиты и, как уже говорилось, предполагать существование в архейском и протерозойском эонах щелочного

океана, тем более болотно-озерных ландшафтов, хотя такие допущения делаются. Примеры палеопротерозойской группы Петей (1,88 млрд лет) на северо-западе Канадского щита или мезопротерозойской буровой свиты (1 млрд лет) на северо-западе Сибирской платформы (река Нижняя Тунгуска) показывают, что бактериальные строматолиты были распространены в очень разных морских обстановках: «булыжные мостовые» из коробчатых построек формировались на бурном, но хорошо освещенном мелководье; столбчатые и кустистые образовывали рифы несколько глубже; а огромные, многометровой высоты конусы развивались даже на внешней сублиторали, на пределе фотической (освещенной) зоны и ниже базиса штормовой эрозии. Глубоководные формы, стремясь к свету, нарастали на самом верхнем кончике, образуя столбики и конусы.

Строматолиты являются древнейшими видимыми невооруженным глазом свидетельствами жизни: небольшие конусы, в несколько сантиметров высотой, обнаружены в архейских породах Каапваала и Пилбары (3,5–3,4 млрд лет). Конечно, похожие структуры могли отлагаться и неорганическим путем: ламиниты — на литорали, радиальные ботриониды морского цемента — на сублиторали. И опыты показывают, что нечто очень похожее на строматолит получается без участия живых существ. Но есть у «живых» строматолитов ряд признаков, которые вряд ли появились за счет лишь физических и химических процессов. Биогенный строматолит чутко реагирует на смену обстановки: меняет форму в зависимости от того, откладываются его слойки в затишье или в шторм; ветвится и даже прорастает сквозь тонкий слой осадка, накрывший всю постройку после урагана. Бактерии проберутся среди песчинок и начнут свою работу заново. Неживая природа на такое не способна. Кроме того, в биогенных строматолитах есть слойки с микросгустковой текстурой — вероятно, микрит, осевший на бактериальную слизь и приклеившийся к ней. В ламинитах и морских цементах подобных неправильностей не обнаружено. А главное, в строматолитовых керогенах сохранились заметные следы органического фракционирования изотопов углерода (до –30%), азот и сера.

Выделять слизь, точнее внеклеточное полимерное вещество (в основном полисахариды), микробам приходилось, чтобы хоть немного обезопасить себя от ультрафиолетового излучения. Молекулы такого вещества [карбоксильная (–COOH), гидроксильная (–OH), фосфатная (–PO) и аминная (–NH<sub>2</sub>) группы], а также клеточная оболочка, теряя в нейтральной или слегка щелочной морской среде протоны, становились отрицательно заряженными. Поэтому поверхность бактериальной колонии легко улавливала различные катионы, в том числе Ca<sup>2+</sup>, если среда, конечно, была им достаточно насыщена. Кроме того, цианобактериальные колонии в процессе кислородного фотосинтеза выделяли гидроксильные ионы, которые реагировали с растворенным в воде бикарбонатом (HCO<sub>3</sub><sup>–</sup>), образуя анионы карбоната (CO<sub>3</sub><sup>2–</sup>):



Анионы CO<sub>3</sub><sup>2–</sup> в свою очередь притягивали катионы Ca<sup>2+</sup>, и из раствора выпадали мельчайшие (2–8 мкм в диаметре) микросгустки аморфного кальцита или арагонита.

В основном строматолиты строили нитчатые цианобактерии (менее 0,5 мкм в диаметре и несколько десятков мкм длиной), образующие своего рода «микроруга» — однослойные биопленки и многослойные биоматы. Биоматы состояли из чередующихся вертикально стоящих и горизонтально уложенных бактериальных чехлов, а также слойков чистого карбоната. Слойки с хорошо различимыми бактериальными чехлами формировались в весенне-летнее время при хорошей освещенности и при поступлении больших объемов биогенных элементов; благодаря обильным внеклеточным органическим полимерам они улавливали тонкие минеральные частицы или связывали катионы металлов. Карбонатные отлагались в осенне-зимнее время, когда цианобактериальные макромолекулы деградировали, использовались в пищу другими микробами, а выделявшиеся при распаде органических веществ анионы (особенно карбонат и бикарбонат) реагировали с ионами металлов. Именно тогда из раствора выпадали микросгустки аморфных карбонатных минералов, которые позже кристаллизовались и срастались в минеральные слойки.

При поступлении в окружающую среду ионов железа могли получиться «железные» (сидеритовые) строматолиты, марганца — родохрозитовые. (Все это руды названных металлов.) Сама слизь улавливала различные по составу частицы. При бескислородном фотосинтезе,



который осуществляют серные пурпурные и зеленые бактерии, в осадок могли выпадать сульфаты: гипс ( $\text{CaSO}_4 \times 2\text{H}_2\text{O}$ ), барит ( $\text{BaSO}_4$ ) или целестин ( $\text{SrSO}_4$ ). (Кстати, гипс — важное строительное вяжущее вещество, а два других минерала — руды бария и стронция.)

Если строматолиты пропитались растворенным кремнеземом, поступавшим из близлежащего термального источника (как в современной Исландии), то в них нередко, словно в стеклянных препаратах, сохранялись и сами бактерии, создавшие эти странные конструкции. Не исключено, что кремневые строматолитовые корки могли формироваться бактериями «умышленно», особенно в архейских условиях: кремнезем прекрасно экранирует ультрафиолетовые лучи ближнего спектра (150-микронный слой этого минерала обеспечивает полную защиту; без него 70% клеток гибнет в течение 24 часов).

Преимущественно коническая и столбчатая форма строматолитов предопределялась несколькими факторами. В первую очередь фототаксисом — стремлением к свету бактериальных сообществ, но не только. Поскольку цианобактериальная часть сообщества выделяла кислород, пузырьки газа скапливались на кончике строматолита, куда устремлялись оксифильные бактерии, а за ними другие — потребители органики. (Такие ископаемые пузырьки начинают встречаться в строматолитах возрастом 2,7 млрд лет — на исходе архейского эона.) А правильность сложных построек (выдержанное расстояние между отдельными конусами) объясняется тем, что бактериальное сообщество дробилось на отдельные группы, борющиеся друг с другом за ресурсы.

Строматолитовая форма существования широко распространилась (рис. 4.1л), поскольку жить под защитой минеральных слоев оказалось очень выгодно: биопленки и биоматы быстро высыхали и повреждались ультрафиолетовым излучением, а со временем стали выедаться одноклеточными эукариотами. Под минеральными слоями сохранялась влага, для ультрафиолета они были непроницаемы, а для того, чтобы их разрушить, нужны были железные зубы, как у современных моллюсков — хитонов. Кроме того, в инертные минералы можно было упрятать ионы тяжелых металлов и мышьяка, растворенные в бескислородном океане в повышенных концентрациях и потому представлявшие опасность для жизни.

В архейском океане в возведении карбонатных построек могли участвовать протео- и ацидобактерии (известные в современных микробалитах), но, поскольку они не имели таких прочных оболочек, как у цианобактерий, шансов сохраниться у них не оставалось. Эти члены сообщества прокариот могли обеспечить и другие пути образования карбонатов, например через последовательность реакций, начинающуюся с разложения диамида угольной кислоты  $[(\text{NH}_2)_2\text{CO}]$ :



«Пузырьки кислорода», впервые застрявшие в строматолитах около 2,7 млрд лет назад, вероятно, и являются древнейшими свидетельствами существования цианобактерий — основной группы фототрофов (как в виде отдельных организмов, так и в форме пластид многих водорослей и высших растений). К этому же рубежу приурочены заметные изменения в изотопной подписи углерода (рис. 4.1e), повышенное содержание органического углерода в морских отложениях (такие объемы вряд ли могли образоваться за счет одного бескислородного фотосинтеза) и находки микрофоссилий, похожих на цианобактерии.

Морфология протерозойских бактериальных чехлов, скажем из сухотунгусской свиты Сибирской платформы, указывает на их принадлежность цианобактериям, внешне похожим на современные калотрикс (*Calothrix*) и формициум (*Phormidium*): именно эти мелководные фототрофы нуждаются в толстых оболочках, предохраняющих от ультрафиолетового излучения. На присутствие цианобактерий указывают и состав органического вещества, иногда сохраняющегося в чехлах, и соотношение стабильных изотопов углерода. Способны были поучаствовать в строматолитостроении и коккоидные бактерии, образующие обильные колонии пленочной и грибовидной формы (напоминающие *Entophysalis*). В некоторых строматолитах насчитывается до десятка видов разных цианобактерий.

Цианобактерии жили не только под защитой строматолитовых корок: они освоились даже на периодически пересыхающем мелководье и играли там весьма заметную роль. Заметную благодаря золотистому пигменту (лат. *pygmentum* — краска) сцитонемину, предохранявшему клетки как цианобактерий, так и водорослей от ультрафиолетового излучения. Конечно, в клетках должны были находиться и пигменты, связанные с фотосинтезом, подобные хлорофиллам, поскольку изначально и они служили для рассеивания излучения. (Механизм рассеивания затем и использовался в фотосинтезе.) От гибели бактерии также защищались с помощью акинет — толстостенных удлинённых спор с обильными запасами питательных веществ: акинеты могли выдержать и временную засуху, и чрезмерное осолонение, и сильное опреснение.

Прослеживание молекулярной истории этих прокариот также показывает, что оксифототрофная ветвь отделилась от нефотосинтезирующей и анаэробной линии цианобактерий 2,6–2,5 млрд лет назад. Последние могли существовать и раньше и даже отладить фотосистему II — один из важнейших компонентов всей системы фотосинтеза, необходимый для расщепления молекул воды. В бескислородном архейском океане эта фотосистема была задействована для забора электрона у  $H_2S$ , чтобы окислить  $S^{2-}$  до  $S^0$ . С этим источником электронов, так же как с  $Fe^{2+}$ , разные прокариоты не могли расстаться еще долго.

Глава 8

## Когда раскрылся железный занавес

Состав Мирового океана как водного тела тоже в значительной степени определяется наличием в воде живых существ. Например, в современных морях продолжительность пребывания атомов кремния, фосфора, углерода, азота и кальция составляет всего от 10 до 100 лет (что на порядок ниже ожидаемой продолжительности, исходя из атомной массы этих элементов и объемов их поступления в океан), тогда как атомов натрия и хлора — 50 000 лет. Обусловлена эта разница тем, что Si, P, C и Ca являются биогенными элементами и востребованы живыми существами для создания органических и неорганических (скелет) тканей. Эти элементы очень быстро изымаются из раствора, а невостребованные Na и Cl накапливаются, и морская вода приобретает вкус поваренной соли. Если бы не организмы, то состав океана регулировался бы только притоком элементов (реки, подземные воды, вулканические и гидротермальные выделения, растворение океанической коры) и их стоком (формирование эвапоритов, глубоководных сульфидов, испарение и поглощение океанической корой). Впрочем, со временем организмы смогли вмешаться даже в эти физико-химические процессы.

Углерод, как основа всех органических соединений, конечно, был востребован всегда, и, скажем, на Карельском щите нефтяные залежи появились уже 2 млрд лет назад, раскинувшись на площади более 10 000 км<sup>2</sup> и накопив  $25 \times 10^{13}$  кг углерода. Такие масштабы «нефтеобразования» свидетельствуют о высокой продуктивности палеопротерозойского океана. Понятно, что с тех пор органика обернулась почти графитом, на 98% сложенным углеродом, а особые горные породы получили название шунгитов по карельскому поселку Шуньга. Часть углерода вместе с кальцием осаждалась строматолитовыми микробными сообществами.

Железо — тоже важный биогенный элемент — в современном мире даже не успевает раствориться, смешаться с мировыми водами (продолжительность его пребывания ничтожно мала) и прямо на месте, скажем после извержения вулкана, «съедается» фитопланктоном. Пока жизнь пребывала в прокариотном состоянии, кремнезем никем еще не потреблялся, и на дне архейских и протерозойских морей осаждались неорганические кремневые слойки, исчезнувшие в фанерозойском эоне с появлением первых же организмов, начавших строить кремневый скелет. А когда организмы уже «осознали» важность железа, но еще не придавали значения кремнию, образовались необычные полосчатые железистые кварциты. Тем более что железа в океане было предостаточно: оно выносилось вместе с гидротермальными растворами в области развития срединно-океанических хребтов и поступало с суши, где пока еще разрушались в основном мафические породы.

Обилие неокисленных ионов металлов, растворенных в морской воде, препятствовало накоплению кислорода, хотя цианобактериальные сообщества поставляли его как побочный продукт фотосинтеза. Весь свободный кислород до поры до времени уходил на связывание

ионов железа и ряда других металлов. Следы этого процесса не просто сохранились в недрах планеты, а кажутся сейчас природной аномалией. Время золотой аномалии пришлось на архейский эон — 3,8–2,5 млрд лет назад. Время железной аномалии наступило в конце архея — в палеопротерозое — 2,6–1,85 млрд лет назад. Именно тогда сформировались основные железорудные провинции: Курская магнитная аномалия (Украинский щит), озеро Верхнее, включая формацию Ганфлинт, и Садбери (Канадский щит), Железорудный четырехугольник (Quadrilátero ferrífero, кратон Сан-Франсиску, Бразилия), формация Хамерсли (Австралийский щит), Бушвельд (Каапвааль) — в общей сложности более половины мировых балансовых запасов (только в Курской аномалии сосредоточено свыше  $55 \times 10^{12}$  кг железа) (рис. 4.1и). В отличие от фанерозойских руд, представляющих собой болотные и морские железные оолиты (микросферы из глинистых минералов железа) и гидротермальные сульфиды, все раннепротерозойские рудные тела, а также небольшое число архейских и позднепротерозойских — это железистые полосчатые кварциты, т.е. чередование слоев (от субмиллиметровой до метровой мощности) кварца (40–50%) и минералов железа (20–40%): магнетита ( $\text{Fe}_3\text{O}_4$ ), гематита ( $\text{Fe}_2\text{O}_3$ ), сидерита ( $\text{FeCO}_3$ ) и некоторых других. Считалось, что все эти минералы в равной степени первичны, т.е. отлагались непосредственно в момент рудообразования, причем в глубоководных бассейнах.

Однако изучение форм нахождения железа (соотношение  $\text{Fe}^{3+}/\Sigma\text{Fe}$ ) показало, что первичны карбонаты (в том числе сидерит), поскольку океан был насыщен ионами бикарбоната ( $\text{HCO}_3^-$ ), и железосодержащие глинистые минералы, а окислы (магнетит, гематит и пр.) образовались при последующем преобразовании осадочных пород — диагенезе. В свою очередь, исследования особенностей осадконакопления выявили приуроченность полосчатых руд к мелководью — там, где ощущалось влияние морских волн. (В некоторых рудных залежах даже можно сосчитать приливно-отливные циклы, как в тайдалитах.)

Формирование полосчатых железных руд происходило примерно так: в теплые сезоны, когда процветал бактериопланктон, закисное железо ( $\text{Fe}^{2+}$ ), поступавшее в океан из гидротермальных источников, окислялось на огромных (десятки тысяч квадратных километров) шельфах. Окисляли железо фотоавтотрофные бактерии-микроаэрофилы (они довольствуются ничтожным содержанием кислорода в среде), анаэробные бактерии, а также свободный кислород цианобактериального происхождения или, например, воздействие коротковолнового излучения. Впрочем, абиогенное фотоокисление  $\text{Fe}^{2+}$  происходит почти незаметно и очень медленно по сравнению с возможностями микроорганизмов, которые ускоряют этот процесс в 50 раз. Затем окисное железо ( $\text{Fe}^{3+}$ ) и/или его гидроокислы, связанные органическим веществом, осаждались на дно. В осадке благодаря окислительно-восстановительным реакциям, осуществляемым ферментирующими и  $\text{Fe}^{3+}$ -восстанавливающими бактериями, высвободившиеся ионы  $\text{Fe}^{3+}$  попадали в щелочную среду, где и формировались первичные минералы железа, названные выше. Дальнейший диагенез преобразовывал эти минералы в современный ряд окислов. В холодное время года деятельность планктонного рудообразующего сообщества приостанавливалась, и на дне преимущественно оседали частицы кремнезема, поступавшего за счет выветривания суши. Растворенный кремнезем абсорбировался на поверхности  $\text{Fe}^{2+}$ -гидроокислов и оседал на дно. Там гидроокислы реагировали с органическим веществом, а кремнезем высвобождался и уходил в поровые растворы в осадке, где и образовывались кремневые прослои. И так из года в год — на протяжении тысячелетий.

Разумеется, для осуществления всей этой цепочки биохимических реакций требовалось, чтобы закисное железо, поступавшее из гидротерм, попадало в фотическую зону, на мелководье, в неокисленном виде. Из этого следует, что и вся толща океана была закисной, кроме, разве что, самых верхних метров (рис. 4.1з). Подобные процессы наблюдаются в некоторых современных озерах со стратифицированной (разделенной на несмешивающиеся слои) водной толщей, например в Матано на острове Сулавеси (Индонезия). В нижнем, бескислородном слое этого озера обитают зеленые серные бактерии, которые используют  $\text{Fe}^{2+}$  в качестве донора электрона, и на дно оседают «зеленая ржавчина» — карбонатный минерал смешанного  $\text{Fe}^{2+}/\text{Fe}^{3+}$  состава — и магнетит. Изучая жизнедеятельность подобных бактерий, и удастся представить мир прошлого. Однако масштабы современного рудообразования несоизмеримо меньше и ограничены пространством болот и озер.

Некоторые свидетели, а возможно, и участники рудообразования были обнаружены в кремневых слоях формации Ганфлинт (1,9 млрд лет) на Канадском щите. В 1954 г. их открыли

в провинции Онтарио американский геолог Стенли Тайлер и палеоботаник Элсо Баргхурн, решившие, что нашли древнейшие споры и пыльцу. Ошибка вполне простительная, поскольку в те годы ученым были доступны лишь петрографические и бинокулярные микроскопы. Ископаемые микроорганизмы величиной в несколько десятков и сотен микрометров оказались бактериями, причем очень разнообразными: звездчатые зоастрион (*Eoastrion*) и какабекия (*Kakabekia*) напоминают современных железобактерий (например, *Metallogenium* из Карельских озер), а нитчатые ганфлинтия (*Gunflintia*) и гурониоспора (*Huroniospora*) — вездесущих строителей биоматов, способных поставлять свободный кислород. Благодаря окремнению и современным технологиям, включая рамановскую микроспектроскопию, масс-спектрометрию вторичных ионов, электронное 3D-сканирование, лазерную конфокальную сканирующую микроскопию и синхротронную фазово-контрастную томографию, можно не только рассмотреть древние бактерии в деталях — отличить клеточную стенку от оболочки цисты, оценить степень структурной организации органического вещества, содержание в нем углерода, азота и серы, состав углеводов, но также выявить других членов бактериального сообщества и понять, что существовали они в бескислородной среде. Так, обугленная оболочка нитчатой ганфлинтии свидетельствует о присутствии аэробных гетеротрофов, которые сохранились в виде округлых телец, а пиритизация такой же оболочки — о существовании сульфатвосстанавливающих анаэробных гетеротрофов (возможно, серных бактерий).

Железорудная эпоха закончилась в палеопротерозойскую эру, дав название ее первому периоду — сидерский (от греч. σίδηρος — железо). А положили конец этой эпохе 1,85 млрд лет назад, видимо, тоже сульфатвосстанавливающие бактерии, способные преобразовать сульфат ( $\text{SO}_4^{2-}$ ) в сульфид ( $\text{HS}^-$ ). Океан обогатился сероводородом, активно поглощавшим железо с образованием нестойкого пирита. Исходя из распространения пирита и закисного железа, связанного в разных минералах, можно представить, что мелководье было охвачено сероводородным заражением, а глубины оставались закисными и также бескислородными (рис. 4.13). Именно сероводородная прослойка не давала кислороду проникать глубже и окислять железо. Гипотезу эвксинизации протерозойского океана в 1998 г. предложил американский геохимик Дональд Кэнфилд, взяв за основу модель современного Черного моря, где господствует сероводородное заражение. (Греки называли этот водоем «Понт Эвксинский». И поскольку Понт стал моделью моря с сульфидными водами, сероводородное заражение вошло в литературу как эвксинизация.)

Лишь с «раскрытием железного занавеса», когда большая часть железа, растворенного в верхних слоях океана, осела на дно, положив начало будущим «магнитным аномалиям», свободный кислород стал накапливаться. Конечно, в очень небольших объемах кислород образовывался в атмосфере при фотолизе паров воды под действием ультрафиолетового излучения, поскольку свободный водород улетучивался в космическое пространство, что препятствовало обратному ходу реакции. Отметим, что это явление в чистом виде не может насытить атмосферу кислородом, поскольку по достижении определенной концентрации газа формируется озоновый щит и фотолиз прекращается, а весь накопившийся кислород опять уходит на окисление органических веществ и разных металлов. Так что свободный кислород — это исключительно побочный продукт фотосинтеза. (Не исключено, что цианобактерии стали выделять этот ядовитый для многих газ, чтобы обезопасить себя от фотосинтезирующих конкурентов, способных выжить лишь в анаэробной среде.)

Собственно, фотосинтезирующие организмы совершенно не заботились о насыщении атмосферы кислородом, а просто синтезировали органическое вещество по формуле:



где  $h\nu$  — энергия фотона, которая используется для расщепления молекулы воды, а  $\text{CH}_2\text{O}$  — условная формула органического вещества.

Причем процесс этот более рачительный, чем фотолиз воды под действием ультрафиолетового излучения: в этом случае молекула водорода связывается с органическим веществом, а не теряется безвозвратно в космосе. И если свободного кислорода не хватает для

образования озонового слоя, то фотолиз может привести к исчерпанию источника воды, что, видимо, и произошло на Марсе.

Глава 9

## Великое кислородное событие, акт первый: литосфера

Благодаря оттоку водорода с малого небесного тела в космос Марс и превратился в Красную планету: его цветовая гамма обусловлена окислением железосодержащих минералов, но свободного кислорода там не осталось.

На Земле насыщение кислородом атмосферы и верхних слоев гидросферы, с которыми воздух активно перемещивается вследствие штормов и ливней, обычно рисуется как поступательный процесс с резким скачком уровня этого газа примерно до 2% и затем почти до нынешних объемов кислорода в воздушной оболочке Земли (20,95%). Более тщательные исследования минерального, элементного и изотопного состава протерозойских вод (конечно, в виде выпавших из них осадков) показывают, что газ накапливался очень медленно. Даже в самом конце протерозойского эона уровень кислорода был неустойчив и не выходил за пределы 0,02%. Точка невозврата, 1–2%, вероятно, была преодолена лишь на рубеже протерозоя и палеозоя (в эдиакарском-кембрийском периодах, 635–485 млн лет назад).

И пусть уровень кислорода в начале протерозойского эона достиг всего 1–2%, этот рубеж полностью заслуживает своего научного признания как Великое кислородное событие, поскольку в архейской атмосфере живительного газа было не более 0,0001% (рис. 4.1ж). С этим событием связаны существенные изменения в минералогическом составе горных пород (число минералов более чем удвоилось: с 1500 до 4000), наступление ледниковых эпох, пожалуй, самых суровых в истории планеты, и появление, а затем и бурная диверсификация (рост разнообразия) эукариот (рис. 4.1к, м).

Самым ярким свидетельством Великого кислородного события служат красноцветы — песчаники и конгломераты с песчинками и гальками, покрытыми водными окислами железа  $[\text{FeO}(\text{OH}); 2\text{Fe}_2\text{O}_3 \times 3\text{H}_2\text{O}]$  — ржавчиной, которые начинают встречаться в континентальных отложениях возрастом от 2,43 млрд лет и моложе. А поскольку базальты — одна из наиболее развитых на поверхности суши пород — содержат железо в закисной форме, появление свободного кислорода вызвало окисление железа и привело к повсеместному покраснению этих мафических пород. Земля из черной планеты почти в одночасье стала красной, но не навсегда, как Марс. И не весь кислород остался связанным в минералах. Именно массовое появление новых минералов свидетельствует о повышении роли свободного кислорода во всех земных процессах. Например, его использовали серные бактерии для окисления сульфидов до сульфатов. И в ископаемой летописи 2,3 млрд лет назад появился гипс ( $\text{CaSO}_4 \times 2\text{H}_2\text{O}$ ). Хотя этот минерал весьма нестойк — быстро растворяется, заместившие его кремнезем и доломит сохранили присущую кристаллам этого сульфата форму: гипсовые розы и воронки, когда-то росшие на теплых пересыхающих мелководьях.

Возникновение обширного класса разбухающих глинистых минералов также связано с повышением уровня кислорода. Присутствие водонасыщенных глин, весьма недолговечных, выявляется по увеличению доли силикатных минералов с высоким содержанием  $\delta^{18}\text{O}$  в гранитной магме. Этот изотопный избыток является следствием усилившегося выветривания, к чему привело возрастание роли углекислого газа, и низкотемпературного диагенеза при изотопном обмене минералов с водной средой. Одновременно этот скачок изотопной подписи свидетельствует о появлении значительного резервуара обогащенных  $\delta^{18}\text{O}$  осадочных пород — глинистых сланцев и аргиллитов. (Углекислый газ, растворяясь в воде, превращается в угольную кислоту, которая изменяет многие минералы и изотопную подпись.)

Действительно, в архейских отложениях мощные глинистые толщи — главные продукты выветривания кристаллических горных пород — отсутствуют. Усиление выветривания отнюдь не абстрактный вывод, который следует из природы кислорода как сильнейшего окислителя: недаром французский химик Антуан Лавуазье назвал этот газ «кислоту рождающим» (франц. *oxygène*). Масштабы явления можно «поверить цифрой» как раз по росту объема

глинистых минералов: темпы формирования глин резко увеличиваются в протерозое и продолжают нарастать до наступления фанерозойского эона. Все это является прямым следствием повышения уровня кислорода в атмосфере и, следовательно, побочным эффектом деятельности цианобактериальных сообществ.

Изменение окислительно-восстановительных условий океана привело к формированию новых типов руд — урановых, молибденовых, ванадиевых, а также фосфоритов и шунгитов. Например, органические черные сланцы стали накопителем урана — четверть мировых запасов руд этого радиоактивного металла образовались 2,4–2,2 млрд лет назад. В обогащенной кислородом среде  $U^{6+}$  выносятся с суши, образует в морской воде трикарбонат уранила  $[UO_2(CO_3)_3^{4-}]$ , погружается в бескислородные глубины, восстанавливается до  $U^{4+}$  и оседает на отрицательно заряженных органических молекулах, образуя уранинит. Причем важнейшим механизмом восстановления и, следовательно, концентрации этого элемента является деятельность микробов, подобных железо- и сульфатвосстанавливающим бактериям.

Кислородное выветривание привело и к мобилизации фосфата, который активно использовался цианобактериями и накапливался как в отмершем органическом веществе, так и в виде карбонатапатита  $[Ca_5(PO_4,CO_3)_3F]$ . Из этого минерала на Индостанском щите даже построены строматолиты, образующие пласты мощностью 5–35 м и содержащие до 37% фосфата. Богатые фосфатом породы возрастом 2,1–1,9 млрд лет сформировались и в других частях планеты. Причем изотопная подпись углерода в этих отложениях прямо указывает, что к их появлению были причастны фототрофы.

Наконец, кривая соотношения изотопов углерода действительно стала кривой с резкими перепадами значений этого соотношения от 0 до +13‰ в интервале 2,32–2,06 млрд лет (рис. 4.1e). Этот скачок, названный событием Ломагунди-Ятулий (по отложениям в Зимбабве и Карелии, где изотопная подпись особенно резко сдвигается в сторону положительных значений), указывает на значительные изменения в продуктивности фотосинтезирующих организмов, что, в свою очередь, отражает рост поступления биогенных элементов (фосфор, железо) с суши под воздействием кислородного выветривания и наземной биоты. Например, сидерит, который входил в состав полосчатых железистых формаций, с частью этих отложений уже оказался на суше, и его окисление обеспечивало цианобактерии сразу и железом, и карбонатом для образования органического вещества.

Кроме того, доля элементов, которые легко растворялись в бескислородном океане, уменьшилась по отношению к тем, что переносятся более насыщенной кислородом водой. К примеру, возьмем соотношение цинка и железа в карбонатных отложениях: оба этих элемента имеют одинаковую растворимость в морской воде и поступают из одних и тех же источников (в основном гидротермальных). Однако с появлением кислорода  $Fe^{2+}$  начинает окисляться до  $Fe^{3+}$  и выводится из раствора в виде окислов, тогда как для  $Zn^{2+}$  ничего не меняется — ионы этого металла продолжают осаждаться в карбонатах и соотношение  $Zn/Fe$  растет. Закономерным образом колеблется и фоновое содержание урана и молибдена — элементов, очень чувствительных к окислительно-восстановительному потенциалу среды. Резкие скачки в соотношении различных элементов и изотопов на архейско-протерозойской границе указывают на смену окислительно-восстановительной обстановки в древнем океане (рис. 4.1в, г, д). Изменился на этом рубеже не только минеральный состав, но и изотопный: навсегда исчезло независимое от массы фракционирование стабильных изотопов серы (рис. 4.1б). Появление «озонового щита» в протерозое воспрепятствовало фотолитическому распаду сернистого газа, и изотопная подпись  $\Delta^{33}S$  практически распрямилась — 0‰. Но озоновый слой мог образоваться только при наличии хотя бы 10–5% кислорода в атмосфере.

К этому же рубежу (2,43–2,24 млрд лет назад) приурочены и первые в истории Земли следы оледенения: тиллиты, друпстоуны и уже упоминавшиеся варвиты. Тиллиты — это глинистая толща, вмещающая хаотически разбросанные угловатые разноразмерные валуны, а друпстоуны — эти самые валуны, часто с ледниковой штриховкой. Образуются подобные отложения на дне морей и озер, куда случайным образом падают обломки горных пород из тающих на поверхности водоема айсбергов и плавучих ледников. Ранее обломки были захвачены на суше при движении по ее поверхности ледового массива, поэтому на крупных валунах остаются приметные параллельные царапины и борозды — следы скольжения мелких обломков.

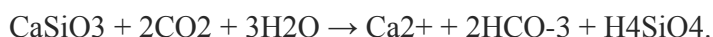
Если попытаться представить себе мир накануне кислородного события и через несколько миллионов лет после него, скажем на побережье небольшого вулканического острова, то архейская Земля будет выглядеть примерно так: черный пиритовый песок, омываемый волнами темно-сине-зеленого океана, куда впадают желтые серные ручьи, стекающие со склонов невысоких извергающихся вулканов. И весь этот пейзаж освещает красноватый диск солнца, то и дело исчезающий в густой оранжевой дымке. На второй картине песок становится красновато-серым, вулканы подрастают и их вершины покрываются снегом, а ручьи приобретают прозрачность и впадают в мутный бурый океан (в нем окисляется железо), но небо уже голубеет, яснее, и солнце в зените утрачивает красноту.

Глава 10

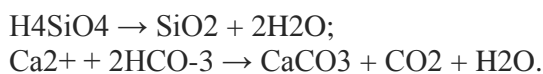
## Великое кислородное событие, акт второй: атмосфера

Великое кислородное событие выразилось не только в накоплении в атмосфере свободного кислорода, но и в изменении состава других газов. Метан с появлением мощного окислителя уже не мог накапливаться в атмосфере. А поскольку одного углекислого газа, который постоянно расходовался на выветривание горных пород, было недостаточно для создания постоянной атмосферной «шубы», температура в приземных слоях атмосферы начала падать (рис. 4.1н). Более того, в полосчатых железистых формациях и шунгитах захоранивались огромные объемы неокисленного органического углерода, и этот процесс препятствовал возобновлению прежнего уровня углекислого газа, который был изъят из атмосферы при фотосинтезе органического вещества. Если бы не это обстоятельство, Земле, вероятно, была бы уготована участь Венеры, где парниковый эффект, усилившийся по мере разогрева Солнца, привел к испарению океана.

Изменению температурно-газового режима атмосферы на Земле способствовали и два других фактора. Оба они были связаны с ростом площади суши: возросло альbedo (от лат. *albus* — белый) планеты («голые» безлесые континенты в отличие от океанов не столько поглощают солнечные лучи, нагреваясь, сколько отражают, остывая), и значительно увеличились площади горных пород, доступные для выветривания — по сути, связывания углекислого газа. Формулу этого процесса, если рассматривать наиболее распространенные горные породы — с высоким содержанием силикатов, — можно представить так:



Затем в морской среде  $\text{H}_4\text{SiO}_4$ ,  $\text{Ca}^{2+}$  и  $\text{HCO}_3^-$  осаждаются как кремнезем и карбонат кальция, с высвобождением  $\text{CO}_2$ , но в меньшем объеме:



По счастью, этот процесс — саморегулирующийся: по мере того как суша покрывается снегом и льдом, площадь выходов горных пород, доступных для выветривания, сокращается, а поскольку вулканы и фумаролы продолжают выделять углекислый газ, его доля в атмосфере вновь начинает расти, приходит очередной парниковый цикл, и планета оттаивает.

Как раз к началу протерозойского зона континентальные плиты приросли почти на половину своей нынешней площади (рис. 4.1а), а горы приблизились к современным высотам. Есть ли этому доказательства? Во-первых, 1,8 млрд лет назад в ископаемой летописи появляются золотые эрги — области подвижных дюн, связанные с деятельностью ветра в сухом климате, что указывает на наличие обширных внутриконтинентальных площадей. Во-вторых, меняется состав вулканических пород, что связано с формированием вулканических полей на суше (такие вулканы выдает более кислый состав минералов, например,  $\text{Fe}^{3+}/\Sigma\text{Fe} > 0,3$ ). В-третьих, иным становится соотношение некоторых изотопов ( $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ ), редкоземельных металлов (появление позитивной аномалии европия, источником которого тоже является суша) в морских отложениях, а также окислов (возрастает доля  $\text{K}_2\text{O}$  по отношению к  $\text{Na}_2\text{O}$ , что отражает переход от размыва

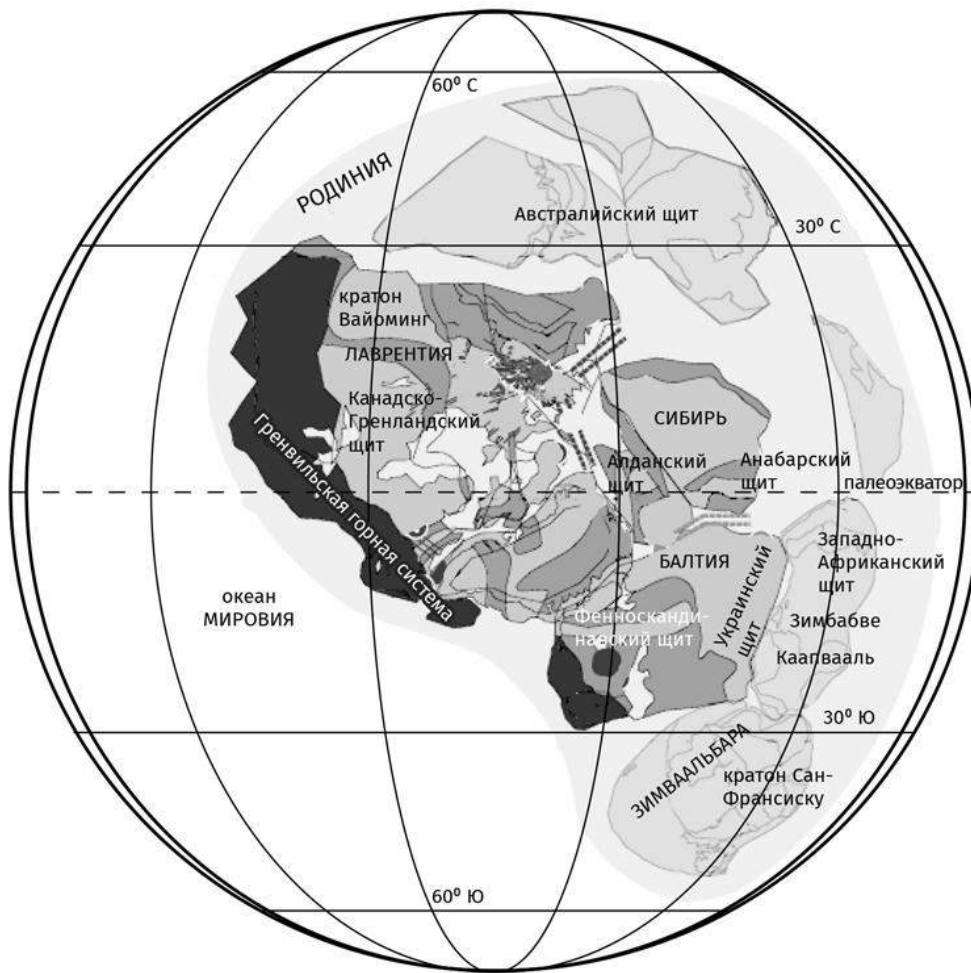
древних богатых натрием гранитоидов к калиевым гранитам современного типа). Все это свидетельствует о резком усилении стока с суши и росте площадей последней.

Изотопная подпись стронция требует пояснений, поскольку к изотопной истории этого элемента придется обращаться часто.  $^{86}\text{Sr}$  поступает из мантии через гидротермы, а более тяжелый радиоактивный изотоп — продукт распада рубидия ( $^{87}\text{Rb}$ ) — выносится с суши в результате разрушения континентальной коры. В архейском океане, пока не сформировались настоящие континенты, изотопную подпись  $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$  на отметках 0,701–0,702 оставляла мантия, но 2,2–1,8 млрд лет назад, с усилением притока тяжелого изотопа, «смысл» подписи изменился на более континентальный — 0,704–0,706. (Для сравнения: современное соотношение этих изотопов во всем океане, независимо от солености отдельных морей и заливов, — 0,7092.)

Лик Земли навсегда изменился и обрел современные черты, хотя суша занимала не более 15% площади, а плато приподнялись только до 4000 м. Росли континенты в первую очередь за счет отложений эвапоритов (соли, образующиеся при сильном испарении в мелководных бассейнах) и карбонатов. Например, кратон Каапвааль прирос карбонатным поясом Кэмпбеллранд, 1,5 км мощностью и площадью 500 000 км<sup>2</sup>, причем среди карбонатов заметную роль играли строматолитовые рифы. И выходит, что в значительной степени континенты обязаны своим происхождением различным существам, без которых не образуются карбонаты и сульфатные разности эвапоритов (с начала фанерозойского эона в построении континентов начали играть важную роль многоклеточные животные в виде раковин, костей и других окаменелостей, а несколько позднее — и высшие растения, древесина и другие, органические ткани которых превращались в каменный уголь).

Прежние мелкие протоконтиненты постепенно нашли друг друга. Примерно 2,7 млрд лет назад кратоны Сан-Франсиску, Каапвааль, Зимбабве, Пилбара и, возможно, Индостанский щит сформировали материк, который иногда называют Зимваальбара. Кола, Карелия и другие части нынешней Северной и Восточной Европы собрались в Балтию, сибирские щиты — в Сибирь (Сибирскую платформу), а разросшийся Канадский щит вместе с некоторыми фрагментами будущей Западной Европы превратился в Лаврентию. Затем Балтия, Сибирь и Лаврентия, предположительно, сложились в Кенорленд (рис. 10.1). Все эти объединения проходили совсем не мирно: при столкновении континентальных масс дыбились горные цепи, а океаны схлопывались и снова открывались. Вероятно, во всех тектонических процессах существовали определенные, не до конца еще вскрытые закономерности. Так, в 1966 г. канадский тектонист Джон Тузо Уилсон на основе распределения горных пород заметил, что Атлантический океан несколько раз открывался и закрывался и его закрытие совпадало с формированием суперконтинента. Эти повторяющиеся явления теперь именуют циклами Уилсона (существование последнего суперматерика — каменноугольно-пермской Пангеи — выявил еще 100 лет назад немецкий гляциолог Альфред Вегенер). Хотя циклы Уилсона не объясняют всего многообразия глобальных тектонических событий, но суперконтиненты, которые собирали воедино более 75% всей континентальной коры, на планете действительно появлялись примерно с интервалом 600–700 млн лет. Скажем, после распада Кенорленда 1,9 млрд лет назад образовалась Нуна. Это эскимосское слово означает землю у северного океана, а выбрано оно потому, что ядро Нуны составляли северные материки — Балтия, Сибирь и Лаврентия. 1,3 млрд лет назад распалась и она, чтобы через 700 млн лет сложилась Родиния — название этого континента происходит от русского слова «родить», буквально «дать начало» другим континентам. Окружал этот суперконтинент суперокеан Мировия. И если причины появления-исчезновения суперконтинентов еще предстоит найти, то само их существование подтверждается целым комплексом независимых доказательств. Так, палеомагнитные данные определяют широтное положение того или иного континента. Тектонические модели обрисовывают взаимную конфигурацию континентальных плит по наличию общих геологических структур и по размещению конвергентных и дивергентных границ. А состав осадочных отложений подсказывает, что, например, цирконы определенного возраста и состава, обнаруженные в Сибири, Северной Америке и Восточной Европе, имеют общий источник и могли одновременно попасть на все материки, только если их пересекал общий горный хребет.



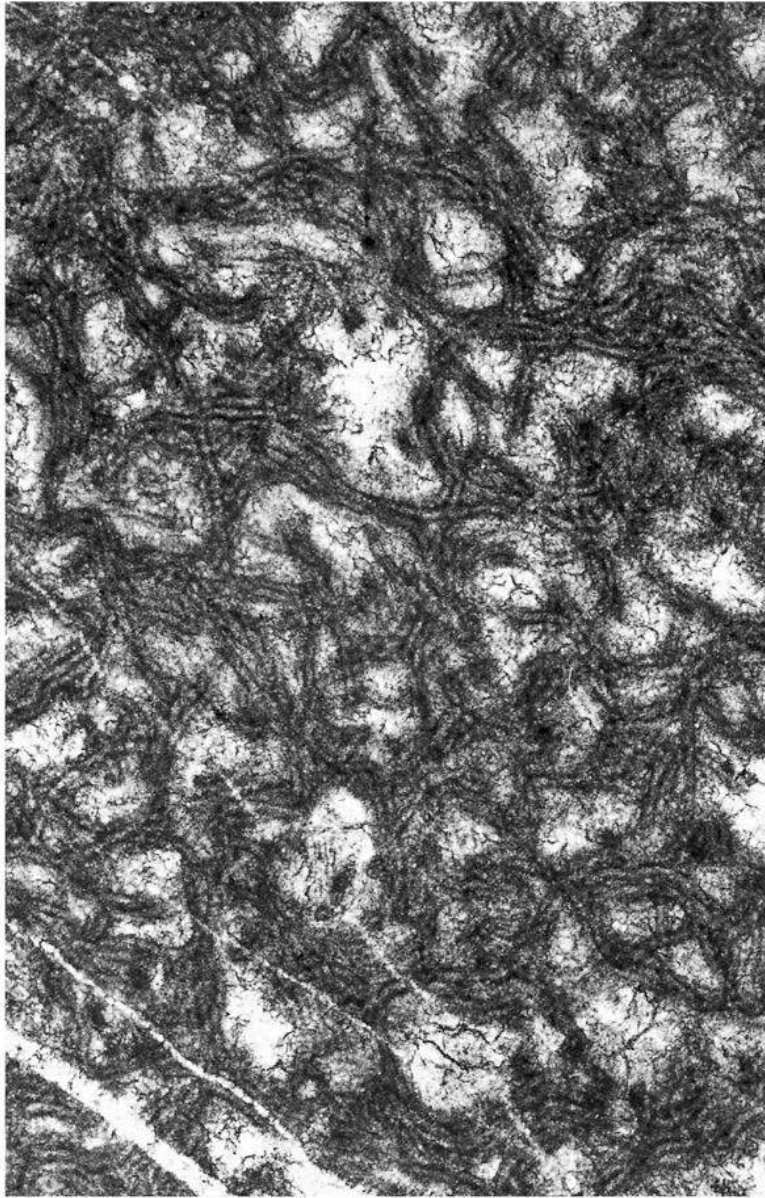


**Рис. 10.1.** Положение континентов накануне криогеновых оледенений — 1,0 млрд лет назад

Как уже сказано, вся эта материковая масса служила стоком для углекислого газа, что способствовало ослаблению парникового эффекта: метан оказался практически «съеден» кислородом, а Солнце все еще было на 6% холоднее.

И первая ледниковая эра (гляциоэра) — гуронская — не заставила себя ждать. Она наступила 2,43–2,24 млрд лет назад, и с нее, по сути, начинается протерозой. Названа эта эра по ледниковым отложениям полутораклометровой мощности, сформировавшимся на Канадском щите в районе современного озера Гурон. Слово «эра» подчеркивает, что это не было однократное событие: каждая гляциоэра длительностью в десятки и сотни миллионов лет включала несколько ледниковых периодов, подобных по временным рамкам нынешнему, начавшемуся 2,6 млн лет назад (14 млн лет назад — в Южном полушарии) и еще далеко не закончившемуся, и межледниковий.

Затем уровень углекислого газа значительно поднялся. Об этом свидетельствуют сами организмы, жившие в ту пору, 1,4–1,2 млрд лет назад. Так, изотопная подпись углерода из оболочек планктонных эукариот — акритарх — отражает фракционирование изотопов при парциальном давлении двуокси углерода, в 10–200 раз превышавшем современное. Цианобактерии с обызвествленными чехлами уточняют эту цифру: все-таки не в 200 раз, а скорее в 10 (сегодняшняя атмосфера содержит 0,04% CO<sub>2</sub>). Именно при содержании этого газа на уровне 0,36% и ниже у цианобактерий возникает механизм концентрации углерода, включающий активный перенос бикарбоната в клетку и его преобразование в двуокись углерода, что сопровождается выделением ионов гидроксила и, как следствие, понижением кислотности среды и осаждением карбоната кальция. Этот минерал и образует известковую оболочку вокруг бактериального чехла (рис. 10.2).



**Рис. 10.2.** Обызвествленные чехлы возможных цианобактерий *Girvanella* (диаметр 30 мкм); кембрий (510 млн лет); хр. Западный Саян, Хакасия

Вновь масштабные оледенения охватили Землю в неопротерозое — в криогеновом (от греч. κρύος — холод и γένος — род, происхождение) и начале эдиакарского периода. Действительно охватили, судя по распространению ледниковых отложений — тиллитов-дропстоунов-варвитов, а также морозобойных клиньев, следов ледникового выпахивания (параллельных борозд на прочных коренных породах, процарапанных при движении по ним массы льда с захваченными каменными обломками), узорчатых грунтов (полигональной системы трещин, возникших при многократном промерзании и оттаивании грунта) и, конечно, морен (нагромождений валунов и галек, собранных ледником по мере движения). С этими отложениями сопряжены и железные руды, снова полосчатые. Но на этот раз железо поступало с суши, где в межледниковые эпохи выветривались базальты, богатые железом и неодимом. Присутствие последнего и указывает на источник металлов.

Ледниковые шапки простирались от полюсов до экватора: например, в Австралии ледники находились на широте 7,5–8,4 (рис. 10.1, 10.3). Отмечаются три основных оледенения: стертское, маринойское и гаскьеское (720–660, 640–635 и 580 млн лет назад соответственно).



**Рис. 10.3.** Тиллиты маринийского оледенения; криогений (640–635 млн лет); горы Флиндерс, Южная Австралия

Отложения каждого из трех ледниковых периодов перекрыты маломощным (<5 м) пластом венчающего доломита с резко отрицательным соотношением изотопов углерода. В таком доломите находят полости со сростками-ботриоидами огромных арагонитовых кристаллов (до 20 см длиной), обильные пластовые трещины (полости, теперь, конечно, заполненные морским цементом, между пластами), странные трубчатые структуры, так и названные тубстоунами, а также темпеститы (от англ. *tempest* — буря) — отложения, образовавшиеся в результате взламывания ураганами уже затвердевшего карбонатного дна. Если попытаться представить, в каких условиях могли образоваться венчающие доломиты, чтобы в них проявились подобные признаки, можно сделать вывод, что, скорее всего, то были жаркие условия (арагонитовые ботриоиды), когда в океанах зарождались грандиозные торнадо (темпеститы), а на мелководных шельфах быстро таяли метангидраты (кристаллические соединения метана с водой) и по трещинам (тубстоуны и пластовые трещины) в морском дне на поверхность устремлялись потоки метана. Также аномальная изотопная подпись углерода является следствием фракционирования изотопов этого элемента между газом и ионами карбоната при возросшем парциальном давлении  $\text{CO}_2$  и повысившейся температуре.

Высокий уровень углекислого газа подтверждается и другой изотопной аномалией, характерной для барита (сульфата бария), встречающегося в венчающем доломите, —  $\Delta^{17}\text{O}$  с негативными значениями до  $-0,70\%$ , небывалыми для всей последующей истории Земли. Современные значения  $\Delta^{17}\text{O}$  ( $+5,84\%$ ) в сульфатах обусловлены окислением серосодержащих газов в тропосфере. Для того чтобы этот показатель снизился до  $-0,70\%$ , фракционирование должно происходить при аномально высоком парциальном давлении  $\text{CO}_2$  — в 750 раз выше нынешнего. При таком уровне  $\text{CO}_2$  тропосфера обогащается стратосферным кислородом с негативным показателем  $\Delta^{17}\text{O}$ , образование молекул которого из озона сопровождается независимым от массы фракционированием изотопов этого элемента. А избыточный углекислый газ как раз мог образоваться за счет окисления метана.

Получается не один парадокс — экваториальные ледники, а все два, включая быструю, в течение нескольких тысяч лет смену ледниковых условий парниковыми. Есть множество гипотез, объясняющих эту совокупность явлений, но нельзя сказать, что причина установлена. Понять механику криогеновых глобальных оледенений, однако, необходимо. Иначе все попытки предсказать даже ближайшее климатическое будущее Земли лишаются смысла.

Гипотезы о причинах криогеновых похолоданий можно разбить на четыре группы: астрофизические, тектонические, физико-химические и биосферные. Первые сводятся в основном к «мечтательным умствованиям» (выражение заимствовано у Венедикта Ерофеева): а что, если у Земли было ледяное кольцо, как у Сатурна? Или: а что, если ось вращения планеты

лежала ближе к плоскости ее орбиты ( $\geq 54^\circ$  вместо нынешних  $22\text{--}24^\circ$ ), как у Урана? В обоих случаях оледенения наступали бы в низких широтах либо из-за тени от кольца, либо от слабого теплового потока вблизи экватора.

Каких-либо способов удостовериться, что «в той степени, в которой научное высказывание говорит о реальности, оно должно быть фальсифицируемо, а в той степени, в которой оно не фальсифицируемо, оно не говорит о реальности» (выражение заимствовано у Карла Поппера), авторами большинства гипотез, увы, не предлагается. Геологические данные, подтверждающие подобные идеи, отсутствуют. Точнее, они есть, но свидетельствуют как раз об обратном. Так, при положении оси вращения Земли под острым углом к плоскости ее орбиты полярная область, обращенная к Солнцу, за день бы прогревалась до точки кипения воды, а в тропиках, пусть и получавших меньше тепла, все равно бы наступала пара «курортных» сезонов — во время весеннего и осеннего равноденствия. Тогда бы ледниковые щиты нарастать не успевали, а центры накопления карбонатов и эвапоритов сдвинулись бы к полюсам. Ничего подобного в ископаемой летописи не наблюдается. Не «выручило» бы и ледяное кольцо: вследствие наклона оси тень от него падала бы лишь на зимнее полушарие, что тоже не способствует глобальному оледенению. Это явление определяется не суровыми зимними морозами, а низкими летними температурами, чтобы зародившийся ледник не успевал растаять. (Не зима должна быть долгой, а лето должно быть коротким.) И не будем забывать об относительной стабильности системы Луна — Земля — Солнце, которая исключает резкие колебания наклона оси планеты, но обеспечивает плавную, с периодом 26 000 лет, смену положения оси вращения планеты — прецессию. Прецессия тоже смягчала бы зимы при наличии ледяного кольца.

Тектонические гипотезы предполагают такие взаимные конфигурации континентов, которые хотя бы отчасти объясняли развитие на них ледниковых отложений. Увы, самое простое из возможных объяснений — сосредоточие континентальных масс вблизи полюсов, подобно современной Антарктиде или древней Пангее, — не подтверждается: суперконтинент Родиния располагался так, что значительные области суши оказались вблизи палеоэкватора. К концу криогенового периода этот суперконтинент как раз начинал дробиться (отделилась Лаврентия). Поэтому есть возможность увязать образование приэкваториальных ледников с зонами дробления — рифтами, подобными Восточно-Африканской рифтовой системе, вдоль которой растут вулканические цепи, и вершины самых высоких гор (Килиманджаро) покрыты снежниками. Однако площадные оледенения, в том числе следы обширных шельфовых ледовых полей (в виде отложений тиллитов, достигающих нескольких сотен метров мощности), в линейные рифтовые структуры никак не вписываются, и гипотеза «Земли на рифтовых молниях» тоже отпадает. Эта модель больше подходит для гуронской гляциоэры и отчасти для Маринойской оледенения.

Климатические модели типа «Земля — талый комок» связывают площади горных пород, подвергающихся выветриванию, их состав и влияние наземной биоты на скорость выветривания с параметрами гидросферы (стратифицированный или смешанный, но обязательно открытый в области экватора океан, а в последнем случае и наличие морских течений определенной направленности) и атмосферы (газовый состав). Эти модели достаточно хорошо объясняют, что ледяной щит средней мощности 2500 м (и до 5000 м в Лаврентии и Антарктиде — этот континент часто оказывался крайним) мог вырасти за несколько сотен тысяч лет. Ледники зародились в Гренвилльской горной системе (ее остатки составляют восточную часть Канадского щита), достигавшей высоты 2000 м, и за 50 000 лет охватили весь суперконтинент Родинию; уровень Мировии упал на 200 м. Однако венчающий доломит с этой моделью согласуется плохо.

Модель «Земля — снежок», предложенная американским геофизиком Джозефом Киршвинком в 1992 г., вообще предполагает длительное суровое оледенение всей планеты при резких скачках уровня углекислого газа и относительно неплохо увязывает чередование ледников в тропических широтах с быстрым образованием на их месте венчающего доломита. Важная роль в этой модели отводится суперконтиненту, низкоширотное положение которого повышает альбедо планеты, а обширная суша служит стоком углекислого газа — так начинается холодный период. Стоит же ледникам спуститься от полюсов до широт  $30^\circ$ , образование «снежка» неизбежно, поскольку альбедо снега и льда еще выше, чем у голого континента. Когда же вся поверхность суши покрывается льдом, углекислый газ перестает расходоваться на выветривание и начинает накапливаться в атмосфере (вулканическая деятельность ведь не

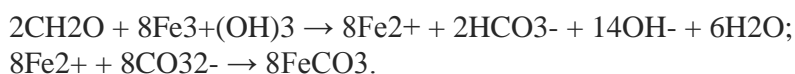
прекращается). И достаточно парциальному давлению CO<sub>2</sub> достичь уровня 12 000 Па (для этого при современных темпах поступления двуокиси углерода требуется всего несколько миллионов лет), весь процесс разворачивается в обратную сторону и развивается по нарастающей вплоть до образования венчающего доломита, знаменующего приход очередной парниковой эры. Как показали симуляционные модели, весь ледовый панцирь, учитывая низкоширотное положение ледников, может растаять всего за несколько тысяч лет.

Конечно, сплошные оледенения не длились десятки миллионов лет, а прерывались потеплениями, о чем свидетельствует чередование осадочных отложений разного происхождения. В стертских отложениях Австралии, например, распознается четыре ледниковья, перемежавшихся с теплыми эпохами. Но как жизнь сохранялась под сплошным ледяным панцирем? Вероятно, в гигантских трещинах во льдах, которые раскалывались в районах выхода гидротермальных источников или при торошении, вызванном лунными приливами. Одни организмы существовали в подледных озерах, подобных современному озеру Восток в Антарктиде. Другие выживали в пузырьках воздуха во льду, как некоторые одноклеточные на Байкале, переживающие суровые зимы от оттепели до оттепели. Третьи — в криоконитовых ямах, которые протаивали под скоплениями темной минеральной пыли — криоконита (такие ямы известны на всех крупных ледниках). Неудивительно, что на кратоне Сан-Франсиску в ленточных глинах обнаружено от 1,7 до 4% органического вещества. Может быть, такое «скучивание» организмов на небольших площадях даже сыграло положительную роль в эволюции — именно в таких оазисах могли зародиться многоклеточные.

Остается необъяснимым, или необъясненным, лишь один пункт: что провоцировало начало ледниковых эр? Если исключительно положение континентов, то почему между гуронской и криогеновой гляциозрами (более миллиарда лет) глобальные оледенения не случались?

Впрочем, если на Земле в то время бурно эволюционировали эукариоты, то их эволюция должна была привести к появлению массы фитопланктона, который, в отличие от цианобактерий, производит больше органического вещества на единицу потребленного азота и фосфора. А чтобы расти, все эти одноклеточные водоросли должны были фотосинтезировать, захватывая углекислый газ. Превращаясь со временем в мортмассу, огромные объемы органического вещества уходили в бескислородные толщи океана, начинавшиеся уже на небольшой глубине, унося углерод и не давая ему окисляться и вновь возвращаться в атмосферу в виде двуокиси. В связи с этим содержание парникового газа в атмосфере могло снизиться до критического, что и привело к наступлению холодов.

Так ли было на самом деле? Эволюция фитопланктона, главным образом акритарх, неплохо запечатлена в геологической летописи: их разнообразие с начала протерозойского эона ко времени тропических оледенений возрастало почти по экспоненте (рис. 4.1м). Однако для поглощения значительных объемов углекислого газа важно не разнообразие, а общая биомасса и размер отдельных особей (крупные формы погружаются быстрее, особенно когда слипаются вместе). Для набора биомассы требуется только подкормка (равно как и для набора массы). Косвенными свидетельствами усилившегося в это время потока органического вещества на дно служат неопротерозойские сдвиги изотопной подписи углерода в карбонатных отложениях в сторону резко негативных значений (до -10‰), предшествовавшие каждому оледенению. Поскольку в бескислородной обстановке органика разлагалась анаэробными бактериями, фракционирование ими изотопов углерода и могло выразиться в этих негативных аномалиях. В закисном океане органическое вещество разлагается благодаря восстановлению железа и сульфата, в результате чего образуется не столько двуокись углерода, сколько бикарбонат-ион, который, реагируя с железом, выпадает в осадок в виде сидерита:



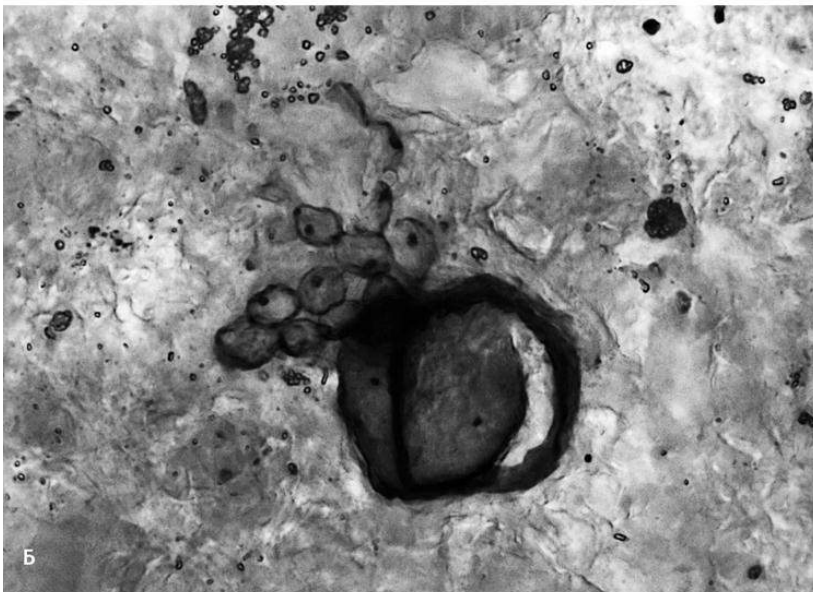
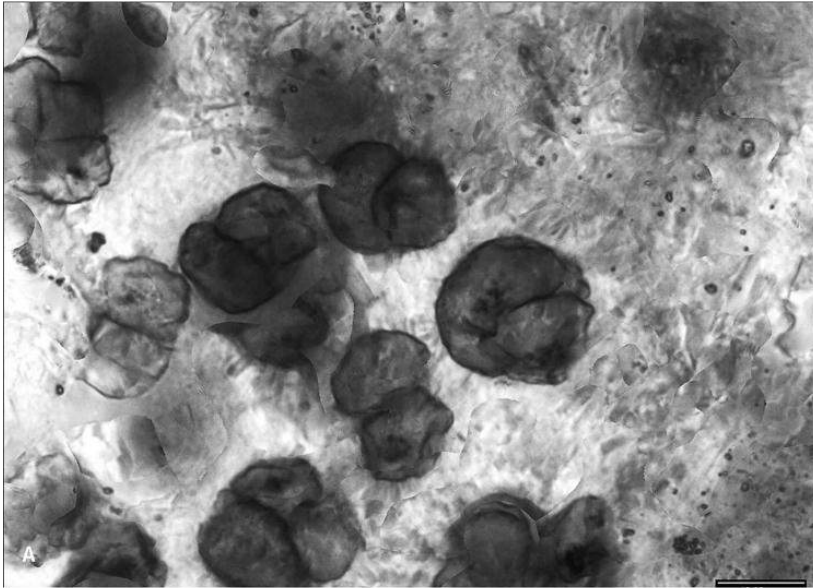
Получившийся сидерит и формировал полосчатые железистые руды криогенового периода.

Для подкормки фитопланктона дефицитным фосфатом свою лепту могла внести и древняя наземная биота, которая, судя по некоторым седиментологическим признакам, уже существовала. Одним из показателей разрушительно-созидательной деятельности наземной биоты, т.е. химического выветривания, как раз и является рост содержания фосфора в морских

отложениях. С криогенового периода (800 млн лет) массовая доля фосфора в ископаемой летописи (конкретно, в сланцах) возрастает сразу в 4 раза — с 0,051 до 0,209%. Увеличивается и число фосфоритовых месторождений. Вероятно, наземную биоту представляли некоторые группы актинобактерий, водорослей, грибов и лишайников, которые химически и механически взламывают кристаллическую решетку. Лишайники являются симбиозом все тех же водорослей и грибов и, несмотря на свой невзрачный вид — корки на камнях, небольшие рожки и «кустики», — заметно повышают темпы химического выветривания. Актинобактерии — древняя группа прокариот — способны извлекать ионы Mg, Ca и Si из базальтов, коматиитов и гранитов в два-три и даже в десятки раз быстрее (в зависимости от породы), чем любые химические процессы.

Пока следы достаточно сложной наземной биоты, существовавшей 1,0 млрд лет назад, обнаружены только в Северо-Западной Шотландии: в озерных отложениях того времени, которые ныне слагают песчаные скалы Торридона, есть прослой серых сланцев, а в них — фосфатные стяжения с микроскопическими остатками. Несмотря на мелкие размеры, некоторые из ископаемых намного крупнее любых бактерий. Среди них встречаются и многоклеточные формы, и клетки с очень сложным строением оболочки (рис. 10.4). Вероятно, то были одноклеточные и колониальные водоросли, а росли они вместе с колониальными коккоидными и нитчатными цианобактериями на дне временно пересыхающих водоемов.

В океане на биогенах бурно развивался фотосинтезирующий планктон, и образовавшееся органическое вещество со временем уходило на дно. О высоких темпах захоронения неокисленной органики свидетельствует углеродная изотопная аномалия, приуроченная к морским отложениям, как раз предшествующим началу стертского оледенения (720 млн лет назад):  $\delta^{13}\text{C} = +13\%$ . И если органика погребается в неокисленном виде, то весь углекислый газ, выхваченный из атмосферы и связанный в виде органических соединений, не поднимется вновь в воздух, а его содержание может упасть ниже критической отметки, при которой поддерживается парниковый эффект. Наступает похолодание. Этот процесс саморегулирующийся: похолодание вызывает вымирание планктона, двуокись углерода больше не изымается из атмосферы (и не расходуется на выветривание скованных ледяным панцирем горных пород) и начинает накапливаться в атмосфере, поступая вместе с вулканическими эманациями. Парниковый эффект возобновляется, льды тают, талые воды выносят в океан огромные объемы накопившихся во льдах в виде пыли биогенов, фитопланктон «цветет»... Судя по многочисленности оледенений в криогеновом-эдиакарском периодах (по меньшей мере три, а возможно и пять, не считая более мелких циклов), биосферная гипотеза наиболее близка к истине.



**Рис. 10.4.** Ископаемые организмы, возможно цианобактерии и эукариоты, в озерных отложениях; мезопротерозой (1,2–1,0 млрд лет); Торридон, Шотландия (публикуется с разрешения Мартина Брэзие); а) парные и строенные клетки (диаметр 10 мкм); б) созревшая циста (диаметр 30 мкм)

## Глава 11

# Великое кислородное событие, акт третий: биосфера

Наконец, третье и наиболее существенное последствие Великого кислородного события — появление эукариот, что, собственно, привело ко второму событию (изменению состава атмосферы) и предопределило первое (распространение новых минералов). Вполне возможно, что случилось это событие вынужденно: свободный кислород — вещество исключительно активное и легко взаимодействует с органическими молекулами, окисляя их. Поэтому избыток кислорода грозит живым существам гибелью. Выход из ситуации был найден неожиданный и радикальный: создание своего рода живой матрешки, где внутри одной клетки, изолированно от ее внутренних структур, с помощью дополнительной мембраны была упрятана другая. Так предшественники эукариот обрели симбиотическую органеллу митохондрию, обеспечивающую защиту от опасного кислорода благодаря его постепенному усвоению, т.е. дыхание. У митохондрий до сих пор сохранилась собственная ДНК, указывающая на их прямое родство с

альфа-протеобактериями, которые используют кислород как акцептор электронов для пополнения энергетических запасов клетки, а именно для синтеза аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ). Симбиогенез с альфа-протеобактериями обеспечил будущим эукариот необходимыми запасами дешевой энергии. Ведь из всех возможных путей обмена веществ именно кислородное дыхание дает наибольший выход свободной энергии в расчете на одну использованную (окисленную) молекулу органического вещества (например, глюкозы). Без подобной энергетической подпитки никогда бы не появились ни подвижные существа, ни многоклеточные, ни крупные одноклеточные вообще. Даже организмы, перешедшие на анаэробное дыхание, по-прежнему пользуются митохондриями, хотя у них эти органеллы преобразовались в гидрогеносомы и митосомы, восстанавливающие электроны до водорода. (Не исключено, что в этом случае бывшие альфа-протеобактерии «вспоминают» свое прошлое: так, пурпурные несерные бактерии, относящиеся к этой группе, используя разные источники протонов, могут жить и в аэробной, и в анаэробной среде.) За длительное, по меньшей мере 2 млрд лет, время сосуществования с хозяевами митохондрии передали значительную часть своего генного аппарата клеточному ядру, и в ядерном геноме оказались чужеродные гены все тех же альфа-протеобактерий, например такие, что кодируют белки, устойчивые при высоких температурах.

Вслед за этим актом обретения сложности последовал еще один: клетки с митохондриями обзавелись собственными фабриками фотосинтеза — пластидами, или хлоропластами. Последние являются прямыми потомками свободно живущих цианобактерий. Среди возможных претендентов на эту роль рассматриваются и шаровидные хроококки. Хроококки улавливают в дневное время азот, для чего используют запасенные ночью полисахариды и крахмал (многие цианобактерии на это не способны). Обретение фотосимбионта оказалось выгодным вдвойне: сразу и органические запасы, и азотистые «удобрения». Возможно, именно потребность в фиксации азота — значимого биогенного элемента — могла быть первичной задачей симбиогенеза. Организм-хозяин усваивает его в виде аммонийного иона ( $\text{NH}_4^+$ ). Так появились красные и зеленые водоросли — первичнопластидные, или архепластиды (Archaeplastida).

Как и в случае с митохондрией, часть генетической информации новой органеллы была передана ядру, геном которого у растений содержит почти 20% генов цианобактерии (а пластиды удержали менее 10% изначального бактериального генома).

Хотя теория симбиогенеза — многоступенчатого симбиоза различных прокариот, сформировавших эукариотную клетку, — зародилась более 100 лет назад — в трудах российских ботаников и физиологов Андрея Сергеевича Фаминцына, Константина Сергеевича Мережковского и Бориса Михайловича Козо-Полянского, их правоту подтвердили только молекулярно-генетические исследования последних лет. Более того, если до нынешнего тысячелетия считалось, что строение клеточных мембран не позволяет одному микробу поглотить другого, чтобы тот остался цел и невредим, недавнее открытие протеобактерий двух разных групп, которые существуют одна внутри другой, делятся продуктами обмена веществ и даже обмениваются генами, доказывает возможность симбиоза разных прокариот.

В железорудной формации Ганфлинт (1,9 млрд лет) наряду с простенькими бактериями найдена довольно сложная эосфера (Eosphera), представляющая собой относительно крупную клетку (до 30 мкм) с двойной оболочкой, между слоями которой закономерно расположены мелкие сферические тельца (1–7 мкм в диаметре). Даже в более древней формации Стрелли-Пул (3,43 млрд лет) присутствуют относительно большие и сложные по меркам микромира чечевицеподобные клетки — с оторочкой на поверхности и мелкими сферическими тельцами внутри. Так вполне могли выглядеть древние симбиотические прокариоты, пока еще не превратившиеся в эукариот. А в мелководных морских аргиллитах и сланцах возрастом 3,2 млрд лет на Каапваале найдены органические сферы до 0,3 мм в диаметре — самые крупные организмы архейского эона. Они намного прочнее бактериальных оболочек, но в то же время не имеют сложной структуры стенки и намного крупнее большинства бактерий. И такими вполне могли быть начинающие эукариоты.

Что касается клетки-хозяина — той, которая гостеприимно предоставила кров альфа-протео- и цианобактериям, — то ею могла послужить асгардархея. Эта группа архей, представители которой носят имена древнескандинавских богов (а вся группа — имя их святилища), наиболее близка к эукариотам по молекулярным данным и обладает множеством генов, отсутствующих у



всех прочих прокариот, но характерных для эукариот. Например, у них есть гены, кодирующие белки для построения цитоскелета, передачи химических сигналов, образования и перемещения вакуолей внутри клетки. По характеру обмена веществ и строению клеточной мембраны асгардархеи тоже близки к эукариотам. (Впрочем, мнения о конкретных участниках и порядке событий симбиогенеза очень разнятся.)

Началу Великого кислородного события предшествовало еще одно важное явление — формирование в палеопротерозое (2,415 млрд лет назад) в Каапваале богатейшего марганцевого месторождения, где содержание Mn достигает  $4 \times 10^3$  млрд кг. (Марганцевые руды этого времени разведаны также на Индостанском и Западно-Африканском щитах.) Марганец здесь связан с карбонатом — кутногоритом  $[(CaMn_{2+}0.7Mg_{0.3})CO_3]_2$ . Кутногорит образовался в результате диагенетического восстановления окисла марганца — браунита  $[Mn_{3+}6Mn_{2+}(SiO_4)O_8]$ . Все же литологические и изотопные особенности марганцевой руды указывают на то, что сами первичные окислы кристаллизовались в бескислородной среде! Сильные окислители — свободный кислород, перекись водорода или иные перекиси — тогда просто не существовали. Значит, роль окислителя сыграло что-то другое. Это «что-то» существует до сих пор в виде водоокисляющего комплекса фотосистемы II. В данном комплексе четыре атома Mn, связанных через кислородный мостик с одним атомом Ca, являются переносчиками электронов и под действием света способны окислить две молекулы воды до кислорода. Получается, что важнейший комплекс фотосистемы II, который, собственно, обеспечивает пополнение атмосферы кислородом, сформировался еще у анаэробных предшественников цианобактерий, которые и положили начало кислородной революции. Учитывая насыщенность архейского и палеопротерозойского океана ионами  $Mn^{2+}$ , которые относительно легко расстаются с электронами, использовать такой ресурс было можно и нужно.

С появлением свободного кислорода возникли новые группы прокариот, полагавшиеся на кислород как на главный источник энергии, и анаэробным старожилам пришлось потесниться. В конечном счете возросло разнообразие сообществ, что, например, выражается в появлении 2,25–2,05 млрд лет назад множества новых форм строматолитов (рис. 4.1л). Время событий симбиогенеза можно определить благодаря ископаемой летописи. Альфа-протеобактерия стала симбионтом не позднее 1,8 млрд лет назад: к этому уровню приурочены древнейшие остатки эукариот. С этого же — палеопротерозойского — времени начинают встречаться ископаемые остатки, в которых узнаются сложные организмы — эукариоты. 1,8–1,65 млрд лет назад возникли одноклеточные зеленые водоросли, известные как акритархи. 1,56 млрд лет назад уже существовали крупные (до 30 см длиной и 8 см шириной) многоклеточные водоросли с хорошо выраженным листовидным талломом (слоевищем), 1,2 млрд лет назад — красные водоросли, мало отличимые от современных колониальных бангиевых: длинные цепочки из радиально и поперечно делящихся клеток, окруженных общей внешней оболочкой. 850–650 млн лет назад настало время многоклеточных зеленых водорослей с сифонокладальным талломом (многоядерные клетки, соединенные в ветвящиеся нити) и сифоновых желто-зеленых (кустистая на вид, но одна многоядерная клетка). Все это очень разные группы: зеленые и красные водоросли, как уже сказано, принадлежат к архепластидам, желто-зеленые относятся к страменопилам (Stramenopiles) — другой главной ветви эукариот, представители которой имеют жгутик сложного строения и митохондрии с трубчатыми выступами стенки — кристами; форма крист и подсказала их общее название (от лат. stramentum — соломка, или трубочка, и pilus — волос).

В основном такие органические остатки представляют собой устойчивые к разложению клеточные оболочки, усиленные пигментом. (Пигмент был необходим древним планктонным и мелководным водорослям, чтобы обезопасить себя от ближнего ультрафиолетового и видимого света; более коротковолновое излучение уже экранировалось озоном и кислородом.) Многие из этих находок далеко не единичны: например, сатка (Satka), получившая имя уральского городка, тимофеевия (Timofeevia), названная в честь известного исследователя древнейших организмов геолога Бориса Васильевича Тимофеева, и якутиянема (Jacutianema), впервые обнаруженная в Якутии, теперь известны на Шпицбергене, в Австралии, Канаде, Индии и Китае — везде, где имеются сходные морские отложения. Видимо, удачные эволюционные новшества распространялись очень быстро.

Если некоторые из перечисленных групп имеют достаточно выразительную морфологию, позволяющую определить их принадлежность, с акритархами все было очень непросто. Открытые в 1830-е гг. в нижнепалеозойских отложениях, они долгое время считались организмами неясной природы (отсюда и название: от греч.  $\alpha$ -κρίτος — неопределенный и  $\alpha\rho\chi\eta$  — начало). Причем известно их было не так уж много. Лишь столетие спустя, когда Б. В. Тимофеев нашел способ извлекать многочисленные органические оболочки акритарх из аргиллитов и алевролитов с помощью смеси сильных кислот, эти ископаемые превратились в наиболее важные индикаторы возраста докембрийских отложений и обстановки, в которой они формировались. Было понятно, что эти миниатюрные сморщенные диски (не более 0,8 мм в диаметре) когда-то были шариками, плавающими в водной толще, — фитопланктоном. Но только новейшие методы микроскопии и анализ состава вещества позволили отчасти раскрыть загадку их принадлежности. Шарик оказался упакован в очень устойчивую (к воздействию кислот) трехслойную клеточную оболочку, в составе которой выявлены полиароматические и разветвленные алифатические углеводороды, адсорбционные спектры которых ближе всего к альгенам зеленых водорослей. Похоже, что у акритарх чередовались половое и бесполое поколения. От представителей последнего сохранились гладкие, легко распадавшиеся оболочки цист, покоившихся на дне. Каждая циста, вероятно, содержала зиготу, образовавшуюся при слиянии половых клеток. У цист хорошо выражен пилон — щель разверзания, через которую зооспоры или автоспоры — результат деления зиготы — когда-то покинули цисту. Размножившиеся половым путем (на что опять же указывает наличие пилона), но нередко и делением, особи имели сложные оболочки с многочисленными оторочками, шипами или выростами, видимо удерживавшими слизь. Все эти поверхностные структуры повышали плавучесть. Внутри такой оболочки и находилась циста.

Именно акритархи преобладали среди протерозойских планктонных эукариот как по числу видов, так и по количеству экземпляров, и впоследствии изобиловали в палеозойских морях наряду с прازیнофитовыми (такими, как *Tasmanites*). Прازیнофитовые отличаются от акритарх по характерным пористым органическим оболочкам. Менее распространенными планктонными зелеными водорослями были одноклеточные существа с ажурными, сетчатыми, округлыми фосфатными скелетиками (*Characodictyon* и другие, 15–50 мкм в диаметре). Ныне подобные фосфатные чешуйки тоже есть только у прازیнофитовых. Пока такие скелетики известны лишь из относительно глубоководных отложений (группа Фифтинмайл), сформировавшихся 800–700 млн лет назад на границе нынешней Аляски и Канады.

Особенно бурный рост водорослевого фитопланктона начался после стертского оледенения. Это событие фиксируется по значительному сдвигу в соотношении биомаркеров: до оледенения ископаемое органическое вещество было в основном сложено гопанами, а после более половины объема такого вещества стали составлять стераны. Первые являются продуктами распада бактериальных остатков, а вторые — эукариотных. Интересно, в свою очередь, соотношение разных молекул среди стеранов: холестаны, преобладающие в достертских отложениях, свидетельствуют о том, что в океане того времени обитали красные водоросли и гетеротрофы, а послестертские эргостаны и стигмастаны могли принадлежать зеленым водорослям. Следовательно, с послестертского времени (около 650 млн лет назад) эукариоты становятся важной группой в океане. Сам же стремительный рост разнообразия и биомассы фитопланктона был обусловлен тем, что таяние ледников усилило приток в океан биогенных веществ.

Одновременно менялось и донное сообщество. Бактериальные пленки и даже биоматы были двумерными, поскольку даже вертикальные нити не добавляли бактериальным сообществам прижизненной пространственной структуры (строматолиты — это все-таки посмертные монументы). Бентосные зеленые, желто-зеленые и красные водоросли благодаря своим размерам образовали на дне морей первые трехмерные сообщества организмов — подводные луга. Такие луга распространились в конце мезопротерозойской — начале неопротерозойской эры (1200–650 млн лет назад), несмотря на суровое криогеновое похолодание (850–650 млн лет назад): ископаемые остатки «луговой растительности» известны из Сибири, Канады, Шпицбергена и Южного Китая. Количество видов в отдельных сообществах достигало 30 и более (в палеопротерозое не доходило и до 10). Однако стабилизаторами подвижного субстрата, склеивавшими частицы осадка в плотный грунт, пригодный для закрепления водорослей, все еще

выступали нитчатые цианобактерии, чьи остатки достаточно обычны среди позднепротерозойских комплексов.

Обилие отмершей органики не могло не привести к появлению крупных ее потребителей. Бактерии, такие как сульфатвосстановители (чье присутствие выдают микроскопические цепочки пирита), хотя и справляются с компостом, но не так скоро. Им на помощь к концу мезопротерозойской эры пришли одноклеточные грибы. Одни из них были похожи на хитридиевые (*Chytridiomycota*), другие — на мукоровые (*Mucogomycota*). Протерозойские хитридиевые хорошо определяются по характерным зооспорангиям — овальная клетка с оболочкой и ризомицелием в виде тонких ветвящихся нитей, которые врастают в субстрат — в отмершие талломы водорослей. Спорангиеносцы древних мукоровых, как и современные, похожи на миниатюрные спички. Правда, у «спички» бывает сдвоенная «головка» — сидящие друг над другом спорангии: в нижнем формировались многочисленные споры (он практически непрозрачный), верхний содержал всего несколько спор (он прозрачный с различимыми отдельными клетками). Вероятно, разнообразие протерозойских грибов было очень большим. Например, среди акритарх есть оболочки, покрытые трубочками с поперечными перегородками, очень похожими на септированные грибные гифы — тонкие трубочки, образующие грибницу. Встречаются сложные сплетения гифов, видимо принадлежавших многоклеточным грибам. А самые древние возможные грибы, возрастом 2,4 млн лет, происходят из Каапваала: в полостях, образовавшихся в подушечных базальтовых лавах, они росли в виде мицелия из тонких (2–12 мкм в диаметре) полых переплетающихся нитей.

Учитывая, что грибы имели общих с животными прародителей, время их появления косвенно определяет временной рубеж, не ранее которого должны были возникнуть и существа, давшие начало многоклеточным животным, — около 1 млрд лет. Вместе грибы, многоклеточные животные и некоторые одноклеточные организмы составляют единую группу заднежгутиковых эукариот (*Opisthokonta*), поскольку хотя бы на одной стадии жизненного цикла у них появляются клетки с одним двигательным жгутиком. Грибы, эволюционируя как сидячие осмотрофы, потеряли часть «ненужных» им предковых генов, сохранившихся у животных.

Пока же из криогеновых отложений известны только одноклеточные представители других гетеротрофов, иначе говоря, хищников. Это раковинные, или лобозные, амёбы (*Amoebozoa*), фораминиферы с тонкими ложноножками — ризоподиями (*Rhizaria*) и сидячие инфузории-тинтиниды (*Alveolates*, от лат. *alveolus* — желоб). Для клеток альвеолят характерным признаком является слой пузырьков (альвеол), расположенный непосредственно под клеточной мембраной. Это значит, что не позднее криогенового периода на Земле уже существовали все основные группы эукариот: архепластиды, страменопилы, альвеоляты, ризарии, амёбозои и опистоконты. (Не хватает лишь экскават, но эти крошечные одноклеточные паразитические существа практически не имеют шансов попасть в палеонтологическую летопись.) Различаются остатки древних одноклеточных раковинных организмов по составу, форме и микроструктуре раковинки и органического вещества. У древних фораминифер (*Foraminifera*), например, раковинка представляет собой пористую трубочку с агглютинированной стенкой, т.е. состоит из мельчайших зерен кварца, слюды, гематита и полевого шпата (эти же минералы слагают вмещающую породу, но в породе зерна разноразмерные и среди них много крупных частиц); поры были необходимы для выхода ризоподий, которыми фораминифера захватывала добычу. Питались все эти существа другими, более мелкими одноклеточными, от которых совсем ничего не осталось. Или пока ничего не нашли.

Выход на сцену одноклеточных хищников не мог не преобразить всю биоту. (В современных водоемах внедрение выедателей резко усиливает темпы роста зеленых водорослей и диатомовых, поскольку выедание планктона ускоряет круговорот ранее потребленных питательных веществ. В новых поколениях водорослей увеличивается содержание белков, что делает их еще более привлекательными для гетеротрофов. Наоборот, количество цианобактерий уменьшается, хотя они и защищаются от выедателей с помощью ядов.)

И тогда, между 800 и 540 млн лет назад, роль строматолитов резко уменьшилась (рис. 4.1л). Значительно сократилось не только разнообразие построек, но и обилие: все реже формировались отложения при участии строматолитовых сообществ. Поскольку коренная перестройка в химическом составе океана еще не произошла, конец строматолитовой эпохи мог

наступить из-за развития фитопланктона, препятствовавшего проникновению света в придонные слои. Отчасти этому способствовали и появление бентосных эукариотных «лугов», развивавшихся быстрее цианобактериальных сообществ и занимавших их место, и системообразующая роль выедателей.

Часть II

## Мир вендобионтов (635–540 млн лет назад)

ЭОН	ЭРА	ПЕРИОД	ЭПОХА	Начало (млн лет)
фанерозойский	палеозойская	кембрийский	ранняя	541
протерозойский	неопротерозойская	эдиакарский	вендская	600
			доушаньгуоская	635
		криогеновый		850



**Рис. 12.1.** Листовидные стебельчатые вендобионты; эдиакарий (545 млн лет); Намибия

Глава 12

## Вендский залив и Эдиакарские холмы

Последнее «столетие» (100 млн лет) протерозойского зона резко отличается от предыдущих без малого 2 млрд лет. Это уже не время одних только микробов и бактериальных сообществ с некоторым участием одноклеточных эукариот, в основном водорослей. Палеонтологическую летопись Земли начинают творить изощренные авторы с хорошо различимым почерком и стилем. Все больше появляется многоклеточных существ, и сами они становятся все больше, дорастая до двухметрового размера (максимальная величина организмов предыдущих эпох не превышала 0,3 м, хотя то, вероятно, были не одиночные особи, а колонии).

Этот временной интервал — 635–541 млн лет — называется эдиакарским периодом. Правда, в литературе встречается и другое название — венд. Вендскую систему в 1952 г. установил советский геолог и палеонтолог Борис Сергеевич Соколов на Восточно-Европейской платформе (континент Балтия). (Система — это отложения, накопившиеся за соответствующий период, точнее, период — это время накопления отложений определенной системы.) Ее типовые геологические разрезы находятся в бассейне реки Днестр, на границе Молдавии и Украины. А названа она по имени вендов, или венетов, так латинские авторы, начиная с Тацита (II в. н.э.), именовали народы, населявшие южное побережье Вендского залива (Балтийское море); когда здесь появились славяне, имя приросло и к ним. (Традиция давать системам/периодам хроностратиграфической шкалы имена древних народов и племен, населявших территории, где расположены ключевые разрезы, восходит к XIX в., когда были выделены ордовикский, силурийский и пермский периоды.)

Название «эдиакарская система» появилось позже: в 1960 г. его впервые упомянули французские геологи Анри и Женестье Терме, а в 1981–1982 гг. предложили утвердить официально палеонтологи Мартин Глесснер, Ричард Дженкинс и Престон Клауд из Австралии и США. В 2004 г. это название было закреплено в Международной хроностратиграфической шкале за верхним подразделением протерозойской эонотемы. Типовые разрезы системы находятся на Эдиакарских холмах в горах Флиндерс в Южной Австралии, а за ее основание, нижнюю границу, принята кровля венчающего доломита Маринонского оледенения. И это самый древний на сегодняшний день период, который имеет конкретное выражение в осадочных отложениях с определенным набором ископаемых остатков: все прочие подразделения архейского и протерозойского эонов именовются по основным событиям в геологической истории Земли, случившимся в те временные отрезки, а их границы имеют только радиометрическое выражение.

Главным отличием эдиакарской системы от других подразделений протерозойской эонотемы является обилие ископаемых организмов: разнообразные акритархи и другие водоросли, фосфатизированные эмбрионы Доушаньтоу, древнейшие ископаемые следы животных, первые скелетные остатки и, конечно, эдиакарская «мягкотелая фауна», или вендобиионты (*Vendobionta*). Именно эволюция последних предопределила начало и конец особого периода в летописи Земли, а драматичная история их открытия — установление эдиакарской системы. Впервые отпечаток подобного организма, получивший имя аспиделла (*Aspidella*), был найден еще в 1872 г. на Восточном Ньюфаундленде геологом Элканахом Биллингсом, пионером исследований кембрийских и более древних отложений в Северной Америке. Аспиделле, как и многим другим эдиакарским ископаемым, описанным до середины прошлого века, была уготована незавидная судьба: их не признавали за органические остатки (как случилось и с самой аспиделлой), а если признавали, то считали вмещающие отложения кембрийскими или даже более поздними. Такая участь постигла и знаменитую фауну Эдиакарских холмов, открытую в 1940-е гг. австралийским геологом Реджиналдом Сприггом, и суворовеллу (*Suvorovella*) — одно из самых необычных ископаемых среди всей странной докембрийской фауны, обнаруженное в 1960 г. на якутской реке Мае, и фосфатизированные многоклеточные микроостатки из Северной Монголии.

Лишь с установлением эдиакарской системы стало ясно, что подобные организмы населяли моря и океаны, прежде чем появились более понятные кембрийские скелетные животные.

Глава 13

## Задержка в развитии

Хотя эукариоты возникли в середине палеопротерозойской эры (2,1–1,8 млрд лет назад) и в течение мезо-неопротерозойского интервала постепенно становились разнообразнее и обильнее, их остатки встречаются не так уж часто. А вот осадочные слои эдиакарского периода буквально переполнены ископаемыми. Получается, что на протяжении миллиарда лет что-то тормозило темпы эволюции.

Американский геохимик Роджер Бюик, в 1995 г. изучавший мезопротерозойские отложения на северо-западе Австралии, даже охарактеризовал данный интервал словами Уинстона Черчилля, перефразируя историческое выражение премьер-министра Великобритании: «Никогда еще в истории Земли не случалось так мало за так много времени». А в научную литературу временной отрезок от 1,85 до 0,85 млрд лет вошел как «скупный миллиард».

Замерло накопление фосфоритов и гипсов, не образовывались шунгиты и другие богатые органическим веществом породы, даже оледенения прекратились (гуронская гляциоэра закончилась 2,24 млрд лет назад, а криогеновая началась лишь полтора миллиарда лет спустя). За время «скучного миллиарда» разнообразие акритарх — самой распространенной группы эукариот — оставалось практически неизменным, как и сами акритархи (одни и те же формы существовали от 0,4 до 1,1 млрд лет каждая), а темпы захоронения органического вещества были настолько низкими, что даже кривая соотношения углеродных изотопов превратилась в прямую, словно кардиограмма покойника (рис. 4.1е, м). Особенно это выпрямление бросается в глаза на фоне резких изотопных пиков Ломагунди-Ятулий (2,32–2,06 млрд лет назад), доходивших до +13‰ — предельного значения этого показателя за всю историю Земли (рис. 4.1е). Вполне возможно, что именно заторможенную эволюцию эукариот и невысокую их продуктивность мы и наблюдаем в виде спрямленной изотопной кривой.

Само по себе событие Ломагунди-Ятулий, отразившее в изотопной летописи захоронение значительных объемов неокисленного органического вещества, должно было предопределить дальнейший рост содержания кислорода в атмосфере, раз уж этот окислитель оставался невостребованным. Если предположить, что уровень этого газа, начиная с Великого кислородного события, постоянно повышался, как многие предполагали несколько лет назад (да и сейчас тоже), почему эволюция эукариот не спешила?

Современные геохимические и седиментологические исследования протерозойских отложений выявили, что темпы обогащения атмосферы кислородом были сильно преувеличены. Возьмем для примера два геохимических индикатора — уран и йод (а можно взять молибден, ванадий, рений, хром) — элементы, являющиеся показателями окислительно-восстановительной обстановки, время пребывания которых в океане на порядок превышает время перемешивания водных масс. В кислородной атмосфере уран в форме  $U^{6+}$  выносятся с суши и растворяется в бескислородных глубинах, а накопление этого элемента, восстановленного до  $U^{4+}$  в виде уранинита ( $UO_2$ ), прямо зависит от уровня его концентрации в водной толще. Йод в форме йодата ( $IO_3^-$ ) растворим только в водах, насыщенных кислородом, и лишь в этой форме улавливается карбонатами кальция; при понижении содержания кислорода  $IO_3^-$ -ион восстанавливается (микробами или фотохимическим путем) до иодида ( $I^-$ ), который с карбонатами не взаимодействует. Поэтому соотношение  $I/(Ca+Mg)$  можно использовать для установления окислительно-восстановительных условий на мелководье, тогда как данные по урану позволяют понять, что происходило в глубинах океана.

А теперь посмотрим, как вели себя индикаторы окислительно-восстановительного состояния среды на протяжении протерозойского зона. Оба элемента, уран и йод, образуют заметные концентрации в слоях Ломагунди-Ятулий (к этому же интервалу приурочены и крупнейшие месторождения урановых руд), но, можно сказать, сходят на нет, т.е. к фоновым показателям в земной коре, в отложениях «скучного миллиарда». Лишь с началом криогеновых оледенений их концентрация вновь начинает расти. Графики возрастного распределения в осадках  $U$  и  $I/(Ca+Mg)$  поэтому выглядят как двугорбые удавы: один горб приходится на Великое кислородное событие (2,32–2,06 млрд лет), другой — на неопротерозойский рост уровня кислорода (0,635–0,570 млрд лет). Между горбами — почти прямая (рис. 4.1в–д). Миллиард лет бескислородного океана.

Конечно, водная толща и тем более атмосфера не были полностью лишены этого газа (все-таки уже не встречается ни окатанный пирит, ни перемытый уранинит, но обычны краснокветы): верхние метры благодаря волнению и штормам постоянно аэрировались. Иначе бы эукариотам не то что эволюционировать, пусть и медленно, просто выжить было бы невозможно. Что находилось глубже? Океан Кэнфилда: закисные и сероводородные воды. Закисные, поскольку ионы железа ( $Fe^{2+}$ ) продолжали поступать из гидротерм, но не окислялись и оставались в растворе, создавая километровый донный слой, лишенный кислорода и обогащенный железом. Сероводородные, потому что пирит на суше все-таки окислялся до сульфата, который выносился в океан и вновь восстанавливался до сульфида, образуя сероводородный прослой между аэрируемым мелководьем и «железными» глубинами. Одновременно прибрежный (в пределах 100 км) слой растворенного сероводорода не давал  $Fe^{2+}$  просочиться в обогащенные кислородом поверхностные воды, превратиться в  $Fe^{3+}$  и осесть

в виде гидроокислов. Это явление, кстати, и обусловило конец «железного века» — времени формирования полосчатых железных руд (рис. 4.1и).

Трехэтажный океан мог, подобно «трехэтажному “Русскому слову”», как назвал Николай Эрдман издательство сытинской газеты в Москве на Тверской, стоять в веках. Что и случилось. Правда, изначально протерозойский океан был двухэтажным: кислородный верхний слой и закисный нижний, который около 1,85 млрд лет назад частично заместился сероводородным (современным аналогом подобного водоема служит Черное море). В отложениях такого океана изотопная подпись сульфатовосстанавливающих бактерий обрела четкость: значения  $\Delta^{34}\text{S}$  (разница между показателями соотношения изотопов серы —  $\delta^{34}\text{S}$  — в сульфидах и сульфатах) достигли  $-45\%$  против архейских  $-20\%$ . Эта разница и указывает на активность восстановителей сульфата. Как результат, из морских отложений исчезли сульфаты кальция (гипс и ангидрит), появившиеся было в начале палеопротерозойской эры.

При таких условиях из-за низкого содержания биогенных элементов упала продуктивность цианобактерий и первых водорослей, что и выразилось в выпрямлении изотопной кривой углерода. (Такие лимитирующие элементы, как Mo, Zn, Cu и Cd, либо плохо растворяются в бескислородной среде, либо быстро связываются HS<sup>-</sup> и уходят на дно, а PO<sub>4</sub><sup>2-</sup> реагирует с FeOOH.) Кроме того, низкое содержание в океане меди, необходимой цианобактериям для завершения цикла денитрификации (превращения N<sub>2</sub>O в N<sub>2</sub>), могло привести к тому, что в атмосфере оказалось в 15–20 раз больше закиси азота, чем сейчас. При низком уровне кислорода, несмотря на распад молекул N<sub>2</sub>O под действием солнечных лучей, этот парниковый газ концентрировался в атмосфере, так же как и CH<sub>4</sub>, другой побочный продукт бактериальной деятельности в закисно-сероводородном океане. Земля согрелась вновь, хотя Солнце все еще оставалось слабым (примерно 85% от современного уровня), и не остывала вплоть до криогенового периода.

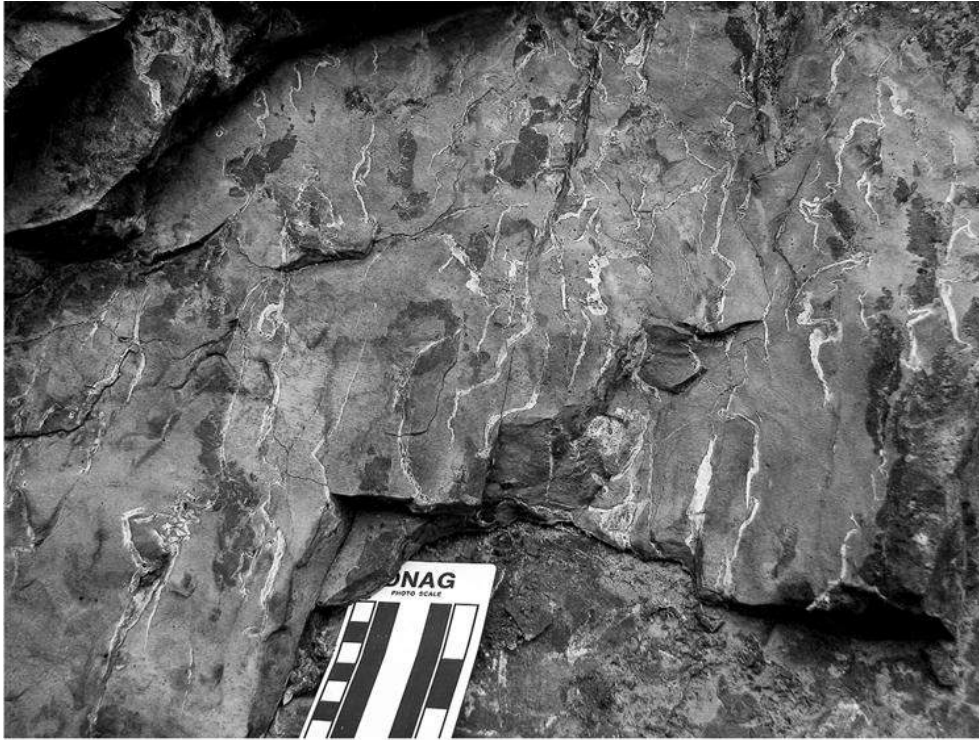
Основными производителями органического вещества стали аноксигенные фототрофы (например, зеленые и пурпурные серные бактерии). Последние используют H<sub>2</sub>S и окисляют его на свету до S<sub>0</sub> или SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>. Как видно, кислород побочным продуктом такого фотосинтеза не является, потому подобные микробы и называются «кислороднеобразующими» — аноксигенными. (Возможно, и первые цианобактерии использовали ту же фотосистему, которая мало чем отличается от их фотосистемы II, переключающейся при необходимости с расщепления воды на сероводород.) Так что кислород вполне закономерно не накапливался. Более того, аноксигенные фототрофы перехватили у цианобактерий поток азота, поступавшего в виде NO<sub>3</sub><sup>-</sup> и NH<sub>4</sub><sup>+</sup> из глубин океана, и те, оставшись на голодном пайке, еще больше снизили свою продуктивность (азот жизненно необходим как основа аминокислот), а значит, упал и побочный выход кислорода.

Не только океан остался закисным и сероводородным. Такая же обстановка складывалась в мелководных озерах, что предопределялось довольно низким уровнем кислорода в атмосфере. При невысокой, менее 0,02–0,2%, концентрации этого газа не происходит окисление Cr<sup>3+</sup> до Cr<sup>6+</sup>, сопровождающееся фракционированием изотопов —  $\delta^{53}\text{Cr}$  (53Cr/52Cr), и, как следствие, признаки такого процесса в палеопочвах того времени отсутствуют.

С учетом всех приведенных показателей, в течение «скучного миллиарда» содержание кислорода в атмосфере вряд ли превышало 0,02% (или 0,1% от современного уровня). Кислород просто не мог накапливаться — огромные его объемы расходовались на окисление железа, содержавшегося в мафических породах на суше, а также урана, сульфидов, многих других элементов и соединений. Раннепротерозойская «кислородная оттепель» продлилась недолго.

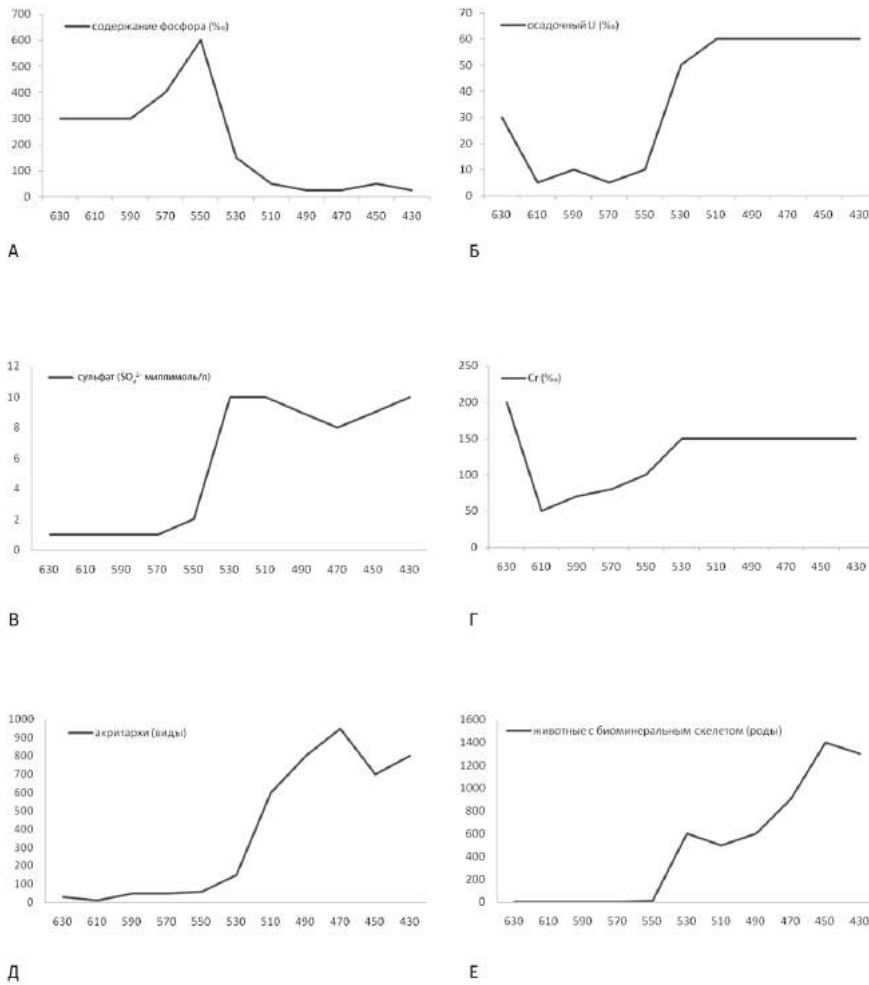
А наиболее твердым подтверждением бескислородных обстановок являются сами геологические породы. Например, для ранне- и мезопротерозойских морских отложений типичны структуры «коренных зубов» — причудливая система трещин в карбонатах, заполненных тонкими слойками изометричного морского цемента (рис. 13.1). Очевидно, что затвердевшие на дне осадки, скорее всего, растрескивались в результате подводных землетрясений. Почему же тогда «коренные зубы» сидят только в карбонатах определенного возраста, если Землю трясло всегда? Для уникальных явлений должны существовать не менее уникальные объяснения. Скажем, если по трещинам просачивался метан, то сульфатовосстанавливающие бактерии и метанооксиляющие археи, предпочитавшие бескислородные условия, быстро заселяли образовавшиеся пустоты и, окисляя просачивавшийся

газ, могли бы способствовать садке одной из нестабильных форм карбоната кальция — фатерита, магниального кальцита или арагонита:

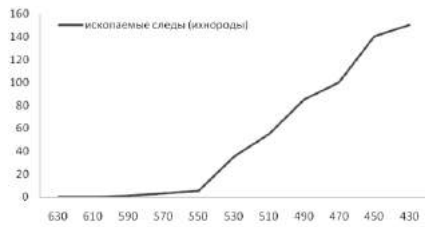


**Рис. 13.1.** Карбонатные осадочные структуры «коренных зубов»; тоний (1,0–0,7 млрд лет); р. Юдома, Якутия

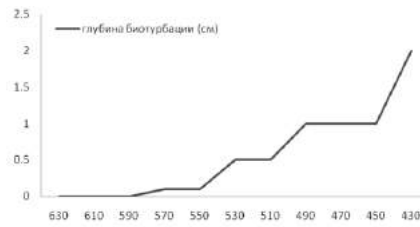




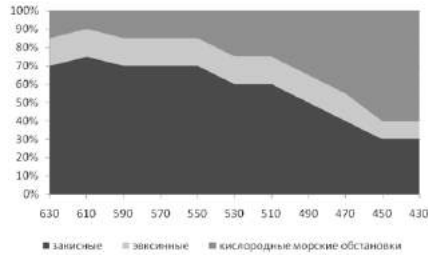
**Рис. 13.2.** Изменения содержания фосфора в океане, кислорода в атмосфере, основных показателей окислительно-восстановительных условий и состава океана и атмосферы, а также эволюционные преобразования организмов в эдиакарском-силурийском периодах (630–430 млн лет назад): а) содержание фосфора в морских кремнистых отложениях; б) содержание осадочного урана в углеродистых сланцах; в) содержание растворенного сульфата в океане и г) содержание хрома в морских сланцах — показатели насыщенности океана кислородом; д) видовое разнообразие акри-



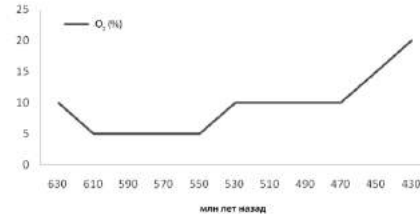
Ж



З



И



К



Л

тарх — фитопланктона; е) родовое разнообразие морских животных с биоминеральным скелетом; ж) разнообразие ископаемых следов — показатель многообразия поведенческих актов; з) глубина биотурбации — переработки животными морских отложений; и) относительное сочетание в океане закисных, сероводородных (эвксинных) и кислородных обстановок; к) содержание кислорода в атмосфере; л) изотопная подпись углерода — показатель продуктивности биоты

И как раз на дне протерозойского океана установились уникальные условия, где в бескислородной обстановке могли сосуществовать подобные микробные сообщества, оставившие еще один неизгладимый след своей жизнедеятельности — шурамскую углеродную аномалию возрастом 565–550 млн лет. Вади-Шурам — это один из богатых нефтью районов на востоке Омана. Здесь при нефтепоисковых работах, которые включают тщательные геохимические исследования, эту аномалию, достигающую  $-12\text{‰}$   $\delta^{13}\text{C}$ , и обнаружили (рис. 13.2л). Позже выяснилось, что резкий отрицательный сдвиг изотопной подписи присутствует в разновозрастных карбонатах повсеместно. Еще более удивительным оказалось то, что аномалия охватывала существенный временной интервал — около 8 млн лет. Для того чтобы рассчитать ее длительность, были использованы методы циклостратиграфии, позволяющие определить скорость накопления морских осадков (в данном случае — 0,05–0,08 м за 1000 лет) исходя из периодичности орбитальных циклов Земли.

Осталось только объяснить, как в течение 8 млн лет поддерживались столь отрицательные соотношения изотопов углерода. Ведь для этого должно было накопиться столько органического вещества, что на его окисление потребовалось бы в несколько раз больше кислорода, чем его содержится во всей современной атмосфере и гидросфере, вместе взятых. А речь ведь идет о почти бескислородных временах. Однако шурамская аномалия сопровождается и заметным отрицательным сдвигом в изотопной подписи серы, причем как в сульфатах, так и в сульфидах.

Значит, дело не в объемах захороненного органического вещества, а в тщательности фракционирования изотопов серы и углерода: без сульфатвосстанавливающих микробов в появлении этого феномена не обошлось, причем только в том случае, если им старательно помогли метанобразующие археи и метанооксиляющие бактерии. Если эти прокариотные сообщества были изолированы в глубинах океана, а так, учитывая его трехэтажное строение, и было, то совместными усилиями они и смогли добиться столь невероятно отрицательных показателей.

Есть и еще более внушительные свидетельства своеобразия протерозойского морского осадконакопления — целые горные массивы.

Глава 14

## Доломитовые Альпы

Многие минералы названы в честь регионов, где были открыты или получили распространение (мусковит — от Московии, где эту слюду вставляли в окошки; антарктицит — от Антарктиды; висмутин — от рудника Визенматт в Германии, и от него же произошло название металла висмут). Однако Доломитовые Альпы — горы на северо-востоке Италии — сами получили имя по наиболее обычному в этом и других альпийских горных массивах минералу — доломиту  $[\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2]$ .

Доломит часто встречается не только в Альпах: это один из самых распространенных на планете минералов, почти нацело слагающий одноименную осадочную породу. Минерал же назван в честь французского геолога Деода де Доломье, изучавшего Северную Италию во второй половине XVIII в. и обратившего внимание на странную породу: очень похожа на известняк (карбонат кальция), но в кислоте растворяется плохо. Поскольку доломит не очень чувствителен к слабым кислотам, включая воду, эта порода часто образует скальные останцы. Особенно много таких останцев сложено нижнетриасовыми (в Альпах как раз они и преобладают) и протерозойскими доломитами. И не только венчающего типа.

По всему миру — на Сибирской платформе и платформе Янцзы (Южный Китай), по периферии Гондваны (Испания, Марокко, Оман, Иран, Индия) и в западной части Лаврентии (Северная Америка) — при переходе от эдиакарских отложений к кембрийским белые и желтые доломиты довольно резко сменяются красными, зелеными или иссиня-черными известняками и фосфоритами. Конечно, эта внезапная, глобальная «смена парадигм» давно притягивала взгляды ученых: были написаны сотни статей о природе этого явления, а загадку доломитов объявили одной из самых неразрешимых проблем седиментологии. Однако в большинстве своем авторы опирались на представления о том, как доломиты образуются в наши дни — либо в условиях себхи (засолоненного побережья при повышенных температурах, как в Персидском заливе), либо при вторичном замещении в известняках части ионов кальция на магний (опять же повышенные температуры и минеральные растворы). Исходя из физико-химических расчетов предполагалось, что доломит с совершенной кристаллической решеткой вообще не может осаждаться в «комнатных условиях» — прямо из морской воды: для его кристаллизации в больших объемах требуется огромная активационная энергия, уровня которой ионы достигают только в теплом перенасыщенном растворе. И чем выше температура, тем быстрее идет реакция. Раз так, «доломитовые моря» — это время больших концентраций углекислого газа в атмосфере, парникового эффекта и жаркого климата. Или просто результат «старения» отложений: чем больше возраст карбонатов, тем выше вероятность, что они затронуты вторичными преобразованиями. Например, в нижнекембрийских отложениях доломитизации подверглись многие рифовые комплексы, поскольку известковые скелеты организмов-рифостроителей и отчасти морской цемент имели высокомагнезиальный состав. При этом, конечно, от первичных скелетов и кристаллов остаются лишь невразумительные пятна.

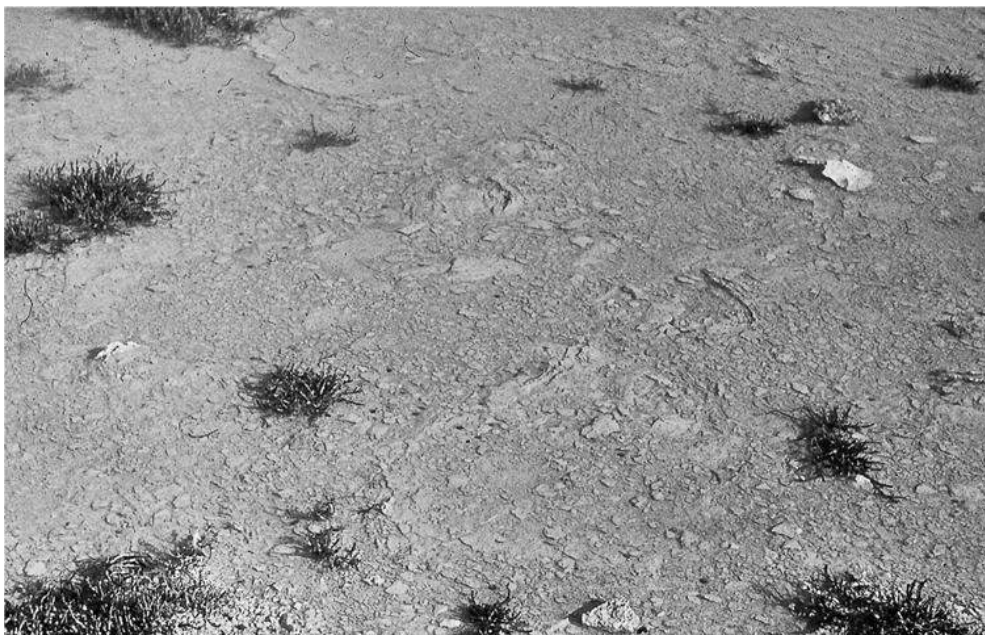
Однако временное распространение доломитовых толщ совершенно не совпадает с парниковыми эрами, а криогеновые и эдиакарские доломиты не производят впечатления сильно измененных отложений: в них прекрасно различимы очень тонкие первичные структуры — корочки морского цемента, где виден каждый кристалл, косослоистые оолитовые пески, обильные бактериальные маты (рис. 14.1).





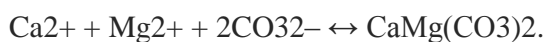
**Рис. 14.1.** Структуры морских доломитов; эдиакарий (545 млн лет); р. Юдома, Якутия: а) косая слоистость; б) бактериальные маты; в) полость, заполненная первичным морским цементом

Может, в этих структурах и кроется секрет доломитов? Действительно, на Земле есть силы, способные преодолеть вроде бы незыблемые ограничения физико-химических реакций. Это, конечно, организмы: в современных лагунах Те-Куронг (Южная Австралия) и Вермелья (Бразилия) бактериальные сообщества не только образуют строматолиты, но и создают их из... доломита (рис. 14.2). Причем лагуны эти не отличаются повышенными температурами. Если в естественных условиях бактерии-доломитообразователи обнаружили лишь в самом конце прошлого века, то экспериментально процесс был доказан еще в 1908 г. российским микробиологом Георгием Адамовичем Надсоном. Кстати, попытки вырастить доломит, воспроизводя условия себхи с использованием раствора, перенасыщенного ионами магния и карбоната, и высокие темпы испарения, успехом не увенчались: получался исключительно арагонит, в кристаллическую решетку которого магний вообще не входит.

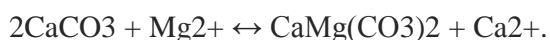


**Рис. 14.2.** Формирование доломитовых отложений; лагуны Те-Куронг, Южная Австралия

Образование доломита можно описать следующей формулой:

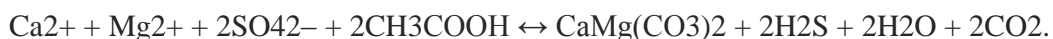


Или в случае вторичного замещения:



Но для протекания этих реакций, как уже отмечалось, требуются повышенные температуры. Сульфатвосстанавливающие бактерии условия «игры» меняют: изымая  $\text{SO}_4^{2-}$ , который, как более активный, конкурирует с  $\text{HCO}_3^-$  за  $\text{Mg}^{2+}$  и тем самым препятствует осаждению доломита, они создают бескислородную щелочную среду. В таких условиях при «комнатной» температуре и преодолевается кинетический барьер кристаллизации этого минерала, поскольку  $\text{SO}_4^{2-}$  затем восстанавливается до  $\text{H}_2\text{S}$ , а  $\text{Mg}^{2+}$  снова высвобождается и реагирует с  $\text{HCO}_3^-$ , выделяющимся при обмене веществ. Все, что нужно сульфатвосстанавливающим бактериям (а именно они способствуют формированию доломитовых кристаллов), — это приток ионов кальция, магния и сульфата, а также наличие органического вещества. Ионы в достаточных объемах поступают с суши, а органика образуется при жизнедеятельности других членов бактериального сообщества и за счет отмершего планктона. Дело остается за малым — изменить параметры среды так, чтобы на дне водоема начали развиваться зародыши кристаллов (менее 5 мкм величиной). В меньшей степени создавать среду, благоприятную для осаждения доломита, способны аэробные галофильные бактерии и метанобразующие археи.

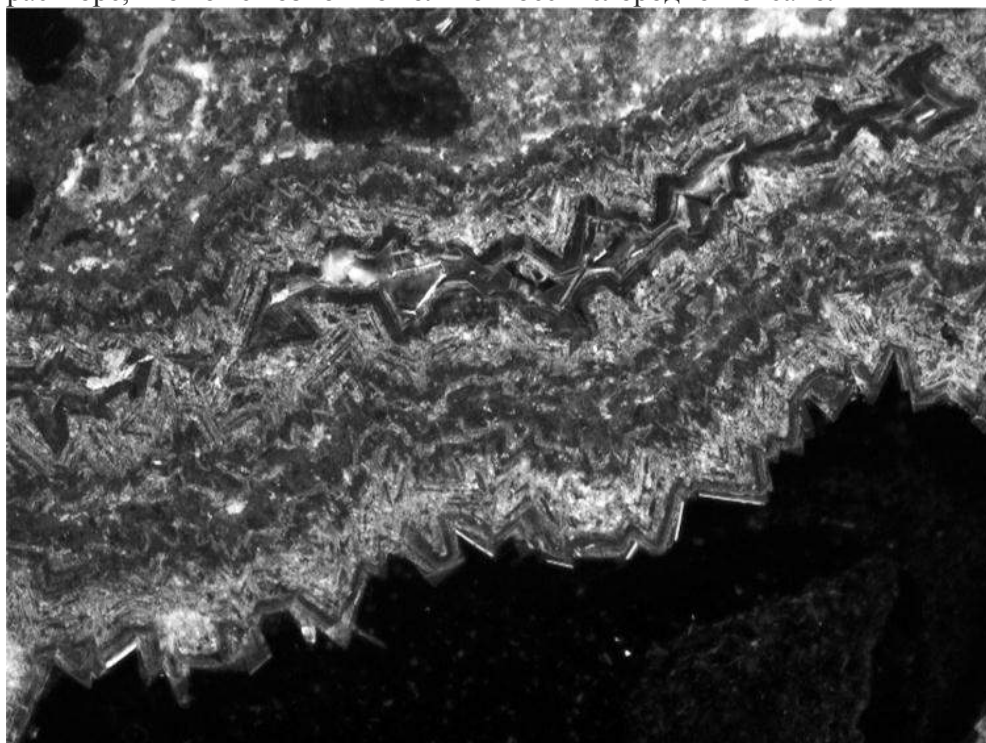
В общем виде эту цепь реакций можно записать так:



Как следует из формулы биохимических преобразований, результатом деятельности подобных микробных сообществ являются не только доломитовые отложения, но и бескислородная сероводородная среда, а также выход углекислого газа (рис. 13.2в, и).

Следы именно таких обстановок и сохранили криогеновые и эдиакарские доломиты. Сами доломитовые кристаллы тоже не вполне обычны: они удлиненные и содержат обильные включения, а зоны роста у них имеют совершенную ромбоэдрическую форму. Особенно хорошо зональность самых ранних (по времени образования) доломитовых кристаллов выявляет катодоллюминесцентный анализ тонких срезов образцов морского цемента (рис. 14.3). Тусклые

люминесцентные зоны отличаются повышенным содержанием железа и марганца, а яркие — только марганца. Следовательно, во время роста кристаллов ионы этих элементов находились в растворе, что тоже возможно только в бескислородном океане.



**Рис. 14.3.** Тонкий срез доломитового слепка скелета *Suvorovella aldanica* в катодолюминесцентном проходящем свете; эдиакарий (545 млн лет); р. Мая, Якутия

Конечно, этот вывод необходимо подтвердить и с помощью других методов — проанализировать, как меняются соотношение  $I/(Ca+Mg)$ , активного железа (Fea) к общему содержанию этого элемента ( $\Sigma Fe$ ) в породе и другие геохимические показатели, причем не только в доломитах, но и в других отложениях того времени (рис. 13.2б, г, и). Fea включает этот элемент в пиритах, а также железо, активное на ранних стадиях диагенеза, т.е. образующее окислы, карбонаты и магнетит. Эмпирически выявлено, что соотношение  $Fea/\Sigma Fe > 0,38$  соответствует бескислородным условиям, а  $Fea/\Sigma Fe < 0,22$  — кислородным; промежуточные показатели истолковать трудно. Кроме того, высокая доля пиритовой составляющей (Fep) в активном железе указывает на сероводородные условия ( $Fep/Fea > 0,7-0,8$ ). И все эти вещественные данные свидетельствуют: да, океан позднекриогеновой-эдиакарской поры (740–550 млн лет назад) был доломитовым (с повышенным содержанием магния по отношению к кальцию) и бескислородным — закисным на глубине, сульфидным ближе к поверхности.

Несмотря на неблагоприятную (правда, исключительно с нашей точки зрения) обстановку, своеобразная жизнь протекала и в сероводородных морях. Внушительным прижизненным памятником сероводородным микробным сообществам служат криогеновые доломитовые рифы. Такие рифы совсем не были похожи на постройки губок или кораллов, даже на сооружения цианобактериальных сообществ: гигантскими — до 400 м высотой — крутыми подводными стенами они опоясывали австралийскую часть Гондваны и Лаврентию, не приближаясь к поверхности моря ближе чем на 150 м. Гребни этих «мегалитов» были сложены доломитовыми строматолитами, фундамент — странными каменными пузырями, тоже доломитовыми. И в холодноводных морях развивались подобные сообщества, хотя доломит там, конечно, почти не формировался. Например, на Балтии на сероводородные условия указывают обильные и разнообразные, переполненные кристалликами пирита оболочки и чехлы серных бактерий — коккоидных, возможно, пурпурных и нитчатых зеленых. А вот остатки каких-либо животных в этих отложениях отсутствуют.

Уровень кислорода повышался постепенно, и даже в палеозойскую эру вплоть до начала каменноугольного периода содержание этого газа в атмосфере колебалось от 4 до 13% (рис. 13.2к). В течение эдиакарского и кембрийского периодов рост содержания кислорода был

замедленным, и резкие скачки перемежались с длительными интервалами, когда открытый океан был закисным и сероводородным (рис. 13.2и). Первые такие «всплески» последовали за маринийским и гаскьским оледенениями (около 635 млн и 580 млн лет назад), остальные отвечали эпизодам, когда захоронение неокисленного органического вещества шло повышенными темпами (540, 530 и 520 млн лет назад). Об этом можно судить по синхронным положительным сдвигам в изотопной подписи углерода (до +4‰) и серы (до +20‰), т.е. по обогащению океана тяжелыми изотопами за счет легких, которые потребляли, соответственно, фототрофы и восстановители сульфата (рис. 13.2в, л). Если рассчитать, каким объемам выделенного кислорода отвечают такие изотопные соотношения, то получится около 4–13%.

И все-таки большая часть океана оставалась анаэробной. Удивительно, что в таком океане организмы жили и эволюционировали.

Глава 15

## Эмбриональная стадия Земли

Не только мощные отложения доломитов по всему миру отражают необычность морских обстановок эдиакарского периода. Особое место среди осадочных пород этого интервала и начала следующего, кембрийского, периода занимают фосфориты. Четвертая часть мировых запасов этого ценнейшего сырья для получения удобрений и горючих веществ (в прежние годы оно использовалось также для производства фотохимических реактивов) сформировалась в то время — 635–500 млн лет назад (рис. 13.2а). Содержание фосфата в пересчете на пентоксид фосфора (P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>) в месторождениях эдиакарско-раннекембрийского возраста (а их насчитывается более 350) составляет от 15 до 35%, а запасы пяти самых крупных из них оцениваются более чем в 1010 кг для каждого (промышленными залежами фосфоритов считаются отложения, содержащие более 9% пентоксида). Две другие эпохи фосфатонакопления приходятся на пермский период и на юрско-четвертичный интервал.

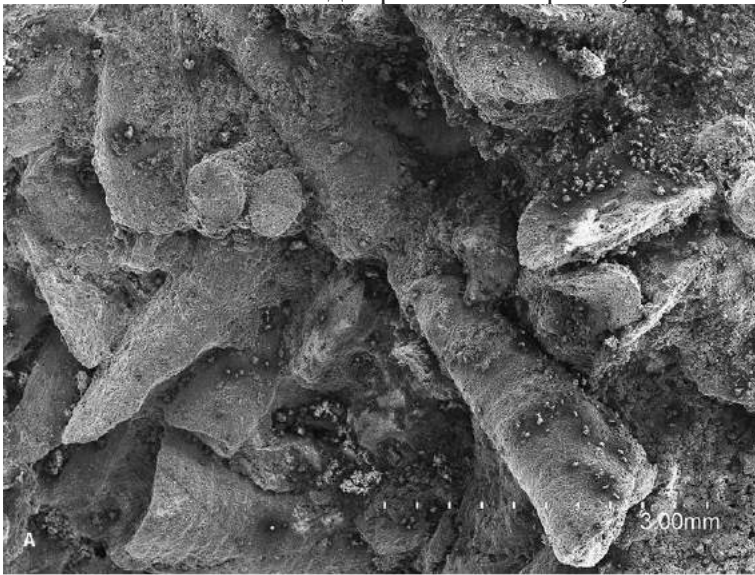
Именно юрские фосфориты в 1829 г. привлекли внимание геолога Уильяма Бакленда на южном побережье Англии. Он писал: «Свидетельство борьбы между собой обитателей нашей планеты, не пресекавшейся из поколения в поколение, — нетленный фосфатный помет, образовавшийся из их переваренных скелетов, который остался замураван в веществе и в фундаменте вечных холмов» — и позднее предположил, что фосфатизированный помет древних существ может использоваться для удобрения быстро истощавшейся почвы. Лишь когда его совету последовали во второй половине XIX — начале XX в. и в Центральной России стали разрабатывать залежи меловых фосфоритовых конкреций (минеральных, обычно округлых стяжений, которые образуются вокруг органических остатков), стало ясно, что масштабы фосфатонакопления вряд ли сопоставимы с деликатным механизмом их образования, предложенным Баклендом.

Советский геохимик Александр Васильевич Казаков в 1937 г. пришел к выводу, что фосфориты формируются иначе — в результате явлений, связанных с океаническим апвеллингом, как называют этот процесс теперь (англ. upwelling — подъем вод). Фосфор, как уже отмечалось в предыдущей главе, — один из важнейших биогенных элементов, без которого невозможно образование органического вещества, поэтому время его пребывания в океане ограничивается 10 000 годами: в виде ортофосфат-иона (PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>) весь элемент поглощается бактериями и водорослями. Поступает же он только за счет выветривания континентов, главным образом кислых силикатных минералов (потому фосфориты полностью отсутствовали в архее). Далее вместе с органическим веществом фосфат уходит в глубины и при разложении органики вновь возвращается в раствор. В современном океане благодаря органическому «дождю» в год накапливается до 21×10<sup>3</sup> кг фосфата на 1 км<sup>2</sup>. Обогащенные фосфатом холодные подкисленные донные воды как часть системы океанических течений поднимаются вверх у западных берегов континентов. Это и есть апвеллинг. В зонах апвеллинга, особенно у берегов Перу–Чили и Намибии, «созревает» новый обильный урожай фитопланктона, на котором развиваются личинки разных животных и т.д. — по всей пищевой цепочке вплоть до крупных моллюсков, ракообразных и рыб. Именно поэтому, хотя зоны апвеллинга занимают всего 12% площади океана, на них приходится 50% продуктивности океана, чем пользуется человек. Фосфат же



отчасти возвращается на сушу в виде помета морских рыбадных птиц — гуано, являющегося ценнейшим удобрением.

Не весь растворенный фосфат в зонах апвеллинга потребляется организмами: часть его реагирует с бикарбонатом и оседает в виде минеральных корок и конкреций франколита [упрощенная формула —  $\text{Ca}_5[\text{PO}_4, \text{CO}_3]_3\text{F}$ ]. Этот процесс происходит на глубине 300–400 м, на переходе от внешнего шельфа к континентальному склону при насыщении поровых растворов ионами  $\text{Ca}^{2+}$  и  $\text{PO}_4^{3-}$ . Именно к таким глубинам привязаны в большинстве своем фанерозойские залежи фосфоритов. Эдиакарско-кембрийские — другие. Они формировались в весьма мелководных условиях — там, где образовывался доломит, перекачивались валы оолитовых песков, накапливались ракушняки (кембрий), обитали цианобактерии и водоросли или росли строматолиты (рис. 15.1), что, в общем-то, неудивительно, ведь сероводородный слой был тогда намного ближе к поверхности. Все эти отложения тоже стали фосфатными в результате последующей циркуляции минеральных растворов. (Лишь микроструктура раковин и повышенное содержание в них кальция и магния свидетельствуют о первично арагонитовом или магнезиально-кальцитовом составе.) А строматолиты, видимо, сразу фосфатными и росли: в них нередко сохраняются остатки биоматов и бактериальных клеток, которые, как мы уже знаем, могли способствовать садке разных минералов, включая фосфатные.



**Рис. 15.1.** Морские кембрийские фосфориты (540 млн лет): а) ракушняк (длина раковин до 3 мм); Иберийские горы, Испания; б) доломитово-фосфоритовые отложения; пров. Юньнань, Китай

Крупнейшие эдиакарско-кембрийские месторождения известны в Южном Китае, Вьетнаме, Монголии, Южной Сибири, Казахстане, Индии, Пакистане, Иране, Омане, Западной Африке (от

Алжира до Сенегала и Буркина-Фасо), Бразилии, Австралии. Все эти регионы располагались на периферии большого южного материка Гондваны, который состоял из Африки, Индийского субконтинента, Южной Америки, Австралии и Восточной Антарктиды: одни — на континентальном шельфе самой Гондваны, другие — на небольших массивах (микроконтинентах) и даже отдельных подводных горах между Гондваной и Сибирью. Ныне останцы микроконтинентов впаены в горные массивы Монголии, Казахстана и Южной Сибири. Механизм апвеллинга, конечно, мог бы работать на подводных горах, некоторых микроконтинентах и в отдельных областях Гондваны. Но отнюдь не везде одновременно. Более того, повышенное содержание фосфата, а также скопление фосфоритовых конкреций и наличие тонких фосфатных пластов отмечается и там, где промышленных залежей фосфоритов нет: в Западной Европе (это, впрочем, тоже периферия Гондваны), Балтии (Северная и Восточная Европа), Авалоне (древний континент, включавший самые восточные части Северной Америки, Уэльс и Англию) и Лаврентии (остальная Северная Америка, Шотландия и часть Шпицбергена).

Отчасти своеобразие эдиакарско-кембрийского фосфатонакопления было связано с недавно закончившимися оледенениями: таяние крупных масс льда всегда приводит к сбросу в океан больших объемов биогенных элементов, миллионами лет скапливавшихся во льду в виде пыли. Не могло не сыграть свою роль и формирование Гондваны: в результате коллизии южноамериканских и африканских кратонов 650–590 млн лет назад появился внушительный Панафриканско-Бразильский суперхребет (6000 км длиной при ширине 400–800 км), а затем (580–515 млн лет назад) на стыке Африки с Аравией, Индией и Антарктидой — не менее протяженный Трансгондванский (8000 км длиной и до 1500 км шириной). Образовалось и несколько хребтов поменьше. Высокие темпы роста и одновременно эрозии горных массивов выявляет ползущая вверх изотопная подпись стронция, сопоставимая с аналогичной кайнозойской, отражающей вздымание Гималайско-Тибетского плато. Из продуктов разрушения только Трансгондванского хребта могло получиться  $10 \times 10^{10}$  м<sup>3</sup> осадочных пород — достаточно, чтобы покрыть 10-метровым слоем, скажем, площадь современной Сибири. Кислые магматические горные породы, слагавшие ядра этих горных массивов, тоже служили источником фосфата, вымывавшегося в результате их выветривания. Наконец, история с доломитами показывает, что океан был по большей части закисный с низким содержанием сульфатов (рис. 13.2а, в, и). А ведь именно активные сульфаты препятствуют не только осаждению доломита, но и фосфатных минералов: вместо франколита из раствора выпадают гипс и ангидрит, забирающие ионы кальция.

Изучение состава фосфоритов того времени показало, что фосфор попадал на дно не только с органическим веществом (уж больно много фосфора накопилось — столько в органике нет), но и на «железном шаттле». Оксигидроксид железа (FeOOH) связывал ортофосфат-ионы и увлекал их на глубину. В бескислородном водном слое фосфат высвобождался (так как FeOOH реагировал с HS<sup>-</sup>), концентрировался, и, поскольку этот слой находился недалеко от поверхности, любой подъем вод (т.е. формально опять же апвеллинг), особенно высокий прилив, приводил к насыщению мелководья фосфатом. Поскольку эта зона океана была сероводородной, здесь при окислении сульфида возникал избыток H<sup>+</sup>, водный слой подкислялся и фосфатные минералы получали преимущество над карбонатом кальция. И на границе окислительно-восстановительных обстановок росли фосфатные корки, образовывались конкреции и происходила фосфатизация остатков организмов. Кроме того, как показали эксперименты, присутствие таких остатков ускоряло осаждение аморфного фосфата, который позднее кристаллизовался.

Однако в формировании и современных, и, вероятно, древних фосфоритов существенную роль играли нитчатые серные бактерии, плотные скопления которых покрывают тысячи квадратных километров континентального шельфа на краю окислительной и восстановительной зон. В кислородной среде они запасают для своих нужд NO<sub>3</sub><sup>-</sup> и PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>, а затем на длительное время перебираются в сероводородную обстановку, где для удержания нитрата и полифосфата используют энергию, полученную при окислении HS<sup>-</sup> до S<sub>0</sub>. После отмирания микробов гидролиз бактериального полифосфата ведет к быстрому осаждению франколита, кристаллы которого покрывают и чехлы самих бактерий, и остатки других организмов. Например, поселения современных гигантских бактерий тиомаргарит (*Thiomargarita*) в зонах апвеллинга способны накопить 0,05 кг фосфора на 1 кг сухого осадка, что соответствует месторождениям с

25%-ным содержанием фосфата. Правда, это не нитчатая бактерия, а в эдиакарских фосфоритах встречаются именно фосфатизированные нитевидные чехлы с включениями серы.

С усилением аэрации океана в кембрийском периоде отложений фосфоритов становилось все меньше (они практически исчезли около 500 млн лет назад), фоновое содержание фосфата в отложениях сократилось в 8 раз, прекратилась и фосфатизация органических остатков.

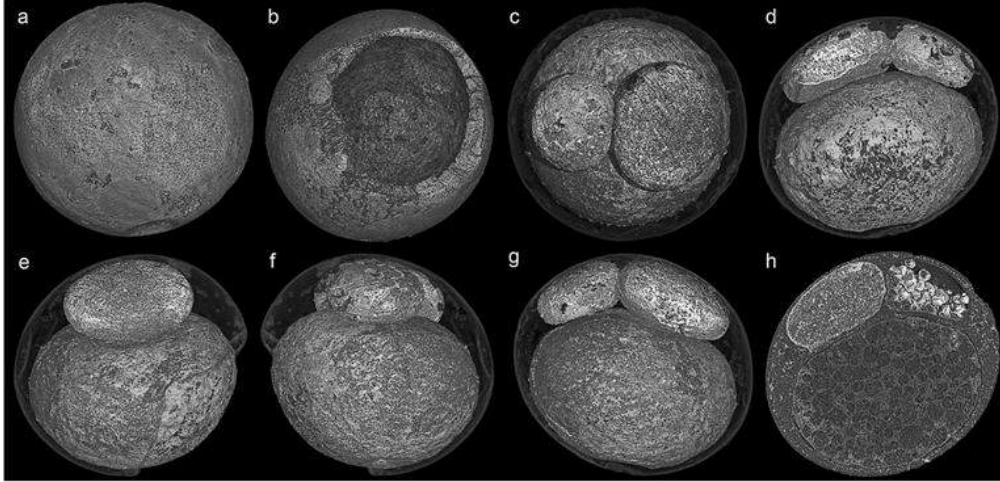
Но прежде всеобщая фосфатизация всех и всего вызвала еще одно небывалое явление, которого не было ни до, ни после, — образование несметного числа фосфатных слепков. Эти слепки, своего рода посмертные маски, запечатлели не только внешний вид вымерших организмов, но их внутреннее строение вплоть до отдельных клеток и даже субклеточных структур — ресничек, некоторых органелл. Случилось это благодаря быстрому развитию микрокристаллов (менее 1 мкм длиной) франколита на органическом субстрате, в том числе на клеточных оболочках. В юрских, меловых и кайнозойских отложениях, в третью фазу фосфоритообразования, тоже возникали фосфатные слепки организмов с великолепно сохранившимися деталями тканевого и клеточного строения, но все это были достаточно крупные животные — рыбы, морские ящеры, птерозавры. Их распадающиеся ткани, наверное, и служили источником фосфата, как почти два века назад предположил Бакленд. Размеры же кембрийских и особенно эдиакарских ископаемых редко превышали 1 мм. Это могли быть даже эмбрионы и одноклеточные существа. Зато их число и масса в миллиарды раз превосходили любые скопления фосфатных слепков последующих периодов.

Важнейшие «залежи» таких остатков обнаружены в Южном Китае, Северной Монголии и Восточной Сибири. В раннекембрийских фосфоритах находят немало разных эмбрионов, в основном головохоботных червей и кишечнополостных, встречаются также мелкие членистоногие и их личинки, пятиустки, тихоходки, сохранившие все детали строения вплоть до мельчайших щетинок и пор (менее 1 мкм величиной); от крупных особей остаются только фрагменты конечностей менее 2 мм. Этот тип минерализации организмов получил название «эрстен» — по одному из шведских местонахождений, где был впервые установлен в 1960-е гг.

Самыми древними и интересными являются фосфориты Венъян возрастом 610–600 млн лет, в которых нашли фосфатизированные акритархи, красные водоросли, цисты (крепкие оболочки, в которых некоторые организмы переживают неблагоприятные условия) и странные многоклеточные микроскопические шарики. Мощный, с десятков метров, пласт фосфоритов, относящийся к формации Доушаньтуо, залегает в горах китайской провинции Гуйчжоу. Пласт, конечно, разрабатывается для производства удобрений и, наверное, был бы весь уже исчерпан, если бы в нем не оказались эти окаменелости. Принадлежность встречающихся там ветвистых агрегатов из округлых телец (несколько миллиметров величиной) к красным водорослям определяется по отчетливому разделению таллома на коровый (внешний) слой и сердцевину, сложенные многочисленными призматическими клетками, а также по структурам, напоминающим карпогоны (женские органы размножения) и тетраспорангии (тетрада — четыре клетки, осуществляющие бесполое размножение) современных водорослей. Эти красные водоросли устроены намного сложнее, чем мезопротерозойские бангиевые, и, вероятно, представляют собой первые флоридеи. Округлые тельца (менее 1 мм размером) с полигональным узором на поверхности, скорее всего, являлись цистами планктонных многоклеточных водорослей: у них есть шипы на поверхности, обеспечивающие плавучесть, а внутри — тысячи мелких клеток, образовавшихся при палинтомическом делении (при таком делении по мере возрастания числа клеток их размер уменьшается). Причем, как у некоторых современных зеленых водорослей, в этих окаменелостях различаются репродуктивные клетки и неспособные к размножению соматические. Последние начинают делиться еще внутри цисты и образуют над новыми клеточными скоплениями свои оболочки. Подобные дочерние колонии специалисты назвали «матрешками».

А вот разгадать природу других многоклеточных шариков оказалось непросто. Эти микросферы (обычно 300–650 мкм в поперечнике), состоящие из еще более мелких сфер, были описаны как эмбрионы. Однако внешне так могли бы выглядеть и водоросли, и гигантские серные бактерии — обитатели зон апвеллинга, и даже естественные стяжения фосфатного минерала. С помощью фазово-контрастной синхротронной микротомографии некоторых венъянских микрообъектов в рентгеновском спектре излучения удалось увидеть, что неправильно-эллипсоидные 32-клеточные формы действительно напоминают эмбрионы со

следами дробления на микромеры, сосредоточенные у одного полюса, и макромеры, цепочкой расположенные у противоположного полюса, ближе к «брюшной» стороне (рис. 15.2). В эмбрионах двустороннесимметричных животных такая цепочка предшествует закладке кишечника, тогда как микромеры дают начало покровным клеткам. Встречаются и другие возможные эмбрионы: у них на одном полюсе сосредоточены микромеры, образующие почти плоскую «кепочку», а на противоположном расположена пара гораздо более крупных макромеров. Такие эмбрионы благодаря неполному (меробластическому) дроблению дискоидального типа развиваются у разных современных животных, раннее развитие которых протекает через стадию богатого желтком яйца; желток и сосредоточен в макромерах, а микромеры делятся, как бы растекаясь тонким слоем по их поверхности и образуя подобие диска — «кепочки». Нечто, напоминающее желток с многочисленными слоями цитоплазмы, обнаружено и у венъянских эмбрионов.



**Рис. 15.2.** Фосфатизированные эмбрионы (диаметр 400 мкм); эдиакарий (610 млн лет), формация Доушаньтуо; пров. Гуйчжоу, Китай (публикуется с разрешения Иня Цзончжуня)

Чьи же это эмбрионы и что их внезапно погубило (иначе бы они не окаменели)? Изучение минералогии микросфер и распределения в них химических элементов показало, что появление некоего подобия клеточных слоев являлось результатом посмертных преобразований минерального вещества. Это исключает принадлежность ископаемых к сложным эмбрионам. Хотя окаменевшие стадии раннего развития в целом напоминают дробление эмбриона у многоклеточных животных, нельзя исключить, что раннеэдиакарские моря населяли их предшественники, жизненный цикл которых на этих ранних стадиях развития и завершался. Кроме того, в последние годы открывают все больше удивительных черт у некоторых одноклеточных организмов (раньше большинство из них считали упростившимися из-за паразитического образа жизни грибами): у этих существ, которых вместе с многоклеточными животными и грибами объединяют в группу Holozoa (от греч. *ολος* — целый, совершенный и *ζωον* — животное), на определенных стадиях развития тоже образуется некое подобие эмбрионов, состоящих из нескольких клеток.

Проще ответить на второй вопрос, и то приблизительно: эмбрионы мог погубить именно подъем бескислородных водных масс на мелководье, где плодились организмы. А поскольку в этих водах была повышенная концентрация фосфата, эмбрионы и оказались законсервированными навеки.

Глава 16

## Позднеэдиакарский перелом

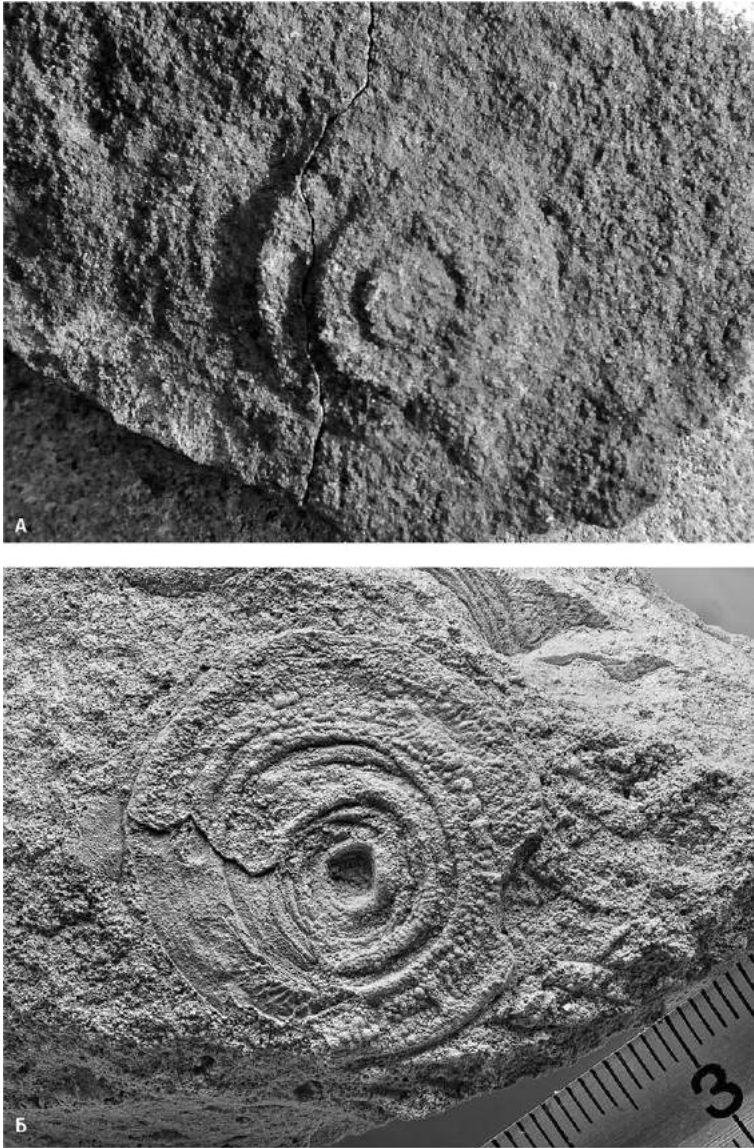
Несмотря на преимущественно бескислородный — то закисный, то сероводородный — океан, жизнь в нем бурно развивалась. Об этом можно судить не только по фосфатным следам организмов из Южного Китая — одного из блоков, расположенных на северной периферии Гондваны. Там же, в формации Доушаньтуо, в самых верхних — черносланцевых — ее слоях встречаются многочисленные крупные сложноорганизованные бентосные (донные) водоросли,

известные как биота Мяохе. Если венъянские бентосные многоклеточные водоросли — красные, то здесь представлены в основном зеленые и бурые. Всего в этой биоте известно порядка 20 разных видов. Примерно такое же разнообразие бентосных водорослей, но совершенно других, наблюдается в более древних (600–590 млн лет) черных сланцах Ланьянь. Самые сложные из них напоминают членистые трубки, и поэтому их часто принимали за остатки древнейших червей. Однако, в отличие от червей, у ланьяньских ископаемых был прикрепительный диск, а трубка состояла из водорослевых углеводов. Учитывая, что росли они на дне в бескислородных условиях ( $Fea/\Sigma Fe > 0,38$ ), то это были не просто водоросли, а хемотрофы или организмы, содержавшие хемотрофные (например, серные) бактерии-симбионты.

А в кремнистой нижней части формации Доушаньтуо обнаружены обильные акритархи. Причем, в отличие от более древних, раннеэдиакарские формы значительно крупнее: преобладают сферы 0,6 мм в диаметре против 0,2 мм. Усложняется и поверхность этих водорослевых оболочек, настолько, что среди таких акритарх палеонтологи пытаются распознать цисты животных. В целом в первой половине эдиакарского периода акритархи достигли максимальных размеров за всю свою историю и наибольшего разнообразия для протерозойской ее части. Вторая половина эдиакарского периода выдалась не столь удачной: разнообразие акритарх сократилось, проще стали оболочки, а средняя и максимальная размерность уменьшилась почти на порядок. Возможно, обеднение и упрощение фитопланктона было связано с оскудением фосфатного резервуара: все-таки и масштабы фосфоритонакопления, и фоновый уровень растворенного фосфата начали в то время понижаться (рис. 13.2а). Нуждавшиеся в фосфате бентосные и планктонные водоросли все чаще оказывались на голодном пайке. Или же крупные акритархи стали слишком лакомой добычей для новых одноклеточных врагов. Если потенциальный хищник намного больше жертвы, то оптимальной стратегией выживания являются мелкие размеры: преследование незначительной по размеру добычи энергетически себя не оправдывает (на мезо-кайнозойском этапе развития биосферы это правило скажется на максимальных размерах хищных динозавров и млекопитающих). Зато именно в это время начался расцвет огромных, в масштабах всей протерозойской эры, бентосных организмов, которых обычно именуют «эдиакарскими мягкотелыми», или вендобиионтами. «Мягкотелыми» эти организмы можно признать только в том случае, если удастся доказать, что они были животными. А если нет? Скажем, всесветно распространенный белтанеллиформис (*Beltanelliformis*) дисковидной формы (0,2–9,2 см), которого долгое время считали медузой, сидячим полипом, в крайнем случае — прикрепительным диском других «мягкотелых» (рис. 5.2), оказался колонией бактерий... Выяснилось, что в его органической оболочке совсем нет стеранов — углеводов, характерных для животных.

Именно к «мягкотелым» организмам принадлежат аспиделла с Восточного Ньюфаундленда, которую долго вообще отказывались принимать за окаменелость, и находки Реджиналда Спригга на Эдиакарских холмах, считавшиеся остатками животных, но кембрийских (рис. 16.1а). Лишь когда к Сприггу в Австралии присоединился большой коллектив палеонтологов и были заново изучены местонахождения Восточного Ньюфаундленда, Англии и Намибии, а советские палеонтологи Борис Сергеевич Соколов и Михаил Александрович Федонкин открыли богатейшие местонахождения подобных органических остатков на Зимнем берегу Белого моря и в украинской Подолии (позднее — на Урале и в Сибири), стало ясно, что вторая половина эдиакарского периода (578–542 млн лет) характеризовалась исключительным своеобразием в отличие от всего предыдущего протерозойского зона, а также от всего последующего фанерозойского. И своеобразие это заключалось в необычных организмах, существовавших только в то время и проживших около 35 млн лет.

Населяли же они моря всего мира: Восточный Ньюфаундленд и Англия — это кусочки небольшого древнего высокоширотного континента Авалона, Подолия и Беломорский регион (а также Урал) — два края высокоширотной Балтии, Сибирь — отдельный, целиком покрытый теплым мелким морем материк, запад Северной Америки — северный край Лаврентии, а Намибия (как территория Африки), Австралия, а также большая часть Западной Европы, Индия и Южная Америка — области южного суперматерика Гондваны, где-то вблизи северной границы которого располагались китайские блоки (Южный и Северный Китай, Тарим).



**Рис. 16.1.** Прикрепительные диски вендобрионтов; эдиакарий (545 млн лет); р. Мая, Якутия; а) бесскелетный *Aspidella*; б) скелетный *Suvorovella aldanica*

Поначалу эдиакарские «мягкотелые», достигавшие 2 м в длину или высоту, были описаны как медузы, моллюски, кольцецы, иглокожие, хотя похожи они на этих животных разве что на художественных реконструкциях. М. А. Федонкин был первым, кто обратил внимание на то, что многие из этих организмов имеют сходный тип сегментации — симметрию скользящего отражения (с полушаговым смещением условно левых сегментов относительно правых вдоль оси тела), не характерную для каких-либо многоклеточных животных (рис. 16.1, 16.2). (Такие формы часто и считают древнейшими червями и членистоногими.) Теперь эти псевдосегменты принято называть фрондлетами. Учитывая это важное отличие эдиакарских мягкотелых от настоящих многоклеточных животных и приуроченность их остатков к отложениям этого периода, немецкий палеонтолог Дольф Зейлахер назвал ископаемые формы со сложным рельефом, напоминающим рисунок стеганого одеяла, вендобрионтами (Vendobionta). Это название, как более нейтральное, будет использоваться далее. Причем эдиакарские «медузы» оказались прикрепительными дисками более сложных лопастевидных вендобрионтов, сидящих на стебельчатых основаниях.



**Рис. 16.2.** Вендобионт *Dickinsonia*; эдиакарий (555 млн лет); горы Флиндерс, Южная Австралия

Сходство вендобионтов между собой и их разница с многоклеточными животными определяются отсутствием ротового и анального отверстий, кишечника, каких-либо зооидов, щупалец или конечностей, а также неограниченным характером роста тела (как у растений или грибов). Причем новые фрондлеты закладывались асимметрично на одной, двух или даже нескольких конечных точках тела; в последнем случае вырастал веерообразный организм (и в этом вендобионты тоже напоминают растения и грибы). Но главное отличие проявляется во внутреннем строении — в пронизывающей все тело системе камер (иногда — каналов), что удалось выявить с помощью лазерного сканирования высокого разрешения и цифрового картирования. Эта система и придает поверхности вендобионтов облик стеганого одеяла. Такое же тонкое камерное строение наблюдается на трехмерных карбонатных слепках вендобионтов.

Камеры — открытые с одного, внешнего, конца, а вся камерная система напоминает фрактал: каждая из них расчленяется на более мелкие структуры, но строго определенным образом — структура второго порядка внешне подобна таковой первого порядка, только в меньшем масштабе, и т.д. (до пяти раз). Такие самоподобные фигуры обладают одним удивительным свойством: их реальная площадь значительно превышает топологическую. Внешний вид обманчив. Момент фрактального удвоения с образованием фрондлетов той же формы, но меньшего размера наступал, когда делящийся фрондлет дорастал до некоторой конечной величины, видимо опять же соответствовавшей определенному соотношению его площади и объема. Расчеты показывают, что фрактальное масштабирование увеличивало соотношение площади к объему в 1,4–3,7 раза, поддерживая его на уровне  $1 \text{ мм}^2/1 \text{ мм}^3$ . Это на целых от одного до четырех порядков ниже, чем у современных гигантских бактерий (например, у названной выше тиомаргариты). Толщина живой ткани, где происходил обмен веществ, при этом могла быть меньше 0,1 мм.

Поскольку бактерии являются осмотрофами (питаются растворенной в водной среде органикой, всасывая ее всей поверхностью), исключительно высокое соотношение площади поверхности тела к его объему позволяло и вендобионтам использовать тот же ресурс. Содержание растворенного органического вещества в эдиакарском океане, очевидно, в два-три раза превышало нынешний уровень, что определяется по изотопной подписи углерода: для углерода в карбонатах эта подпись имеет размашистый росчерк, но при этом соотношение его изотопов в керогенах практически не меняется. Это и означает, что объемы углерода, содержавшегося во взвешенном органическом веществе, намного превышали таковые, зафиксированные в минералах. Да и деться всей этой органике было некуда: чтобы быстро утонуть в плотных слоях воды, частицы должны достигнуть определенной размерности — более

0,5 мм, и, даже попав на дно, они не могли быть сразу погребены в осадке — биотурбаторы (животные, способные перерабатывать осадок) еще не появились (от греч. βίος — жизнь, образ жизни и τυρβάζω — мешать, мутить). С первым же волнением воды частицы, с трудом осевшие за годы, опять всплывали мутным облаком.

Вся поверхность осадка, где жили вендобионты, на нескольких десятках квадратных метров может быть покрыта особями одного и того же вида (на 1 м<sup>2</sup> от 30 до 150 и даже до 3000 экземпляров в случае аспиделлы). Причем это не единовременное скопление: сотни слоев осадка той же площади выглядят точно так же — все переполнено некогда живыми организмами. Такие очень плотные поселения, особенно если в них преобладали лопастевидные формы (от них и оставались прикрепительные диски — аспиделлы), создавали эффект «верхового потока» даже в местах со слабым течением. Верховой поток образуется, когда течение упирается в многоуровневую преграду и расслаивается. При этом между соседними слоями, перемещающимися с разной скоростью, возникают завихрения, которые ускоряют движение сопряженного слоя на верхней границе с препятствием. Препятствием и служили плотно росшие вендобионты. В этих условиях в выигрыше оказывались особи, чьи «макушки» достигали наибольшей высоты, если, конечно, они питались осмотрфно.

Биомеханические опыты с пластиковыми моделями лопастевидных стебельчатых вендобионтов в аквариумах показали, что «стеганая» поверхность направляла водный поток вдоль поверхности тела. Возникавшая при этом вибрация лопасти снижала нагрузку потока и одновременно усиливала водообмен с окружающей средой, способствуя осмотрфному питанию. А вот для фильтраторов вибрация — лишняя помеха, да и изолированные друг от друга фронтлеты тоже не способствовали развитию фильтровальной системы (для этого все тело должно быть пронизано системой каналов с закономерным размером сечения на входе и выходе водного потока). А трехлопастным, как некоторые вендобионты, фильтратор вообще быть не может: при таком строении образуются «мертвые зоны», куда течение не доходит.

В свою очередь, вендобионты, перемещавшиеся по дну (впервые такие формы появились около 558 млн лет назад), могли выедать — всасывать всей поверхностью — органическое вещество бактериальных пленок и биоматов: следы-отпечатки оставались именно в тех местах, где организм присасывался к поверхности биопленки. Биопленки могли служить не только источником пищи, но и кислорода: в современных малоокислородных лагунах Венесуэлы насыщенность биоматов кислородом в дневное время в четыре раза превышает таковую водной среды. Фрактальная система камер могла помогать и в дыхании при низком уровне кислорода.

Отличались вендобионты не только своеобразным строением тела. Находки плотных поселений одного и того же вида на Восточном Ньюфаундленде, где эти организмы гибли под периодическими пеплопадами и сохранялись в прижизненном положении, выявляют у них необычный тип бесполого размножения. Достигнув определенной размерности (нескольких сантиметров), лежащий на дне вендобионт выпускал вокруг себя многочисленные столоны — трубочки, похожие на «усы-побеги», на которых начинали расти его точные копии, но меньшего размера. На этом развитие колонии не прекращалось: и материнский, и дочерние организмы продолжали увеличиваться за счет добавления новых фронтлетов, и в определенный момент, так и не обретя полной самостоятельности, отпрыски выбрасывали свои столоны, на кончиках которых начинали развиваться очередные копии «главы семейства». Иначе говоря, и колонии вендобионтов напоминали фрактальную структуру.

Следы передвижения эти организмы тоже оставляли очень необычные — дискретные, совершенно непохожие на следы ползания каких-либо животных (рис. 16.3). Но раз вендобионты перемещались, у них должен был развиваться определенный аналог мускульной системы.





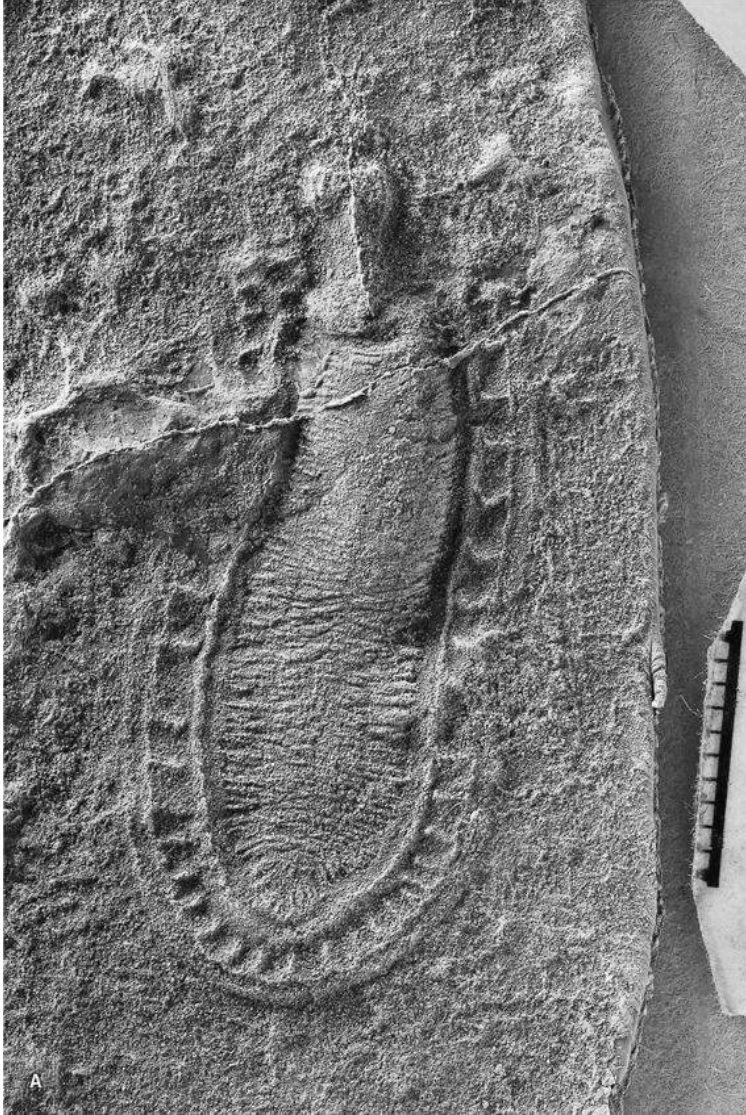
**Рис. 16.3.** Следы перемещения вендобиионта *Epibaion waggeris*; эдиакарий (555 млн лет); Архангельская обл. (публикуется с разрешения Андрея Иванцова)

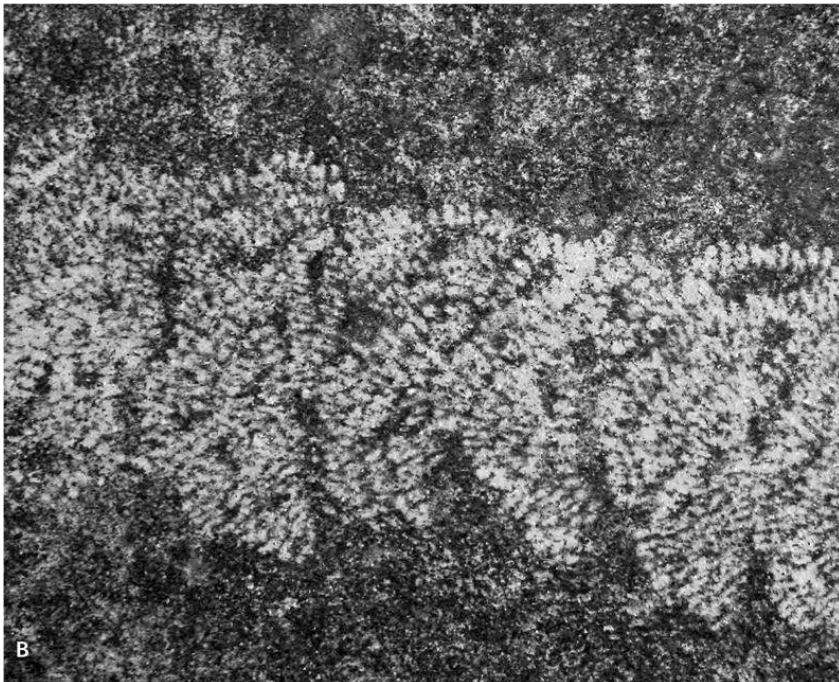
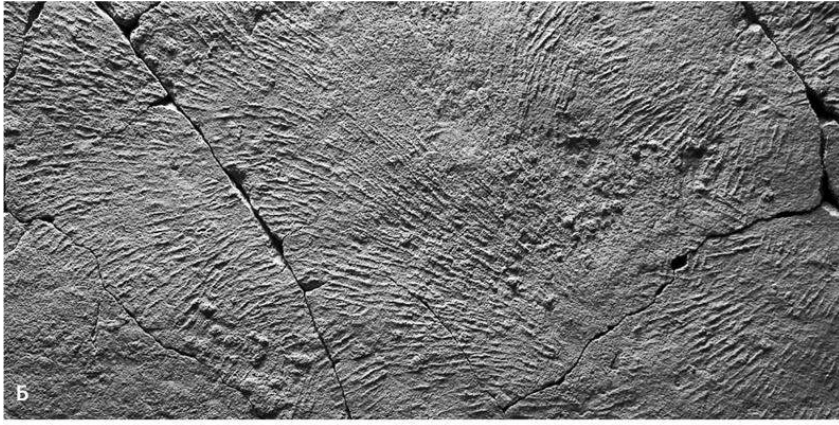
Все это свидетельствует об особом положении вендобиионтов среди многоклеточных организмов. В свою очередь, распространение вендобиионтов ниже фотической зоны океана — до глубины 1,5 км — исключает их водорослевую природу, а также наличие фотосимбионтов. Равно не имели они прямого отношения и к грибам или лишайникам, с которыми их иногда сравнивают, поскольку фрактальная система камер, характерная для вендобиионтов, не имеет ничего общего с цилиндрическими гифами грибов.

Трудно сказать, были ли все вендобиионты родственными организмами, т.е. представляли собой раннюю и полностью вымершую группу, близкую и к многоклеточным животным, и к грибам (т.е. к «заднегутиковым», или *Opisthokonta*), но не являвшуюся предками ни тех ни других. Некоторые вендобиионты, например кимберелла (*Kimberella*), несколько напоминающие моллюсков, судя по следам питания — глубоким веерообразно расходящимся царапинам на поверхности осадка, — скребли пищу относительно твердыми зубами. Немного похожие следы оставляют своим зубным аппаратом — радулой — современные моллюски, когда соскребают бактериальные пленки (рис. 16.4). Другие вендобиионты (*Vendoconularia*) — в форме перевернутой пирамидки — обладали шестилучевой симметрией и походили на некоторые древние сидячие медузоподобные организмы.

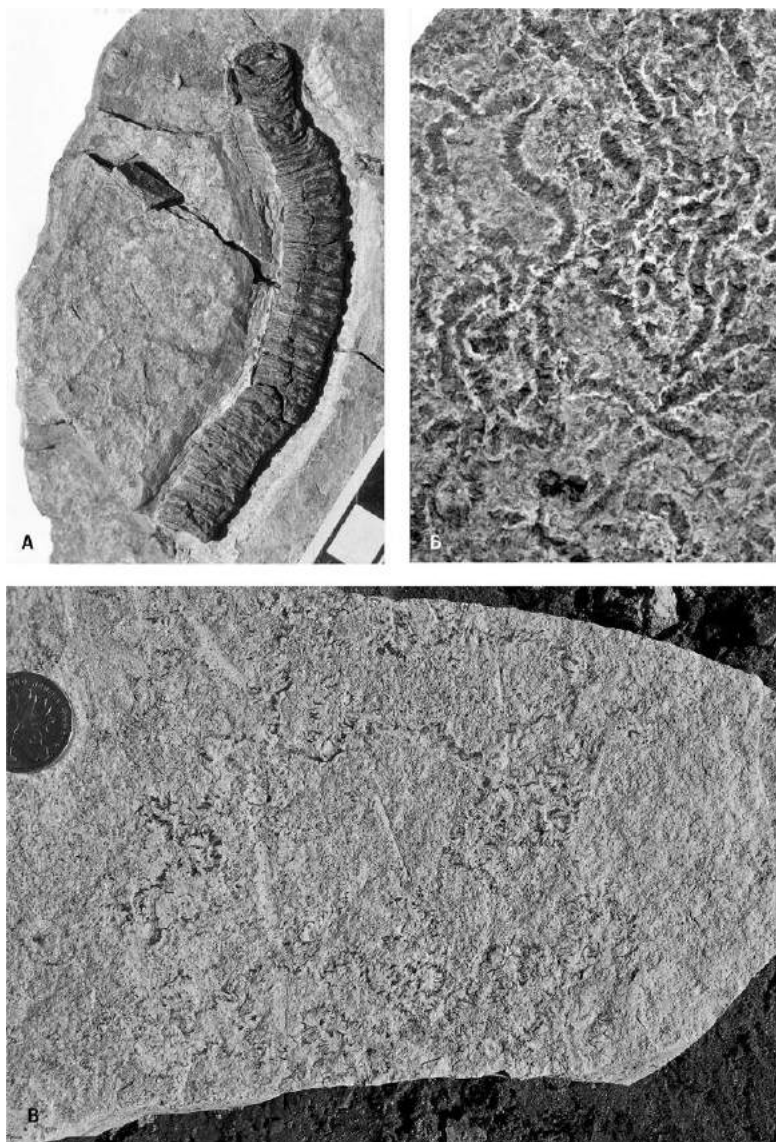
Не только вендобиионты появились на свет и исчезли навсегда во второй половине эдиакарского периода. Еще одну группу составляют сегментированные лентовидные ископаемые, лежащие на поверхности осадка: ненокситес (*Nenoxites*), палеопасцихнус (*Palaeopascichnus*), орбизиана (*Orbisiana*), гаочжиашания (*Gaojiashania*) (рис. 16.5). Подобно вендобиионтам, они распространены практически всесветно и первоначально были описаны как ископаемые следы. Однако ни одно животное не оставляет бессмысленных следовых дорожек: это всегда «продуманный» путь, проделанный либо ради поимки жертвы, либо для того, чтобы не стать оной, либо для того, чтобы выесть органическое вещество оптимальным образом, не возвращаясь на уже обследованный участок, но и ничего не пропуская. Эдиакарские «следы», напротив, петляют так, будто их оставили совершенно безголовые существа. Кроме того, они могли раздваиваться и увеличиваться в размерах — расширяться. Безголовые многоклеточные организмы существуют на самом деле. Только многоклеточными они становятся на определенных стадиях жизненного цикла, а до этого живут и питаются как одноклеточные амёбы. Лишь когда все бактерии вокруг съедены (далеко ли уползет одиночная амёба?), они испускают особые химические сигналы. Все ближайшие амёбы в ответ на этот молекулярный

«зов» объединяются в многоклеточный грибовидный организм, способный пережить неблагоприятные времена и прорасти спорами (из которых развиваются новые амёбы), или собираются в единый организм — слизевик (нечто напоминающее очень мелкого и безголового слизня), который может проложить дальний маршрут. Слизевик и оставляет петляющий след. Поскольку эта группа организмов — амёбозои — является ближайшими родственниками опистоконтов, заманчиво предположить, что бессистемные эдиакарские петли — именно следы слизевиков. Тем более что подобные, но более простые следы появились уже 1,7 млрд лет назад: достаточно давно, чтобы слизевики, эволюционируя, дали начало грибам и многоклеточным животным. Но слизевики слишком мелкие и живут на суше, хотя и предпочитают влажную среду.





**Рис. 16.4.** Вендобионт *Kimberella quadrata* и возможные следы скобления бактериальных пленок: а, б) эдиакарий (555 млн лет); Архангельская обл. (публикуется с разрешения Андрея Иванцова); в) следы радулы современного морского моллюска; о. Ланкави, Малайзия



**Рис. 16.5.** Сегментированные лентовидные ископаемые организмы; эдиакарий (555 млн лет): а) *Gaojiashania cyclus* (ширина 1 см); пров. Шэньси, Китай (публикуется с разрешения Кая Яопиня); б) *Nenoxites* (ширина 0,3 см); пров. Гуйчжоу, Китай (публикуется с разрешения Сяо Шухая); в) *Nenoxites* (ширина 0,3 см); р. Юдома, Якутия

Есть предположение, что гаочжиашания и подобные ей образования при жизни вовсе не лежали на осадке, а колыхались в водной толще, словно водоросли. Очень длинные сегментированные формы действительно известны — это стебли древних морских лилий, достигавшие двухметровой длины. Но такой стебель — очень сложная конструкция, сравнимая по механике с подвесным мостом, и возвышается над субстратом за счет жестких сцепок отдельных элементов друг с другом при поддержке мускульных и нервных волокон. У гаочжиашания ничего подобного нет, ее остатки никогда не накладываются друг на друга в отличие от стеблей умерших морских лилий. Загадка эдиакарских лент остается пока нераспутанной, как и они сами.

Какова бы ни была природа эдиакарских организмов, в том числе вендобионтов и скелетных животных (о них рассказ впереди), жизнь их, как уже отмечалось, протекала в океане с повышенным содержанием растворенного органического вещества и, как следствие, при нехватке кислорода. Этот газ расходовался на окисление обильной органики, что приводило к частым заморам. О низких концентрациях кислорода, собственно, и свидетельствуют мощные доломиты и фосфориты, а также высокое соотношение  $Fea/\Sigma Fe$  ( $>0,38$ ), очень низкие показатели  $I/(Ca+Mg)$  и  $Zn/Fe$ , малые концентрации Cr, Mo, V, U и сульфатов и изотопные подписи ( $\delta^{13}C$  и  $\delta^{34}S$ ) (рис. 13.2а–г, и–л). В некоторых морях, например на юге Гондваны (Намибии), вендобионты предпочитали селиться там, где уровень содержания кислорода был хоть немного

выше, о чем можно судить по низким значениям соотношения  $Fea/\Sigma Fe$  (менее 0,22) во вмещающих отложениях, а также по следам «марганцевого океана». Для формирования слоя с повышенным содержанием растворенного марганца требуется определенная, но низкая концентрация кислорода — субкислородная обстановка (около 0,1%  $O_2$ ): при таких условиях  $Mn^{2+}$  окислялся до  $Mn^{4+}$ , а  $Se^{3+}$  — до нерастворимого  $Se^{4+}$ . (Первичное содержание марганца обнаружить практически невозможно, и об обогащении среды этим элементом судят по отрицательной аномалии в содержании церия, который выводится из среды оксидом марганца —  $Mn^{4+}O_2$ .) Карбонат марганца не отлагается, поскольку в бескислородной зоне  $Mn^{2+}$  вновь восстанавливается до  $Mn^{4+}$ . (Наблюдаются все эти явления опять же в Черном море.) Марганцевый слой служил барьером для сероводорода, не выпуская ядовитый газ наверх:



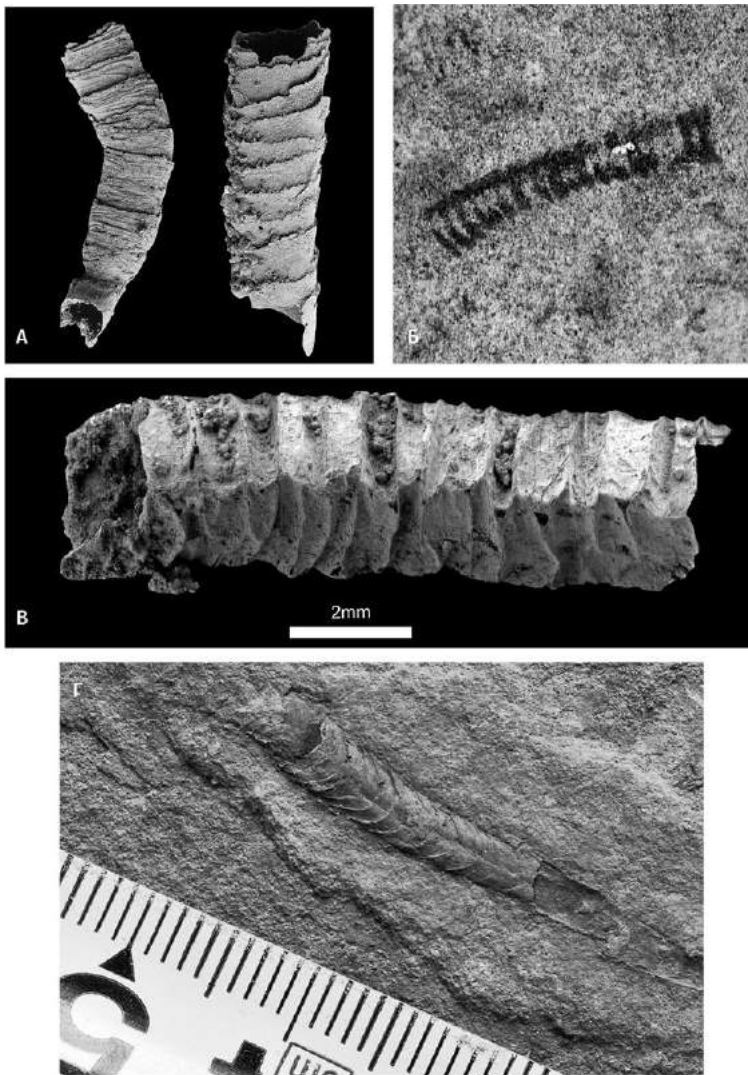
Наоборот, в морях Лаврентии (Западная Канада) разнообразные и крупные вендобионты существовали в закисной среде. Вероятно, уровень кислорода не был определяющим фактором в их жизни. Ничего странного в этом нет: митохондрии, для работы которых организм, собственно, и поглощает кислород, при синтезе АТФ создают протонный градиент на внутренней мембране за счет восстановления  $O_2$  до  $H_2O$ . При необходимости они легко заменяют эту реакцию окислением  $H_2S$  до тиосульфата ( $S_2O_3^{2-}$ ). И такие митохондрии есть и у животных, и у грибов, т.е. у всех опистоконтов, к которым, несомненно, принадлежали и вендобионты.

Главное, что спокойной, практически растительной жизни эдиакарских организмов не мешали биотурбаторы и хищники. Как только на рубеже эдиакарского и кембрийского периодов влияние последних резко повысилось, а объемы растворенного органического вещества, наоборот, понизились, вендобионты и многие их современники полностью исчезли.

Глава 17

## Два мира — два скелета

Нелегко найти аналоги в более поздней истории Земли и эдиакарским скелетным ископаемым. Были они относительно небольшими: до 5 см длиной или в диаметре — за одним-единственным исключением: размер намапойкии (*Namapoikia*) превышал в поперечнике 1 м. У самого распространенного из этих существ — клаудины (*Cloudina*) — скелет состоял из эксцентрично вложенных друг в друга неправильных известковых воронок с расширяющимися, словно воротники Елизаветинской эпохи, краями (рис. 17.1а). Намапойкия представляла собой бесформенную сотоподобную массу, суворовелла (*Suvorovella*), вероятно, обызвествленный прикрепительный диск вендобионта (рис. 16.1б), синотубулитес (*Sinotubulites*) — цилиндрическую раковину с многоугольным сечением из неупорядоченных наслоений арагонита (рис. 17.1в). Все эти древнейшие скелетные организмы тоже исчезли в конце эдиакарского периода и, судя по их необычному строению, не имеют отношения к последующему кембрийскому взрыву: появились они не ранее 550 млн лет назад, а к рубежу 541 млн лет вымерли. По образу жизни все они, вероятно, были прикрепленными фильтраторами, что объясняет их приуроченность к возвышенностям морского дна, где течения сильнее, и если скелеты этих организмов сохранились в прижизненном положении, то все они имеют сходную ориентацию, скорее всего, по направлению преобладающих водных потоков.



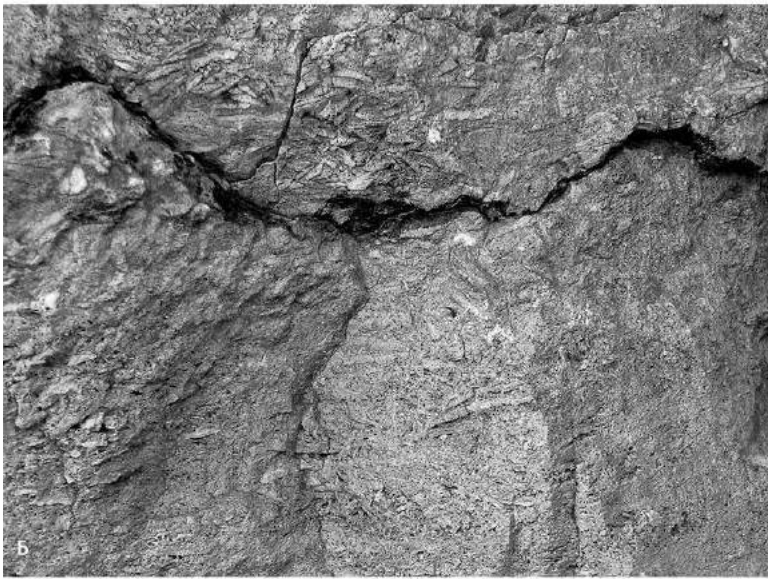
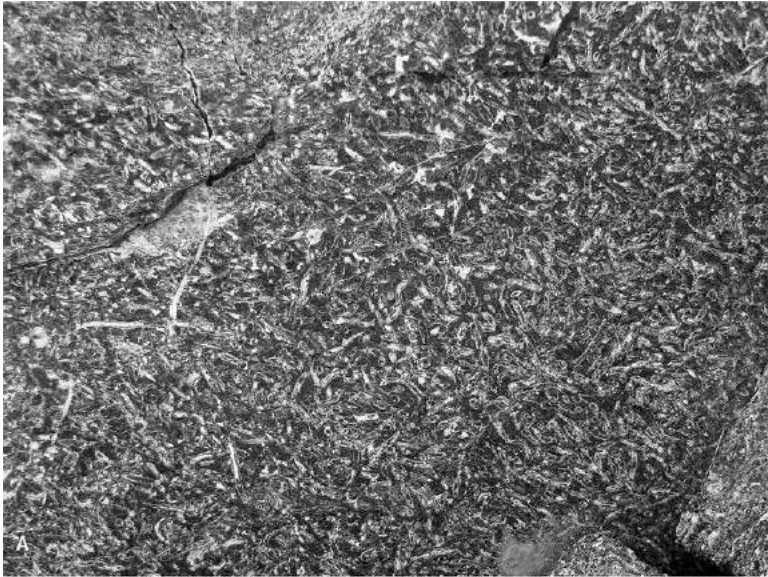
**Рис. 17.1.** Скелетные а, в) и бесскелетные б, г) формы-двойники эдиакарских организмов (550–545 млн лет): а) *Cloudina sinensis* (длина 0,3 см); пров. Шэньси; б) *Corumbella weneri* (длина 1 см); шт. Мату-Гросу-ду-Сул, Бразилия (публикуется с разрешения Лукаша Варрена); в) *Sinotubulites baimatuoensis* (длина 1,2 см); пров. Хубэй; г) *Conotubus hemiannulatus*; пров. Шэньси, Китай (публикуется с разрешения Сяо Шухая);

Эти организмы, несмотря на огромную разницу в строении, очень похожи друг на друга. Во-первых, состав скелета у них арагонитовый или высокомагнезиально-кальцитовый (Mg-кальцит). Эти две разновидности карбоната кальция ( $\text{CaCO}_3$ ), которые отличаются по строению кристаллической решетки: обычно шестоватые призмы — у первого и ромбоэдры — у второго. Кроме того, в кристаллической решетке арагонита некоторые атомы кальция замещены стронцием, у Mg-кальцита — магнием (не менее 0,004%). Есть у этих минералов и общая черта: они легко растворимы, и, следовательно, построить из них скелет гораздо проще, чем из менее растворимого кальцита, тем более — из доломита, для разрушения которого нужны достаточно сильные кислоты. Поэтому организмы с доломитовым скелетом никогда не появились. Это означает, что эдиакарские скелетные организмы жили в нейтральной среде с относительно высоким содержанием  $\text{Mg}^{2+}$ -ионов: при соотношении  $\text{Mg}^{2+}/\text{Ca}^{2+} > 2$  формируются преимущественно Mg-кальцитовые и арагонитовые скелеты.  $\text{Mg}^{2+}$  также влияет на термодинамическую устойчивость чистого кальцита и тем самым препятствует его кристаллизации, но никак не затрагивает стабильность арагонита, потому организмы с арагонитовыми и Mg-кальцитовыми скелетами сосуществуют.

Во-вторых, внутреннее строение эдиакарских скелетов (микроструктура) очень простое: это мельчайшие гранулы (менее 4 мкм величиной), не имеющие определенной ориентации и образующие очень тонкие стенки (15–60 мкм толщиной). Такая примитивная микроструктура встречается у красных и зеленых обызвествленных водорослей, фораминифер, губок и кораллов,

но даже у них скелеты имеют массивное многослойное строение. В-третьих, практически все эти организмы обладают бесскелетными двойниками: у клаудины — конотубус (*Conotubus*), у синотубулитеса — корумбелла (*Corumbella*), а у суворовеллы — аспиделла (рис. 16.1, 17.1). Это означает, что при насыщенности среды  $\text{Ca}^{2+}$ - и  $\text{Mg}^{2+}$ -ионами, а также бикарбонатом они легко строили минеральные оболочки, а нет — так и не надо. Скелет был не убежищем, защищавшим от крупных хищников (они еще не появились), а складом ионных излишков. В тех же морях, где среда долго оставалась насыщенной названными ионами — на карбонатном мелководье Сибири и Намибии, эдиакарские скелетные организмы формировали мощные биогенные отложения: намибийские клаудины создали первый риф, причем 10-метровой высоты, в строительстве которого участвовали только животные (прежде рифы — строматолитовые и тромболитовые — создавали лишь бактерии), а сибирские суворовеллы образовали древнейший в мире слой ракушняка, тоже немаленький — более 2 м мощностью и свыше 1 км протяженностью (рис. 17.2). Все эти рекорды, как и размер самого крупного скелетного животного — намапойкии (более 1 м в поперечнике), были побиты даже не в кембрийском периоде, а 100 млн лет спустя — в ордовикском.

Уже в конце эдиакарского периода появились животные с иным типом скелета: намакалатус (*Namacalathus*) и анабаритиды (*Anabaritida*). Намакалатус обладал известковым скелетом в виде пористого правильного шестигранника на ножке (рис. 17.3). Анабаритиды строили свои спирально закрученные конические раковинки с тремя лопастями из аккуратно расположенных в несколько слоев арагонитовых шестоватых кристаллитов. Более толстая по сравнению с современниками (теми же клаудинами) стенка скелета намакалатуса сложена из тонких пластин, которые синхронно выгибались в сторону его наружной поверхности, образуя подобие тонких столбиков. Кроме того, между внешним и внутренним пластинчатыми контурами была прокладка из рыхлого материала, видимо насыщенного органическим веществом. Пластинчатые столбики служили напряженными элементами и вместе с органическим слоем придавали скелету одновременно и прочность, и пластичность.

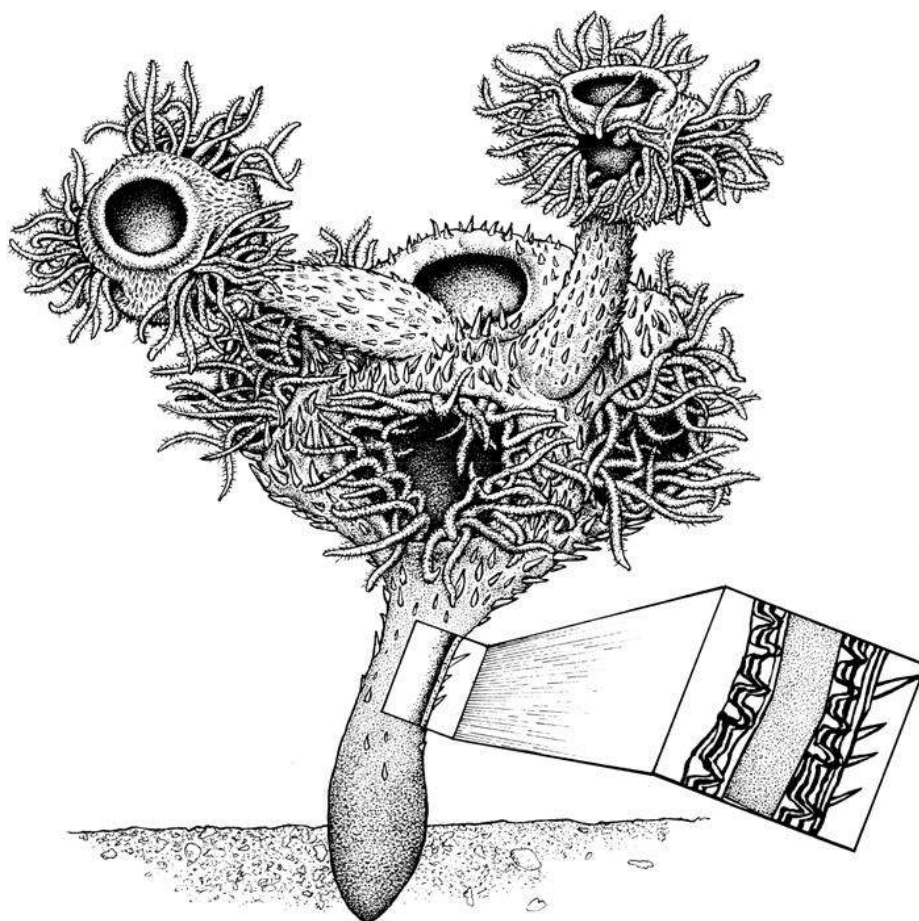


**Рис. 17.2.** Эдиакарские морские биогенные отложения (545 млн лет): а) клаудиновый риф; Намибия; б) суворелловый ракушняк (мощность 1 м); в) несколько





скелетов *Suvorovella aldanica* (диаметр 5 см); р. Мая, Якутия; г) бактериальный тромболитовый риф (мощность 0,5 м); Намибия



**Рис. 17.3.** Реконструкция *Namacalathus hermanastes* (художник Джон Сиббик); эдиакарий (545–542 млн лет); Намибия

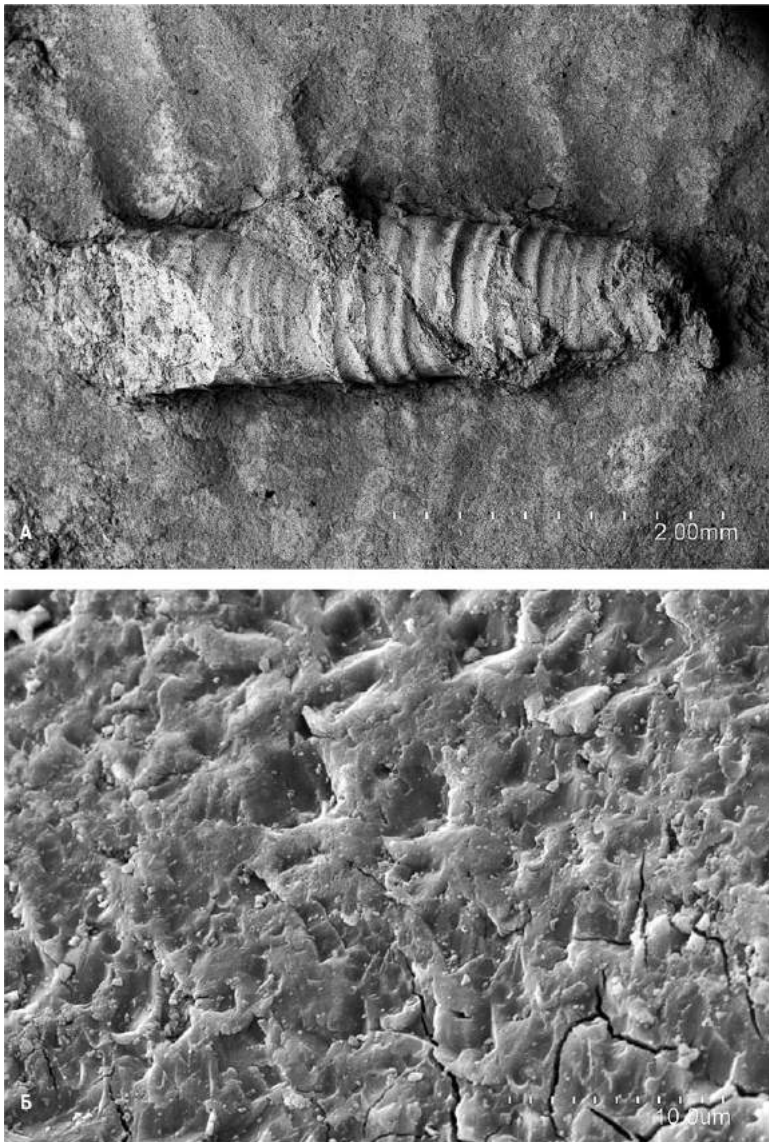
Сочетание этих двух важных свойств минерального скелета в разных вариациях использовалось животными во всей фанерозойской эволюции. Любая часть скелета (скажем, пластинка многостворчатого моллюска — хитона или чешуя рыбы) — это многослойный, т.е. многоуровневый, элемент защиты. Благодаря различному взаимному расположению, а иногда и минералогическому составу микрокристаллов в такой пластинке образуются микрослои, одни из которых устойчивы к сдавливанию, другие — к скручиванию, третьи — на излом. Внешний слой обычно противостоит растворению. Каждый отдельный микрокристалл одет в органическую оболочку, а расположены микрокристаллы спиральными столбиками — все это усиливает скелет. И сам микрокристалл — это не единое целое, а конструкция из мириад наноразмерных кристаллитов. Такие наногранулы тоже имеют органические оболочки, которые позволяют им вращаться или раздвигаться. Благодаря высокой пластичности и иерархическому строению биоконпозиты — кости и раковины — и оказываются такими прочными: сила нажима или удара гасится органическими оболочками и обратимым смещением как пластин, так и наногранул, а развитие трещин тормозится. Например, арагонитовый перламутр (одна из микроструктур раковины моллюсков, которая состоит из плотно уложенных в несколько слоев шестигранных плоских призм) в 1000 раз прочнее и в 10 раз тверже, чем природные шестоватые кристаллы арагонита (табл. 1).

**Таблица 1.** Твердость разных по составу и строению микроструктур ( $1 \times 10^6$  Па)

Кость/изопедин/дентин/ганоин (гидроксилapatит)	500 000–62 000 000
Фиброзная микроструктура (кальцит + гидроксилapatит)	545
Перекрещенно-пластинчатая микроструктура (арагонит)	162–298
Перламутр (арагонит)	106–221
Призматическая микроструктура (кальцит)	162
Псевдоперламутр (кальцит)	11–110
Сферолитовая микроструктура (арагонит)	22

Высокая прочность биокomпозитов помогает существенно экономить на толщине скелета, увеличение массы которого в два раза требует трехкратного повышения затрат на его перемещение. Основа прочности биокomпозитов, как отмечено выше, в их многоуровневом — иерархическом — строении, благодаря которому каждая степень защиты не просто дублируется, а дублируется многократно: каждый дополнительный слой снижает силу нажима на раковину в 10 раз. При этом сам потенциальный хищник, чтобы прокусить раковину или раздавить ее клешней, на преодоление каждой новой преграды теряет в четыре раза больше энергии.

В эдиакарском периоде, кроме намакалатуса, никто строить иерархические биокomпозиты «не догадался». В кембрийском и последующих периодах совершенствование таких скелетов стало одним из лейтмотивов эволюции. Уже среди древнейших кембрийских ископаемых мы встречаем остатки животных с очень сложным скелетом. Например, кольчатая трубочка кодоситубулуса (*Codositubulus*) из нижнекембрийских слоев Иберийских гор (Испания) при длине до 5 мм и толщине до 0,04 мм имеет три слоя: гомогенные внешний и внутренний и пластинчатый (псевдоперламутр) средний, призмы которого (5–7 мкм шириной и 2–3 мкм толщиной) состоят из более мелких кристаллитов (рис. 17.4). Все это сохранилось благодаря фосфатизации.



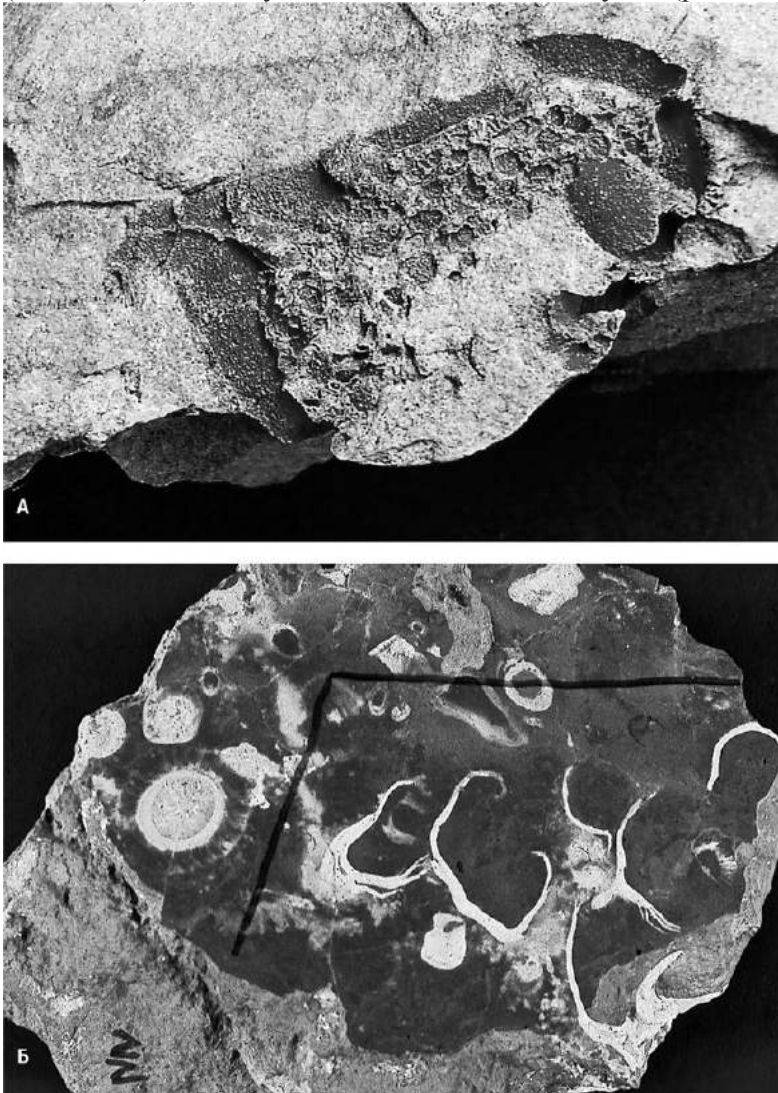
**Рис. 17.4.** Трубчатый скелет *Codositubulus gricensis*; кембрий (540 млн лет); Иберийские горы, Испания; а) общий вид (длина 3 мм); б) пластинчатый средний слой раковины (ширина ромбических призматических кристаллитов 5–7 мкм)

Не менее сложно устроены раковины древнейших моллюсков, которые могли состоять из нескольких структурно разных слоев, например призматического (наружного) и пластинчато-фиброзного (внутреннего). К ордовикскому периоду у моллюсков образуются самые совершенные и прочные перламутровая и перекрещено-пластинчатая микроstructures. Ныне же в одной раковине, причем не сильно влияя на ее толщину, количество слоев может достигать до пяти: два — гомогенных, два — перекрещено-пластинчатых и призматический.

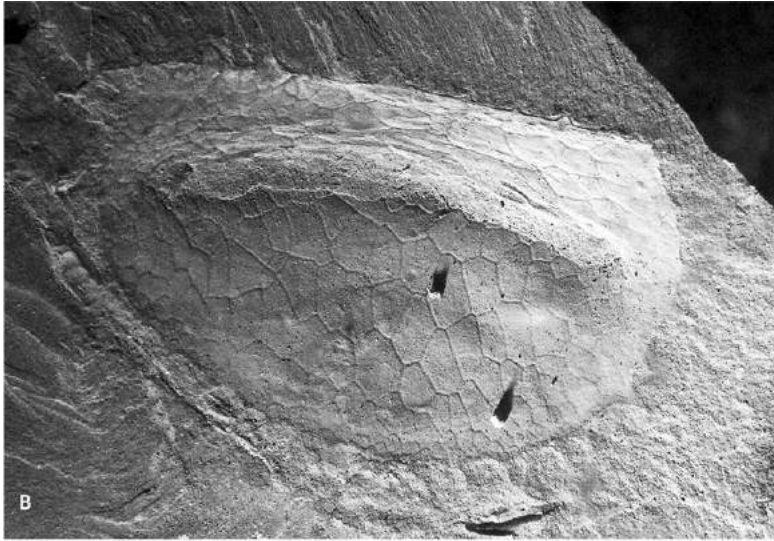
К сожалению, в естественных условиях, когда скелет после смерти живого существа остается без органических защитных оболочек, арагонит и Mg-кальцит закономерно либо растворяются, либо превращаются в обычный кальцит. Арагонит редко «живет» более 300 млн лет. Однако есть целый ряд признаков, позволяющих судить о присутствии этих минералов в первичном скелете. Иногда остается повышенная концентрация характерных элементов: Mg — в Mg-кальцитовых и Sr — в арагонитовых. О древнейших микроstructures можно судить благодаря сохранению специфических микроstructures при замещении фосфатными минералами (как в случае с кодоситубулусом) или кремнеземом. Даже если практически ничего исходного в раковине не осталось, относительная сохранность разных микроstructures в одном и том же образце подскажет, что это было: кальцит остается неизменным, реликты изначального строения и присутствие микрокристаллов доломита укажут на исходный Mg-кальцит, а грубозернистая кристаллическая мозаика, заполняющая полости после полного растворения первичного

минерала, — на когда-то существовавший арагонит. Поскольку при посмертном преобразовании скелетов они часто покрываются корочками морского цемента такого же состава, как сам скелет (фиброзный — на Mg-кальцитовом, ботриоидальный — на арагоните), это тоже помогает определить первичный состав самого субстрата. Аморфный кремнезем ( $\text{SiO}_2 \times n\text{H}_2\text{O}$ ), конечно, тоже преобразуется в кристаллический кварц ( $\text{SiO}_2$ ), а гидроксилпатит  $[\text{Ca}_5(\text{PO}_4, \text{CO}_3)_3\text{OH}]$  — во фторпатит  $[\text{Ca}_5(\text{PO}_4, \text{CO}_3)_3\text{F}]$ , но в этом случае химический состав минерала существенно не меняется, теряется только вода.

Совокупность этих данных позволяет установить, что в начале раннекембрийской эпохи, несмотря на значительное усложнение скелетных структур у животных, состав скелетов оставался арагонитовым и Mg-кальцитовым. Добавился только третий биоминерал — гидроксилпатит, что объясняется по-прежнему достаточно высоким содержанием ортофосфат-иона в океане. Четвертый биоминерал — кремнезем — использовали лишь относительно простые организмы: в кембрийском периоде это были одноклеточные радиолярии (*Radiolaria*), шестилучевые и обыкновенные губки (рис. 17.5г).



**Рис. 17.5.** Разные по минеральному составу скелеты кембрийских животных (530–505 млн лет): а) иглокожее цинкта *Lignanicystis barriosisensis* (длина 3 см); высокомагнезиально-кальцитовый скелет растворился и сохранился в виде пустот в алевролите; Иберийские горы, Испания; б) коралломорфы *Khasaktia vesicularis* (диаметр до 5 см); высокомагнезиально-кальцитовый скелет удержи-



вает повышенное содержание Mg в известковом иле (мадстоуне); р. Лена, Якутия; в) двустворчатое членистоногое *Tuzoia* (длина 10 см); фосфатный скелет сохранился; Чэнцзян, пров. Юньнань, Китай; г) спикульная губка *Lenica unica* (диаметр 50 см); кремневые спикулы замещены кальцитом и железосодержащими минералами; р. Лена, Якутия

«Выбор» типа минерализации оставался за живыми организмами. Неподвижные сидячие животные [древние губки — археоциаты (*Archaeocyatha*), коралло- и водорослеподобные организмы] предпочитали массивный, но плохо организованный скелет из Mg-кальцитовых призм, напоминавший корки морского цемента. Подвижные и свободнолежащие донные формы [разные моллюски, хиолиты (*Hyolitha*) и ряд других вымерших групп] строили раковины из арагонита, компенсируя его небольшую толщину повышенной устойчивостью биокompозита к физическим нагрузкам. (Формировать массивные арагонитовые скелеты энергетически затратно из-за большей плотности кристаллической решетки — 2950 кг/м<sup>3</sup> против 2720 кг/м<sup>3</sup> у кальцита, да и незачем: та же плотность обеспечивает его прочность.) Наконец, активные плавающие животные, по большей части хищники (некоторые членистоногие, щетинкочелюстные и хордовые, позднее — настоящие позвоночные), обзавелись фосфатными зубами, челюстями или другими органами захвата добычи.

Дело не только в том, что гидроксилapatит на несколько порядков по твердости превосходит любые структуры из карбоната кальция, для разрушения которого органы, состоящие из гидроксилapatита, и предназначены (табл. 1). Например, у современных высших раков фосфат сосредоточен в клешнях или ногочелюстях, остальной панцирь — кальцитовый. И это не случайно: при сокращениях поперечно-полосатых мышечных волокон, позволяющих развивать ногочелюстям или всему телу запредельные скорости (скажем, рак-богомол проламывает или

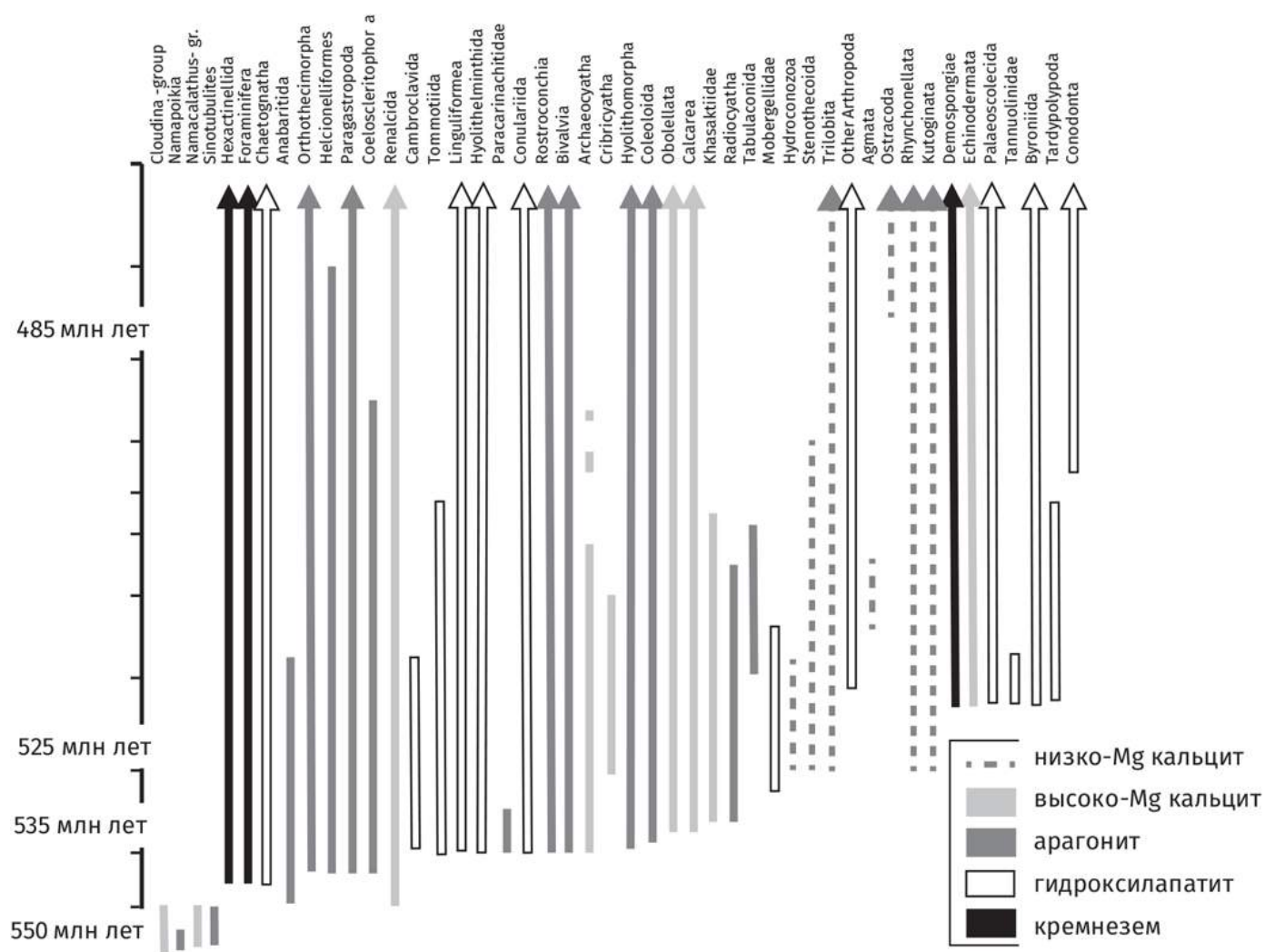
прокалывает защиту жертвы за 0,0002 с), в организме вырабатывается молочная кислота. Кислотность внутренней среды возрастает от 4 до 5, и скелет легко бы растворился, будь он известковым. Опыты на форели, которой вживляли в мышцы разные по составу пластинки, показали, что известковые импланты в отличие от фосфатных растворялись, стоило рыбе немного поплавать.

Вновь обратившись к ископаемой летописи, видим, что предки позвоночных были активно плавающими хищниками с фосфатными зубами, а позднее и другими элементами скелета. Их образу жизни мы — потомки этих первых хищников — и обязаны своей слаборастворимой, прочной и в то же время удивительно пластичной внутренней опорой. А скажем, ближайшие скелетные родственники позвоночных — иглокожие — предпочли облегчить себе жизнь, соорудив панцирь из Mg-кальцитовых пластинок. С тех пор и ползают неспешно по дну, не освоив ни суши, ни даже слегка опресненных водоемов.

Лишь к концу раннекембрийской эпохи появились животные со скелетом из обычного кальцита (рис. 17.6). То было не просто добавление еще одной минеральной разности к предыдущим, а, по сути, смена парадигм: одни животные с арагонитовым и Mg-кальцитовым скелетом заменили его на кальцитовый (некоторые моллюски), другие, весьма обильные до той поры (анабаритиды, археоциаты), полностью вымерли, и им на смену пришли новые группы с кальцитовым скелетом [трилобиты (Trilobita), «замковые» брахиоподы], третьи, видимо просто избавились от минерального скелета (с губками и кораллами такое периодически происходит). Литологические (состав первичных морских цементов, оолитов и солей) и геохимические данные (соотношение  $Ca^{2+}/Mg^{2+}$ -ионов) подсказывают, что в это время повысилось содержание углекислого газа в атмосфере и увеличился объем срединно-океанических хребтов. Поскольку воздушная оболочка Земли тесно взаимодействует с жидкой, то при росте содержания в атмосфере  $CO_2$  океан также насыщается этим газом. Реагируя с водой, газ образует нестойкую угольную кислоту, которая быстро распадается на ионы водорода и бикарбоната, а последний — на ионы карбоната и водорода:



Избыток протонов подкисляет морскую воду. Если, скажем, содержание в атмосфере двуокси углерода повысится в два раза по отношению к доиндустриальному уровню (0,03%) при современной температуре поверхностных вод (25 °C) и солености (35‰), то водородный показатель (pH) упадет с 8,16 до 7,92, а кислотность водной среды, соответственно, повысится. Вполне достаточно, чтобы насыщенность океана по отношению к арагониту понизилась с 4,2 до 2,8. Насыщенность,  $\Omega$ , рассчитывается по формуле  $\Omega = [Ca^{2+}] [CO_3^{2-}]/K'$ , где  $K'$  — объем растворяющегося минерала. Поскольку содержание в океане  $Ca^{2+}$  обычно в 20–30 раз превышает таковое  $CO_3^{2-}$ , наиболее значимый количественный показатель здесь именно относительное изменение уровня  $CO_3^{2-}$ . При повышении этого уровня арагонитовые, а также Mg-кальцитовые скелеты, если они плохо изолированы органическими оболочками, начинают растворяться еще при жизни своих хозяев. Впервые эпоха «массового растворения», связанная через парниковый эффект с наступлением теплой эры, случилась во второй половине кембрийского периода (и повторилась на рубеже пермского и триасового периодов). Коснулись эти события в основном водорослей, губок и кораллов, у которых скелеты не имеют достаточной степени защиты от повышенной кислотности.



**Рис. 17.6.** Состав скелета кембрийских животных и некоторых других организмов

Что касается влияния срединно-океанических хребтов, то чем больше их протяженность — а этот показатель зависит от числа континентов, — тем больше выделяется базальтовой лавы в рифтовых расщелинах. Взаимодействуя с морской водой, свежий базальт поглощает  $Mg^{2+}$ -ионы, и в самой воде остается больше  $Ca^{2+}$ -ионов. В итоге преимущество опять же получают организмы с кальцитовым скелетом. Оба явления — рост срединно-океанических хребтов и повышение уровня углекислого газа — взаимосвязаны: разрастаясь, подводные хребты уменьшают емкость океанических впадин и тем самым выталкивают излишки воды на окраины континентов. Площадь суши сокращается, а вместе с ней и выходы горных пород с высоким содержанием кремнезема, на выветривание которых расходовался бы углекислый газ. Двуокись углерода накапливается в атмосфере все в больших объемах и растворяется в океане. При этом за счет гидротермальной активности в океан поступает больше ионов  $Cl^-$ ,  $Na^+$ , и  $Ca^{2+}$ , а  $SO_4^{2-}$  и  $Mg^{2+}$  поглощаются новообразованной базальтовой лавой. Эти изменения можно наблюдать непосредственно, изучая состав капелек древней морской воды, запечатанных в кристаллах соли. И, судя по этим капелькам, содержание в океане кальция выросло с конца эдиакарского периода к середине раннекембрийской эпохи в три раза. Одновременно среди морских эвапоритов (солей) вместо сульфатов магния (например, кизерита —  $MgSO_4 \times H_2O$ ) начинают накапливаться калийсодержащие хлориды (такие, как сильвин —  $KCl$  и сильвинит —  $NaCl \times KCl$ ), что тоже наблюдается в середине раннекембрийской эпохи. Наоборот, в неогеновом периоде океан вновь изменился на арагонитовый, среди эвапоритов стали преобладать сульфаты, а температура на планете начала падать. В эту эпоху мы живем и сейчас.



Конечно, организмы строят скелет и из других минералов — без малого из сотни разновидностей (наиболее распространенные приведены в табл. 2). Но все другие варианты биоминерализации используются в исключительных случаях: например, сульфиды серы — пирит и грейгит ( $\text{FeS}_2$  и  $\text{Fe}_3\text{S}_4$ ) — только улитками, обитающими вблизи гидротермальных источников срединно-океанических хребтов, черных курильщиков, которые выделяют большие объемы растворенного железа и серы (рис. 17.7). В любом случае в ход идут самые распространенные в земной коре, атмосфере и океане элементы, кроме алюминия, который организмы (люди) научились использовать только в XIX в.

**Таблица 2.** Доля элементов (кларки) в земной коре и примеры образованных из них биоминералов (выделены основные)

<b>Кислород (O)</b>	— 47,0%	— кремнезем [ $\text{SiO}_2 \times n\text{H}_2\text{O}$ ]
<b>Кремний (Si)</b>	— 29,5%	— кремнезем [ $\text{SiO}_2 \times n\text{H}_2\text{O}$ ]
Алюминий (Al)	— 8,05%	
Железо (Fe)	— 4,65%	— магнетит [ $\text{FeO}$ ]
<b>Кальций (Ca)</b>	— 2,96%	— кальцит, арагонит [ $\text{CaCO}_3$ ]
Натрий (Na)	— 2,50%	— бернессит [ $\text{Na}_4\text{Mn}_{14}\text{O}_{27} \times 9\text{H}_2\text{O}$ ]
Калий (K)	— 2,50%	— ярозит [ $\text{KFe}_3^{3+}(\text{SO}_4)_2(\text{OH})_6$ ]
<b>Магний (Mg)</b>	— 1,87%	— Mg-кальцит [ $(\text{Mg}_x\text{Ca}_{1-x})\text{CO}_3$ ]
Титан (Ti)	— 0,45%	— аморфный ильменит [ $\text{Fe}^{2+}\text{TiO}_3$ ]
Водород (H)	— 0,15%	— кремнезем [ $\text{SiO}_2 \times n\text{H}_2\text{O}$ ]
Марганец (Mn)	— 0,10%	— аморфный оксид марганца [ $\text{Mn}_3\text{O}_4$ ]
<b>Фосфор (P)</b>	— 0,09%	— гидроксилapatит [ $\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3(\text{OH})$ ]
Барий (Ba)	— 0,07%	— барит [ $\text{BaSO}_4$ ]
Фтор (F)	— 0,06%	— флюорит [ $\text{CaF}_2$ ]
Сера (S)	— 0,05%	— пирит [ $\text{FeS}_2$ ], грейгит [ $\text{Fe}_3\text{S}_4$ ]
Стронций (Sr)	— 0,03%	— целестин [ $\text{SrSO}_4$ ]
<b>Углерод (C)</b>	— 0,02%	— кальцит [ $\text{CaCO}_3$ ]

Конечно, биоминералы используются и в других целях. Так, нанокристаллы магнетита служат у самых разных организмов (от бактерий до китов) в составе особых органов — магнитосом — для ориентации в пространстве с помощью характеристик магнитного поля Земли. Целестин или барит в виде звездчатых микрогранул помогают сцифоидным медузам и харовым водорослям определить направление силы тяжести: первым — чтобы быстрее вернуться в естественное положение после шторма, вторым — чтобы направить рост питающих ризоидов прямо в бескислородный слой осадка.



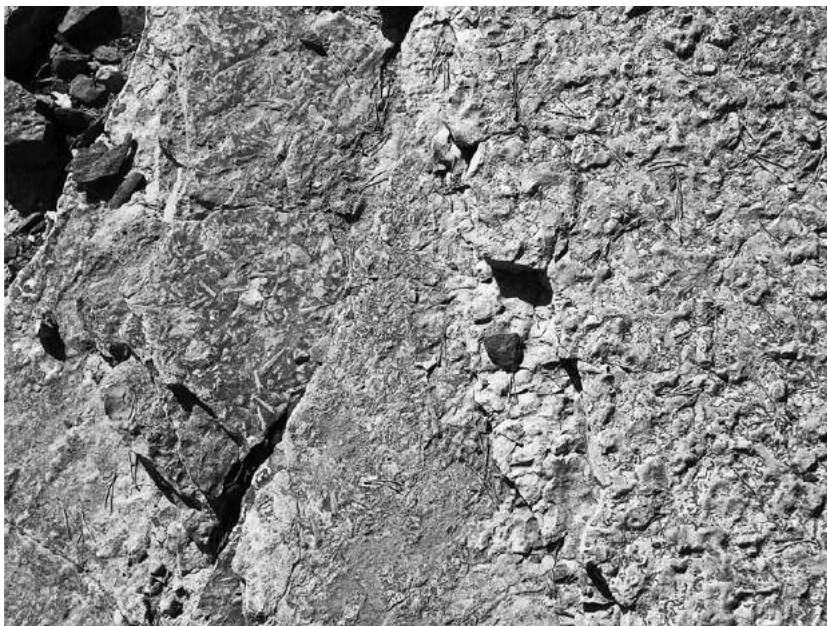
**Рис. 17.7.** Раковина и спикулы из пирита и грейгита улитки *Crysomallon squamiferum* (диаметр 3,5 см), обитающей среди черных курильщиков; Индийский океан (публикуется с разрешения Андерса Варена)

Однако только обладатели карбонатных, фосфатных и кремневых скелетов стали порообразующей силой, масштабы действия которой сопоставимы с силами геологическими.

Часть III

## От кембрийского взрыва до Великой ордовикской радиации (540–440 млн лет назад)

ЭОН	ЭРА	ПЕРИОД	Начало (млн лет)
фанерозойский	палеозойская	силурийский	443,4
		ордовикский	485,5
		кембрийский	541
протерозойский	непротерозойская	эдиакарский	635



**Рис. 18.1.** Хиолитовый ракушняк (длина раковин до 5 см); кембрий (530 млн лет); р. Юдома, Якутия

## Глава 18

# Кембрийские горы

Чарлз Дарвин 160 лет назад сетовал на «неполноту геологической летописи». Обсуждению этой проблемы он отвел две главы (X и XI) своего труда: ведь палеонтология и седиментология как науки пребывали в зачаточном состоянии, а такой дисциплины, как тафономия, объясняющей закономерности влияния седиментационных процессов на палеонтологическую летопись, вообще не существовало. (Ее основы заложил советский палеонтолог и писатель Иван Антонович Ефремов лишь в середине прошлого века.) Однако Дарвин настаивал на том, что факт внезапного появления целых групп видов в определенных геологических слоях совсем не отрицает ни превращения одних видов в другие, ни крайне низких темпов этого процесса, ни значительной удаленности во времени предка от изменившихся потомков. И особенно беспокоили гениального естествоиспытателя кембрийские слои Европы, которые содержали остатки первых несомненных животных, причем уже достаточно разнообразных. Значит, этому времени должны были предшествовать периоды, «столь же продолжительные или, вероятно, более длительные, чем весь интервал от кембрийских времен до наших дней».

Прошло 110 лет. Геологи и палеонтологи убедились, что классические разрезы кембрийской системы в Северной и Центральной Европе действительно не отличаются полнотой, причем в основании этих отложений зияет хроностратиграфическая «дыра» в добрый десяток миллионов лет. А если обратиться к типовым кембрийским отложениям Великобритании — Кембрийским горам на севере Уэльса, выбранным в 1835 г. английским геологом Адамом Седжвиком, — и того больше. Первые валлийские скелетные ископаемые (вымершие членистоногие с известковым панцирем — трилобиты и брахиоподы с фосфатной раковиной) относятся ко второй половине этой системы. Все остальное — немые (без окаменелостей) толщи терригенных отложений (от лат. terra — земля, суша и греч. γένεά — рождение, происхождение, буквально — происходящие с суши: песчаники, алевролиты, аргиллиты и сланцы). Масштабные работы геологов и палеонтологов из Ленинграда, Москвы, Новосибирска и Якутска, проведенные в 1960–1970-е гг. на Сибирской платформе, показали, что там, где низы кембрийской системы представлены морскими известняками, скелетные ископаемые древнее валлийских на 30 млн лет. И они совсем другие — раковины моллюсков, протоконодонты (Protoconodonta — хватательные органы щетинкочелюстных), а также скелеты хиолитов, томмотиид, анабаритид и множества других давно исчезнувших групп животных. Немалое их число впервые и было найдено в Сибири, что закреплено в названиях: анабаритиды — от реки Анабар, томмотииды (Tommotiida) — от поселка Томмот на реке Алдан, сахитиды (Sachitida) — от Республики Саха (Якутия). Эта

древняя фауна стала называться мелкораковинной, поскольку в ней представлены раковинки, обычно не превышающие размером от 1 до 3 мм. Там же, но в несколько более молодых отложениях встречаются обильные рифы, построенные губками с массивным известковым скелетом — археоциатами и микроскопическими водорослеподобными организмами — ренальцидами (*Renalcida*). Даже сибирские трилобиты и брахиоподы оказались старше европейских, хотя и не такими древними, как археоциаты и тем более мелкораковинная фауна. Нижняя граница кембрийской системы была существенно сдвинута.

Кроме того, установлено, что ископаемые следы — свидетельства поведенческой эволюции животных, в которых отражены закономерности локомоции (перемещения), питания, затаивания и других поведенческих актов, — тоже меняются вблизи нового рубежа. Если на поверхности протерозойского окаменевшего морского дна отпечатались лишь простенькие, почти прямые, следы ползания, то в первых же кембрийских слоях появляются сложные следы выедания и охоты, причем не только на поверхности осадка, но и в глубине пока еще мягкого грунта. Поскольку ископаемые следы лучше сохраняются в аргиллитах, алевролитах и песчаниках, а скелетные остатки — в известняках, то к началу 1990-х гг. даже возобладало мнение, что следы кембрийского типа предшествуют скелетной фауне, и эта вежа была принята для выбора типового разреза нижней границы кембрийской системы на Восточном Ньюфаундленде (Канада).

Работы последних лет — и снова на Сибирской платформе, отчасти в Южном Китае, где переходные эдиакарско-кембрийские отложения представлены карбонатами или карбонатами с фосфоритами, — однако, выявили, что скелетные ископаемые кембрийского облика — анабаритиды, протоконодонты, хиолиты и некоторые другие — все-таки появляются раньше сложных кембрийских следов, в отложениях возрастом около 543 млн лет. И ничего удивительного в этом нет: Сибирь лежала практически на экваторе, а Южный Китай находился в низких широтах вблизи Гондваны, т.е. именно там, где в течение истории Земли зарождались новые группы организмов. Лишь позднее они (и далеко не все) мигрировали в более высокие широты. А древние континенты — Авалон, фрагменты которого сохранились на Восточном Ньюфаундленде, в Англии и Уэльсе, а также Балтия (Северная и Восточная Европа) — как раз располагались в высоких широтах, где среднегодовые температуры в раннекембрийскую эпоху вряд ли существенно отличались от нынешних. Именно поэтому скелетная фауна в этих регионах очень обедненная, известняки почти отсутствуют и хорошо сохранились только ископаемые следы.

Несмотря на расширение кембрийской системы более чем вдвое — до 55,5 млн лет (если бы она сохранилась в объеме, установленном в XIX в., то сейчас составляла бы всего 24 млн лет), проблема, отмеченная Дарвином, не исчезла. Ведь в эдиакарских отложениях, кроме некоторых немногочисленных ископаемых следов и скелетных остатков, нет предшественников многочисленных и разнообразных многоклеточных животных. (Вендобионты не в счет: они как раз исчезают, видимо не оставив после себя прямых потомков.) Не случайно массовое распространение скелетных и других животных в начале кембрийского периода именуется в науке «кембрийским взрывом» — всего за каких-то 25 млн лет (срок, по геологическим меркам, ничтожный) на свет явилось более 1500 родов (это сейчас их столько известно, а ежегодно описываются десятки новых), представляющих практически все ныне существующие типы, — от губок до хордовых.

Простое перечисление крупных групп организмов, обитавших в морях того времени и по большей части вымерших еще в начале палеозойской эры, и то заняло бы пару страниц. Особенно много загадочных ископаемых форм выявлено в лагерштеттах (нем. *Lagerstätte* — залежное место) — так принято называть местонахождения ископаемых организмов, где сохранились нетронутые после смерти тела, благодаря чему они успели превратиться в детальный слепок из фосфата, пирита или глинистых минералов, и сохранить для изучения некоторые особенности мягких тканей и содержимое кишечного тракта.

Честь открытия кембрийских лагерштеттов принадлежит американскому палеонтологу Чарльзу Уолкотту. Работая в 1909 г. в Скалистых горах на юго-западе Канады, он обнаружил в среднекембрийском сланце Берджесс необычайно полные отпечатки разных водорослей и животных. Их подробные описания исследователь опубликовал в нескольких объемистых книгах, а для названий использовал местные топонимы: виваксия (*Wiwaxia*) — пик Вивакси,

ханцеллория (*Chancelloria*) — пик Канцеллор (Ханцеллор), элдония (*Eldonia*) — железнодорожный разезд Элдон и многие другие. В 1960–1970-е гг. ученые обратили внимание на поразительную целостность этих остатков. С тех пор удалось не только собрать десятки тысяч новых образцов и описать множество новых видов из сланца Берджесс, но и обнаружить исключительные по сохранности ископаемые остатки в кембрийских отложениях по всей Северной Америке, включая Гренландию (Сириус-Пассет), в Австралии (сланец Эму-Бей), Южном Китае (Чэнцзян), Сибири (синская свита) и Испании (Муреро). Именно по лагерштеттам судят об устройстве кембрийских сообществ, а также о природе вымерших организмов. Среди таких организмов выявлены предшественники моллюсков (виваксииды и ханцеллорииды), предки членистоногих и головохоботных червей (аномалокаридииды и ксенузии), хордовых. [Ксенузии, или *Xenusia* (от греч. ξένος — чужой) были так названы, поскольку их нашли в Германии в глыбах кембрийского песчаника, принесенных последним континентальным ледником из Скандинавии; при жизни они представляли собой червеобразные организмы на вытягивающихся ножках, как у онихофор, и с ротовым хоботком, как у головохоботных червей (рис. 18.2).] Все эти отложения приурочены к незначительному временному интервалу, названному кембрийским тафономическим окном [середина раннекембрийской — середина среднекембрийской эпохи (520–500 млн лет)], и содержат остатки огромного числа видов и особей. Например, только в одном карьере, заложенном на площади 58,3 м<sup>2</sup> в Чэнцзяне, с поверхности 12 последовательных пластов было извлечено 10 328 индивидов. Учитывая значимость этих мест для науки, три лагерштетта, расположенных в Канадских парках Скалистых гор (сланец Берджесс), Чэнцзянском местонахождении ископаемых и природном парке «Ленские столбы» (синская свита), внесены в список Всемирного культурного и природного наследия ЮНЕСКО.

По мере изучения лагерштеттов стало ясно, что кембрийский период, хотя с него и начинается палеозойская эра, был очень своеобразным интервалом в истории планеты. И не только по длительности — 55,5 млн лет (541–485,5 млн лет назад). Суша, по сути, оставалась докембрийской — «без лесов и без полей», т.е. без высших растений, а в океане царили животные, принадлежность которых начала проясняться лишь в нынешнем столетии. В последующем, ордовикском, периоде (485,5–443,4 млн лет назад) все сильно изменилось, и вслед за угасавшим кембрийским взрывом началась Великая ордовикская радиация.



**Рис. 18.2.** Ксенузия *Mureropodia arae* (длина 9 см); кембрий (505 млн лет); Иберийские горы, Испания

Собственно, ордовикский период стал последним официальным подразделением такого ранга в Международной хроностратиграфической шкале для фанерозойского эона. Его утвердили только в 1960 г., хотя еще в 1879-м английский геолог Чарлз Лэпуорт установил типовые разрезы этой системы на границе Англии и Уэльса, в местах, которые когда-то населяло кельтское племя

ордовики. До его работ один из классиков британской стратиграфии — Адам Седжвик — считал эти слои кембрийскими, а другой — Родерик Мурчисон — силурийскими. Силурийский период (443,4–419,2 млн лет назад) тоже носит имя кельтского племени — силуров, живших бок о бок с ордовиками.

Глава 19

## Спрятаться или убежать?

Итак, появление во второй половине эдиакарского периода крупных многоклеточных организмов, среди которых могли быть и настоящие животные, преобразило океан. Благодаря мягкотелым гигантам — вендобионтам, способным к осмотрофному питанию, содержание растворенного органического вещества понизилось; на мелководье стали зарождаться настоящие кислородные оазисы. Новую среду начали осваивать первые скелетные животные, потеснившие бактериальные рифообразующие сообщества в морях с карбонатным осадконакоплением, которые покрывали Сибирь, Южный Китай, монгольские и казахстанские микроконтиненты, отчасти Лаврентию и Гондвану. Тогда и случился кембрийский взрыв: в течение 25 млн лет общее разнообразие морских животных возросло в несколько раз, а биоминеральный скелет приобрели представители почти всех типов животных, которые существуют до настоящего времени (рис. 17.6). Формирование различного по составу скелета — кремневого, фосфатного, карбонатного (несколько разных минеральных форм) — было сопряжено как с абиотическими явлениями (тектонические циклы Уилсона, парциальное давление углекислого газа), о которых уже говорилось, так и с биотическими (образ жизни конкретных видов животных). Об этом речь пойдет далее.

Причины кембрийского взрыва разбираются в тысячах статей. Десятки, если не сотни предположений выдвигаются, чтобы объяснить это явление самым необычным сочетанием факторов. Например, тем, что расширение Земли способствовало снижению силы притяжения, позволив животным увеличить свою массу за счет скелетных наслоений. Или тем, что учащенная смена полярности магнитных полюсов (15–30 переполюсовок за 1 млн лет против 2–10 за тот же срок в фанерозойском эоне) ослабила магнитное поле планеты и ее мелководные обитатели оказались уязвимыми для ультрафиолетового излучения среднего диапазона (315–280 нм), проникавшего до глубины нескольких метров, для защиты от которого понадобились биоминеральные покровы. Однако вряд ли вендобионты, даже не самые большие, весили меньше самых крупных раннекембрийских моллюсков, а скелеты у многих древних организмов были внутренними — бесполезными для защиты от облучения. Да и решить проблему внешней защиты с помощью органических пигментов было энергетически дешевле, чем цианобактерии и водоросли доказали еще в протерозойском эоне. В целом же все гипотезы о кембрийском взрыве можно разделить на три большие группы: молекулярно-генетические, экологические и абиотические. К последним относится и два примера, приведенных выше, но это отнюдь не значит, что все абиотические факторы в равной степени являются надуманными.

Наиболее наглядные свидетельства происходивших в то время реальных событий — это исчезновение ранних доломитов и широкое распространение красноцветных морских отложений (и терригенных, и известковых), уменьшение доли фосфоритов и снижение фонового уровня фосфата, взрывной рост разнообразия и обилия скелетных окаменелостей, появление многочисленных признаков хищничества, а также ископаемых следов, свидетельствующих о развитии сложных поведенческих актов. Все эти изменения указывают на повышение уровня содержания кислорода. Главный окислитель способствовал накоплению растворенного  $SO_4^{2-}$ -иона, препятствовавшего осаждению доломита и фосфатных минералов (рис. 13.2а, в). А живым существам он был необходим для формирования коллагена — белка, без которого невозможно образование сложного, иерархически организованного органического (кутикула членистоногих и головохоботных червей) или биоминерального скелета, а также плотной соединительной ткани. Не случайно эдиакарские скелетные животные селились там, где воды были насыщены кислородом. Необходим кислород и для работы поперечно-полосатых мышц с плотной кровеносной сетью, переносившей обильные красные кровяные тельца, и другими клетками с повышенным количеством митохондрий. Без таких приспособлений невозможно существование активных хищников, которые преследуют добычу или рывком нападают на жертву из засады (из убежища в грунте). Если, например, сидячим фильтраторам, таким как

губки, достаточно 0,1–0,8% кислорода, растворенного в воде, то даже мягкотелым подвижным хищникам требуется на порядок больше (более 1%). И чем выше уровень кислорода, тем хищники крупнее и разнообразнее.

Важнейшим фактором кембрийского взрыва и было хищничество. Уже магистральные тенденции в эволюции биоминеральных скелетов прямо указывают, что появление все более устойчивых к сдавливанию, скручиванию и растяжению защитных микроструктур и, в свою очередь, особо прочных микроструктур в органах, предназначенных для нападения, является несомненным свидетельством пресловутой «гонки вооружений» (табл. 1). Чем изощреннее становились защитные приспособления (панцири, раковины), тем во все более мощное и крепкое оружие превращались зубы, хватательные щетинки и разного рода «ногочелюсти». Становление многоуровневой защиты хорошо прослеживается на раковинах моллюсков: начиная буквально с первых «лет» кембрийского периода створки становятся не просто толще и многослойнее, но и сами слои приобретают все более и более прочную структуру. А у хищных членистоногих, которые стремились добраться до мягкого содержимого таких раковин, появляются все более сложные «орудия взлома».

Уже в середине раннекембрийской эпохи среди морских членистоногих процветает группа, названная *Megacheira* (от греч. μέγας — большой и χεῖρ — рука). «Большеруки» отличались очень развитыми передними конечностями, согнутыми в «локтях», на конце которых могли находиться либо клешни, либо жесткие шипы, либо длинные ловчие хлысты (рис. 19.1). Внешне эти придатки напоминали ногочелюсти современных раков-богомолов. Эти ракообразные, несмотря на небольшие размеры (до 35 см длиной), в сотысячные доли секунды прокалывают или дробят сопоставимую с ними по массе и более крупную добычу, обрушивая удар силой до 1500 Н. (Не каждый боксер-тяжеловес способен бить с такой силой, притом что масса рака в 100 раз меньше.) Различается только положение органов нападения: у появившихся в мезозойскую эру раков-богомолов это грудные ножки, а у мегахейр — передняя пара головного отдела, по положению соответствующая чувствительным усикам-антеннулам их отдаленных родственников. Одна из самых больших мегахейр, найденных в сланце Берджесс, за устрашающие клешнеподобные конечности с внушительными шипами получила имя кутенихела Деппа (*Kootenichela deppei* — от реки Кутеней, протекающей рядом с местонахождением, греч. χηλή — раздвоенный и в честь актера Джонни Девпа, сыгравшего главную роль в фильме «Эдвард Руки-ножницы»). Скопления проломленных панцирей трилобитов в кембрийских слоях могли появиться благодаря таким хищникам.



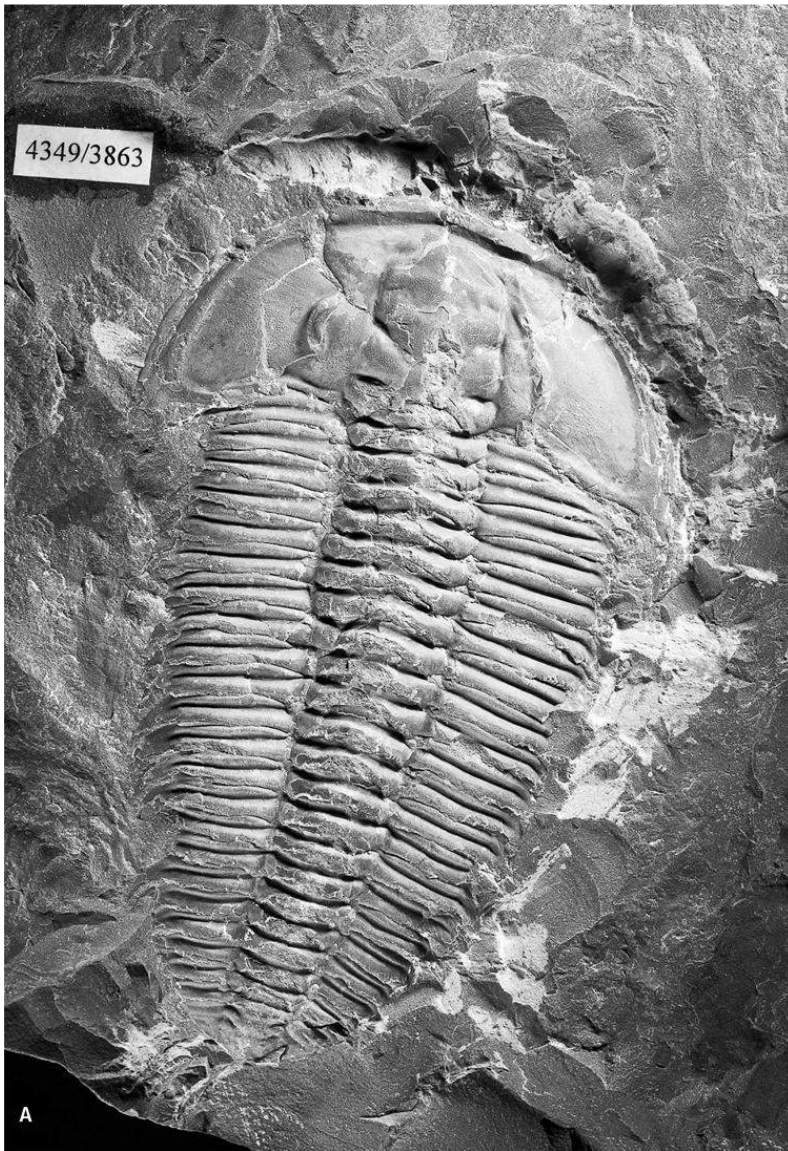
**Рис. 19.1.** Мегахейра *Alalcomenaeus* (вид сбоку, длина 8 см); кембрий (520 млн лет); Чэнцзян, пров. Юньнань, Китай (публикуется с разрешения Николаса Стросфелда)

У других членистоногих — *Artiopoda* (греч. ἀρτί — ποὺς — крепконогий) — сразу несколько пар конечностей головного отдела преобразились в клещевидные органы захвата, покрытые многочисленными зазубренными шипами. Особенно мощные пилообразные структуры располагались у артиопод под головой, ближе к основанию конечностей, где за счет мускульных рычагов можно было создать максимальное давление и тут же отправить раздробленную добычу в рот (рис. 19.2). В кишечнике таких животных обнаружены перемолотые раковины хиолитов и панцири трилобитов и мелких двустворчатых членистоногих — брадориид (*Bradoriida*, впервые найденные в кембрийских слоях полуострова Лабрадор). Агласпидиды (*Aglaspidida*, от греч. ἀγλαός — блестящий и ἀσπίς — щит) обзавелись мощными шипастыми клешнями, напоминавшими педипальпы (хватательные конечности) скорпионов и других хелицероных, чьими предками они, возможно, были.

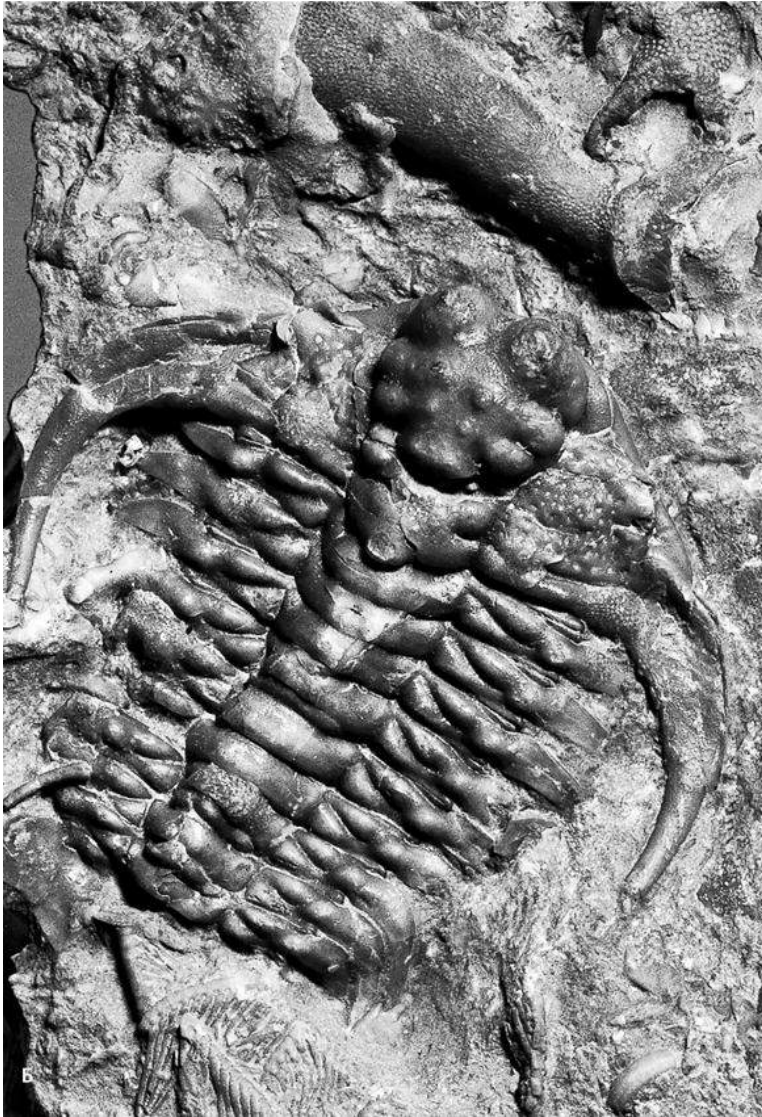


**Рис. 19.2.** Панцирь крупного кембрийского (515 млн лет) членистоногого хищника *Phytophilaspis pergatena* (длина 15 см); р. Лена, Якутия





**Рис. 19.3.** Панцири членистоногих трилобитов: а) *Jakutus primigenius* (длина 15 см); кембрий (515 млн лет); р. Лена, Якутия; б) *Ceraurus* (длина 7 см); ордовик (470–460 млн лет); пров. Онтарио, Канада (Королевский музей Онтарио)

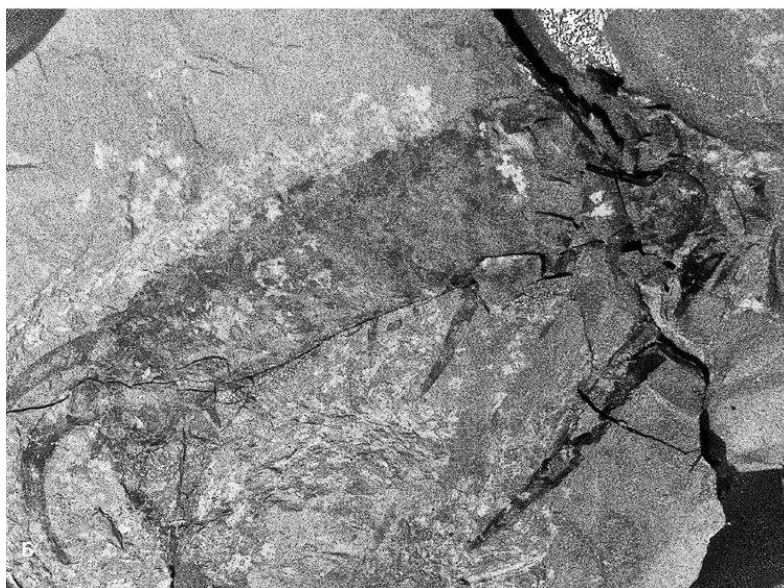


Даже трилобиты (*Trilobita*, от греч. τρεῖς — три и λοβός — лопасть) — самые распространенные кембрийские членистоногие, у которых все конечности, кроме одной пары антенн, были похожи на ходные ножки благодаря находящимся на них зазубренным жевательным выростам, обращенным навстречу друг другу, сминали в лепешку твердые покровы других животных (рис. 19.3). Их кишечники набиты расплюснутыми раковинами брахиопод, брадориид, даже спикулами — многолучевыми кремневыми иголками, из которых при жизни состоял скелет стеклянных губок. В том, что кишечный тракт нередко сохраняется, ничего удивительного нет: из-за избытка фосфора в пище, если животное погребено целиком, пищеварительные органы и все их содержимое обрастает фосфатными микрочастицами. Нередко фосфатизированные кишечные тракты оказываются устойчивее других органов тела и сохраняются как отдельные окаменелости — колалиты (греч. χολάς — кишка и λίθος — камень). Хотя найти хозяина «каменной кишки» — трилобита, другое членистоногое или совсем иное существо — удается редко, можно понять, что большинство кембрийских колалитов принадлежало именно хищникам: они набиты полупереваренными остатками других животных. Фосфатизация сохраняет и пищеварительные железы — парные, обычно дольчатые мешочки, расположенные вдоль средней кишки и являющиеся ее выпячиваниями. Такие железы известны у трилобитов, мегахейр, артиопод и других кембрийских хищников (аномалокарииды, головохоботные черви). Вероятно, железистые выделения помогали переваривать хитиновые покровы добычи: хотя хитин является полисахаридом, его спиральные, плотно уложенные волокна расщепляются плохо.

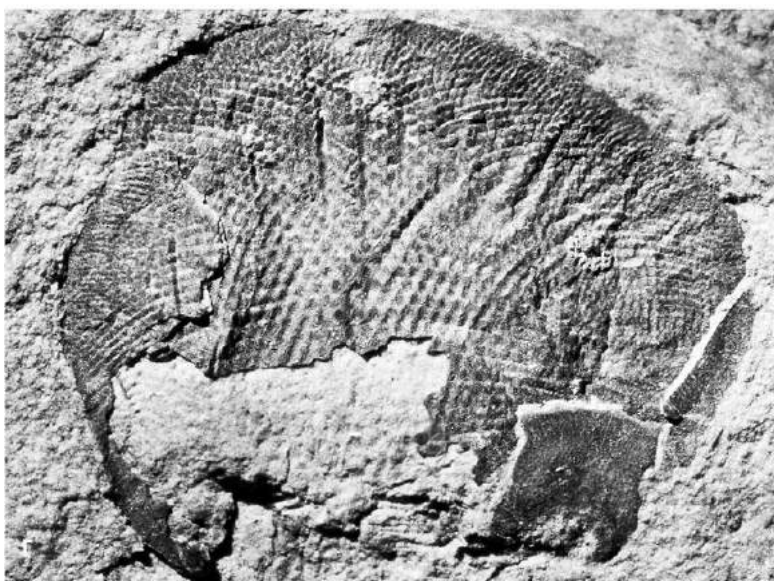
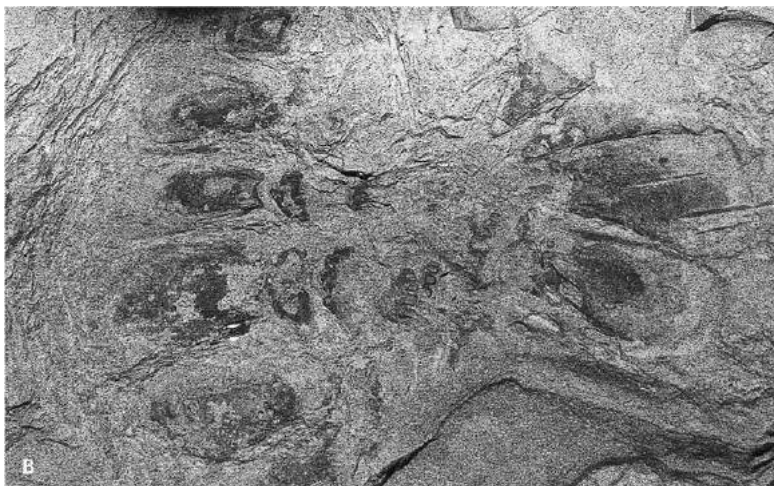
Нередко в ископаемой летописи встречаются и копролиты (греч. κόπρος — навоз, помет и λίθος — камень) — окаменевшие фекалии. И снова их содержимое указывает не только на отсутствие проблем с пищеварением у кембрийских животных, но и на то, что оставившие их

особи были хищниками. Некоторые копролиты достигают 7 см в поперечнике или 20 см в длину и содержат сотни скелетиков хиолитов, брадориид, мелких трилобитов и других членистоногих. Удлиненные плавно-изогнутые копролиты, которые к тому же расположены вертикально в осадке, вероятно, принадлежат головохоботным червям, а округлые — трилобитам-каннибалам или аномалокаридидам.

Аномалокарииды (*Anomalocaridida*) были самыми большими хищниками и вообще животными кембрийского периода. Они достигали метровой длины и были вооружены двумя крупными членистыми околоротовыми хватательными придатками, за что и получили свое название (греч. ἀνωμαλία — несоразмерность и καρκίνος — рак). Хотя тело аномалокариид тоже было членистым, а глаза — сложными, или фасеточными (состояли из многочисленных глазков — омматидиев), они не относились к членистоногим. Ведь других членистых конечностей аномалокарииды не имели, а их ротовой аппарат представлял собой систему пластинчатых зубов, расположенных кольцом (рис. 19.4). И зубы, и шипастые околоротовые придатки, и огромные стебельчатые глаза (до 3 см в поперечнике) также выдают хищную природу гигантов. 3000 крупных омматидиев, в каждом из которых прекрасно выражена шестигранная линза, и размер линз указывают на то, что аномалокарииды предпочитали охотиться в сумерках и видели даже при тусклом освещении. Вообще, глаза не хуже содержимого желудка выдают пищевые предпочтения своего хозяина: в раннекембрийском морском сообществе местонахождения Чэнцзян в Южном Китае (520 млн лет), откуда описано более сотни видов животных, среди нехищных видов более 5% обладали глазами, а среди хищников — свыше 50%. И все кембрийские членистоногие хищники — мегахейры, артиоподы, трилобиты и другие — были весьма глазасты.



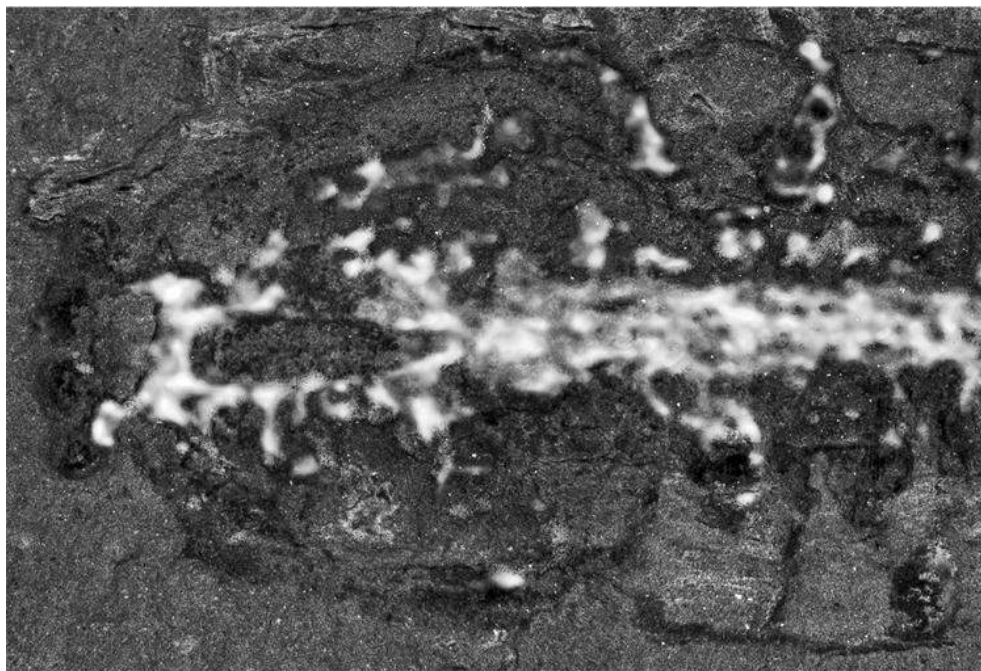
**Рис. 19.4.** Крупнейшие кембрийские пелагические хищники аномалокарииды; кембрий (520–510 млн лет): а) передняя часть панциря *Anomalocaris canadensis* (спинная сторона, длина 14 см); сланец Берджесс; пров. Альберта, Канада (Королевский музей Онтарио); б) предротовая хватательная конечность *Amplectobelua*



*symbrachiata* (длина 10 см); Чэнцзян, пров. Юньнань, Китай; в) ротовой аппарат *Omnidens amplus* (диаметр 20 см); Чэнцзян, пров. Юньнань, Китай; г) глаз аномалокариды состоял из 3000 крупных фасеток (диаметр глаза 5 мм); о. Кенгуру, Южная Австралия (публикуется с разрешения Майкла Ли)

Учитывая аномальные размеры аномалокаридид, им приписываются не только самые большие копролиты, но и следы укусов на панцирях крупных трилобитов. Конечно, подобные отметины сохранялись только тогда, когда потенциальной жертве удавалось вырваться, а затем залечить поврежденную часть панциря. Везло тем, кто успевал вовремя заметить опасность и повернуться, лишившись только части хвоста. Важнее другой вывод «палеокриминалистов», основанный на статистической обработке находок: более чем в 60% случаев пострадавшие лишались части хвостового щита — пигидия или туловищных сегментов с правой стороны. Это свидетельствует об асимметрии в поведении хищника: у него был достаточно развитый мозг, а левая и правая его половины работали независимо друг от друга (как полушария мозга у млекопитающих).

Сложный мозг аномалокаридид и некоторых хищных кембрийских членистоногих иногда тоже можно увидеть (с помощью рентгеновской спектроскопии): если органы пищеварения подвергаются избирательной фосфатизации, то нервная система, правда очень редко, замещается железосодержащими глинистыми минералами, покрывающими остатки органического вещества (рис. 19.5). Этот орган состоял из трех пар крупных нервных узлов: передняя пара иннервировала предротовые хватательные придатки, средняя — большие стебельчатые глаза, а задняя отвечала за пищеварение, движение плавательных лопастей и другие процессы, связанные с органами туловища. Как и глаза, крупный, по кембрийским меркам, мозг принадлежал только хищникам.

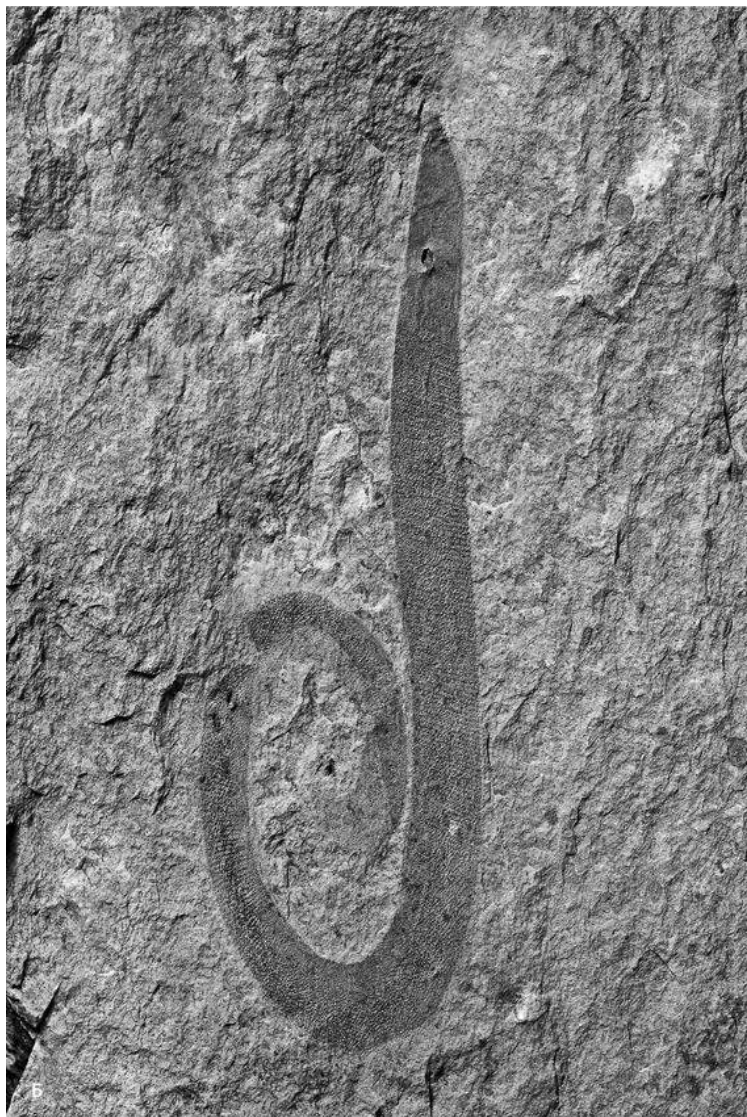


**Рис. 19.5.** Головной отдел мегахейры *Alalcomenaeus* (длина 3 см), следы нервной системы различимы на томографическом снимке благодаря рентгеновскому спектру распределения железа; кембрий (520 млн лет); Чэнцзян, пров. Юньнань, Китай (публикуется с разрешения Николаса Строссфелда)

Впрочем, у некоторых из них этот орган представлял собой всего лишь окологлоточное нервное кольцо, поскольку, если хватательный орган, составляющий треть тела, то и дело вворачивается внутрь и выворачивается обратно, иначе нервные узлы не расположить. Этот хватательный орган, усаженный гребенчатыми крючьями — глоточными зубами, называется интроверт, или хоботок, а его обладатель — головохоботным червем. Хищные головохоботные черви существуют и сегодня (приапулиды, лорициферы, киноринхи), но они малочисленны и по большей части мелки (несколько миллиметров длиной), а в кембрийских морях составляли существенную часть донных сообществ и размерами могли сравниться с аномалокаридами. Их уплощенные глинистые отпечатки, трехмерные фосфатные слепки и оставленные ими норки в изобилии встречаются во всех крупных кембрийских местонахождениях окаменелостей (рис. 19.6). Именно головохоботным червям принадлежат большие удлиненные копролиты, набитые раковинками хиолитов. На целых окаменелостях можно в подробностях изучить и содержимое желудка. Головохоботные черви на диете явно не сидели: в их последней трапезе есть место не только хиолитам, но и брахиоподам, трилобитам, агностоидам (*Agnostoida*, от греч. ἀγνοέω — не знать: безглазые ракообразные, похожие на трилобитов), брадоридам, виваксидам и кольчатым червям — любым сидячим и медленно передвигавшимся животным, до которых можно было дотянуться крючковатым хоботком, не вылезая из норки. Сообща они могли съесть и крупное (более 10 см длиной) членистоногое, но, скорее всего, падаль. Даже у этих огромных и скрытных хищников жизнь не была легкой: встречаются копролиты, переполненные фрагментами их шкурок, а по следам охоты трилобитов можно понять, что крупные особи этих членистоногих не боялись вступать в схватку с червями, не уступавшими им в размерах.



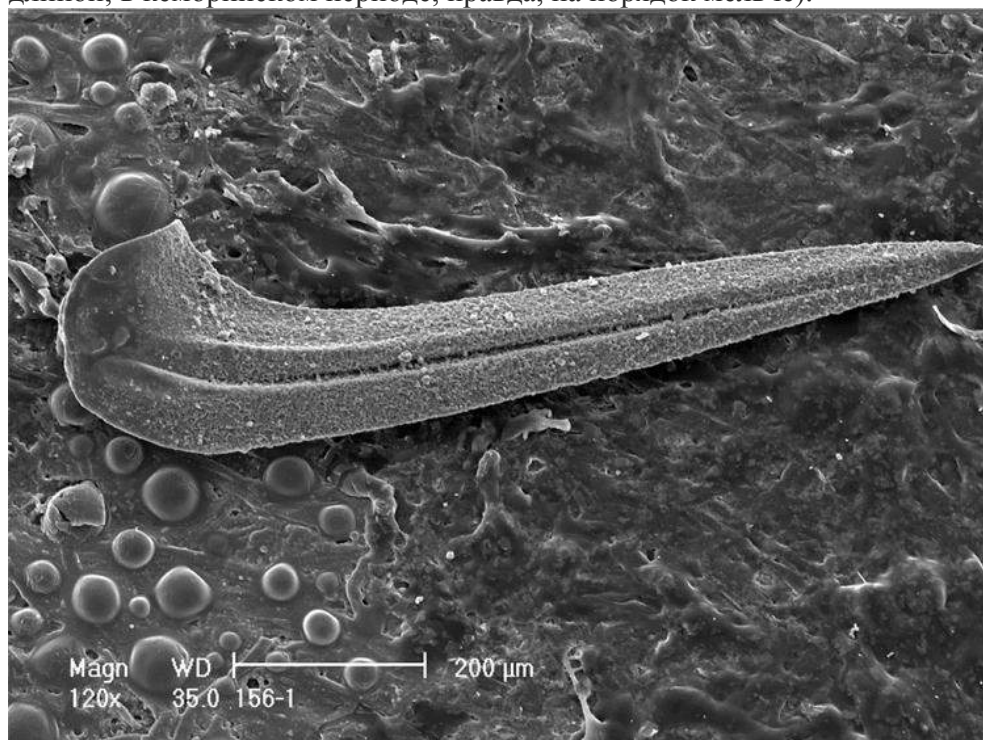
**Рис. 19.6.** Хищные головохоботные черви — палеосколециды; кембрий (515–500 млн лет); а) *Piloscolex platum* (диаметр 3 мм); р. Лена, Якутия; б) *Schistoscolex* (диаметр 5 мм); Иберийские горы, Испания



Если в эдиакарских отложениях или на окаменелостях той поры не встречается никаких следов хищничества, то кембрийские слои буквально переполнены и остатками самих хищников, и свидетельствами их нападений. К последним наряду с копролитами, колалитами и отметинами зубов относятся следы сверления — небольшие (менее 0,1 мм) сквозные отверстия с ровными краями в раковинах. Конечно, дырки могут появиться и при посмертном переносе створок, когда те трутся друг о друга, песок или камни, но тогда они и расположены случайным образом и правильных очертаний не имеют. Наоборот, следы сверления привязаны к наиболее уязвимым участкам на раковине жертвы — там, где защитные слои тоньше, а сам участок открыт для нападения. Например, у брахиопод-акротретид (*Acrotretida*) с фосфатной раковиной 95% пробоин приходится на коническую брюшную створку, а у лингулид (*Lingulida*) с такой же по составу раковиной — 87% на плоскую спинную. Кроме того, даже самые изощренные хищники-сверлильщики не всегда успешны: смертельная сквозная рана всегда окружена лунками той же величины — это следы неудачных попыток проникнуть внутрь. Жертвами кембрийских сверлильщиков, кроме брахиопод, были хиолиты, двустворчатые моллюски и улитки. Все эти животные обитали на поверхности осадка, могли целиком спрятаться в раковину и сомкнуть створки или плотно прикрыть вход в нее крышечкой. Однако правило «я в домике» срабатывало далеко не всегда. Кто были кембрийские сверлильщики, установить сложно. Сейчас так охотятся разные брюхоногие и головоногие моллюски, используя острые зубы — радулу — или особый выступ на своей раковине и выделяя сильные органические кислоты, а также круглые черви, протыкающие панцирь жертвы полыми стилетами для того, чтобы впрыснуть секреты пищеварительных желез и высосать уже переваренные ткани.



Выходит, от многочисленных хищников никто не мог считать себя защищенным: ни те, кто жил на поверхности дна, ни обитатели грунта, ни те, кто ползал или бегал, ни те, кто плавал. По дну рыскали всевозможные членистоногие с хватательными конечностями, под обманчиво гладкой поверхностью ила затаивались головохоботные черви, в толще воды (пелагиали) добычу поджидали огромные аномалокариды, многочисленные щетинкочелюстные и гребневики. Позднее, в среднекембрийскую эпоху, к когорте пелагических хищников присоединились и зубастые позвоночные — конодонтфориды. Конодонт и означает «конический зуб» (лат. *conus* и *dens*). Зуб, конечно, был не один: в глотке животного находился сложный аппарат из 7–9 пар (и один непарный элемент) конических, гребенчатых и пластинчатых фосфатных зубов (0,1–2 мм высотой), которые плотно смыкались, дробя угодившую в пасть добычу. По сколам на зубах, типичным для хищников, будь то тираннозавр или лев, и удалось определить пищевые предпочтения конодонтфорид. Тем более что целиком они сохраняются исключительно редко. Находки отпечатков этих животных с большими камерными глазами, V-образными туловищными мускульными блоками и хвостовым плавником подтвердили их принадлежность и к стремительным хищникам, и к позвоночным, эволюция которых как скелетных организмов началась с зубного аппарата. В зубах различается три слоя — эмаль, дентин и кость, также характерные для позвоночных. Не исключено, что некоторые виды конодонтфорид имели ядовитые железы, о чем, опять же, можно судить по зубам с отчетливой ложбинкой — каналом, проводившим яд от железы к укушенной жертве (рис. 19.7). Обладатели таких приспособлений, вероятно, могли обездвигивать добычу, превосходившую их собственные размеры (до 40 см длиной; в кембрийском периоде, правда, на порядок мельче).



**Рис. 19.7.** Конодонт *Protopanderodus* с желобком для ядовитой железы (длина 1мм); ордовик (470–460 млн лет); Польша (публикуется с разрешения Хуберта Шанявского)

Жертвы, чтобы избежать такой участи, не только наращивали биоминеральную защиту, которая к тому же не всегда помогает против опытных сверлильщиков и взломщиков. Одной из важных стратегий было бегство. Если в первой половине кембрийского периода сидячие, прикрепленные и малоподвижные, свободно лежащие животные составляли более половины населения морей, то в середине периода 70% видов на месте никогда уже не оставалось — ползали, ходили, плавали. Во второй половине кембрийского периода даже некоторые неподвижные организмы научились «ходить». Например, ребристые брахиоподы-нисусиды прикреплялись к шипам ползающих примитивных моллюсков виваксиид, тоже ребристым, и таким образом сразу обретали и защиту, и покровительственную «окраску», и средство передвижения, а еще и доступ к новым источникам органической взвеси, которой они питались.

Многие приобрели защитную окраску или в случае необходимости прятались в укрытие. Хотя покровные пигменты животных той поры неизвестны, не только они дают представление о том, как внешне выглядело то или иное животное. Панцири и чешуйки у многих мелких членистоногих, моллюсков и кольчатых червей были испещрены тончайшими параллельными ребрышками: под преломленными в водной среде лучами солнца этот микрорельеф срабатывал как дифракционная решетка, превращая своих хозяев в радужно-яркие, но расплывчатые, мельтешащие пятна непонятного размера. А именно оценка размера и направления движения — основные параметры, по которым хищник определяет, куда направляется жертва и по зубам ли она ему вообще.

Членистоногие, головохоботные черви и аномалокарииды, даже самые большие и хищные из них, на определенных стадиях жизненного цикла, чтобы расти дальше, должны были менять жесткий внешний панцирь — линять. В этот момент они становились очень уязвимыми и пережидали в убежище, пока новый панцирь затвердеет — вновь пропитается карбонатом или фосфатом. Иногда там их накрывал подводный оползень, и сотни миллионов лет спустя палеонтологи находят целые стаи одноразмерных трилобитов и других членистоногих, когда-то спрятавшихся в больших пустых раковинах хиолитов или в чьих-то норках. (Одноразмерными эти существа были, чтобы те, кто побольше, не съел тех, кто поменьше, воспользовавшись удобным случаем.) Коллективная синхронная смена покровов, о которой свидетельствуют массовые захоронения личинок шкурки членистоногих и головохоботных червей, тоже была выходом из почти безвыходной ситуации: не все хищники отваживаются напасть на большие скопления животных, даже если легко справляются с одиночными особями того же вида.

Многие животные прятались на протяжении всей своей жизни. Брахиоподы, например, обживались среди минеральных спикул-иголок крупных губок, которым они явно отдавали предпочтение (50–60% особей в поселении). А к концу кембрийского периода появились первые отшельники — животные, использовавшие чужие раковины в качестве переносного блиндажа. Сейчас тема отшельничества целиком принадлежит десятиногим высшим ракам. Во времена, о которых идет речь в этой главе, даже их предки еще на свет не появились, но по характерным следам тонких членистых ножек, с одного края перекрытых ребристыми отпечатками волочившейся раковины, можно определить, что жилье было выбрано на «вторичном рынке»: никакие членистоногие раковин-башенок не строят.

В рифах можно было обойтись и без чужой раковины. Некоторые существа на всю жизнь забивались в полости и даже небольшие трещины. То были криптобионты (от греч. κρύπτω — скрывать и βίωτή — образ жизни). Кембрийскими криптобионтами стали мелкие археоциаты и кораллоподобные создания, гирляндами свисавшие со свода; моллюски, ползавшие по мягкому известковому илу; какие-то червеобразные организмы, рывшиеся в нем; а также губки, сверлившие стенки полостей, чтобы укрыться в убежище внутри убежища (рис. 19.8). Если в начале раннекембрийской эпохи посещения полостей были случайными и в них селились те же виды, что и на открытой поверхности, то спустя несколько миллионов лет там уже появились постояльцы — виды, которые за пределами схронов никогда не встречались. Настоящие криптобионты. К таким постояльцам относится и арахностега (*Arachnostega*), точнее — тот, кто оставил эти мелкие (субмиллиметровые) ходы в осадке, наполнявшем опустевшие раковины хиолитов и даже перевернутые панцири трилобитов.



**Рис. 19.8.** Криптическое сообщество археоциатового рифа; кембрий (525 млн лет); гора Зуун-Арц, Монголия

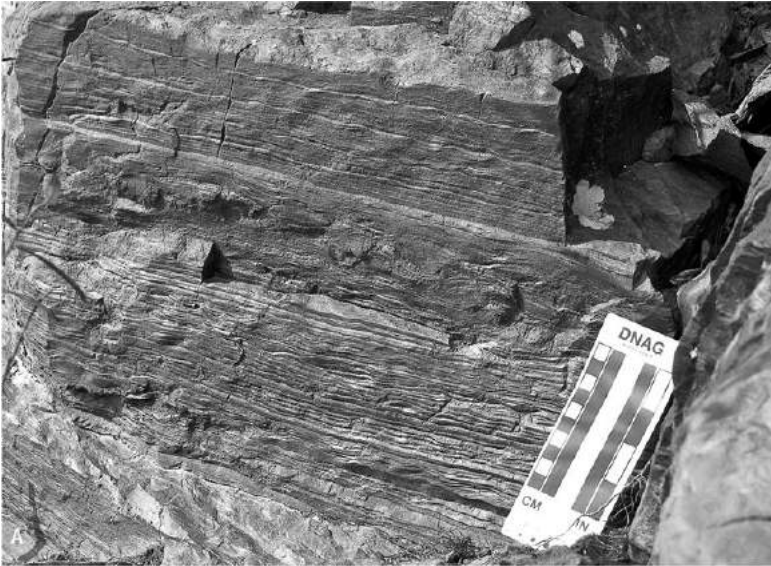
Если в кембрийских рифовых полостях обитали исключительно мелкие особи, то в мягком иле или подвижном песке на открытых пространствах морского дна могли поселиться животные любой размерности. Одни из них, например трилобиты, зарывались в грунт на время отдыха; их убежища распознаются по отпечаткам многочисленных членистых ножек. Засадные хищники — головохоботные черви — были прописаны там постоянно, выползая из U-образной норки, на стенках которой отчетливо пропечатывается рельефная поверхность червя, чтобы построить новую. Судя по способу передвижения таких червей за счет гидравлического нагнетания и перераспределения полостной жидкости в хоботке и туловище, они успешно продвигались в грунте, но были почти беспомощны на его поверхности. «Подковерную» жизнь освоили и некоторые моллюски: они оставляли длинные петляющие следовые дорожки с валиками по бокам и волнообразными отпечатками мускулистой ноги вдоль оси следа; по всей дорожке обычно тянется зигзагообразный валик — это грунт, прошедший сквозь кишечный тракт, где из него было извлечено все органическое вещество (рис. 19.9).



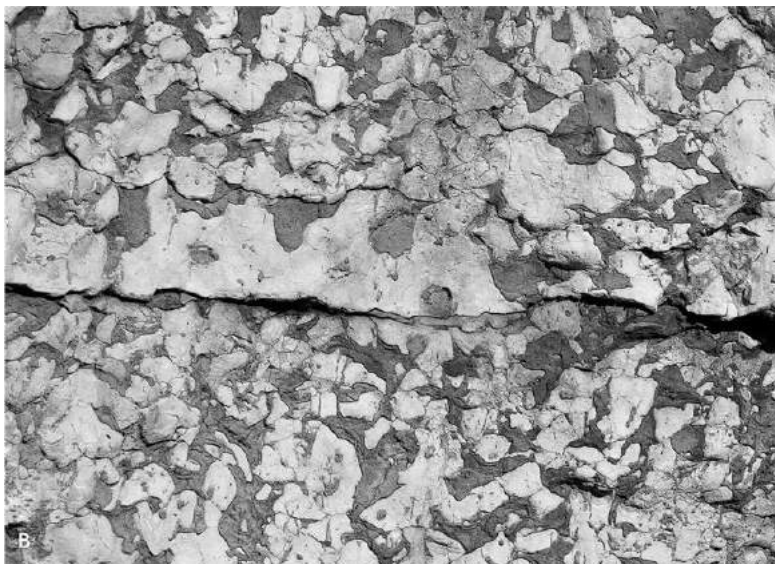
**Рис. 19.9.** Ископаемые следы *Psammichnites gigas*; кембрий (530 млн лет); горы Монтань-Нуар, Франция

Подвижные известковые илы в спокойных обстановках, к примеру с подветренной стороны рифа, колонизировали какие-то членистоногие. Они устраивали вертикальные колодцы метровой глубины и 2–3 см в диаметре на близком расстоянии друг от друга и укрепляли стенки норок своими пеллетами — округлыми фекальными комочками, упакованными в особую мембрану, которая придавала прочность этому строительному материалу и стенкам норки. (Именно пеллеты и выявляют принадлежность хозяев норок к членистоногим.) Так грунт стабилизировался, а дополнительные горизонтальные туннели, соединявшие колодцы, превращали всю систему, занимавшую десятки и сотни квадратных метров, в гигантский фильтровальный аппарат, куда устремлялись потоки воды со всеми ее обитателями (рис. 19.10в). Членистоногие-фильтраторы могли даже не показывать и носа из своих убежищ, разве что антенны. Угадать хозяев всех разнообразных следов, появившихся в морском грунте кембрийского периода, очень сложно, хотя такие же следы существуют и в наши дни. Однако почти неотличимые ходы и дорожки оставляют очень разные животные. Так, вертикальные системы туннелей строят и креветки, и некоторые виды рыб, и морские ежи. Только то обстоятельство, что из всех этих животных в раннекембрийскую эпоху появились лишь членистоногие (но не креветки и вообще не ракообразные), позволяет отождествить колодцы с деятельностью последних.

Еще одним способом защиты была забота о своем потомстве — о самых маленьких и уязвимых. Брадорииды не откладывали икру, а вынашивали ее под панцирем, на специально приспособленных для ее прикрепления трех последних парах ходных конечностей. А у некоторых трилобитов на панцире обнаружены вздутия, очень похожие на выводковые сумки современных раков.



**Рис. 19.10.** Степень переработки осадка животными-биотурбаторами: а) индекс биотурбации = 0, поскольку животные еще не появились; криогений (700–640 млн лет); р. Юдома, Якутия; б) индекс = 1, животные рыхлили только поверхность осадка; кембрий (520 млн лет); р. Юдома, Якутия; в) индекс = 2,



биотурбаторы внедрились в грунт, и осадок приобрел пятнистость, но отдельные слои различимы; кембрий (505 млн лет); р. Лена, Якутия; г) индекс биотурбации = 5, осадок стал однородным из-за постоянного перемешивания; мел (70 млн лет); о. Рюген, Германия

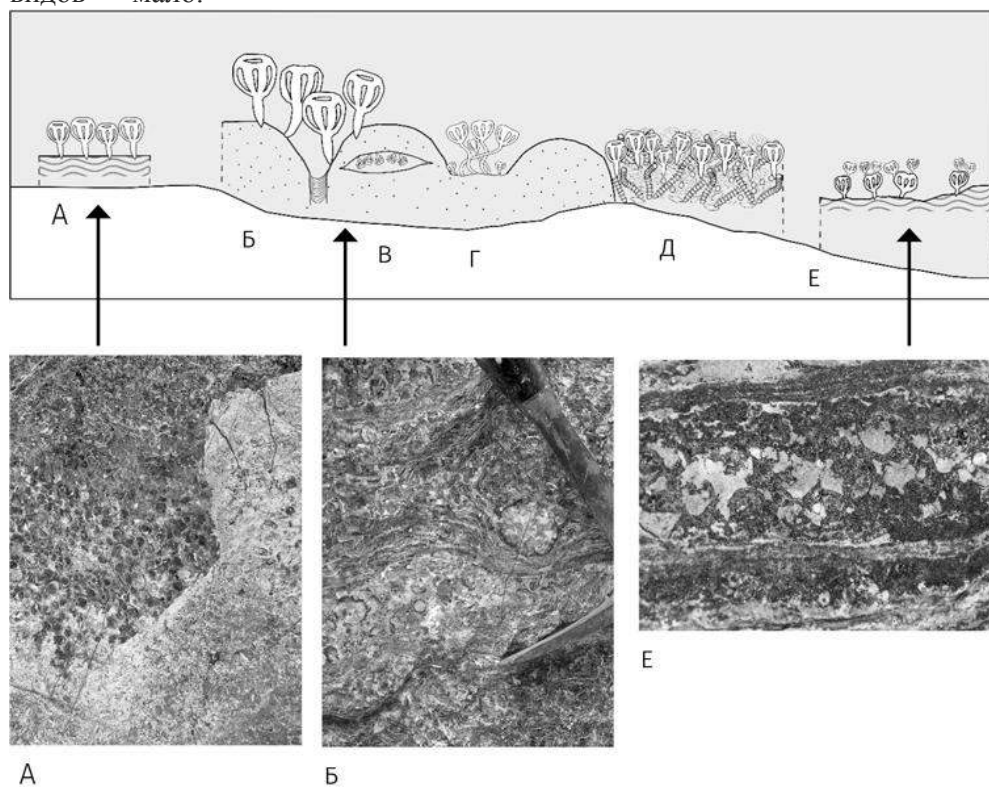
## Глава 20

# «Детонаторы кембрийского взрыва»

Борьба за существование в самом прямом смысле этого классического выражения ускорила темпы эволюции. Так, в древнейших слоях кембрийского периода встречается всего несколько десятков видов ископаемых животных, а в отложениях, которые на 20 млн лет моложе, — свыше 1500. Сравнение темпов преобразования строения панциря у кембрийских и более поздних членистоногих (по 395 признакам) показывает, что в более древние времена внешний вид членистоногих менялся в четыре раза быстрее, чем в более поздние. Поскольку эти изменения привели к появлению разнообразных современных групп, оценивая распределение 62 ядерных генов, кодирующих белки в этих группах, можно определить и скорость молекулярных перестроек: получается, что у кембрийских членистоногих она в 5,5 раза превышала таковую их потомков.

Стремительно росло не только общее число видов. Если сопоставить количество членов одного сообщества, а именно рифового (это, в общем-то, единственное сравнимое место обитания эдиакарских и кембрийских животных-фильтраторов), то эдиакарское сообщество изредка составляли особи трех видов, а обычно — только одного: либо клаудина, либо намакалатус. Правда, индивиды того же намакалатуса не были совершенно идентичны друг

другу: на открытых подводных возвышенностях, омываемых сильными течениями, обитали крупные особи (до 35 мм в диаметре) с толстостенным шипастым скелетом; в рифовых полостях — небольшие гладкие формы (до 7 мм); в затишных впадинках, покрытых бактериальными пленками, с непостоянным уровнем аэрации — самые мелкие (до 5 мм) и тонкостенные, причем почковавшиеся (рис. 20.1). В том, что все пригодное для жизни пространство было заполнено генетически одинаковыми, но фенотипически (внешне) разными особями, нет ничего удивительного: свободного пространства с несколько различавшимися условиями было много, видов — мало.



**Рис. 20.1.** Поселения *Namacalathus hermanastes*; эдиакарий (545–542 млн лет); Намибия; а) и г) одиночные среднеразмерные формы в затишных условиях (диаметр 1 см); б) крупные толстостенные особи в условиях волновой эрозии (диаметр 3,5 см); в) криптобионты (диаметр 0,3 см); д) намакалатусово-клаудиновый риф; е) эфемерное поселение мелких почковущихся форм (диаметр 0,5 см)

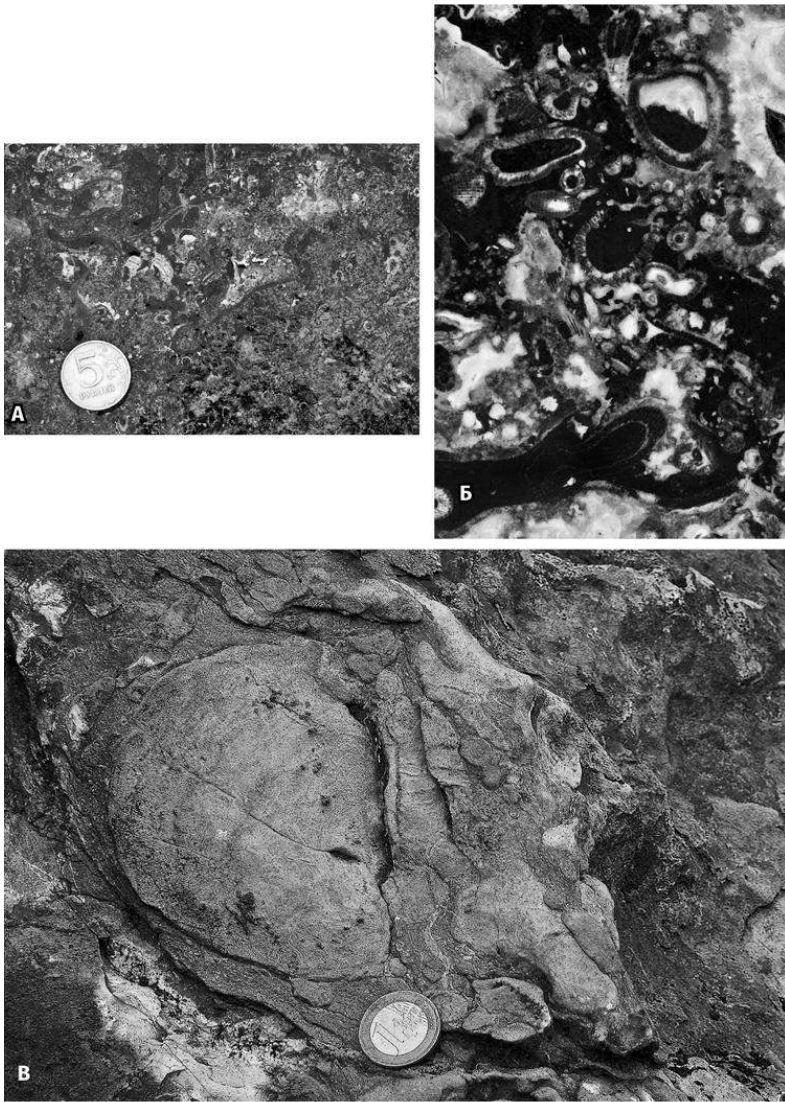
Похожая история повторялась неоднократно. Скажем, 12 000 лет назад, когда ледниковый щит Северной Европы растаял, появилось много новых и необжитых озер. Первая занесенная туда птицами икра одного вида развивалась во взрослых рыб, которые осваивали все озеро и за несколько тысячелетий превращались в 2–4 формы, совершенно непохожие окраской, размерами, пищевыми предпочтениями и поведением. Так, в исландском озере Тингвадлаватн из арктического гольца, в отсутствие конкурентов и несмотря на возможность скрещивания любых разнополых особей, получились крупные рыбоядные хищники, плавающие в толще воды, небольшие придонные всеядные рыбки, мелкие обитатели лавовых расщелин и приповерхностные выедатели планктона.

В раннекембрийских рифах той же площади (1 м<sup>2</sup>), где в эдиакарском периоде жил один вид, обитали уже от 7 до 17 видов. (Существовали и поселения из одного-двух видов, но исключительно в неблагоприятных обстановках — при осолонении, на периодически пересыхающем мелководье, при частых извержениях близлежащих вулканов.) Подобно намакалатусу, это тоже были фильтраторы, но другие — археоциатовые губки, почти вымершие к концу раннекембрийской эпохи (рис. 20.2а, б). Причем разные виды этих губок играли в сообществах строго определенные роли: одни могли поселиться на мягком подвижном субстрате и, разрастаясь за счет почкования, построить небольшой жесткий каркас и стабилизировать грунт, на котором закреплялись другие виды, а другие занимали полости в каркасе. Виды

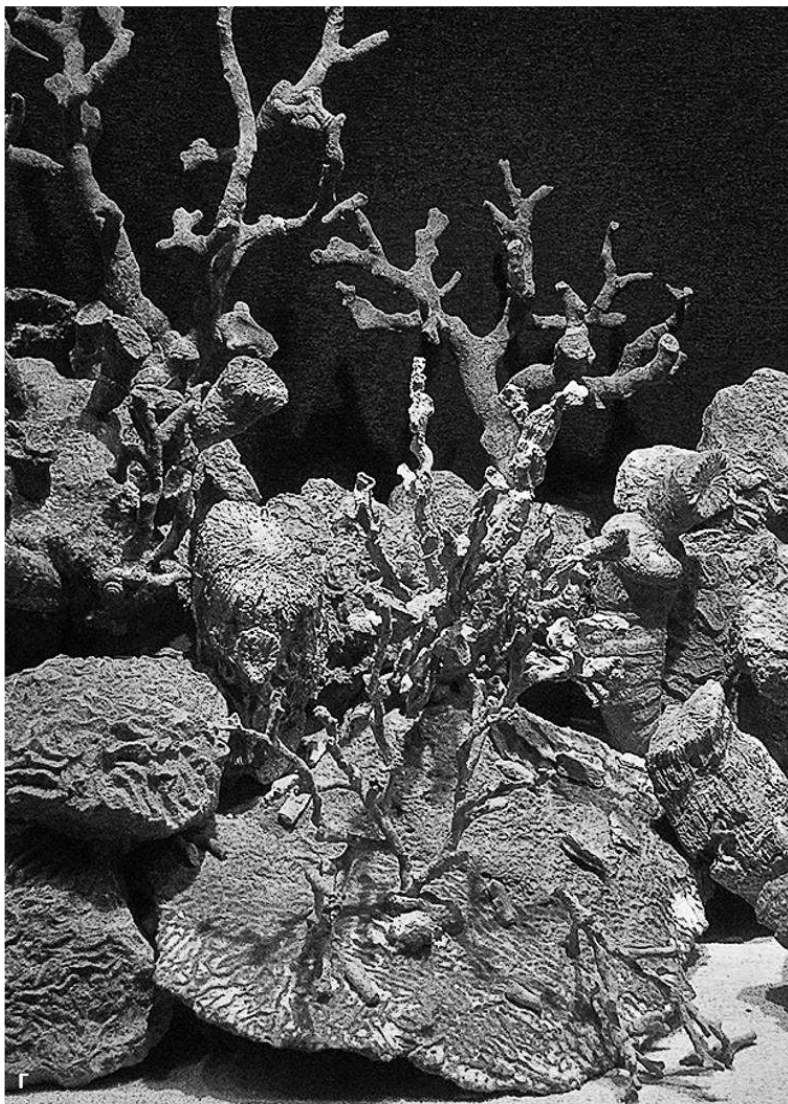
археоциат различались также по своим предпочтениям к местообитаниям с более сильными, турбулентными или слабыми, плавными течениями. Если же «сталкивались интересы» двух видов, претендовавших на сходную нишу, один старался вытеснить другой, обрастая конкурента и замуравывая его дополнительными скелетными слоями. Поскольку пористый скелет выполнял у археоциат функцию первичного фильтра, дальнейшая эволюция группы пошла по пути создания все более дробных ниш фильтрации за счет варьирования размеров и формы пор. Всего за 20 млн лет десятков первичных видов с просто устроенным скелетом превратился в сотни сложно организованных фильтраторов.

Сходные процессы происходили и в других кембрийских сообществах со всеми группами организмов. В итоге за первые 20–25 млн лет кембрийского периода выросло среднее разнообразие видов внутри сообществ, но в гораздо большей степени увеличилось многообразие самих сообществ. Причем общий рост числа кембрийских видов происходил в большей степени за счет второго из этих факторов — в течение раннекембрийской эпохи морские животные осваивали все новые и новые местообитания и, распределяя между собой функции все более дробным образом, создали гигантскую мозаику сообществ, каждое из которых состояло из относительно небольшого числа видов — в пределах 50. Позднее добавился третий фактор — изоляция отдельных мелководных бассейнов по мере удаления друг от друга континентов: в морях каждого из них — Сибири, Лаврентии, Восточной и Западной Гондваны — начали формироваться сообщества только из местных видов. Космополитных — повсеместно распространенных — видов в раннекембрийскую эпоху практически не существовало, чем это время разительно отличается от всех последующих эпох.





**Рис. 20.2.** Ископаемые рифы и рифостроители: а) и б) обызвествленные губки — археоциаты, серые оторочки — высокомагнезиальный первичный морской цемент, темный фон — известковый ил с высоким содержанием окислов железа (поперечник 20 см); кембрий (530 и 525 млн лет); р. Лена, Якутия;



в) мшанки и обызвествленные губки строматопораты; девон (405–390 млн лет); Кантабрийские горы, Испания; г) шестилучевые кораллы; мел (90–75 млн лет); Пиренеи, Испания (реконструкция из натуральных объектов Сантьяго Лафарга)

Побочным продуктом «гонки вооружений» и одновременно показателем ее ускорения служат ракушники — известняки и фосфориты, сложенные в основном из раковин и их обломков, спаянных карбонатом или фосфатом, который выщелачивается из скелетов при перемыве и переотложении первичного материала. В эдиакарских отложениях ракушники были большой редкостью, а их формирование, как в случае суворовеллового пласта, было обусловлено геохимическими особенностями среды. Кембрийские ракушники накапливались именно благодаря существованию и отмиранию огромного числа скелетных животных (рис. 18.1). Конечно, мощность и протяженность таких слоев зависели от количества скелетных животных, их размеров и устойчивости раковин к растворению. Поэтому нижнекембрийские ракушники имеют вид ограниченных по площади линз толщиной не более 0,15 м (обычно менее 0,1 м), но с появлением крупных трилобитов и брахиопод с кальцитовыми скелетами они быстро увеличиваются по мощности до полуметра и становятся одной из самых распространенных карбонатных пород. Растет и содержание в них скелетного материала: с 5% и менее — в кембрийских отложениях, до 15% — в ордовикских. Это также означает, что существенные потоки ионов кальция и бикарбоната в океане с этого времени стали регулироваться обменом веществ у животных, а изъятие  $\text{Ca}^{2+}$ , растворенного в океане, ускорилось. То же касается фосфат-иона: мелкие лингулидные брахиоподы с гидроксилapatитовой раковиной благодаря

своей биомассе к концу кембрийского периода становятся своего рода накопителем фосфата. Значительные месторождения фосфоритов на территории современной Прибалтики целиком образовались из раковин этих двустворчатых щупальцевых.

Какие же факторы «сдетонировали кембрийский взрыв» — молекулярно-генетические, экологические или абиотические? Все. Повышение уровня кислорода создало условия для появления крупных многоклеточных животных, в том числе хищников. Хищники вызвали «гонку вооружений». «Гонка вооружений» предопределила ускорение молекулярно-генетических перестроек организмов, выразившееся в появлении разнообразных скелетных и других структур, формировании и развитии нервной системы и совершенствовании поведенческих актов (рис. 13.2е, ж). Но ведь и аэрация — насыщение кислородом — водной толщи происходила благодаря животным — осмотрофам, которые положили начало этому процессу в эдиакарское время. В кембрийском периоде аэрации начали активно способствовать животные, представлявшие новые трофические гильдии, — фильтраторы, суспензиефаги и биотурбаторы.

Глава 21

## Изучение морских осадков с полным погружением

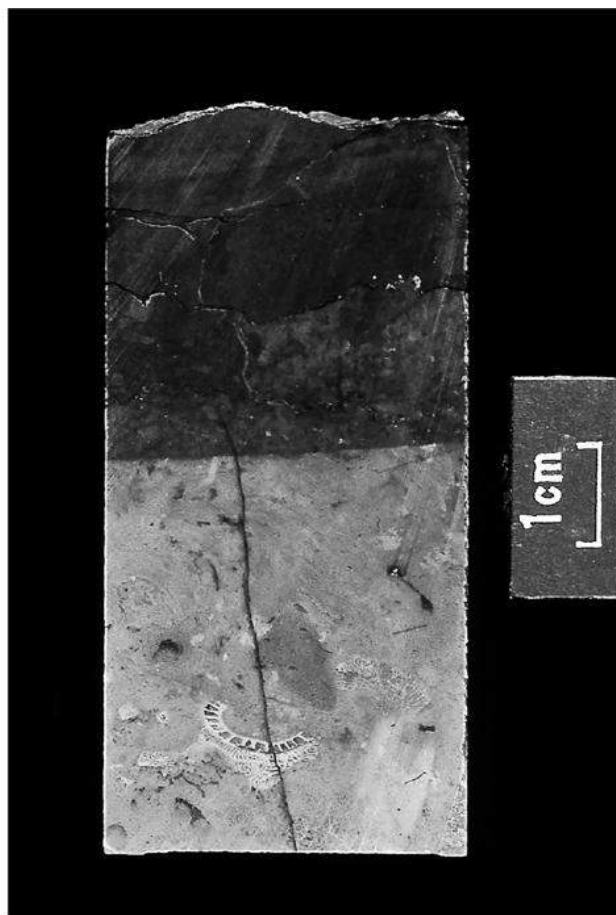
Роль фильтраторов и биотурбаторов в последующих преобразованиях океана нужно отметить особо. Фильтраторы значительно усилили потребление взвешенной органики. Ведь в отличие от осмотрофов у них есть особые органы, которые ускоряют потребление взвеси: жгутиковые камеры — у губок, мерцательные щупальца — у брахиопод, мшанок и их древних родственников (томмотиид, хиолитов), сифоны — у двустворчатых и некоторых других моллюсков, ветвистые конечности — у ряда членистоногих и аномалокариид, разветвленные щупики — у сидячих кольчатых червей, амбулакральные щупальца — у прикрепленных иглокожих, жаберный аппарат — у гемихордовых и примитивных хордовых. Правильнее, конечно, разделять собственно тонких фильтраторов и суспензиефагов (от лат. *suspensus* — парящий, висящий и греч. *φάγος* — обжора): первые питаются растворенным органическим веществом и взвесью размером с бактерию (0,2–20 мкм) — пико- и нанопланктоном (губки, некоторые брахиоподы), вторые — более крупной добычей — одноклеточными эукариотами, личинками и мелкими беспозвоночными.

К суспензиефагам, например, принадлежали уже не раз упоминавшиеся томмотииды и хиолиты. Обе группы пережили свой расцвет в раннекембрийскую эпоху, но если томмотииды вскоре исчезли, то редкие хиолиты дотянули до пермского периода. Хотя скелеты этих организмов совершенно непохожи (трубки, состоявшие из многочисленных фосфатных склеритов-колпачков, — у томмотиид и известковые конические раковины с крышечкой и двумя тонкими изогнутыми подпорками — у хиолитов), они были родственниками. И внутри прикрепленной к грунту многостворчатой трубки, и в свободно лежащей конической раковине размещался сходный набор органов — U-образно свернутый кишечник и подвижный петлевидный или крыловидный орган, несущий питающие щупальца, покрытые мерцательными ресничками для сбора пищевых частиц. Конечно, для томмотиид строение внутренних органов приходится реконструировать, исходя из их близкого родства с брахиоподами, о котором можно судить по близкому набору микроструктур раковины и наличию осязательных щетинок, торчавших из пор в скелете. Предполагается, что многостворчатые томмотииды были предками двустворчатых брахиопод. От хиолитов иногда остается гораздо больше, в том числе фосфатизированный слепок пищеварительной системы, размещавшейся в конической раковине, и отпечаток крыловидного органа со щупальцами, который располагался прямо под крышечкой и соединялся с глоткой. Кривые скелетные подпорки, также находившиеся в передней части тела, вероятно, помогали разворачиваться по течению, так, чтобы пища сама плыла в рот, и даже ползать. Простенькие, почти прямые следы хиолитов, в конце которых может лежать раковина, вовсе не редкость. И сами хиолиты были настолько обычны в кембрийских морях, что участки ископаемого дна в несколько десятков квадратных метров выглядят буквально вымощенными их раковинами, причем не в один слой, а в несколько (рис. 18.1), а многие хищники набивали

желудки этими неповоротливыми созданиями. В ордовикском периоде место примитивных щупальцевых заняли их более высокоорганизованные родственники — брахиоподы и мшанки.

Кембрийские донные фильтраторы, перечисленные выше, превосходили эдиакарских осмотрофов по размерности частиц, которые могли пройти сквозь их фильтрационные сита, и по темпам потребления органического вещества: 90–350 ммоль С/м<sup>2</sup> в день, что свойственно современным губкам, против 5–50 ммоль С/м<sup>2</sup> в день, исходя из возможностей осмотрофных бактерий (С — углерод, а м<sup>2</sup> — площадь фильтрационного сита). Иными словами, за день фильтраторы в среднем потребляют столько же пищи, сколько осмотрофы — за неделю. Растворенное органическое вещество усваивается, входит в состав клеток, которые позднее отмирают и таким образом превращаются в относительно крупные органические частицы, пригодные в пищу суспензиефагам и детритофагам (илоедам). Первые захватывают органические частицы в водной толще, вторые — уже осевшие на дно (детрит). Кроме того, фильтраторы, даже губки, способны формировать из непереваренных остатков, например водорослевых оболочек, покрытые слизью комочки 15–55 мкм величиной, увеличивая тем самым размер пищевых частиц на один или два порядка. Насколько эффективны могут быть обыкновенные губки, можно судить по экосистеме озера Байкал, чистота воды в котором в значительной степени поддерживается этими существами.

И все же кембрийские фильтраторы сильно уступали в активности своим современным собратьям по гильдии. Все они — губки, щупальцевые и прикрепленные иглокожие — фильтруют довольно медленно, являясь пассивными потребителями, в большей степени зависящими от силы и направления внешних течений, чем от работоспособности своих органов. А предки самых активных фильтраторов современности — двустворчатых моллюсков — были еще слишком малы (менее 5 мм). Много ли воды может прокачать через себя такое существо? Разнообразием и обилием они тоже не отличались. Возможно, именно поэтому придонные воды еще не были насыщены кислородом, и любой подъем уровня моря, выносивший на шельф сероводородные воды, приводил к вымиранию организмов на обширных территориях в течение всего кембрийского периода. Об этом же свидетельствуют и мощные отложения черных сланцев с высоким содержанием неокисленного органического вещества, и все еще высокое фоновое содержание фосфата, и особенности изотопной подписи углерода и серы: положительные сдвиги  $\delta^{13}\text{C}$  (до +6‰) и  $\delta^{34}\text{S}$  (до +30‰), связанные с захоронением больших объемов отмершей органики и пирита в бескислородных обстановках (рис. 21.1). (Поскольку органическое вещество при фотосинтезе и при восстановлении сульфата обогащается легкими изотопами этих элементов, в океане, соответственно, остается относительно больше тяжелых, что и выявляет изотопная подпись.) Данные по изотопам серы показывают, что темпы ее поступления в осадок в 50–70 раз могли превосходить скорость осаждения этого элемента в Черном море.



**Рис. 21.1.** Граница морских карбонатных отложений, образовавшихся в насыщенной кислородом (светлые известняк со скелетами археоциат) и в бескислородной среде (темный известняк без ископаемых макроостатков) (длина керна 6 см); кембрий (515 млн лет); п-ов Йорк, Южная Австралия

Однако за счет периодических вымираний сообщества постоянно обновлялись, что также положительно повлияло на рост разнообразия организмов. Кроме того, частые заморы тоже способствовали эволюции отдельных групп. Чтобы дышать в почти бескислородных условиях, у трилобитов, брадориид и других членистоногих, обитавших в такой среде, были развиты жаберные ветви конечностей, сильно уплощенное тело и панцирь, пронизанный обширной сетью сосудов (у трилобитов, к примеру, плотность подобной сети в несколько раз превышала таковую у современных мечехвостов). Все эти усовершенствования позволяли быстрее вентилировать органы и получать кислород там, где этот газ присутствовал в следовых количествах.

Очищение верхних слоев океана происходило быстрее. Скелетные и бесскелетные животные начали осваивать толщу воды, и первопроходцами в этом пока еще не изведанном мире оказались мелкие членистоногие — мезозоопланктон (0,2–5 мм величиной), — возникшие к концу раннекембрийской эпохи. Их двуветвистые конечности с жаберной наружной ветвью, усаженной частыми, длинными, перистыми щетинками толщиной несколько мкм, позволяли и дышать, и парить в водной толще, и выцеживать из воды пищевые частицы. То были предки ракообразных, и за счет дальнейшего усложнения придатков, приспособления ножек к разнообразным действиям с пищей и их специализации эти членистоногие в конце концов (к середине кембрийского периода) превратились в настоящих ракообразных (рис. 21.2). Если у раннекембрийских членистоногих особым строением отличается только первая пара конечностей, то у современных высших раков, например у омара, все пары различаются по строению и по функции (и в совокупности этот рак может совершать ими десятки операций). Самые важные эволюционные преобразования конечностей происходили во второй половине кембрийского периода, и в первую очередь у планктонных форм. На каком-то этапе эволюции у планктонных членистоногих должна была возникнуть перитрофная мембрана — особая органическая оболочка, в которую, как в пакеты с мусором, упаковываются собственные

фекалии. Это новшество помогло и самим древним ракам — они больше не фильтровали свои же отходы, и всему океану — появился направленный поток органического вещества в придонную область (пеллетный конвейер). Ведь тяжелые упаковки — пеллеты — стремительно идут ко дну, а фекалии, как им и положено, всплывают. Если погружение частиц глинистой или бактериальной размерности занимает годы (0,03–0,05 м в сутки), то пеллеты даже дна океанических впадин достигают за считанные дни — со скоростью 1000 м в сутки. Поскольку речь идет об органическом веществе, то при быстром погружении не вся его масса успевает разложиться бактериями и, следовательно, погребается без окисления, что и требуется для насыщения океана кислородом.



**Рис. 21.2.** Реконструкция кембрийских (500–490 млн лет) мезоопланктонных ракообразных *Rehbachella kinnekullensis*, *Oelandocaris oelandica* и *Bredocaris admirabilis*; местонахождение: Эрстен, Швеция (Палеонтологический институт РАН)

Конечно, сами пеллеты из-за их малости и неустойчивости сохраняются в древних отложениях редко, но есть геохимические признаки, по которым можно установить, когда включился пеллетный конвейер: в керогенах второй половины раннекембрийской эпохи возрастает доля водородсодержащих углеводородов — алгенанов. Это как раз и означает, что водородсодержащие остатки не успевали полностью разложиться, пока опускались на дно. К отложениям этого же времени приурочены и находки первых ископаемых пеллет, набитых акритархами, которые могли принадлежать планктонным членистоногим. Скопления пеллет, превратившиеся в обычное явление к концу раннекембрийской эпохи, становились затравкой для образования фосфатных линз, как и предполагал Бакленд. Именно в этих линзах и сформировались лагерштетты типа Эрстен со следами мезоопланктонных ракообразных и их современников.

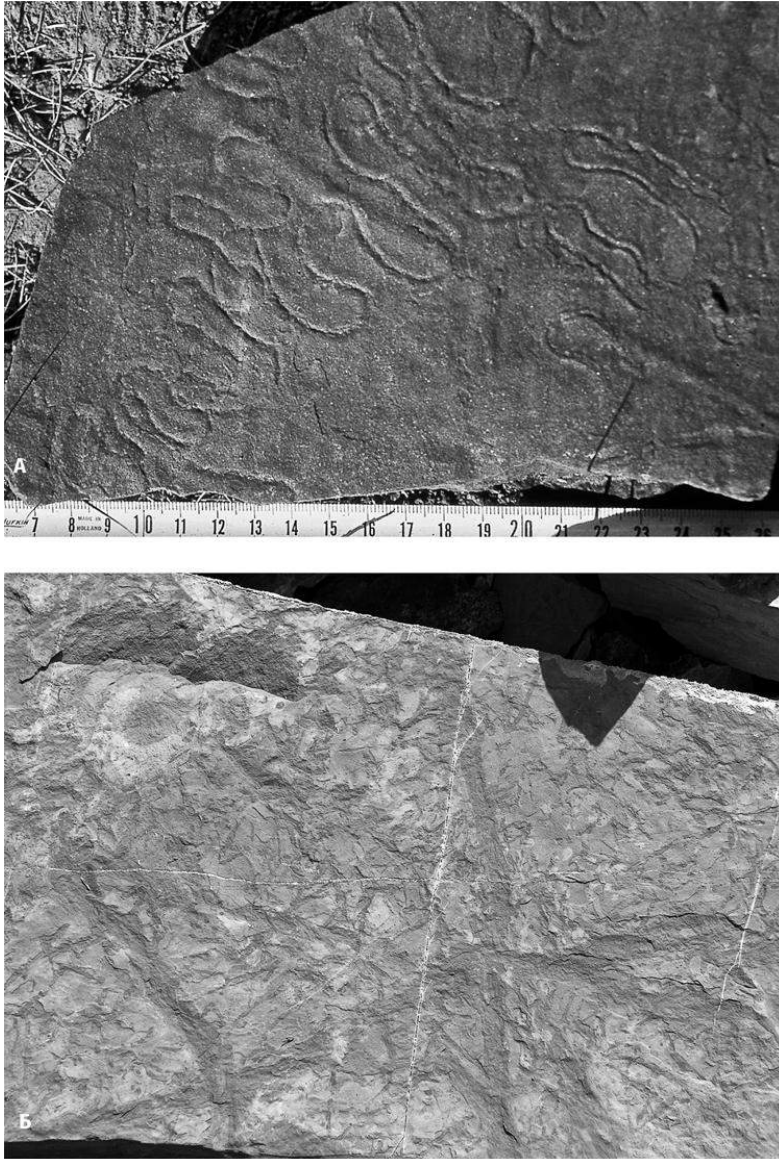
Тогда же к плавающим фильтраторам присоединились даже некоторые аномалокариды: пользуясь своим господством в океане, они, подобно усатым китам, урезали длину пищевой цепочки — перешли на питание зоопланктоном, т.е. древними ракообразными. Вместо грозных хватательных предротовых придатков у таких аномалокаридов появился свой «китовый ус» — очень часто расположенные, длинные и тонкие щетинки, которыми можно было выцеживать мелкоразмерную пищу.

Одновременно пеллетный конвейер ускорил переброску органического вещества в глубины океана, где животные сидели на голодном пайке. С этого времени донный осадок начал перемешиваться илоедными животными, или детритофагами. Так возникли одни из самых мощных биотурбаторов. Конечно, биотурбаторами были все организмы, которые с той или иной

целью ворошили морской грунт, — те, кто в нем прятался, затаивался, охотился, строил ходы, чтобы фильтровать или разводить съедобные грибы и бактерии, но илоедам эта среда сама по себе служила основным источником пищи. Всю жизнь они заглатывали ил и песок и пропускали все это сквозь кишечный тракт, чтобы извлечь оттуда отмершую органику вместе с питавшимися ею бактериями и одноклеточными грибами. Благодаря такому наполнителю нередко сохраняются органы пищеварения в остатках трилобитов и других донных членистоногих. Одни животные всасывали осадок, ползая по поверхности, другие отдались этому делу с головой, погрузившись в мягкий ил и выбираясь оттуда разве что для спаривания и откладки икры. Из-за постоянного изъятия из грунта органического вещества меньше пищи оставалось на долю сульфатвосстанавливающих бактериальных сообществ. Да и насыщение донного осадка кислородом за счет постоянного перемешивания слоев тоже не сулило этим микробам ничего хорошего. Восстановители сульфата должны были уходить все глубже в грунт, и образование фосфоритов и ранних доломитов на границе водной среды и осадка прекратилось (рис. 13.2а, в, ж, з).

Эти события выявляются по двум признакам. Во-первых, начинает расти индекс биотурбации, хотя и немного — до первого или второго уровня (это означает, что первичные осадки перерабатывались не более чем на 10%). Для эдиакарских отложений индекс биотурбации равнялся нулю: все слои и слойки оставались лежать ровнехонько с момента образования осадка до времени его отвердения, превращения в горную породу. В кембрийском периоде ненарушенными оставались лишь относительно глубоководные отложения, где кислорода еще недоставало, чтобы биотурбаторы смогли приступить к работе. Все прочие первичные поверхности осадконакопления в той или иной степени были покрыты различными следами (рис. 21.3а, б). Но пока еще биотурбаторы как бы делали только первую прикидку: очень редко там, где «наследили» одни животные, по их следам проходили другие, до конца вычищая грунт. Кроме того, кембрийские биотурбаторы не зарывались глубоко (обычно не более чем на 0,03 м) и не образовывали многоярусные «подземные» поселения, где каждый вид обитает в пределах своего яруса в зависимости от способа питания и устойчивости к среде с пониженным содержанием кислорода (рис. 13.2з). Поэтому отдельные кембрийские слои все еще хорошо различимы, хотя их кровля и подошва (верхняя и нижняя поверхность соответственно) утрачивают четкие очертания (рис. 19.10б). Эти седиментологические признаки и соответствуют индексу биотурбации 2-го уровня при средней глубине проникновения 0,002 м (сейчас 0,1 м). Во-вторых, серосодержащие биомаркеры — один из важнейших показателей активности сульфатвосстанавливающих бактерий — становятся менее обильными. Одновременно повышается концентрация ионов  $SO_4^{2-}$ , что определяется по росту показателя  $\Delta 34S$  и частоте изменения значений  $\delta 34S$  ( $\delta \delta 34S/\delta t$ ). Содержание сульфата в морской воде по сравнению с эдиакарским уровнем повысилось примерно в три-четыре раза (с  $1-4 \times 10^{-3}$  ммоль/1 кг до  $3-15 \times 10^{-3}$  ммоль/1 кг; современное —  $28,8 \times 10^{-3}$  ммоль/1 кг) (рис. 13.2в).

Впервые морской осадок был потревожен около 550 млн лет назад: по поверхности дна проползли выедатели биопленок, оставившие очень простые, почти прямые следы, такие как гельминтопсис (*Helminthopsis*) (рис. 21.3а). Необязательно, что они представляли собой многоклеточные организмы. Но уже 541 млн лет назад — с этого момента и отсчитывается начало кембрийского периода — «днокопатели» стали проникать в грунт, прокладывая субгоризонтальные, подобные фикодецу (*Phycodes*), и вертикальные, например сколитос (*Skolithos*), тоннели. 535 млн лет назад впервые наследили своими многочисленными конечностями членистоногие — русофикус (*Rusophycus*), диплихнитес (*Diplichnites*), появились и «фермы» по разведению бактерий — сквамодиктион (*Squamodictyon*) (рис. 21.3б, в). Максимальный диаметр ходов за эти 15 млн лет возрос с менее 1 до 3 см, а средняя глубина проникновения в грунт составила от 0 до 3 см.



**Рис. 21.3.** Морские ископаемые следы: а) следы возможных моллюсков *Psammichnites* (ширина 0,2 см); кембрий (535 млн лет); горы Антиатлас, Марокко (публикуется с разрешения Макса Дебрэнна); б) следы моллюсков или червепо-





данных организмов *Chondrites* (ширина 0,5 см) и членистоногих *Rhizocorallium* (ширина 2 см); кембрий (530 млн лет); р. Лена, Якутия; в) следы членистоногих *Cruziana* (ширина 3 см); ордовик (485–470 млн лет); Иберийские горы, Испания

Деятельность биотурбаторов сказалась не только на живущих в грунте микробах: резко сократились площади биопленок и биоматов, для развития которых необходима ненарушенная, стабильная поверхность. Лишь на ограниченных участках дна они продолжали существовать, приютив небольшое число кембрийских животных. Вместе с биопленками окончательно пропали и жившие на них и за их счет вендобионты (их разнообразие и обилие сокращалось в последние 10 млн лет эдиакарского периода по мере усиления биотурбации). Со временем в очень сложном положении оказались и животные, которые либо свободно лежали на поверхности осадка, либо закоривались в нем основанием скелета (или мягкого тела). Из-за превращения стабильной среды обитания в подвижную одни из них оказывались закопаны, а другие повалены. Лишь немногие из этих животных имели органы, помогавшие восстановить положение или хотя бы выбраться из завала. Такой характер влияния биотурбаторов на образ жизни малоподвижных и сидячих животных получил в научной литературе название «эффект бульдозера», понятное и без перевода. Учитывая, что в раннекембрийскую эпоху более половины донных организмов вели «обломовский» образ жизни, «эффект бульдозера» привел к исчезновению некоторых групп. Биотурбаторы не охотились на них, те просто оказались не в том месте не в то время. Скорее всего, именно поэтому вымерли анабаритиды и некоторые другие существа, строившие тонкие трубчатые скелетики, едва торчавшие из осадка. Другие сократили область своего

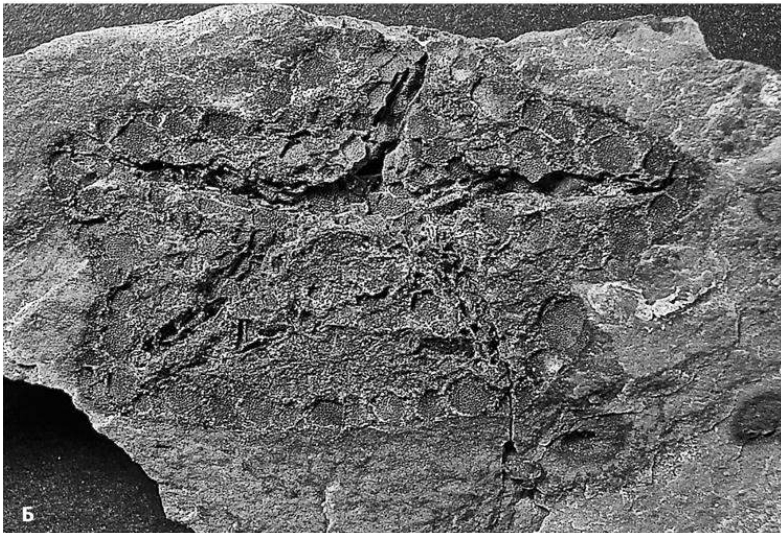
распространения твердыми грунтами. Так поступили археоциаты и сидячие иглокожие: первые практически перестали возводить рифы на мягком субстрате, вторые даже дали начало новым донным поселениям — сообществам твердого грунта (рис. 21.4).



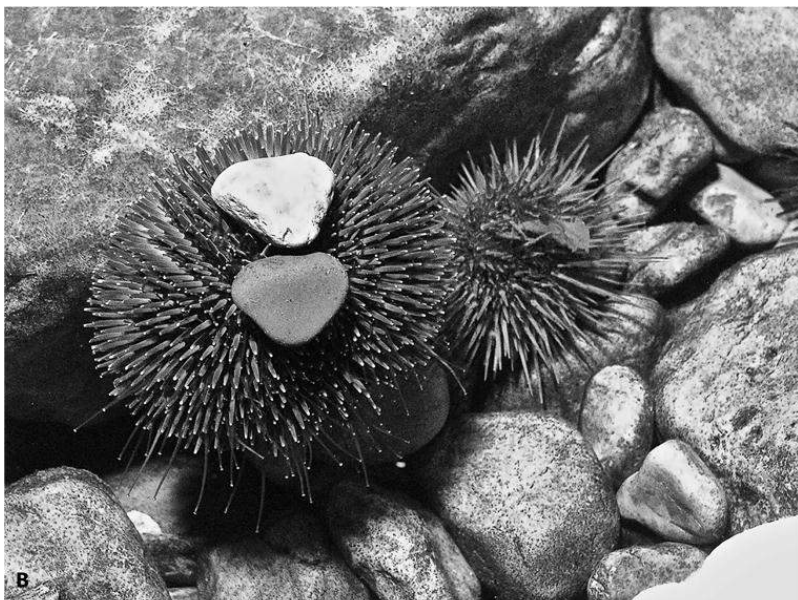
**Рис. 21.4.** Прикрепительные стебельки иглокожих эокриноидей на твердом грунте; кембрий (495 млн лет); хр. Эльбурс, Иран

Многие (моллюски, брахиоподы, хиолиты), чтобы противостоять «эффекту бульдозера», наращивали размеры. Крупных животных и закопать было непросто, да и сами они могли выползти на поверхность. И если в раннекембрийскую эпоху до 90% видов и особей в донных сообществах могли просто расположиться на мягком иле, то уже в среднекембрийскую эпоху их доля не превышала 60% и продолжала сокращаться (рис. 21.5). Биотурбаторы не оставили в покое даже мертвых: в результате их распространения на внешнюю часть шельфа, в эти «святые» для науки места, морские лагерштетты, характерные для кембрийских слоев, исчезли; уже в ордовикских отложениях они встречаются крайне редко и приурочены к холодноводным обстановкам. Так случилось, потому что при рыхлении осадка в него поступают кислород и сульфат, что приостанавливает геохимические процессы, связанные с фосфатизацией и пиритизацией мягких тканей, с образованием глинистых слепков остатков животных.

Кривая разнообразия ископаемых следов — ихнофоссилий (от греч. ἵχνος — след и лат. fossilis — вырытый), «авторы» которых в той или иной степени были биотурбаторами, повторяет кривую разнообразия скелетных животных (рис. 13.2е, ж). Конечно, в более сглаженном варианте, поскольку сидячие и малоподвижные организмы следов не оставляли, а подвижные могли следовать одним и тем же определенным поведенческим актам. Скажем, очень похожие двусторонне-симметричные дорожки с отпечатками конечностей — диплихнитес — могли оставлять трилобиты, ракообразные, а также многощетинковые черви и донные позвоночные с парными плавниками (рис. 21.6). Зато летопись ихнофоссилий неопределима для изучения эволюции поведения. Если во всех эдиакарских отложениях с трудом набирается от семи до девяти разных поведенческих актов, то уже в основании нижнекембрийского отдела их насчитывается более 40, а вскоре добавляется еще полтора десятка (рис. 13.2ж). Да, разносторонностью поведения раннекембрийские животные еще не отличались, но темпы роста разнообразия ихнофоссилий (а значит, поведенческих актов) были просто феноменальными. В истории Земли такое больше никогда не повторялось. Уход в грунт, конечно, тоже был одним из способов укрыться от хищников, но если бы основной задачей животных было спрятаться, вряд ли бы поведенческие акты оказались столь многообразны. Важную роль сыграл «исследовательский инстинкт»: многие типичные раннекембрийские следовые дорожки — например, фикоцес, трептихнус (*Treptichnus*), олдхамия (*Oldhamia*) — это следы повторных проб грунта через равные промежутки в разных направлениях, т.е. поиск.



**Рис. 21.5.** Морские иглокожие: а) цинкта *Protocinctus mansillaensis* (диаметр 5 см); кембрий (510 млн лет); Иберийские горы, Испания; б) эдриоастероид *Stromatocystites* (диаметр 5 см); кембрий (500 млн лет); Иберийские горы, Испа-



ния; в) скальные морские ежи *Paracentrotus lividus*; Бискайский залив; г) черная голотурия *Ludwigothuria atra*; Андаманское море



**Рис. 21.6.** Следы *Diplichnites* — а) и б) оставший их бычок — илистый прыгун *Periophthalmus argentilineatus*; о. Ланкави, Малайзия

Значение биотурбаторов в преобразовании донных сообществ кембрийского периода было столь велико, что заслужило собственное имя (и не одно) — агрономическая или субстратная революция. В первом случае подчеркивается геохимический эффект биотурбаторов (прежде биоматы плотно запечатывали осадок, препятствуя доступу кислорода), во втором отмечается и механическая составляющая этого эффекта — перекапывание грунта.

Две экологические группировки животных — фильтраторы (донные и пелагические, населявшие толщу воды) и биотурбаторы — были не менее важными «детонаторами кембрийского взрыва», чем хищники. Но не стоит забывать, что именно хищники вынудили многих животных искать убежище в грунте и, таким образом, превратиться в биотурбаторов. А затем, начав охоту в новой среде, и сами хищники отчасти стали биотурбаторами. И все эти три группировки сделали океан, от поверхности до самого дна и даже несколько глубже, совершенно иным — более прозрачным, насыщенным кислородом и населенным всевозможными животными.

Глава 22

## Строители трофических пирамид

Понадобилось еще некоторое время — около 20 млн лет (до середины следующего, ордовикского периода), чтобы хищники подросли, а вместе с ними выросла и трофическая, или

пищевая, пирамида (греч. τροφή — пища). Основу такой пирамиды составляют продуценты — бактерии, водоросли и растения, которые создают органическое вещество из неорганических соединений и элементов. Те, кто питается непосредственно продуцентами, являются консументами первого порядка (от лат. *consumo* — съедать, потреблять); эти растительноядные животные занимают следующий ярус пирамиды. Их в свою очередь потребляют консументы второго порядка — хищники. Последние способны занять несколько ярусов пищевой постройки, ибо «более крупные едят более мелких». Поскольку биомасса продуцентов всегда больше таковой консументов первого порядка и т.д. — по всем ярусам, и получается устойчивая пирамидальная конструкция. Особую прочность ей добавляют как раз хищники высшего уровня: без их влияния на хищников низшего и среднего звена продуцентам грозило бы выедание и пирамиду ждала бы участь зиккурата — Вавилонской башни.

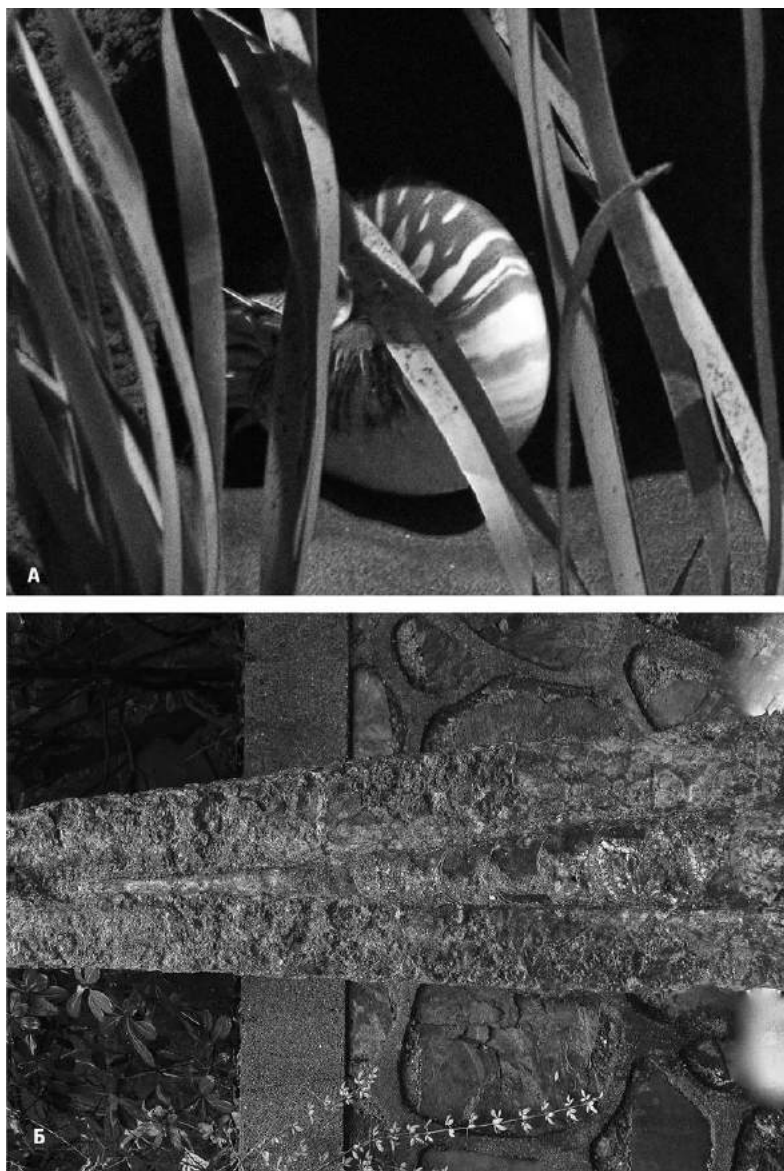
В эдиакарских морях вся пищевая цепочка начиналась с осмотрофов (реже — фильтраторов) и ими же заканчивалась, т.е. состояла из одного звена. Кембрийские хищники продолжили ее строительство, а аномалокариды и их донные родственники — головохоботные черви той же длины — обосновались на вершине. Однако их относительно небольшой максимальный размер — в пределах метра — не позволял создать достаточно длинную и прочную трофическую цепочку. Кроме того, если нынешние плотоядные животные специализированны (разборчивы в еде), а их отношения выстроены в виде жесткой иерархической лестницы (кому и чьей пищей стать, строго регулируется), то их кембрийские предшественники ели все подряд и не особо церемонились друг с другом. (Ископаемые с набитыми желудками, а также колалиты и копролиты являются явным тому свидетельством.) В результате пирамиду то и дело приходилось «подновлять и ремонтировать». В реальном мире этот процесс выразился в частых вымираниях кембрийских организмов (порядка семи эпизодов массовой гибели, один из которых сравним по масштабам с крупнейшими вымираниями фанерозойского эона), в формировании черных сланцев из избыточных, непотребленных остатков продуцентов и в резких зигзагах изотопной подписи углерода.

Хотя в ордовикском периоде аномалокариды еще были на плаву (последние представители этой группы, так и не ставшие членистоногими, вымрут в девонском периоде), с вершины этой постройки они были низвергнуты и стали весьма редкими видами. Их по размерам и в проворстве обогнали настоящие членистоногие — ракоскорпионы — и наутилоидные головоногие моллюски (*Nautiloidea*), достигавшие длины 2 и 8 м соответственно. (Ныне от ракоскорпионов остались только их измельчавшие сухопутные потомки, а от наутилоидных головоногих — два-три вида, обитающих в глубинах океана.) Конечно, одних размеров для «смены власти» было недостаточно — всегда необходимо опираться на массы: в ордовикском периоде доля кембрийских хищников (примитивные членистоногие, аномалокариды, головохоботные черви) в общем разнообразии этой трофической группы стремительно падает до 25%, а остальные 75% как раз начинают составлять хелицеровые (в том числе ракоскорпионы), многощетинковые черви, головоногие и брюхоногие моллюски, некоторые иглокожие, конодонтофориды и другие позвоночные.

Ракоскорпионы, или эуриптериды (*Eurypterida*), будучи прямыми предками наземных скорпионов, были вооружены клешневидными педипальпами. В отличие от сухопутных потомков, хватательными у них были и передняя пара конечностей — хелицеры, и первая пара ходных ног, а судя по весловидной последней паре конечностей, они хорошо плавали. Эуриптериды, вероятно, вели начало от кембрийских агласпидид через мечехвостов, единственную группу морских хелицеровых, уцелевшую до наших дней, и часматаспидид (*Chasmataspidida*). По строению тела часматаспидиды больше напоминали ракоскорпионов, но конечности у них были как у мечехвостов. Мечехвосты, прожившие долгую эволюционную жизнь, конечно, тоже не могли не измениться: так, раннесилурийские представители этой группы еще сохраняли двуветвистые конечности, включая хелицеры, подобно древним членистоногим.

Головоногие моллюски в самом конце кембрийского периода произошли от моноплакофор или брюхоногих моллюсков (улиток) с высокой колпачковой раковиной, разделенной поперечными перегородками на камеры-отсеки. Предковым формам эти перегородки понадобились, чтобы отделить вышедшую из употребления часть раковины, куда выросшее тело уже было не втиснуть, от жилой (рис. 22.1). Головоногие слегка переоснастили пустующие

отсеки: «протянули» сквозь них сифон — орган, позволявший наполнять и опустошать камеры гипоосмотической жидкостью (по сути, это морская вода, но сильно опресненная, что позволяло создавать перепад давлений между сифоном и камерами) (рис. 22.1б). Из балласта раковина превратилась в поплавок, который позволял первым головоногим воспарить над дном. Плавающий «дом» был изнутри выстлан перламутром — прочным арагонитовым слоем, что позволяло облегчить скелет, не теряя при этом в надежности. С появлением еще одного новшества — воронки, в которую превратилась часть прежней ноги, они обрели способность двигаться на реактивной тяге и со временем стали активными хищниками. Поначалу довольно медлительными, поскольку прямая, слегка согнутая или свернутая в неплотную спираль раковина не позволяла развивать скорости, доступные их современным потомкам — кальмарам и каракатицам. При движении такую раковину сильно болтало и заносило, поэтому понадобились дополнительные известковые отложения, чтобы придать ей остойчивость. Но оптимизировать параметры раковины, чтобы перемещаться быстро и по траектории, близкой к прямой, на первых порах не удавалось. Да и достаточно мощной мускулатуры для управления воронкой (и реактивной струей) у них, судя по мускульным отпечаткам на внутренней поверхности раковины, еще не было. Такие мускулы появились только у девонских бактридов (*Bactritoidea*) и их потомков — аммонитов (*Ammonoidea*). Впрочем, не было и необходимости плавать быстро: очень медленно перемещался весь мир. Судя по следам укусов, которые древние наутилоиды оставили клювовидными челюстями на глазных покровах трилобитов, охотились они вполне успешно.



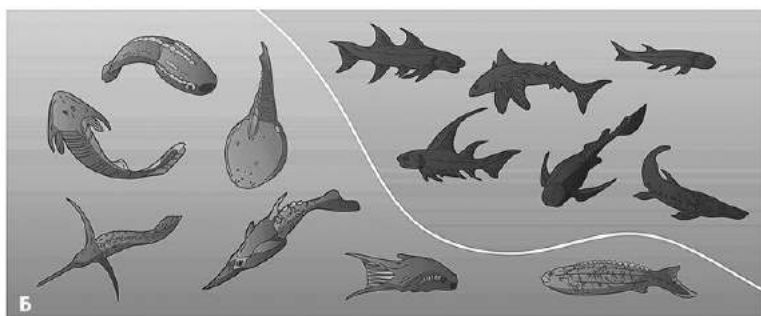
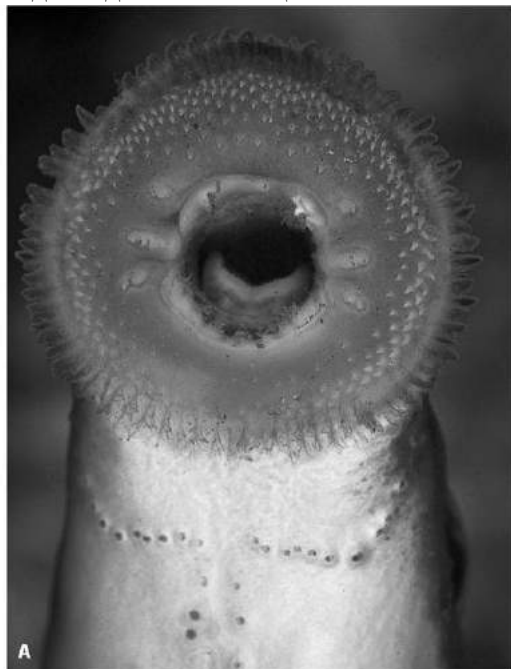
**Рис. 22.1.** Головоногие моллюски: а) наutilus *Nautilus pompilius* (Хихонский аквариум; Испания); б) раковина одного из крупнейших ордовикских (450 млн лет) хищников — ортоцериды *Sinoceras* (длина 1,5 м); Китай

Самыми свирепыми хищниками ордовикских морей все еще оставались коноднтофориды. Недостаток роста они компенсировали высокой скоростью (мощные блоки из поперечно-полосатых мышц), способностью увидеть добычу издалека (крупные камерные глаза) и стайным образом жизни (что видно по большим скоплениям зубов). К хищникам высшего уровня подтягивались и другие позвоночные, в частности птераспидоморфы (*Pteraspido-morpha*) и телодонты (*Thelodonti*) (рис. 22.2). Голова этих рыбообразных бесчелюстных несла трехслойный костный панцирь, туловище — крупные кожные пластины с дентиновыми бугорками, а в пасти находились острые зубные пластины. У телодонтов все тело покрывала крупная толстая чешуя, а в глотке в несколько рядов сидели зубы, по виду и расположению напоминавшие акульки; в отличие от коноднтофорид и птераспидоморф, у них появились парные грудные плавники. Значит, эти бесчелюстные могли лучше маневрировать в водной толще. Вполне возможно, что какие-то из этих бесчелюстных «рыб» питались коноднтофоридами (или они сами — друг другом), поскольку сантиметровые копролиты или, скорее, комки отрыжки — регургиталиты (греч. *ρήγνυμι* — тошнить и *λίθος* — камень), набитые конодонтами, в ордовикских слоях не редкость. Современные бесчелюстные — миксины — именно так поедают рыбу, переваривая мягкие ткани и отрывая кости. [Позднее, в девонском периоде — около 390 млн лет назад, среди позвоночных произойдет переворот, и вместо разнообразных бесчелюстных, из которых до

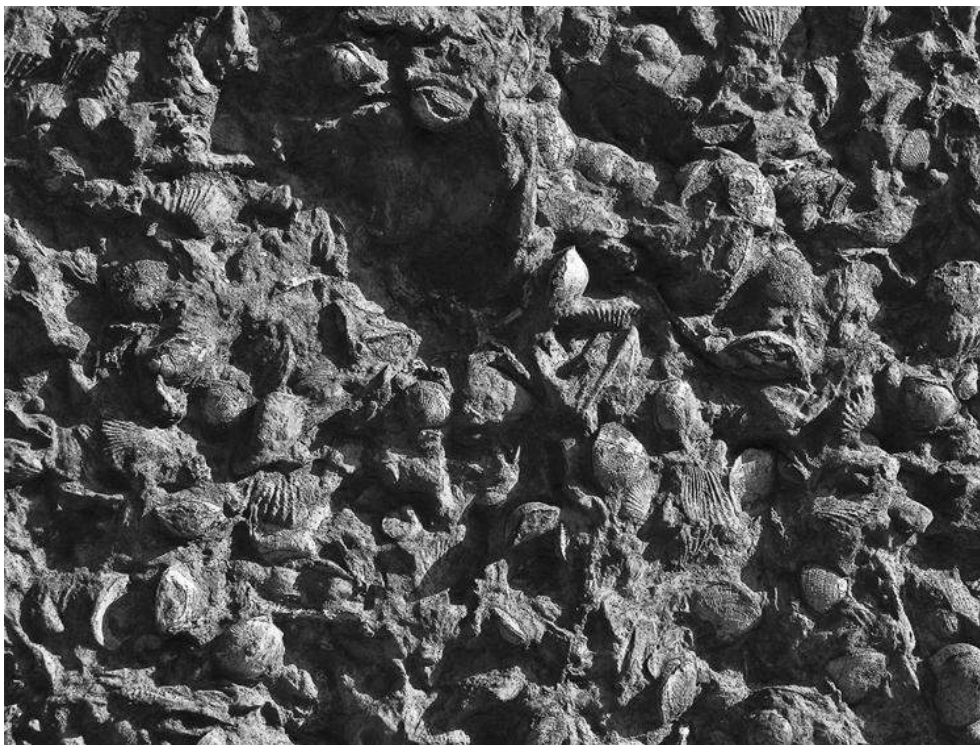


наших дней доживут лишь миноги да миксины, в морях воцарятся челюстноротые — пластинокожные рыбы и акулы, достигавшие шестиметровой длины (рис. 22.2б).]

Новый виток «гонки вооружений» привел к появлению еще более изощренных способов и средств защиты у потенциальных жертв. Самым простым способом избежать попадания в чью-то пасть была способность стать крупнее этой пасти. По сравнению с кембрийскими предками-предшественниками самые беззащитные донные животные — брахиоподы, брюхоногие моллюски — в среднем выросли в размерах вдвое (с 1 до 2 см), а двустворки — вчетверо (с 0,5 до 2 см) (рис. 22.3), а максимальная величина представителей всей морской фауны в целом увеличилась на два порядка и еще на порядок — к середине девонского периода (в течение 140 млн лет). Интересно, что минимальные размеры в ордовикском периоде, наоборот, на порядок уменьшились. Эти размерные тенденции опять же отражают два основных способа ухода от давления хищников — в большую или меньшую размерную категорию.



**Рис. 22.2.** Бесчелюстные и их доля среди морских позвоночных: а) ротовая воронка украинской миноги *Eudontomyzon mariae* (диаметр 0,5 мм); р. Красивая Меча, Липецкая обл. (публикуется с разрешения Андрея Каменева); б) раннепалеозойские бесчелюстные и среднепалеозойские челюстноротые (художник Всеволод Абрамов): бесчелюстные — *Cephalaspis* (остеостраки), *Asiaspis* (галеаспиды), *Astraspis* (астраспиды), *Olbiaspis* (гетеростраки), *Pteraspis* (птераспидоморфы), *Furcascauda* (телодонты), *Rhyncholepis* (анаспиды); среднепалеозойские челюстноротые — *Ischnacanthus* и *Parexus* (акантоды), *Cladoselache* (хрящевые рыбы, акулы), *Bothriolepis* (панцирные рыбы), *Mesacanthus* (акантоды), *Panderichthys* (кистеперые рыбы)



**Рис. 22.3.** Раковины брахиопод спириферид (ширина раковины 3 см); девон (385–380 млн лет); Южный Китай

Особенно увеличение размерности ордовикских скелетных животных по отношению к раннекембрийским проявляется в большей мощности ракушнякав (в среднем с 0,1 до 0,2 м), возросшей доле скелетного материала в известняках (в среднем с 5 до 15%) и повышении объемов карбоната накопления в целом (с 10–20% до 50–80% от общей мощности разреза). Именно раковины вышеназванных групп и их обломки составили основную массу этого материала.

Поскольку подросли и рифостроящие животные — обызвествленные губки и кораллы, мшанки, мощнее и шире стали рифы (рис. 20.2в). Полуметровые в поперечнике строматопороидеи, похожие на слоистые караваи, и хететиды, чьи скелеты состояли из тонких вертикальных трубочек, пришли на смену вымершим археоциатам, чей диаметр редко превышал 1 см. Как и археоциаты, строматопороидеи и хететиды произошли от обыкновенных губок с кремневыми спикулами, но за ненадобностью либо утратили спикульный скелет, либо сохранили его как легкий каркас для наращивания известковых слоев. А вместо примитивных кембрийских коралломорф появились табуляты со сложными колониями, в основном одиночные, но крупные ругозы, или четырехлучевые кораллы, и еще несколько небольших групп скелетных кишечнополостных. У табулят было по 12 щупалец, у ругоз — разное число, но кратное четырем; у современных кораллов количество этих хватательных органов кратно шести (шестилучевые, или склерактинии) или восьми (восьмилучевые).

При возросших размерах можно было усилить и броню — увеличить толщину раковины, либо наращивая слои одинакового строения, либо за счет добавления новых слоев с иной, более устойчивой к механическим повреждениям микроструктурой. Именно в это время и возникает настоящий перламутр — самая прочная арагонитовая микроструктура (исходя из давления, которое нужно приложить к раковине определенной толщины, чтобы она растрескалась, см. табл. 1). Примечательно, что перламутр независимо возникает в разных группах головоногих, двустворчатых и брюхоногих моллюсков. Их кембрийские предшественники обходились раковинами, образованными не столь надежной призматической микроструктурой или даже рыхлой пластинчато-фиброзной; нередко снаружи створки были покрыты толстым слабоминерализованным слоем органического вещества. Подобные плохо защищенные формы исчезли уже к началу ордовикского периода.

Когда и этих ухищрений оказывалось недостаточно, упрочить раковину можно было с помощью ребер жесткости. Ребристые раковины независимо возникают во многих группах брахиопод и брюхоногих моллюсков. Брахиоподы именно с такой раковиной составляют более половины разнообразия видов этой группы в ордовикских слоях. В меньшей степени ребристость использовалась двустворками и ростроконхиями, которые просто прятались в грунт, выставив оттуда лишь сифоны. (Из всех брахиопод вести скрытный в грунте образ жизни в ордовикском периоде приспособились лишь лингулиды с фосфатной раковиной, и у них до наших дней сохранились гладкие створки.) Ростроконхии (*Rostroconchia*) — вымершая группа моллюсков с раковиной, внешне похожей на двустворчатую, но развивавшейся из одностворчатого личиночного колпачка. Если у них конструкция раковины была жесткая, то настоящие двустворки достигали плотного смыкания створок благодаря зубному аппарату (система супротивных выступов и ямок на левой и правой створке) и мощным мускулам-замыкателям. Раскрывалась такая раковина при ослаблении мускулов благодаря эластичной связке — лигаменту, которая располагалась в ее макушечной части. Кроме того, воспрепятствовать тому, чтобы хищник без особых усилий мог вытащить живое содержимое из «домика», призваны были суженные устья и плотные завитки раковин у брюхоногих моллюсков и гофрированный передний край створок у брахиопод. С этого времени доля гладких форм в разнообразии моллюсков и брахиопод начинает сокращаться, а среди улиток все меньше становится раковин с открытым устьем и неплотно свернутых.

Дополнительную степень защиты раковине придавали шипы. Эти жесткие колючие выступы опять же увеличивали размер всего животного и могли серьезно ранить хищника. В кембрийском периоде колючими были только виваксииды, сахитиды, их сидячие родственники — ханцеллориды и некоторые ксенузии, небольшие трилобиты и двустворчатые членистоногие. В ордовикском шипы выросли у очень многих донных и плавающих животных, включая трилобитов, иглокожих, брахиопод и колониальных гемихордовых — граптолитов (рис. 19.3б). Трилобиты, чтобы использовать шипы для защиты более целенаправленно, стали сворачиваться в плотные клубки. При этом шипы, расположенные у них на краях головного и хвостового щитов, а также туловищных сегментов, т.е. в плоскости панциря, «вставали дыбом», как у ежа (сравнить можно с любым — и морским, и наземным).

Впервые этот способ защиты трилобиты опробовали во второй половине кембрийского периода, но очень немногие (менее 10% видов), в ордовикском этот нехитрый маневр для спасения от хищника стали использовать уже 17% видов, в силурийском — 35, а в девонском — 40%. Чтобы колючий шарик был плотнее, на противоположных краях головного и хвостового щита у трилобитов появились специальные выступы и желобки.

Уберечься от хищников, в том числе биотурбаторов, можно было на твердом дне — хардграунде (англ. *hardground*). В отличие от естественного скального грунта, твердое дно стало своего рода «фрукотворным» образованием. Основными его создателями были иглокожие. Их скелеты — теки (греч. *θήκη* — вместилище, шкатулка) состоят из множества Mg-кальцитовых пластинок и, быстро распадаясь после смерти животных, образуют обильный известковый песок (рис. 21.4). Поскольку эта разность карбоната кальция легко растворяется, то отдельные пластинки, утрачивая Mg<sup>2+</sup>-ионы, превращаются в частицы устойчивого кальцита, а свободные катионы реагируют с бикарбонатом, плотно заполняя кальцитом все свободное пространство в россыпи пластинок и преобразуя подвижный осадок в твердое дно. На плотном грунте поселяются новые, еще более многочисленные иглокожие, чьи скелеты тоже со временем распадаются. Этот саморегулирующийся процесс мог длиться десятки тысяч лет.

Массовыми обитателями твердого дна, кроме иглокожих, стали мшанки, брахиоподы и трубчатые родственники этих щупальцевых — корнулитиды (*Cornulitida*), прятавшиеся в мелких изогнутых известковых рожках, а также известковые водоросли, некоторые граптолиты и сидячие медузы с пирамидальным фосфатным скелетом — конуляты (*Conulata*). (Даже на мягком грунте эти существа искали твердую опору, сотнями облепляя обломки раковин наутилоидов и панцирей трилобитов.) Основное же население составили иглокожие, создавшие огромное разнообразие прикрепленных форм — на длинных и коротких стебельках или небольших каблукках прирастания. Из всего этого царства стебельчатых фильтраторов, достигавших разнообразия в сотни родов, до наших дней дожили лишь реликтовые морские лилии, и те прячутся в глубинах океана. В отличие от кембрийских предков, ордовикские иглокожие не

лежали на дне, а плотно прирастали к нему, буквально прикипали стебельками (рис. 21.4). И если в раннекембрийскую эпоху этот тип животных был представлен исключительно свободно лежащими обитателями мягких илов, то все новые группы, появившиеся в ордовикском периоде, были приспособлены к жизни исключительно на твердом грунте. А сообщество мягкого субстрата практически изничтожили биотурбаторы, индекс активности которых в ордовикском периоде увеличился с 1–2-го до 3–4-го уровня: они могли перелопатить от 10–40% до 40–60% всех новообразованных осадков. Это означает, что слоистые отложения из-за постоянной переработки превращались в пятнистые, с едва различимой первичной слоистостью. Однако до нынешнего 6-го уровня им было еще очень далеко.

В сообществе твердого дна очень типичны были вторичные обрастатели. Они селились не на дне, а на раковинах и теках других организмов, причем часто еще живых. Некоторые морские лилии предвосхитили образ жизни современных лиан: они обвивали стебельками своих родственниц и так приподнимались над субстратом. А конуляты, мшанки и корнулитиды предпочитали всю жизнь проводить на раковинах других существ, положив начало еще одной экологической группировке — обрастателей. Корнулитиды благодаря небольшим размерам умещались между ребрами на раковинах брахиопод или между руками морских лилий, откуда их было вообще не достать. Иногда мелкие обрастатели (губки, брахиоподы, мшанки, корнулитиды) могли облюбовать раковину живой улитки — так формировалось сообщество твердого дна, перемещавшееся вместе с хозяином раковины-субстрата.

Чтобы отодрать сросшихся с твердым дном скелетных животных, хищникам приходилось прилагать гораздо больше усилий, чем при схватывании животного той же размерности на поверхности мягкого ила. Для этого офиоцистиоидеи (*Ophiocistioidea*) и морские ежи обзавелись мощными зубами, хелицеровые — клешневидными конечностями, а головоногие моллюски — щупальцами с присосками и крепкими клювами. Возросло и число хищников-сверлильщиков: им было где развернуться среди недвижимых обитателей твердого дна. Но об их деятельности приходится в основном судить по количеству продырявленных раковин других существ, а также по размеру дырок — некоторые пробоины достигали 6 см в диаметре. Здесь же зародилась еще одна экологическая группировка — биоэродеры (от греч. βιοτή — образ жизни и лат. e-rodo — раздирать), которые скребли и сверлили именно твердое дно чаще в поисках пищи, иногда — укрытия. Отчасти следы биоэрозии можно отождествить с работой губок, двустворок и морских ежей, но точно установить принадлежность большинства ископаемых биоэродеров крайне сложно.

Продуценты — водоросли — тоже не оставались неизменными: в кембрийском периоде среди них преобладали простые мелкие трубчатые формы, в ордовикском-силурийском на их место пришли крупные ветвистые виды, более устойчивые к выеданию, а затем и обызвествленные водоросли с прочным скелетом.

Глава 23

## Все наверх!

Жизнь на дне морей стала особенно опасной. До обитателя открытой поверхности мог добраться любой плавающий хищник, тем более что ракоскорпионы и древние головоногие моллюски на обитателей дна в основном и охотились. Опасность грозила и со стороны плотоядных соседей — различных членистоногих, брюхоногих моллюсков с радулой, способной продырявить даже прочный скелет, а также головохоботных червей, хотя их разнообразие и сократилось, первых хищных иглокожих и многощетинковых кольцецов. Последние, в отличие от достаточно безобидных кембрийских предков, обзавелись ороговевшими челюстными пластинками — сколекодонтами, при жизни многощетинковых червей рядами сидевшими на стенке выворачивавшейся глотки. В изобилии сколекодонты начинают встречаться именно в ордовикских слоях и очень быстро достигают высокого видового разнообразия (более 40 видов, даже с учетом того факта, что челюстной аппарат каждого червя состоял из пластинок разной формы).

У подвижных ордовикских иглокожих (офиоцистиоидей) аппарат состоял из зазубренных долотовидных известковых элементов. Появившиеся в конце ордовикского периода морские ежи усовершенствовали этот орган — зубы у них стали самозатачивающимися: когда край зубной пластины тупился или крошился, она обламывалась вдоль узкого желобка, проходившего

параллельно рабочей кромке зуба. И по внешнему виду, и по функции такой зуб является полным аналогом ножа для резки бумаги с обламывающимся лезвием. Третья группа подвижных иглокожих хищников, появившаяся в ордовикском периоде, — морские звезды — обошлась без зубов, отсутствие которых восполнили выворачивавшимся через рот желудком: переваривать крупную добычу удобнее, не глотая ее, — зачем засорять кишечник чьими-то твердыми раковинами и трубками?

Избежать пресса хищников можно было, освоив относительно свободную от них толщу воды. Сначала многие животные стали отправлять на волю морских волн и течений свои личинки. Все ископаемые кембрийские личинки (сохранились они, конечно, благодаря фосфатизации), найденные до сих пор, принадлежат животным с прямым развитием, которым планктонный образ жизни несвойствен. (Планктотрофные личинки на взрослых особей не похожи и претерпевают метаморфоз, чтобы стать таковыми.) И хотя среди взрослых организмов, несомненно, присутствуют виды, обитавшие в толще воды (щетинкочелюстные, аномалокарииды, элдонииды, некоторые членистоногие), их доля в сообществах составляла не более 4%; то же значение верно и для индивидуумов. [Элдонииды были медузоподобными по внешнему виду животными с U-образным кишечником и щупальцами, как у брахиопод (рис. 23.1).] Все остальные оставались на дне.



**Рис. 23.1.** Отпечаток пелагического животного элдонииды *Stellostomites eumorphus* (диаметр 3 см); кембрий (520 млн лет); Чэнцзян, пров. Юньнань, Китай

Среди ордовикских моллюсков и брахиопод, судя по личиночным раковинам, появляются формы, способные к длительным путешествиям. Некоторые группы животных (граптолиты и медузы), кембрийские предки которых вели сидячий образ жизни, стали, даже вырастая, задерживаться в водной толще. Граптолиты (*Graptolithina*) — вымершие в пермском периоде колониальные гемихордовые, подобно своим близким и редким ныне родственникам — крыложаберным, имели перистые щупальца, которые начали использовать не только для сбора пищи, но и для гребли. Поскольку особи колонии были связаны между собой через гибкие трубочки — столоны, движение щупалец во всей колонии, видимо, было синхронизировано посредством передачи химических сигналов. Легкие органические скелеты колоний имели форму сложных спиралей и винтов, что позволяло им парить без лишних усилий в водной толще и облавливать доступное пространство: спирально-конические и плоские винтообразные колонии при этом вращались, ветвистые скользили по криволинейной траектории, а прямые могли совершать даже восходящее движение. Преобладающая форма колоний зависела от плотности водяного слоя и его насыщенности газами.

В планктон перебрались и некоторые трилобиты. Свободно плавающие виды распознаются по ажурному, облегченному скелету и обычно большим, почти сферическим, глазам со сложно устроенными линзами из очень прозрачного Mg-кальцита, пригодными для обзора всего окружающего пространства (у донных трилобитов глаза смотрят вверх, вперед и в стороны и устроены проще). У небольших трилобитов панцирь был усеян тонкими шипами, которые служили и для защиты, и для обеспечения лучшей плавучести.

Хитинозои (*Chitinozoa*), природа которых остается неразгаданной, напоминали мелкие шипастые колбочки (обычно 0,1–0,2 мм величиной), образовывавшие вытянутые или спирально уложенные цепочки. Колбочки хитинозой, несмотря на название, хитина не содержат. В них выявлены лишь ароматические и алифатические углеводороды и азотсодержащие молекулы, характерные для растительных клеточных оболочек. Так могли выглядеть цисты планктонных водорослей. Хитинозои не были единственными представителями продуцентов, перемещавшимися с морскими течениями. Иначе бы планктонным консументам нечего было потреблять.

Радиолярии полицистины (*Polycystina*) — амебы с тонкими лучистыми ложноножками и ажурной сферической кремневой раковинкой — в ордовикском периоде тоже оторвались от грунта. Их единовременное разнообразие было не столь велико, как у акритарх, не более 100 видов. Несомненно, эти планктонные амебы составляли значительную биомассу, поскольку в ископаемой летописи появляются радиоляриты — пласты кремнезема, более чем наполовину сложенные раковинками этих одноклеточных, и первые кремневые отложения биогенного происхождения. А центр образования кремневых пластов сместился в глубины океана. Неорганический осадочный кремнезем уже никогда больше не образовывался нигде, кроме вулканических областей.

Новый расцвет пережили акритархи: именно в ордовикском периоде они достигли пика своего разнообразия; единовременно существовало свыше 600 видов этих одноклеточных зеленых и прازیнофитовых водорослей (в кембрийском периоде — до 150) (рис. 13.2д). Этот пик, выразившийся в появлении всевозможных шипов и оторочек на их клеточных оболочках, был следствием выедания фитопланктона мезозоопланктоном. Шипы не столько защищали клетку, сколько увеличивали ее размеры, превращая в слишком «большой кусок», который «не лез в горло». Во всяком случае, далеко не в каждое. Появление мезозоопланктона и спровоцировало дальнейшее уменьшение акритарх — не более 70 мкм вместо  $\geq 100$  мкм, обычных для эдиакарских видов. Размер самого мезозоопланктона должен был быть в 10–50 раз крупнее. И во столько же раз должны были превышать эти параметры хищники, без контроля которых мезозоопланктон расшатал бы основание пищевой пирамиды. Об этих плавающих хищниках-контролерах, освоивших ордовикские моря, — наутилоидных головоногих моллюсках, ракоскорпионах, позвоночных — уже сказано выше.

Давление новых групп хищников, совершенствование трофической пирамиды, освоение пелагиали, появление более разнообразных сообществ рифов и твердого грунта — все это привело к трехкратному росту родового разнообразия животных во второй половине ордовикского периода (455–445 млн лет назад) по сравнению с кембрийским. Этот количественный и качественный скачок и получил название Великой ордовикской радиации. До

конца палеозойской эры разнообразие морских организмов сохранялось на этом же уровне, отчасти менялся только их состав, причем преимущественно хищных групп: от наутилоидов — к аммонитам, от бесчелюстных позвоночных — к акантодам, акулам и кистеперым и т.д.

Часть IV

## Растения преобразуют сушу (500–250 млн лет назад)

ЭОН	ЭРА	ПЕРИОД	Начало (млн лет)
фанерозойский	палеозойская	пермский	298,9
		каменноугольный	358,9
		девонский	419,2



**Рис. 24-1.** «Древнее» наземное растительное сообщество: лишайники, мхи и плауны на архейских гранитах (карликовая береза и брусника — исключение). Лапландский государственный природный биосферный заповедник, Мурманская обл.

Глава 24

### Древний и новый песчаник

В этой главе речь пойдет в основном о второй половине палеозойской эры — девонском (419,2–358,9 млн лет), каменноугольном (358,9–298,9 млн лет) и пермском (298,9–252,2 млн лет) периодах. Девонская и пермская система получили традиционные имена в честь английского графства Девоншир и народа пермь, населявшего северо-восточные территории Европейской части России. Однако и то и другое названия, а также идея выделения Девоншира и Северного Приуралья в качестве типовых регионов принадлежат одному и тому же геологу — шотландцу Родерику Мурчисону. В 1839 г. он вместе с Адамом Седжвиком установил девонскую систему, сложенную в Англии «древним красным песчаником» (Old Red Sandstone) — прибрежно-морскими, речными и лагунными терригенными отложениями. И если древний

красный песчаник, как и большая часть палеозойских слоев Великобритании, содержал разнообразные ископаемые остатки, которые позволяли определять относительный возраст отложений, то венчал здесь палеозойскую толщу новый красный песчаник (New Red Sandstone).

Новый песчаник представлял собой очень мелководные, в основном континентальные, отложения, в которых практически ничего не было. Дело в том, что к концу пермского периода всю сушу можно было обойти пешком, не замочив ноги: начать путь, скажем, в Восточной Сибири и, проследовав по Европе, Северной и Южной Америке, Африке, Антарктиде и Индии, добраться до Австралии. К тому времени все эти материки сошлись в единый суперконтинент Пангею. Он занимал условно западное полушарие, а в противоположном не было ничего, кроме океана Панталассы. Из-за сокращения количества океанов (и, соответственно, уменьшения объемов срединно-океанических хребтов), а также гигантского материкового оледенения вблизи Южного полюса уровень океана сильно упал, и шельфовые морские отложения того времени накапливались преимущественно в Средней Азии, Китае и США. В середине XIX в. об этом еще не знали.

В поисках ископаемых остатков этой части временной шкалы сэр Мурчисон и совершил в 1840–1841 гг. далекое путешествие на самый край Европы — в Приуралье. Сопровождал его российский минералог Николай Иванович Кокшаров. Как и предвидел шотландец, в этой части континента слои, отвечавшие новому красному песчанику, оказались наполнены остатками разнообразных растений и животных. Уже в 1841 г. в письме Московскому обществу испытателей природы сэр Мурчисон сообщил, что считает своим долгом назвать последний период палеозойской эры пермским — по имени древнего народа, упоминавшегося в русских летописях XII в. Интересно, что слово «пермь», вероятно, происходит от вепсского «перама» — «дальняя земля». А осваивался Пермский край в первую очередь ради добычи соли и меди, образовавшихся как раз в пермском периоде. Ныне стратиграфическая шкала пермской системы, еще 20 лет назад полностью укомплектованная российскими ярусами — от ассельского до татарского, в средней части (гвадалупский отдел) стала американской, а в верхней (лопинский отдел) — китайской. У России остается только нижний, приуральский отдел с ассельским, сакмарским, артинским и кунгурским ярусами, названия которых произведены от рек Ассели и Сакмары, поселка Арти и города Кунгура.

Каменноугольная система имеет несколько другую историю: уже в самом начале XIX в. геологи Великобритании использовали понятие Coal Measures (угольные толщи) для мощных пластов каменного угля, обеспечивших топливом фабрики первой индустриальной революции и процветание Британской империи. Поскольку обширные каменноугольные бассейны того же времени существовали в Испании (Центрально-Астурийский), Франции и Бельгии (Северо-Французский), Германии (Рурская область), Польше (Люблинский и Верхнесилезский), Украине и России (Донбасс), в других европейских странах, это название сочли удобным использовать и для Международной геохронологической шкалы. Правда, в Северной Америке отложения того же возраста и также содержавшие значительные угольные запасы получили другие, местные названия: миссисипская и пенсильванская системы. К концу прошлого века геологи разных стран договорились, что основным международным подразделением останется каменноугольная система с двумя отделами — миссисипским (нижним) и пенсильванским (верхним).

Типовые разрезы многих более мелких подразделений каменноугольной системы располагаются в Центральной России: серпуховский, башкирский, московский, касимовский и гжельский ярусы увековечили на геологических картах Серпухов, Башкирию, Москву, Касимов и Гжель. Именно в Восточной Европе находится достаточно полная, непрерывная последовательность морских отложений, накопившихся за этот интервал земной истории.

А начинался и заканчивался интервал, о котором пойдет речь в этой главе, двумя крупными катастрофами — позднеордовикским и пермско-триасовым массовыми вымираниями, двумя из шести подобных событий за всю историю Земли.

Глава 25

## Неожиданный конец ордовикской истории

Поскольку морской водорослевый планктон (акритархи и хитинозои) и цианобактериальные маты в ордовикском периоде были не только очень разнообразны, но и обильны, массовые



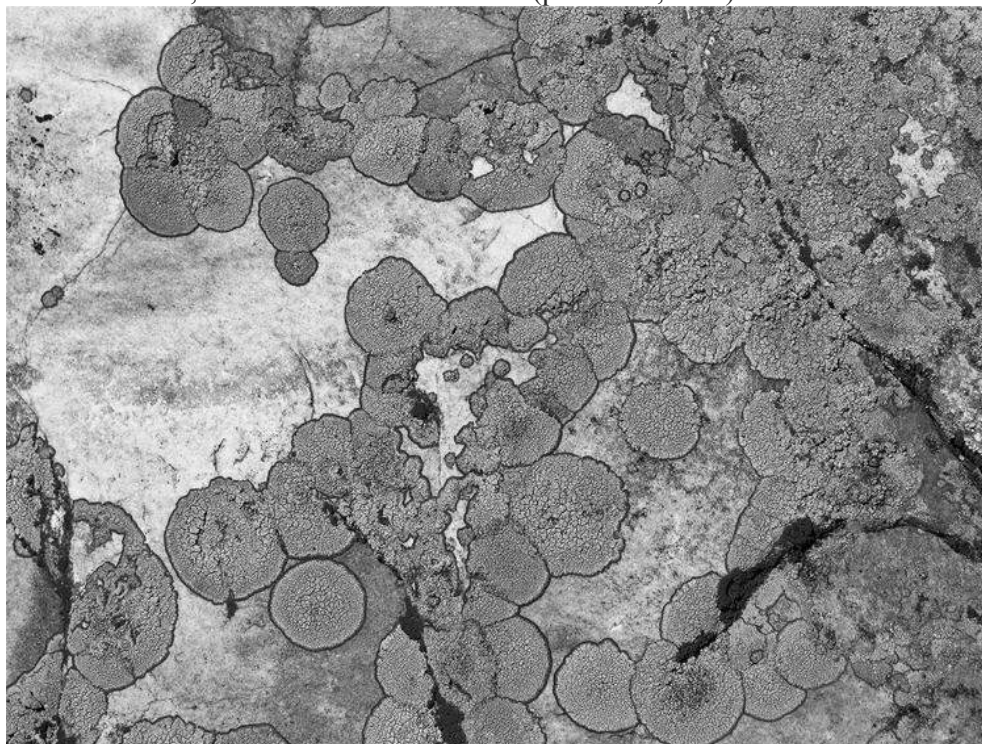
скопления отмерших остатков этих организмов формировали горючие сланцы, например кукерситы (названы по мызе Кукрузе на севере Эстонии). Примечательно, что практически все органические остатки в кукерситах представляет один тот же вид матообразующих цианобактерий — глеокапсоморфа (*Gleocapsomorpha prisca*). Время формирования наиболее обширных залежей горючих сланцев — хирнантский век (445,2–443,4 млн лет назад) — совпадает с наступлением очень короткого и неожиданного похолодания, приведшего к намерзанию обширного ледового щита вблизи Южного полюса, где в то время находилась североафриканская часть Гондваны. Теплолюбивые донные организмы — обызвествленные губки и кораллы, крупные брахиоподы, двустворки и трилобиты, иглокожие, а также населявшие водную толщу конодонтофориды и граптолиты — выжили только в тропическом поясе, в мелководных морях Лаврентии, Сибири, Балтии и Южного Китая. В целом разнообразие животного мира резко сократилось — на 80–85% в пересчете на виды, а трилобиты и граптолиты с тех пор перестали быть обычными обитателями морей. Даже в низких широтах на время поселились холодоустойчивые животные — мелкие брахиоподы и кораллы. Похолодание выявлено по изотопной подписи кислорода ( $\delta^{18}\text{O}$ ), прекрасно сохранившейся в фосфатных конодонтах и отклонившейся на +3‰ (так как значительная доля легкого изотопа оказалась «заморожена»), и по следам оледенения — тиллитам и другим ледниковым отложениям Гондваны. Моделирование климатических изменений с учетом положения континентов и системы морских течений предполагает снижение уровня  $\text{CO}_2$  с 3,2 до 1,6% и падение температуры поверхностных морских вод в тропиках с +40 до +17 °C (сегодня +28 °C). Впрочем, уровень углекислого газа все равно в 40 раз превышал современный (0,04%).

Наиболее вероятной причиной позднеордовикского похолодания представляется именно накопление горючих сланцев, поскольку захоронение больших объемов неокисленного органического вещества ведет к повышению содержания в атмосфере кислорода и понижению — углекислого газа, т.е. к переходу атмосферы из парникового режима в ледниковый. На высокие темпы захоронения органического вещества указывает и изотопная подпись углерода: впервые за весь ордовикский период эта кривая резко подсакивает — и сразу до +8%. Можно предполагать, что образование огромной биомассы, со временем превратившейся в мортмассу, было вызвано усилением притока биогенных веществ. В таких условиях и сейчас нередко происходит массовое размножение цианобактерий и планктонных водорослей, названное «цветением» воды. Конечно, ныне «цветение», будь то, например, Волжский каскад водохранилищ или Адриатическое море, происходит из-за загрязнений, вызванных нерадивой деятельностью человека на суше, такой как сведение лесов или перевыпас скота, ведущей к эрозии почв, а также чрезмерного увлечения фосфатными и нитратными удобрениями.

В ордовикском периоде суша подверглась преобразованиям, связанным с появлением первых наземных растительных сообществ. Растительные макроостатки в нижнепалеозойских отложениях еще редки, но уже в верхнекембрийских слоях (490 млн лет назад) начинают встречаться сначала криптоспоры с многослойной утолщенной оболочкой, затем, в ордовикских, — споры с трехлучевой щелью разверзания, иногда собранные по четыре и заключенные в общую оболочку (тетрады), и целые спорангии. Подобные органы размножения были необходимы только растениям, освоившим сушу, поскольку споры и спорангии предназначены именно для сохранения зародыша от обезвоживания и известны, например, у примитивных наземных растений — современных печеночников и раннедевонских мохообразных. На принадлежность таких ископаемых остатков наземным растениям указывает также состав оболочки, а именно наличие в ней спорополленина — белка, предохраняющего от высыхания и ультрафиолетового излучения коротковолнового и среднего диапазона.

В хирнантских отложениях количество этих ископаемых остатков особенно возрастает. Зависимые от фосфора, калия, кальция, магния и железа, наземные растения добывали эти биогенные элементы из минералов, накапливали их, а поскольку вся растительная жизнь той поры была сосредоточена в сырых низинах вокруг водоемов, фосфаты и другие соединения скоро оказывались в водной среде, причем в небывалых доселе объемах. Больше стало поступать в океан и кремнезема, поскольку биогенные элементы в основном извлекались из силикатных минералов. Как результат, в морской среде ускорился рост разнообразия радиолярий полицистин, возросло и обилие этих планктонных одноклеточных с кремневой раковинкой, что привело к образованию обширных радиоляритов.

Первые наземные растительные сообщества, вероятно, были представлены только лишайниками, печеночниками и мхами (рис. 24.1, 25.1).

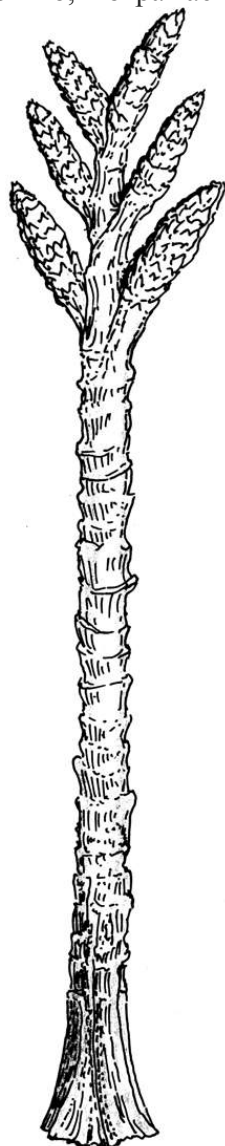


**Рис. 25.1.** Биогенное выщелачивание меловых песчаников за счет накипных лишайников; Липецкая обл.

В 1885 г. российский физиолог растений Климент Аркадьевич Тимирязев образно сравнил лишайник со «сфинксом, представляющим полное слияние совершенно разнородных и самостоятельных организмов, относящихся к двум различным классам». У лишайников есть «органы» двух типов: похожие на шарики фикобионты представляют собой зеленую водоросль или цианобактерию, они способны существовать самостоятельно и размножаются спорами, а трубчатые сплетения — это гифы микобионта (обычно — сумчатого гриба, реже — базидиомицета). Тесное сожительство образуется очень быстро: достаточно поместить вместе пекарские дрожжи (сумчатый гриб) и хламидомонаду (одноклеточная зеленая водоросль), и в течение десяти дней они объединятся, поскольку дрожжи поглощают глюкозу и аммоний ( $\text{NH}_3$ ) — продукты жизнедеятельности водоросли — и при этом выделяют углекислый газ, необходимый той для фотосинтеза. Вероятно, симбиоз и позволил водорослям и грибам совместными усилиями выбраться на сушу. И пока там не появились относительно крупные растительные животные — насекомые и многоножки, в силурийском и до середины девонского периода (более 50 млн лет назад) эта форма существования занимала на суше видное место — до 1 м в поперечнике и до 8,8 м высотой с несколькими метровыми ветвями на макушке (рис. 25.2). Гиганты, росшие в хорошо увлажняемых низинах, были открыты еще в 1859 г. и получили название «прототакситес» (*Prototaxites*), поскольку их фрагменты приняли за окаменевшие стволы деревьев, подобных болотным кипарисам или секвойям (семейство таксодиевые). За прошедшие полтора столетия палеонтологи сравнивали прототакситес и с водорослями, и с грибами, и с печеночниками, пока недавно не обнаружили, что это ископаемое состоит из ветвящихся нитевидных трубчатых клеток, напоминающих грибные гифы, и микроскопических (менее 10 мкм в диаметре) шариков, подобных коккоидным водорослям, а также имеет слой особых удлиненных клеток со спорами, как у сумчатых грибов. Соотношение изотопов углерода в тканях прототакситеса на 10‰ тяжелее, чем у современных ему растений, что свидетельствует об осмотрофном питании: гигант высасывал бактериальные маты. Интересно, что на срезах «ствола» древовидного лишайника или гриба наблюдаются своего рода годовые кольца — чередование слоев, сложенных преимущественно фико- или микобионтом.

Даже обычные лишайники и мхи, несмотря на отсутствие корневой системы, способствуют разрушению горных пород гораздо в большей степени, чем физические процессы выветривания.

Это было экспериментально проверено на современных видах. А происходит биохимическое выветривание потому, что питание растений и грибов осуществляется за счет ионного обмена: катионы, необходимые для развития (в первую очередь  $P^{3+}$ ,  $K^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$ ,  $Fe^{2+}$ ), извлекаются из минералов, а протоны поступают в горную породу. Как итог, минералы разрушаются, и темпы разрушения зависят от того, на каком субстрате эти организмы развиваются — граните или андезите — и какой элемент подвергается выщелачиванию (рис. 25.1). Мох, например, в 1,5–2,5 раза ускоряет вынос калия, в 60 — фосфора и в 170–360 — железа! Симбиоз растений с грибами способен усилить выветривание, поскольку грибы воздействуют на органический субстрат и при этом образуются угольная и двухосновные карбоновые кислоты (малоновая, лимонная, глутаровая и янтарная). Дальнейшие расчеты показывают, что если мхи и лишайники заселили, скажем, 15% суши и в среднем ускорили химическое выветривание горных пород (те же гранит и андезит) в пять раз, то поступление фосфора в океан удвоилось и биомасса фитопланктона, нуждавшегося в этом элементе, возросла. В итоге за 15 млн лет, совпавших с позднеордовикским похолоданием, погребение на дне океана части мортмассы этих организмов, потреблявших углекислый газ в ходе фотосинтеза, могло привести к понижению уровня  $CO_2$  в два раза — до 1,6%, а средние температуры земной поверхности — до  $17\text{ }^{\circ}C$  и даже ниже. (Значительный, до +8‰, сдвиг изотопной подписи углерода, совпадающий по времени с хирнантским похолоданием, вероятно, и отражает это событие.)



**Рис. 25.2.** Реконструкция гигантского лишайника или гриба *Prototaxites*; девон (390–380 млн лет); древний континент Лавруссия, включавший Северную Америку и Европу (публикуется с разрешения Грега Реталляка)

## Во враждебном мире

По мере того как одни механизмы, влиявшие на темпы химического выветривания, себя исчерпывали, растения, эволюционируя, создавали новые. И хотя развитие жизни на суше шло плавно и поступательно, особенно важные растительные инновации сказывались на морских обитателях не всегда положительно и даже, скорее, наоборот. Об этом позднеордовикские события и свидетельствуют.

Переход из воды на сушу был шагом болезненным и нередко смертельным. Достаточно после небольшого шторма пройтись по пляжу, чтобы увидеть сотни водорослей, медуз, морских звезд и ежей, рыб, которым никогда уже не суждено вернуться в спасительную стихию. Освоение суши давалось с большим трудом и длилось не одну сотню миллионов лет. Ведь требовалось «придумать», как избежать потерь драгоценной влаги, а для животных — еще и овладеть существенно иным стилем передвижения. Взлететь — и то оказалось проще.

Неудивительно, что из 30 типов животных на сушу рискнули выползти и выйти представители только восьми. Кроме известных кольчатых червей, моллюсков (улитки и слизи), членистоногих и позвоночных это плоские и круглые черви, тихоходки и онихофоры (последние две группы являются потомками ксенузий). Все наземные растения произошли от одной-единственной группы зеленых водорослей, а первые грибы тоже появились в водной среде. Даже обосновавшись на суше, многие организмы стремились при случае вернуться в воду. Так появились морские травы и мангровые леса, водные насекомые, огромное разнообразие морских рептилий (из которых до нашего времени дожили только крокодилы и черепахи), ушастые и настоящие тюлени, а также киты. А земноводные по-настоящему так никогда и не отважились покинуть прибрежную полосу.

Большинство жителей суши по-прежнему развиваются в водной среде. Ведь и яйцо птицы или рептилии, и утроба высших млекопитающих не что иное, как бассейн, до краев наполненный жидкостью. Эмбрион человека — это сосуд с водой, который со временем пустеет: 77% жидкости остается в новорожденном и 60% — у взрослого, перевалившего на вторую половину жизненного пути. Лишившись четвертой части своей жидкости из-за отсутствия питьевой воды, человек умирает, а процессы, необратимо ведущие к смерти, начинаются в теле при потере 10% влаги. Через почки в год протекает 1000 л жидкости; сердце прогоняет более 100 л ежедневно. В среднем за свою жизнь человек выпивает (и выделяет) 75 000 кг воды, а каждое поколение людей (при средней продолжительности жизни 70 лет) потребляет половину всего годового стока рек мира. О невежах римляне говорили: «Он не умеет ни читать, ни плавать». Ведь и великие человеческие цивилизации развивались только там, где в избытке была вода.

Так стоило ли при таких затратах и проблемах вообще вылезать на сушу?

Не очень хотелось, но пришлось. Причины, вынудившие животных и растения покинуть колыбель жизни, на первый взгляд кажутся загадочными. Действительно, зачем выбираться из жидкой среды, которая и поит, и кормит, и поддерживает в вертикальном положении, и надежно укрывает от отнюдь не полезного и разрушительного для нежных клеток ультрафиолетового излучения, и удачно решает проблему размножения — обеспечивает встречу с себе подобными или с их половыми клетками?

Впрочем, какими бы световоспринимающими пигментами ни обладали водоросли (зелеными, желтыми, пурпурными), они все равно нуждаются в свете Солнца — главном источнике энергии. Вода очень быстро поглощает излучение, и на глубинах свыше 180 м царит полный мрак. Потому все многообразие донных водорослей сосредоточено у кромки берега, а зеленые и бурые, зависимые от лучей средней части светового спектра, вынуждены ютиться в приливно-отливной зоне. Волей-неволей некоторым из них пришлось приспособливаться к приливно-отливным циклам, пребывая дважды в сутки по несколько часов на воздухе. В ордовикском периоде, когда толщу воды наполнили мириады планктонных организмов, застывших и без того скудный свет, а по таллону (тело водоросли) поползли зубастые моллюски, вгрызавшиеся в самую мякоть, у водорослей не оказалось иного выхода, кроме выхода на сушу. Преуспеть в этом могли именно самые мелководные — бурые и зеленые. Среди древних представителей этих групп и должны были появиться предки наземных растений.

В современных приливно-отливных сообществах распространены бурые водоросли. Их клетки покрыты прочной кутикулой (тонкая пленка из органических полимеров, предохраняющая таллом от высыхания, микроорганизмов и отчасти от выедателей), и сами они покрупнее и помассивнее прочих соплеменников. Потому нежные зеленые водоросли скрываются в часы осушения под талломами бурых, где сохраняется влага. И все-таки преуспели в завоевании суши зеленые. Возможно, сказался климатический фактор: бурые водоросли сосредоточены в полярных и умеренных широтах, а зеленые — в тропических. А у холодноводных организмов многие процессы замедлены; длительные зимние периоды они вообще пребывают в состоянии анабиоза — ни жизни, ни смерти. Если в течение нескольких десятилетий летние температуры остаются низкими, то все это время продолжается и спячка — в виде цист, спор, куколок и т.д. Одно поколение весьма неспешно замещает предыдущее, и число преобразований, необходимых для превращения одного вида в другой, накапливается долго. В тропиках деятельная жизнь продолжается круглый год, и смена поколений происходит в ускоренном темпе, усиливая изменчивость. Кроме того, в тропиках гораздо разнообразнее и растительные животные, и паразиты, от которых необходимо как-то спастись, изобретая все новые и новые способы и средства защиты. Конечно, на эволюции видов сказываются все эти факторы, вместе взятые.

Так что зеленые водоросли получили над бурыми определенное преимущество, чем и воспользовались. Родство высших растений с зелеными водорослями трудно оспаривать. И те и другие получают и преобразуют солнечную энергию с помощью одного и того же набора зеленых пигментов (одинаковые разновидности хлорофиллов), и те и другие накапливают свои энергетические запасы в виде крахмала. Данные молекулярной биологии тоже показывают, что предками всех наземных растений стали именно зеленые водоросли, но какие именно, не вполне ясно до сих пор. Крупные многоклеточные ульвовые и харовые освоили пресноводные и земноводные условия и очень похожи на сосудистые растения, особенно харовые. Членистые талломы харовых с правильно расположенными листовидными ответвлениями очень напоминают стебли с листьями хвощей (одно время их считали близкими родственниками). Однако первые ископаемые харовые — а они, благодаря обызвествлению некоторых клеточных оболочек, сохраняются очень хорошо — известны лишь из девонских отложений, в то время как наземные растения, причем довольно разнообразные, встречаются уже в силурийских. К тому же у харовых нет правильного чередования полового и бесполого поколений, свойственного ульвовым. У последних сменяют друг друга многоклеточные пластинчатые гаметофит и спорофит, как у ранних сосудистых растений. (На гаметофите образуются гаметы — половые клетки с одинарным набором хромосом, т.е. гаплоидные; разнополюе гаметы сливаются в зиготу, из которой развивается спорофит с двойным набором хромосом; спорофит производит беспольные споры, что сопровождается делением клеточных ядер, и новое поколение гаметофитов, прорастающее из таких спор, вновь оказывается гаплоидным.)

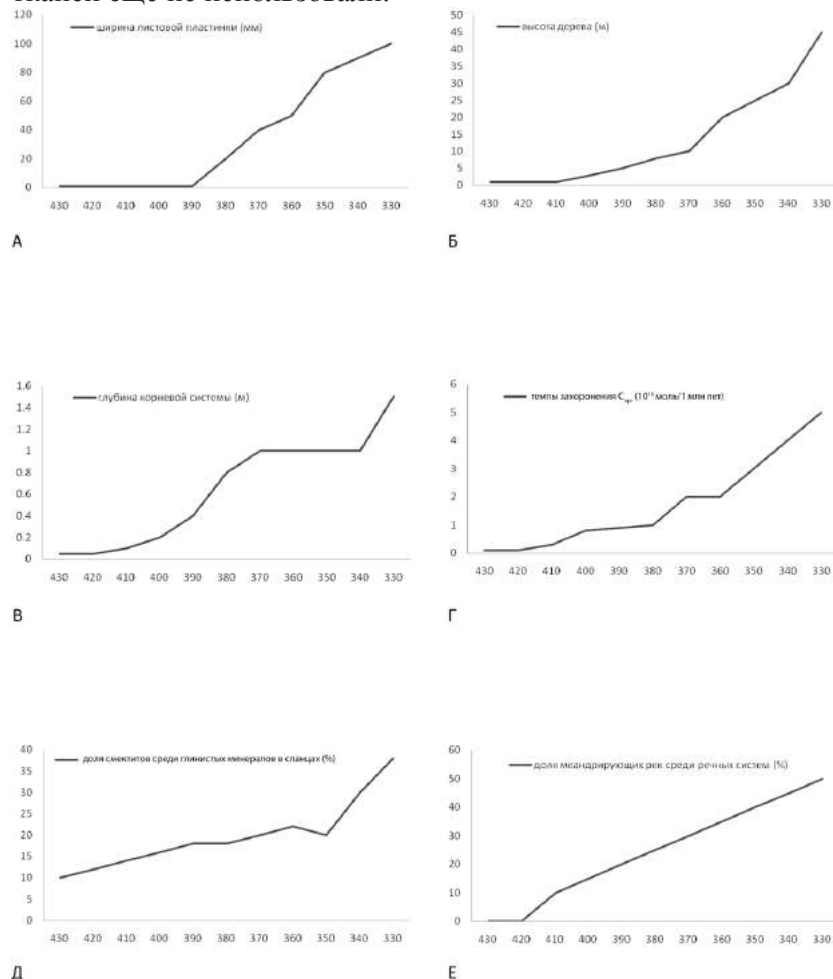
Несомненно, зеленые растения оказались на суше еще в ордовикском периоде (около 470 млн лет назад), о чем и свидетельствуют находки фрагментов жестких чехлов и многочисленных спор с плотными оболочками. Такие чехлы понадобились водорослям еще в эдиакарском периоде, чтобы противостоять выеданию. Они же помогли выйти на сушу, где без опоры не обойтись. Одновременно чехол предохранял растение от потери влаги. У позднеэдиакарских-раннекембрийских водорослей (550–530 млн лет) встречаются и другие необычные для водных обитателей органы: скрученные в тугую пружинку перфорированные ленты — кохлеатины (*Cochleatina*) до 70 мкм шириной и до 300 мкм в диаметре. Стоило такой пружинке высохнуть, и она должна была с треском раскрыться и разметать на несколько метров вокруг себя возможные споры, как это происходит у разных современных наземных растений и грибов. Значит, водоросли, несущие кохлеатины, если и не росли на суше, то возвышались над водой, и подобный способ воздушного расселения позднее мог использоваться настоящими обитателями суши. Споры, обернутые защитной, устойчивой к высыханию оболочкой, помогали внедриться в негостеприимное сухое пространство: они сохраняются в засушливое время, и с приходом влажного сезона растение возрождается к жизни. Не исключено, что растения осваивали сушу в два захода: сначала — относительно приспособленный к безводным условиям спорофит, а позднее — гаметофит с половыми клетками, нуждавшимися в водной среде для перемещения.

В конце силурийского периода (427–419 млн лет назад) на суше появились несомненные растения: риниофиты (*Rhyniophyta*; от шотландского местечка Райни и греч. *φυτόν* — растение), зостерофиллофиты (*Zosterophyllophyta*; от греч. *ζωστήρ* — пояс и *φύλλον* — лист), тримерофиты (*Trimerophyta*; от греч. *τρί-μέρος* — трехчастный), плауны (они единственные дожили до наших дней; рис. 24.1) и несколько других менее многочисленных групп. Пока у этих низкорослых первопоселенцев не было ни корней, ни настоящих листьев. Был лишь тонкий, правильно ветвящийся побег (ось) с округлыми спорангиями. Собственно, и фотосинтезирующие клетки находились в побеге. Нижняя часть побега (ризома) тоже многократно ветвилась и стелилась вдоль поверхности почвы или даже в водной среде. От ризомов отходили нитевидные одноклеточные (или однорядные многоклеточные) выросты — ризоиды, которые служили для закрепления на субстрате и поглощения воды и питательных элементов. Настоящей сосудистой ткани еще не было: только удлинённые веретеновидные проводящие клетки — трахеиды, расположенные вдоль оси побега и подводящие воду ко всем органам. (Есть подобие таких образований — гидроидные клетки — и у мхов с печеночниками.) Различались древние растения по расположению, форме и строению спорангиев — органов, где развивались споры, причем спорофит и гаметофит у них, видимо, были соразмерными, хотя и не похожими друг на друга. У зостерофиллофитов на побеге возникли эмергенцы — мелкие игловидные выросты, а у тримерофитов и плаунов — микрофиллы (буквально — «мелкие листочки»), куда из побега вел тонкий сосудик, жилка. Основанием микрофиллы плотно прилегали к побегу. Так растения начали увеличивать площадь фотосинтезирующих органов. Появилось у них еще одно важное приобретение — устьица. Сквозь эту систему замыкающих клеток, расположенных на побегах, микрофиллах и спорангиях, углекислый газ и кислород проникали внутрь, под чехол, а вода испарялась. Устьица и водопроводящие клетки позволяли растениям окончательно освоиться на суше, поскольку испарение стало той силой, которое втягивало воду из почвы, где сидели ризоиды, и тащило до самых замыкающих клеток.

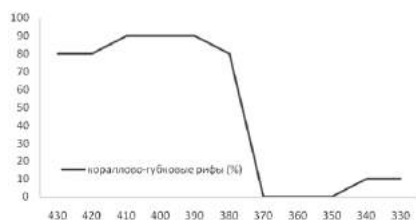
Растения распространились по огромному континенту — Лавруссии, образовавшемуся после закрытия океана Япет и коллизии Лаврентии и Балтии. Лавруссия находилась в Северном полушарии, и на ее шельфе как раз накапливался древний красный песчаник. Южный континент Гондвану в конце силурийского периода облюбовали плауны, а самый северный материк — Ангарида (прежняя Сибирь и «пристыковавшиеся» к ней монгольские и казахстанские микроконтиненты) — из-за своего приполярного положения, видимо, еще не зазеленел. Обитали древние наземные растения в сырых, насыщенных влагой низинах и почти отмирали в засуху. В сухие сезоны современный плаун сворачивается, словно еж, припрятав внутри клубка зерна хлорофилла. Так он был способен «проспать» лет 15. Возможно, подобным образом выживали и растительные первопроходцы суши. Их побеги еще не стали надежной опорой, и растеньица поддерживали друг дружку, собираясь в плотные пучки, полупогруженные в воду.

В основном все силурийские и раннедевонские растения не превышали в высоту 0,1 м, лишь немногие дорастали до 2 м. В середине девонского периода «стартовала гонка за солнцем»: чтобы опередить соседей, не остаться в тени и не зачахнуть, растениям пришлось тянуться вверх. Но, чтобы подняться выше, нужно было обеспечить себе опору и овладеть гидравликой — наукой, изучающей законы движения и равновесия жидкостей. Согласно ее правилам, для водопровода лучше всего подходят цилиндрические трубы. Если у первых наземных растений роль проводящих сосудов играли отдельные веретеновидные трахеиды (1–4 мм длиной) с усиленными, но эластичными стенками, то к концу девонского периода у некоторых деревьев проводящие пучки уже состояли из трахеид на порядок длиннее (30–40 мм) и несколько шире. Еще сильнее увеличился диаметр трахеид у каменноугольных древовидных плаунов и семенных папоротников. А чем больше радиус трубы, тем выше ее проводимость и скорость текущего в ней потока: увеличение диаметра всего в два раза повышает проводимость трубки в 16 раз. Проводимость всей ткани зависит от числа отдельных трубок-сосудов. Однако труба большого диаметра должна выдерживать сильное давление, поэтому для укрепления ее стенок требуется пропитка, в качестве которой растения стали использовать лигнин (лат. *lignum* — древесина). Этот нерегулярный полимер формируется у наземных растений на основе довольно распространенного продукта обмена веществ — фенилпропанового радикала (C3-C6). В составе спорополленина тот же компонент защищает ткани от ультрафиолетового излучения наиболее опасного коротковолнового спектра. Оказалось, что это вещество пригодно и для укрепления

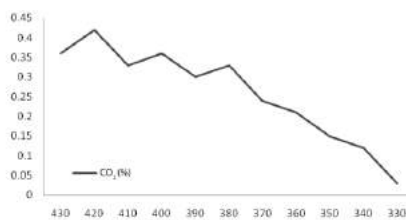
(одеревенения) клеточных оболочек. Благодаря одеревенению и получилась водопроводящая ткань — ксилема. Попутно лигнин превратился в мощное препятствие для патогенных грибов и растительноядных животных, а также в накопитель углерода — 30% всей современной растительной биомассы приходится на это вещество. Без укрепленных трубок-капилляров поднять самотеком воду на 10-метровую высоту растениям не удалось бы. Чтобы такая машина не падала от малейшего дуновения ветра, необходимо было «заякориться» в почве — пустить корни. Возраст древнейших ископаемых корней — 411 млн лет, известны они у раннедевонских плаунов. Лигнин появился позднее: раннедевонские растения, судя по их изотопной подписи углерода и вещественному анализу оболочек проводящих клеток, этот полимер для укрепления тканей еще не использовали.



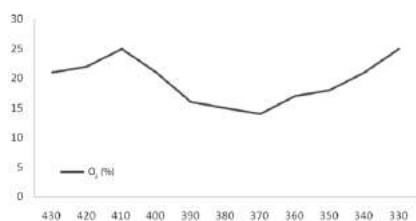
**Рис. 26.1.** Изменения особенностей наземной растительности и речной системы, темпов захоронения органического углерода, состава рифовых сообществ, состава атмосферы, палеотемпературы и разнообразия четвероногих позвоночных в силурийском-каменноугольном периодах (430–330 млн лет назад): а) ширина листовой пластинки, б) высота дерева; в) глубина корневой системы; г) темпы захоронения органического углерода;



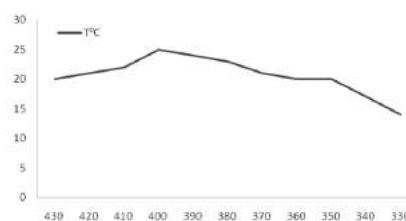
Ж



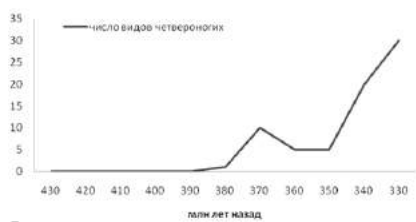
З



И



К



Л

д) доля смектитов среди глинистых минералов в сланцах — показатель зрелости терригенных частиц, выносимых реками; е) доля меандрирующих рек среди речных систем; ж) доля кораллово-губковых сообществ в рифах; з) содержание углекислого газа в атмосфере; и) содержание кислорода в атмосфере; к) палеотемпературы; л) разнообразии четвероногих позвоночных

В течение последующих 50 млн лет своего существования наземные растения за счет всех усовершенствований увеличились в объеме в 30 с лишним раз (до 3 м и более) и вытянулись по меньшей мере в 8 раз (до 8 м, возможно, и до 30 м). Так и возникли деревья. Растения древовидного облика — с глубокой корневой системой и широкими листьями — стали распространяться около 380 млн лет назад (рис. 26.1а–в). Настоящие листья, или макрофиллы, получились из пластинок, разросшихся между частыми ответвлениями побега. На дальнейшем увеличении площади листа сказались снижение уровня углекислого газа: чтобы захватить достаточный объем ставших дефицитными молекул, понадобилось не только повысить плотность устьиц, но и расширить листовую пластину, чтобы их уместилось побольше.

Начиная со второго, пражского, века девонского периода (411–408 млн лет назад) растительный покров стремительно распространялся на все большее пространство: место низкорослых околородных низинных «лугов» из голых риниофитов, зостерофиллофитов и тримерофитов сначала заняли травянистые и кустистые плауны и первые папоротники. Они все еще придерживались обводненных низин, но настоящие леса из древовидных плаунов, папоротников и некоторых других деревьев начали осваивать сухие возвышенности. (Все эти растения вели начало от тримерофитов, кроме плаунов, скорее всего произошедших от зостерофиллофитов.) Если в раннедевонскую эпоху растительность покрывала не более десятой части суши, то к концу периода уже занимала свыше двух третей ее площади. Распространение



растительного покрова придало суше более темный цвет, что понизило альбедо планеты и смягчило климат в наступающую каменноугольную ледниковую эру.

В лесах, сложившихся к концу девонского периода (около 360 млн лет назад), существенную роль стали играть несколько новых групп, в первую очередь прогимноспермы (*Progymnospermatophyta*), такие как археоптерис (*Archaeopteris*). Из-за сходства в строении перистых листьев — вай, расположенных правильной восходящей спиралью, — и спорангиев, сидевших на листовой пластине, подобные ископаемые растения долгое время считались папоротниками. Однако строение ствола с вторичной древесиной (дополнительные упрочняющие наслоения ксилемы) и усиленной проводящей тканью, состоявшей из мелких, но прочных трахеид, сближает их с голосеменными (*Gymnospermae*), предками которых они могли быть. Плотная вторичная древесина позволяла наращивать ствол до 1,5 м в поперечнике и 25 м и более высотой, а пористые трахеиды помогали с максимальной пользой использовать капиллярные явления и поднимать воду на эту высоту; большая плотность этих клеток давала возможность прогимноспермам выживать в маловодных условиях, даже на солончаках. Еще они отличались от споровых современников развитой корневой системой — постоянно обновлявшейся, с обильной сетью тонких корневых волосков, способных проникнуть в любую пору, и уходившей на метровую глубину.

Надо отметить, что эффективную водопроводящую систему можно было организовать двумя основными способами. Во-первых, построить ее из относительно коротких, но обильных трахеид с многочисленными порами и сильно укрепленными (лигнифицированными) стенками. Такое сочетание высокой механической прочности и проводимости (благодаря многократному дублированию «каналов») позволяло выживать в маловодных условиях с сильными перепадами температур. Ксилема подобного типа появилась у прогимноспермов, что и позволило им распространиться на прежде неблагоприятные для растений территории, а также у кордаитов, глоссоптериевых (о них немного ниже) и хвойных (рис. 26.2). Поэтому хвойные по-прежнему прекрасно себя чувствуют в условиях «вечной мерзлоты», высокогорий и сухих средиземноморских ландшафтов.



**Рис. 26.2.** Окремnelый ствол голосеменного дерева (диаметр 1 м); мел (145–90 млн лет); Китай (парк оз. Мочоу, Нанкин)

Другой вариант ксилемы — большие проводящие клетки — обеспечивал более быстрый рост, но при условии постоянного бесперебойного подвода жидкости, что возможно только в безморозном климате, иначе закупорка трахеид или образование в них разреженностей приводили к гибели ткани. Функцию основной опоры при этом принимала на себя кора. Стволы с подобным строением известны у ряда голосеменных (тригонокарповые, цикадовые), семенных папоротников (таких, как лигиноптериевые — *Liginopteridales*), а также в некоторой степени у древовидных плаунов, хвощей и папоротников (рис. 26.3). (Забегая вперед, нужно отметить, что наиболее совершенная проводящая ткань возникла у покрытосеменных: у них появились настоящие сосуды — открытые с обоих концов цилиндрические трубки, а опорную функцию стали выполнять специализированные сильно лигнифицированные непроводящие клетки; современная береза высотой 15 м, например, благодаря такому строению ствола «поднимает» по два десятка 10-литровых ведер воды на уровень шестого этажа ежедневно.)

Подробное освещение истории и разнообразия наземных растений потребовалось потому, что все приспособления (устыица, корни, сосудистые клетки, древесина, семя), которыми они обзавелись, чтобы выжить, позволили им стать новой геологической силой, способной преобразовывать планету не в меньшей степени, чем вулканические, а быть может, и тектонические процессы.



**Рис. 26.3.** Реликтовые деревья: а) саговник (цикадовые) *Sycas circinalis*; Малайзия; б) древовидный папоротник *Dicksonia antarctica*; о. Тасмания (публикуется с разрешения Елены Лукашевич)



Глава 27

## Конец первозданной пустыни

Когда хотят подчеркнуть, что в каком-то месте воды нет, его называют пустыней, а чтобы усилить жуткое впечатление — пустыней безводной. Впрочем, зоологи могут возразить, что в любой пустыне можно обнаружить немало разных животных. Так, в Сахаре насчитывается 70 видов млекопитающих, 60 — гнездящихся птиц, 100 — пресмыкающихся, 10 — земноводных, 80 — муравьев и 300 — жуков-чернотелок. Причем многие из этих видов, за исключением птиц, только там и живут. Все это так, но современные пустыни появились в истории Земли совсем недавно (например, самая сухая из них, Намиб, — 16 млн лет назад). В них сохранились водные источники и подземные воды, которые и позволяют организмам выжить. Не стоит думать, что полноводные реки и «бездонные» озера существовали всегда, а облака приносили в любую часть континентов живительную влагу. Любые природные явления отнюдь не вечны — пока сушу не освоили высшие растения, она была совершенно иной, чем ныне.

После того как примерно 4 млрд лет назад среди океана возникли первые островки (и, наверное, последующие 3,5 млрд лет), суша была настоящей пустыней. Можно, конечно, не сомневаться, что во впадинах время от времени возникали озера, что таяние снегов и ледников порождало бурные потоки, устремлявшиеся к морям и океанам, и что по берегам этих потоков и озер кто-то жил. В редких случаях исследователям архейских и протерозойских континентальных отложений удается распознать минералы, которые могли бы образоваться в результате деятельности каких-то наземных бактериальных или грибных сообществ. Пресноводные отложения того времени тоже встречаются, скажем, шотландский Торридон

возрастом 1 млрд лет, но все это лишь следы временных водоемов да скопления когда-то пропитанных влагой песков: озера и реки в отсутствие сосудистой растительности, поддерживавшей постоянную влажность и закреплявшей береговую кромку, были недолговременными, эфемерными.

Речные системы представляли собой сплетенные русла или блуждающие реки — непротяженные мелководные потоки с многочисленными барами — осередками, протянувшимися вдоль русел, которые разделялись на множество часто «сплетавшихся» (сливавшихся) и расходившихся вновь рукавов. Сплетенные русловые системы возникали только там, где намечался заметный уклон поверхности, и постоянно мигрировали на больших площадях вдоль морского побережья, оставляя после себя нагромождения песчаных, гравийных и галечных линз, состоявших из слабо окатанных обломков. Немного похожие реки существуют сейчас в горной местности, где не развит растительный покров, но они не занимают обширные площади и достаточно долговременны благодаря подпитке атмосферными осадками, тающими ледниками и подземными водами. Основными источниками докембрийской речной воды служили вулканические поступления. И если отложения современных блуждающих рек представляют собой вытянутые вдоль русла тела, то ширина протерозойских речных наслоений, поскольку оформленных берегов у сплетенных русел не было, нередко превосходит длину и тем более глубину (в 20–1000 раз). Кроме того, в таких отложениях редко встречается косая слоистость, обычная в любых современных русловых осадках. Наносы ископаемой блуждающей реки (Сонья) возрастом 800 млн лет известны, например, в индийском Раджастане, где площадь всей речной системы занимала не менее 1800 км<sup>2</sup>.

Ситуация с реками не сильно менялась вплоть до начала девонского периода (около 410 млн лет назад), когда у плаунов появились настоящие разветвленные корневидные выросты, отходящие вглубь почвы, чтобы дотянуться до влажных слоев. С такими приспособлениями уже можно было обосноваться на относительно безводных участках и скрепить подвижный грунт, «прошив» его корневой системой. Если корни занимают 18–20% пронизанного ими грунта, то прочность на разрыв этого естественного «армированного бетона» усиливается в тысячи (!) раз. (Кстати, открывший железобетон французский садовник Жозеф Монье подсмотрел структуру этого материала именно у растений.) Так у временных потоков начали оформляться стабильные берега, а вода вместо того, чтобы растекаться по всей доступной поверхности, стала прорабатывать русла, пока еще относительно широкие и кратковременные. Когда же к середине каменноугольного периода (330–315 млн лет назад) древовидные семенные растения с мощной корневой системой до нескольких метров глубиной сделали берега еще прочнее, сложилась протяженная и долговременная разветвленная речная сеть (рис. 26.1e).

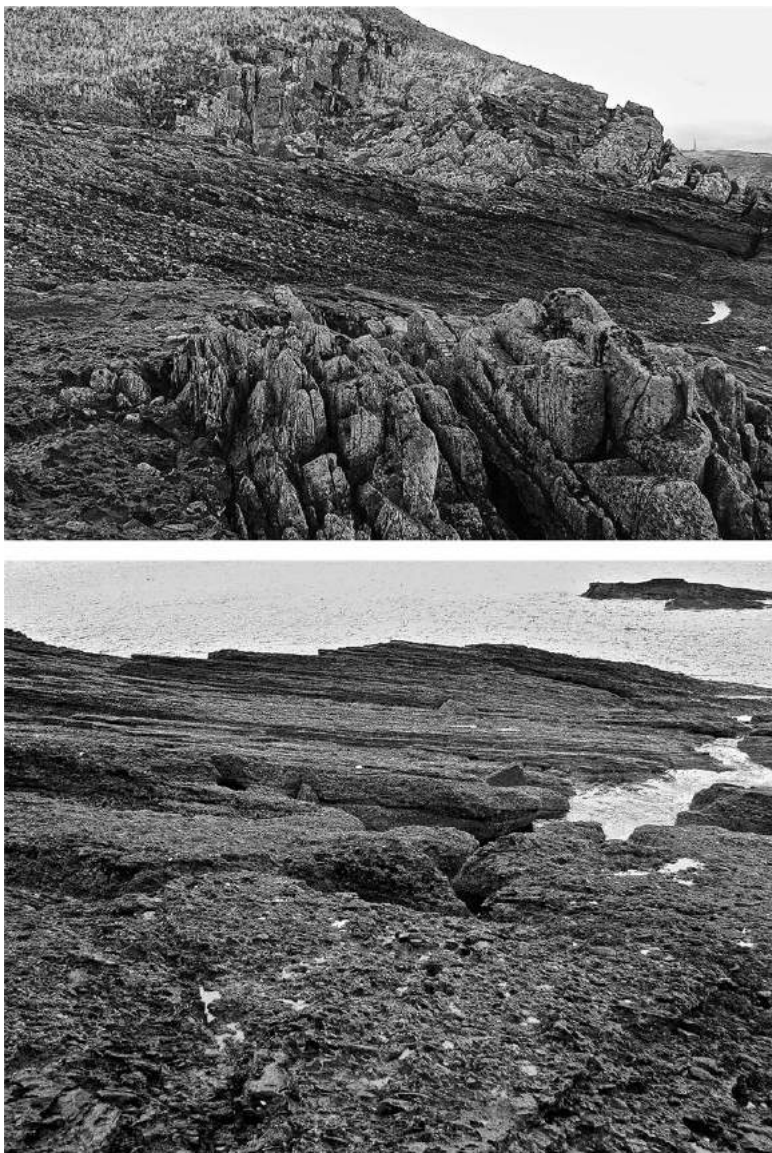
В это время сработало еще одно растительное ноу-хау — сосудистая система, подводящая воду к многочисленным устьицам на огромных листовых пластинах. Если до внедрения сосудистых растений климат на суше был преимущественно сухой и ни геологические явления, ни прежние наземные сообщества изменить его не могли, то 380–360 млн лет назад атмосферный углекислый газ и водяной пар стали прокачиваться через органы растений, причем по несколько раз в год. Это явление называется эвапотранспирацией (от лат. *evaporare* — испарять, *tran-* — через и *spiratio* — дыхание). Да и как могло быть иначе, если давление всего в одной из нескольких миллиардов клеток большого дерева превышает давление в любой жидкостной системе, созданной человеком? Да что там человеком — давление в них нагнетается выше, чем на морских глубинах. Испаряясь через устьица, водяной пар повисал облаками, а ветры со взморья гнали их в глубь континентов, доселе не знавших дождей. Ныне почти половина годовых осадков, а в лесистой местности — 80–90% (в целом около  $6,2 \times 10^7$  м<sup>3</sup> воды) возвращается в атмосферу через растения благодаря эвапотранспирации, а компьютерное моделирование показывает, что без этого процесса внутренние области континентов были бы намного суше и на 20 °С теплее в летнее время, что вело бы к опустыниванию. Эвапотранспирация также способствовала смягчению климата, поскольку водяной пар является одним из парниковых газов.

Суша становилась все более орошаемой. Вместо бурных потоков потекли величавые реки с усмирением прибрежной растительностью течением и обширным водосборным бассейном. Однако деревья не только укрепляли берега: после сезонных половодий, смывавших существенные участки леса, в каменноугольных реках стали появляться завалы из древовидных

плаунов, кордаитов, других деревьев, и вокруг завалов намывались валы и острова. Намывные острова и косы в свою очередь обрастали лесом и превращались в долговременные преграды. Создавая барьеры в виде крепких бортов и лесистых островов, растения заставили реки меандрировать — образовывать плавные излучины — и пробивать себе новые проходы, размывы и перехваты между соседними излучинами. Отложения таких рек выглядят как сложная система из косослоистых линз, состоящих из зерен различной размерности, от галечников до аргиллитов, доля которых особенно велика, с градационными циклами (зернистость пласта закономерно уменьшается от его подошвы к кровле), с промоинами, заполненными осадками другого состава (рис. 27.1). Появились насыщенные влагой, периодически затопляемые поймы с вытянувшимися вдоль них галерейными лесами. Время от времени размывы богатых органическим веществом пойменных отложений приводили к формированию черноводий — насыщенных растворенным и взвешенным органическим веществом вод, плавно стекавших в близлежащие моря. Когда взвесь оседала в спокойных приречных условиях, получался плодородный слой для роста еще более пышной растительности.

Моделирование эффекта влияния наземной растительности на формирование речной сети в лабораторных бассейнах показывает, что примерно так оно и было: быстро идущие в рост зеленые насаждения (в таких опытах используется скороспелая люцерна) превращают текучую мелкую сплетенную сеть в плавный глубокий меандрирующий поток менее чем за шесть суток. Причем растения становятся руководящей и направляющей силой уже к концу вторых суток. Дело в том, что для образования излучин скорость отступления размываемого, внешнего, борта должна уравниваться скоростью наступления противоположного намываемого, внутреннего. И если бы не растения, укрепляющие размываемую сторону, то русло просто бы расширялось, вновь и вновь превращаясь в «докембрийскую» сплетенную сеть, независимо от слагающих берег отложений (глина, песок или галька). Побочным результатом образования самоподдерживающегося меандрирующего русла является появление в нем намывных участков — островов и речных кос. Перенос результатов эксперимента, с учетом масштабирования, на реальную местность предполагает формирование излучин у реки шириной 40 м и глубиной 1,5 м за период от пяти до семи лет.

Да и седиментологические свидетельства весьма красноречивы, что показывает изучение 178 кембрийско-девонских ископаемых рек: остатки корневой системы становятся обычными с уровня 410 млн лет, промышленные залежи каменного угля (признак существования лесов) — с 390 млн лет, лесных завалов — с 330 млн лет; конечно, преобразуются и речные (аллювиальные) отложения — возрастает доля пойменных илов и глин (отчасти являвшихся результатом длительного переноса частиц, отчасти — биохимического разложения минералов) и тонкозернистых песчаников, тогда как грубозернистых и особенно аркозовых песчаников (с плохо окатанными песчинками) становится меньше. Одна из причин снижения доли богатых калием аркозов как раз заключается в том, что растения и грибы в буквальном смысле целенаправленно изымают этот элемент из калиевого полевого шпата, разрушая минерал. Возрастает и мощность речных отложений, которые принимают вид линзовидных нагромождений, поскольку накапливаются значительное время (рис. 27.1). Это и означает, что реки жили дольше и текли дальше, превращая крупные угловатые песчинки в мелкие, хорошо окатанные зерна и илистые частицы и осаждая все это в виде мощных пластов.



**Рис. 27.1.** Русловые конгломераты и песчаники; девон (380–360 млн лет); Сиккар-Пойнт, Шотландия

Под сенью лесов насытились влагой почвы, накопились грунтовые воды и настоялись непересыхающие столетиями и тысячелетиями озера и старицы, в которых начали заводиться пресноводные животные — щитни, ветвистоусые раки, эутикарциноиды (*Euthycarcinoida*), насекомые, а также улитки и двустворки, рыбы, среди которых выделялись древние акулы, и земноводные. (У эутикарциноидов, обитавших в пересыхающих водоемах 490–240 млн лет назад, членистый панцирь до 10 см длиной подразделялся на головной отдел с усиками-антеннами и челюстями-мандибулами, туловище с 12–14 парами простых членистых конечностей и длинный хвост.) Поскольку донные осадки в таких водоемах, а также меандрирующих реках долгое время накапливаются в водной среде, их начинают ворошить свои, пресноводные, биотурбаторы (прежде всего, членистоногие и их личинки), следы деятельности которых становятся заметны в верхнесилурийских отложениях. Особенно быстро стали развиваться пресноводные сообщества 320–310 млн лет назад — под сенью каменноугольного леса.

Глава 28

## Зачем рыбам суша?

Благодаря тому что в раннедевонскую эпоху (411–407 млн лет назад) шотландское местонахождение Райни располагалось в вулканической долине Лаврусии, похожей на

современные долины гейзеров в заповеднике «Вулканы Камчатки» или в Йеллоустонском национальном парке США, остатки всех живших и умиравших там организмов нередко окремневали под воздействием теплых минеральных растворов. Теперь кремнистые сланцы можно разрезать на тонкие прозрачные пластинки и изучать древних существ Райни под микроскопом, как в стеклянных препаратах (аморфный кремнезем — это, по сути, и есть стекло). Именно в Райни обнаружены древнейшие на сегодняшний день и прекрасно сохранившиеся остатки ветвистоусых раков, коллембол (ногохвосток), первичнобескрылых насекомых, сенокосцев, клещей, многих групп растений и грибов, а также гораздо более разнообразные, чем в силурийских слоях, шкурки двупарноногих и губоногих многоножек. Вместе с ними обитали вымершие палеозойские наземные хелицеровые — тригонотарбиды (*Trigonotarbida*), немного напоминавшие пауков, но с жестким уплощенным панцирем, длинными, как ходные конечности, педипальпами и без паутинных желез. Кроме раков, все эти членистоногие жили в воздушной среде: у них были развиты либо легочные мешки (тригонотарбиды), либо трахеи (сенкосцы, многоножки; у последних сами трахеи не обнаружены, но в сегментах панциря есть парные отверстия — дыхальца, указывающие на воздушное дыхание). Вероятно, членистоногие выбирались на сушу не менее трех раз, не считая бокоплавов (песчаные «блохи»), равноногих (мокрицы) и некоторых десятиногих раков: многоножки, паукообразные и насекомые совершили этот подвиг независимо друг от друга. Кто-то из этих существ оставил в Райни обильные копролиты, в которых различимы споры и кусочки спорангиев — видимо, наиболее доступной растительной пищи.

Не все из раннедевонских грибовидных существ вели самостоятельный образ жизни. К настоящим грибам относились сумчатые (*Ascomycota*), хорошо распознаваемые по продолговатым сумкам (аскам) — клеткам, содержащим строго определенное число спор, обычно восемь, а также одноклеточные хитридиевые, которые паразитировали на растениях, мукоровые и бластокладиевые (*Blastocladiomycota*). Последние отличались тонкими ветвистыми гифами, несущими двойные, мужские и женские, спорангии. Мукоровые и бластокладиевые разлагали отмершие ткани. (И те и другие образуют беловатый или коричневый пушок на органических субстратах, который часто называют плесенью.) Кроме настоящих грибов существовали нематофиты (от греч. νῆμα — нить и φυτόν — растение), прозванные так потому, что их тела состояли из полых, тесно переплетенных нитей, похожих на гифы, и более крупных трубок с поперечными перегородками, но, в отличие от грибов, в телах нематофитов были особые углубления, где, как у растений, располагались тетрады спор. Все нематофиты, так же как и древовидный лишайник прототакситес, исчезли уже к концу раннедевонской эпохи — видимо, стали слишком легкой добычей для ногохвосток, первых насекомых, двупарноногих многоножек и тригонотарбид. Копролиты, набитые грибными спорами и гифами, достаточно обычны для континентальных отложений того времени.

В большинстве своем грибы тесно сожительствовали с сосудистыми растениями и сохранились, например, среди трахеид риниофитов и в ризоидах зостерофиллофитов. Ризоиды были плотно опутаны гифами, и отдельные трубочки прорастали в клетки растений. Среди таких симбиотических грибов выделяются гломеровые (*Glomeromycota*), которые развивались в покровных и корневых тканях растений в виде микроскопических ветвящихся кустиков — арбускул (лат. *arbuscula* — деревце, куст). Их гифы через клетки покровного слоя растения проникали в межклеточное пространство, где прорастали арбускулы, несущие спорангии. Целиком грибное поселение образовывало в растительных тканях отчетливую концентрическую грибную зону — арбускулярную микоризу.

Так, практически с самого появления наземных растений зародилась микориза, или грибокорень (от греч. μύκηξ — гриб и ρίζα — корень): неразрывное сплетение грибницы — основного тела гриба — и корней, где гифы оплетают клетки растений и проникают в них. В современном мире микориза хорошо знакома грибникам благодаря тому, что грибница многих шляпочных грибов сосуществует с корнями деревьев; отсюда и названия — подберезовик, подосиновик. В целом же у 90% видов растений корни взаимодействуют с микоризальными грибами, и на 1 кг почвы приходится 600 000 м грибных гиф. Именно гриб обеспечивает «хозяина» (растение) водой, перебрасывая ее потоки из увлажненных участков в сухие, и основными питательными микроэлементами. Самостоятельно клетки растения получить доступ



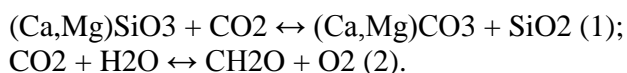
к этим элементам не могут: ионы крепко заперты в кристаллической решетке минеральных частиц.

До недавнего времени считалось, что минеральные кристаллы растворяются в основном органическими кислотами, накапливающимися в почве за счет разложения опавших листьев и другой отмершей органики. Оказалось же, что гриб разрушает кристаллы и механически. Например, гифы грибницы свинушки тонкой, которая сожительствует с сосной обыкновенной, расслаивают кристаллы слюды, нагнетая за счет особых белков давление до  $1 \times 10^{-3}$  Па (на один или два порядка выше, чем любой другой микроорганизм) и даже до  $8 \times 10^{-3}$  Па на специализированных участках гифов — аппрессориях. Одновременно гриб выводит из минерала ряд элементов, включая калий (ускоряя тем самым разрушение слюды), которые достаются «хозяину». Так растения, особенно в период раннего развития, получают до 80% необходимого им фосфора, четверть азота, почти весь калий, а грибы — необходимое им органическое вещество, создаваемое растениями при фотосинтезе (20–30% углерода), а также защиту от солнечного излучения. Эксперименты с воссозданием состава среднепалеозойской атмосферы (содержавшей 0,15% CO<sub>2</sub> против современных 0,04%) показали, что симбиоз мхов и гломеровых грибов в тех условиях позволял им извлекать из субстрата примерно в три раза больше атомов фосфора на каждую усвоенную примитивным растением молекулу CO<sub>2</sub>.

Наверное, первые наземные растения могли добывать питательные вещества только с помощью симбиотических грибов. (Способны ли какие-либо растения вообще выживать без грибов, вопрос спорный.) Так что, по сути, грибы создали и леса, и почву под ними. Ведь почва в конечном счете образуется благодаря разрушению — выветриванию горных пород, а с грибами этот процесс идет куда как быстрее (от 4 до 10 раз), чем без них. Вероятно, именно грибы начали формирование почвенного покрова задолго до появления растений — в протерозойской зоне. Прямых подтверждений, геохимических или палеонтологических, этому пока нет, но в Исландии, ландшафт которой несколько напоминает протерозойский, выветривание базальтов при участии грибов происходит быстрее, чем под действием физических процессов, обусловленных сильными температурными перепадами.

С самого начала девонского периода и даже раньше растения, связанные с ними грибы (судя по находкам силурийских спор гломеровых) и микроорганизмы осваивали огромные площади, где многократно усилили биохимическое выветривание горных пород, темпы и масштабы почвообразования. На первый (и неискушенный) взгляд представляется, что почвообразование должно сдерживать выветривание горных пород. Что касается физического разрушения, то это почти верно, но в выветривании как явлении, преобразующем одни минералы в другие с высвобождением разных элементов, более важную роль играет химическая, точнее биохимическая, составляющая этого процесса.

Микориза выделяла сильные органические кислоты, а эвапотранспирация способствовала постоянной рециркуляции воды и тем самым удержанию в почве влаги. Благодаря этим явлениям время и темпы взаимодействия горных пород с растворами возросли, а углекислый газ переводился из атмосферы в литосферу, где связывался в новообразованных минералах. Наиболее важные химические реакции, относящиеся к биохимическому выветриванию, выглядят в упрощенном виде так:



Первая из них (выветривание силикатных минералов на суше) контролирует уровень CO<sub>2</sub> в атмосфере, вторая (фотосинтез) — O<sub>2</sub>, причем под воздействием микоризы протекание обеих реакций сдвигается вправо: уровень углекислого газа падает, кислорода — растет. Одновременно повышается кислотность среды (почвенных растворов) и происходит обогащение почв кремнеземом.

Кроме того, при гниении обильного листового опада (кроме самой верхушки, большие листья древовидных папоротников, хвощей, плаунов и других деревьев осыпались по мере роста), корней и побегов также выделялись обильные органические кислоты, такие как гумусовые, и формировались устойчивые органико-минеральные комплексы, еще больше сдвигавшие равновесие первой из вышеназванных реакций вправо. (По сравнению со мхами и

печеночниками сосудистые растения производят в 6 раз больше органических кислот — 6 кг/м<sup>2</sup> в год против 1 кг/м<sup>2</sup> — и в 60 раз больше, чем водорослево-лишайниковые сообщества.) Кислотность среды повышалась, разрушение минералов ускорялось. Одновременно микориза изымала из минералов определенные катионы, из-за чего одни минералы магматического и метаморфического ряда превращались в другие, характерные для зоны активного массообмена. Например, слюда (биотит) при потере K<sup>+</sup> преобразуется в вермикулит, кристаллическая решетка которого способна раздвигаться — разбухать, насыщаясь водой. Поэтому вермикулит быстрее разрушается и в конечном счете превращается в зависимости от условий либо в каолинит (в сухом климате), либо в монтмориллонит (во влажном). Подобное преобразование минералов называется биогенной фабрикой глин. Изменение характера выветривания в конце девонского и в каменноугольном периоде хорошо заметно по смене состава морских глинистых отложений в сходных морских обстановках: усилилась доля разбухающих глинистых минералов (смектитов) и каолинитов по сравнению с иллитами и хлоритами (рис. 26.1д). Поскольку ионы Si не изымались, во влажном тропическом и увлажненном умеренном климате начали развиваться бокситы и латериты. Так возросло и разнообразие почв.

В целом же скорость биохимического выветривания могла в позднедевонскую эпоху возрасти на семь порядков. Проникновение древовидных растений — плаунов, папоротников и прогимноспермов на возвышенности особенно повысило темпы выветривания. Минеральные растворы, обогащенные за счет жизнедеятельности растений биогенными веществами, уходили в реки и далее — в моря. (Сейчас, например, 85% поступающего в Мировой океан азота, необходимого для питания растительных микроорганизмов, которые находятся в основании пищевой пирамиды океана, приходится на реки и связано с деятельностью растений.) В тропическом поясе мобилизация Fe<sup>3+</sup>-ионов с суши при одновременном ослаблении выноса крупнозернистых частиц привела к образованию морских железных руд нового типа — железных оолитов. Оолиты представляют собой мелкие, субмиллиметровые, шарики, состоящие из окислов, карбонатов или глинистых минералов железа. Окислы придают этим оолитовым рудам яркие киноварные или изумрудные оттенки.

Около 370 млн лет назад расплодилось одноклеточные водоросли, «вскормленные» биогенными элементами, поступавшими с суши. А поскольку век одноклеточных скоротечен и поколения сменяются стремительно, для разложения все возраставшей массы отмершей органики бактериям понадобилась значительная доля растворенного кислорода, что вызвало обширные заморы. В итоге произошло одно из крупнейших за всю историю Земли, наряду с раннекембрийским и позднеордовикским, массовое вымирание морских организмов — позднедевонское или франско-фаменское, которое унесло жизнь примерно 70–80% видов. (Франский и фаменский — два последних геологических века девонского периода.)

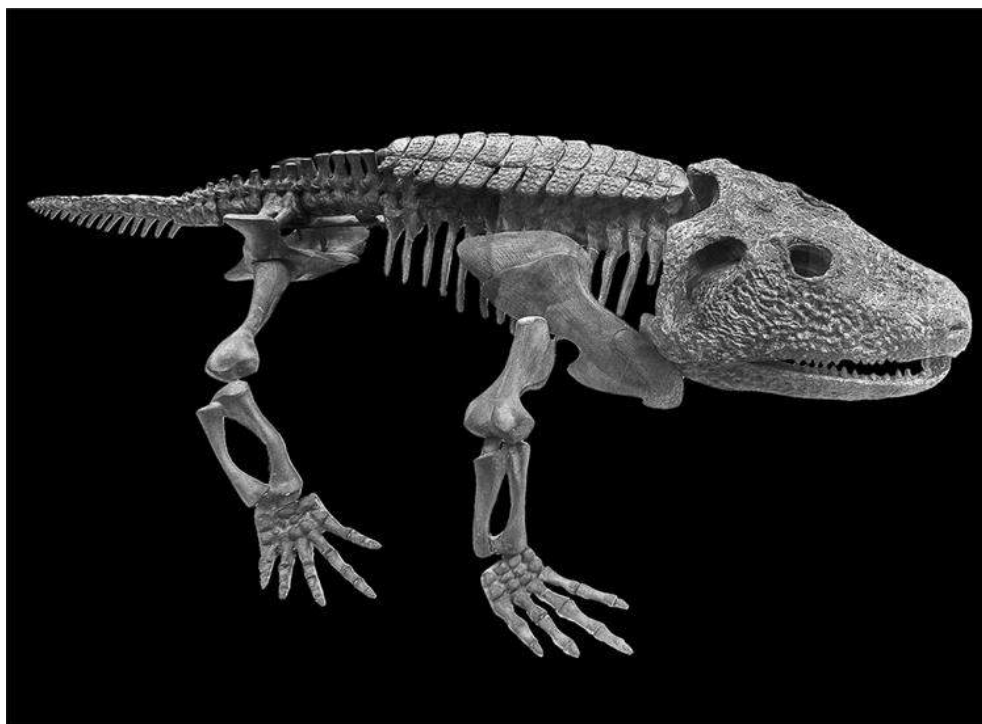
Многим морским обитателям, лишенным возможности сменить местообитание, не повезло. Возросший приток биогенных веществ позволил планктонным и бентосным водорослям развиваться быстрее, чем обызвествленным губкам (хететиды, строматопороидеи), четырехлучевым кораллам и табулятам (рис. 26.1ж). В планктоне особенно размножились празинофитовые водоросли, а на место рифовых губок и кораллов вернулись водорослеподобные ренальциды, исчезнувшие было в кембрийском периоде. И подобно тому, как эвтрофикация (от греч. εὖ — совершенно и τροφή — пища, т.е. буквально «пересыщение») современных морей (в основном из-за сельскохозяйственной деятельности человека) приводит к гибели коралловых рифов, облепленных зелеными и бурыми водорослями и цианобактериальными пленками, на франско-фаменском рубеже рухнула зародившаяся в ордовикском периоде палеозойская рифовая экосистема. Вместе с ней заметно упало число и сократилось разнообразие известковых фораминифер, брахиопод, иглокожих, трилобитов, даже плавающих придонных наутилоидов и аммонитов — наружнораковинных головоногих моллюсков, обычно с плоскоспиральной раковиной, по строению тела напоминавших осьминогов. Скажем, среди трилобитов уцелели те, которые почти ослепли — либо лишились органов зрения, либо остались с маленькими, в несколько фасеток, глазками, ведь водная толща утратила прозрачность. А зачем в темноте столь дорогостоящий прибор, как глаза? Франско-фаменский эпизод отразился в морских отложениях несколькими прослоями безжизненных, но обогащенных органическим веществом черных сланцев со смещенной в сторону «утяжеления» (до +4‰) изотопной подписью углерода.

(Необходимо напомнить, что, поскольку легкий изотоп забирается фотосинтезирующими организмами, океан и выпадающие морские осадки обогащаются тяжелым изотопом.)

Однако без худа, как известно, не бывает добра: низкий уровень кислорода в водной среде вынудил челюстноротых позвоночных искать его в атмосфере, хотя и там его было не более 13%, и полагаться на воздушное дыхание. Пусть даже на суше вес возрастает в 1000 раз, главное — выжить! (Связать важнейший этап в эволюции позвоночных с падением уровня кислорода догадался в 1964 г. советский зоолог Иван Иванович Шмальгаузен; теперь же эта идея находит подтверждение в геологической, изотопной и палеонтологической летописи.)

Способность дышать атмосферным воздухом спасает современных двоякодышащих рыб, когда они остаются в перегретых, стоячих и лишенных кислорода из-за разлагающейся органической массы водоемах. Выручала такая способность и их позднедевонских предков: у этих животных появились расширенные шейные ребра, удлинённый парасфеноид (массивная кость, расположенная под основанием мозговой коробки) и бугорок между зубными пластинами — опора для мясистого языка, выполнявшего функцию запорного клапана, а значит, увеличился объем ротоглоточной полости, куда нагнетался воздух, а грудная клетка приобрела бочковидный облик. Все эти признаки отличают их от предшественников и указывают на появление «двойного» дыхания: они могли дышать жабрами, но в случае необходимости заглатывали воздух с помощью ротового насоса и наполняли им легкие. Даже в полностью пересохших бочагах эти существа выживают, впадая в длительную многомесячную и порой в многолетнюю спячку. И этот навык они тоже приобрели в конце девонского периода, судя по ископаемым норам, представлявшим собой вертикальные туннели (до 0,4 м глубиной и около 0,15 м в диаметре) с расширением в конце и прочной многослойной стенкой, образовавшейся при затвердении слизи. Точно такие же норы двоякодышащие строят и сейчас.

Бликие родственники двоякодышащих — кистеперые рыбы — пошли другим путем, причем действительно пошли: в поисках спасения они превратились в наземных четвероногих. Правда, чтобы сделаться таковыми, эти рыбы существенно преобразились еще в водной среде, что позволило им легко приспособиться к жизни в совершенно иных условиях: у предков четвероногих — средне-позднедевонских кистеперых рыб (*Osteolepiformes* и особенно *Elpistostegalia*) — передняя и задняя части черепа, прежде относительно подвижные, слились в единое целое, а покровные черепные кости — с мозговой коробкой; окно слуховой капсулы увеличилось; глазницы из бокового положения сместились вверх и стали втрое больше в размерах (в среднем с 1,3 см до 3,6 см, что позволило в миллион раз расширить обзор, причем именно в воздушной среде); жаберный скелет утратил свое значение, и гиомандибула (кость, связанная с аппаратом жаберного дыхания) отчасти стала первой слуховой косточкой — стремением; ребра усилились; плечевой пояс отделился от черепа и обрел подвижность; тазовый пояс сочленился с позвоночником; вместо грудных и брюшных плавников появились, соответственно, передние и задние лапы с пальцами (рис. 28.1).



**Рис. 28.1.** Реконструкция скелета земноводного *Eryops* (длина 1 м); позднекаменноугольная-раннепермская эпоха (320–290 млн лет); Северная Америка (Палеонтологический институт РАН)

Конечно, древние, позднедевонские, четвероногие пока еще отличались даже от настоящих земноводных: например, пальцев у них было и по шесть, и по семь, и по восемь, ведь сформировались конечности из многолучевых плавников. Вероятно, между пальцами были натянуты перепонки, а хвост нес плавник: эти существа все еще больше плавали, чем ходили, но дышать могли как жабрами в воде, так и воздухом с помощью легких. На развитие легочного дыхания указывает наличие внутренних ноздрей-хоан, а также косвенно — широких парных ушных вырезов в задней части черепа. (Последние не только играли роль наружных органов слуха в воздушной среде, но и вмещали брызгальца, выполнявшие функцию дополнительных воздухозаборных отверстий.) Усиление плечевого пояса и конечностей тоже было связано с воздушным дыханием: главная задача этих новообразований состояла не столько в перемещении тела, сколько в удержании передней части туловища с легкими на весу, чтобы сделать вдох: в этом случае брюшную полость ничего не сдавливало. Наверное, для вывода излишков азотистых соединений эти животные уже были способны выделять мочевую кислоту вместо аммиака, что помогало экономить воду. По сути, из воды на сушу выходили уже не рыбы, а готовые «лягушки».

Глава 29

## Карбонарии

С расселением сосудистых растений многие явления на суше, прежде управляемые физическими факторами, перешли под влияние живых существ. Если объекты неживой природы (например, кристаллические минералы) пытаются сократить свою поверхность, то организмы стремятся ее расширить. Примеры такого расширения просто поразительны: ныне поверхность листьев европейских деревьев и кустарников в четыре раза больше площади самой Европы, а поверхность корней в 20–400 раз (по разным оценкам) превышает поверхность листьев и в 80–400 раз — площадь всей европейской суши. Можно только представить, что должно было произойти с почти застывшими в своей неизменности горными породами и воздушными слоями, когда площадь их соприкосновения с химически активными веществами увеличилась в сотни раз. Случилось это именно по вине наземных растений, и все эти процессы ускорились в каменноугольном периоде, когда леса покрыли значительную часть планеты.

Деревья в тех лесах были совершенно непохожи на нынешние. Так, многие современные хвощи и плауны непросто разглядеть даже среди травы, но тогда среди подобных растений можно было заблудиться. Их обильные остатки — уголь — дали название каменноугольному периоду — карбон (лат. *carbo*). От этого же корня происходит слово «карбонарии» — «угольщики», как называли себя члены тайного общества в Италии. Подобно тому как итальянские карбонарии деятельно участвовали в революциях первой половины XIX в., растения совершали подлинные революции на Земле в течение всего фанерозойского эона. А сам лес из гигантских плаунов, хвощей и папоротников, лучшая пора которого пришлась на башкирский и московский века (323–307 млн лет назад), принято называть «угольным».

У типичного древовидного плауна был прямой ствол до 50 м высотой и до 2 м в поперечнике. Даже спороносные «шишки» — стробилы — вырастали до полуметра. В верхней части ствол многократно раздваивался, образуя крону. На молодых ветвях спиральными рядами выгибались продолговатые серповидные листья. Несмотря на крупные размеры, они оставались микрофиллами — с одной осевой жилкой и двумя продольными воздушными пазухами. С нижней, старой части ствола листья опадали, оставляя ромбические рубцы. Ископаемые куски коры, покрытые чешуйчатым орнаментом, получили название *Lepidodendron* (от греч. *λεπίς* — чешуя и *δένδρον* — дерево), и древовидные плауны стали лепидодендронами. Кора была очень толстой, и на сердцевинную древесину оставалась всего четвертая часть поперечника ствола. Собственно, и опирались эти гиганты на крепкую кору, а не на древесину. Поэтому лепидодендроны обычно сохранялись в виде слепков коры: после того как сгнивала непрочная осевая часть, осадок насыпался внутрь ствола и затвердевал.

Древовидные хвощи — каламиты (*Calamitales*; от лат. *calamus* — стебель) — тоже вымахивали под 30 м при толщине менее метра. Для устойчивости эти деревья соединялись под поверхностью земли корневищами. Даже в случае наводнений, будучи затопленными по самую макушку, и оползней, когда большая часть каламита оказывалась погребена осадком, эти живучие растения продолжали развиваться. В остальном каламиты напоминали сильно увеличенные копии современных хвощей — такие же розетки листьев и продольный ребристый рисунок на поверхности ствола.

Конечно, гигантские размеры плауны и хвощи, а также папоротники могли себе позволить только там, где круглый год «лето» (в тропической зоне). Древовидные папоротники и ныне в основном живут в теплых и сырых местах. Такие папоротники немного похожи на пальмы, но листья-вайи у них сложноперистые, как у травянистых родственников (это уже мегафилл — разросшаяся листовая пластина со сложным жилкованием), а ствол очень рыхлый, буквально пальцем можно проткнуть (рис. 26.2б). У древних папоротников нижняя часть ствола отмирала еще при жизни и зеленеть оставалась лишь самая верхушка.

Наряду со споровыми деревьями в каменноугольном периоде существовали и другие: уже известные прогимноспермы и совсем новые — семенные папоротники и первые голосеменные, появившиеся в позднедевонскую и раннекаменноугольную эпохи. У прогимноспермов на специализированных вайях по-прежнему сидели спорангии, пусть и содержавшие микро- и мегаспоры, заключенные в плотные сложноустроенные оболочки, — прообраз пыльцы и семени соответственно. Внешне похожие на них семенные папоротники (например, лигиноптериевые) приобрели настоящие семязачатки, спрятанные в особых дольчатых вместилищах — купулах (в каждой из четырех долей купулы — по одному семени) и защищенные практически от любых невзгод, особенно от преждевременного высыхания. (Некоторые семена не теряют всхожести тысячелетиями.)

Плаунам, хвощам и папоротникам, или, как их именовали раньше, тайнобрачным, для размножения необходима очень влажная среда, где гаметофит, проросший из споры, производит сперму, скользящую во влаге к архегониям (женским органам размножения) того же или иного гаметофита. Семенные растения от этой зависимости избавились: мужской гаметофит сократился до размера пыльцы, а женский оказался внутри семени, и оба они превратились в органы размножения огромного по сравнению с ними спорофита. Так, в виде спорофита, никогда не расстававшегося с собственными гаметофитами, растения и обосновались в сухих областях. Местность подальше от болот как раз предпочитали первые, небольшие хвойные деревья (семейство вальхиевые, *Walchiaceae*) с игольчатыми листочками.

Растения каменноугольного и пермского периодов не только сильно повлияли на климат, но и сами начали осваиваться в различных по погодным условиям поясах. Так, с появлением климатических барьеров впервые сложились растительные царства, каждое из которых вело свою «политику». «Поданными» тропического, Еврамерийского царства, занявшего Лавруссию, были преимущественно древовидные плауны, хвощи и папоротники, а также некоторые семенные папоротники, такие как лигиноптериевые, и голосеменные с небольшим количеством древесины — тригонокарповые и цикадовые. Тригонокарповые (*Trigonocarpaceae*; название происходит от рода *Trigonocarpus*) и цикадовые (*Cycadales*; от *Cycas* — саговник и греч. εἶδος — вид, наружность; буквально — саговникоподобные), возможно, унаследовали толстые неветвящиеся клубневидные или колоннообразные стволы, покрытые плотным слоем из черешков от уже опавших листьев, и сами перистые листья, раскинувшиеся на несколько метров, от семенных папоротников, но у саговников семена были собраны в компактные и очень большие шишки. Саговники практически в неизменном виде дожили в субтропиках и тропиках до наших дней, хотя в современной флоре не слишком приметны (всего 12 родов) (рис. 26.3а).

«Угольный» лес покрывал обширные сырые и жаркие низменности и образовал почти весь каменный уголь того времени. В какой-то степени его можно сравнить с современным дождевым тропическим лесом, но последний состоит из тысяч видов растений, сильно зависимых от индивидуальных животных-опылителей, разносчиков семян и т.д. А в огромном «угольном» лесу насчитывалось не более десятка видов, и вся жизнь протекала не в кронах деревьев, а среди обильного листового опада. Важно, что по экофизиологическим характеристикам (темпы газообмена и проводимость сосудистой ткани) древовидные гиганты были ближе к современным покрытосеменным, чем к своим современным родственникам, не отличающимся высокими объемами фотосинтеза. Например, диаметр трахеид у некоторых семенных папоротников в четыре раза превышал таковой современных голосеменных, а плотность и размер устьиц — в два-три раза. Недостаточная плотность жилок у каменноугольных деревьев компенсировалась меньшей толщиной листовой пластины: так устьица оказывались сближены с жилками. Достаточно высокая скорость газообмена через устьица, значительно увеличившийся размер листьев и возросшее время существования отдельного растения позволяли угольному лесу не только создавать большие объемы биомассы (рис. 26.1а–г), но и существенно влиять на влажность воздуха и формирование поверхностного стока. Пересыхающие лужи под сенью леса превратились в озера и болота — пресноводные и солоноватые, куда и погрузились своими оголенными стволами хвощи и плауны. О масштабах мегаболот свидетельствуют многочисленные пласты угля мощностью от 1,5 до 2 м, каждый из которых покрывает тысячи квадратных километров площади. Закономерное чередование угольных прослоев с песчаниками и глинами указывает на подчиненность развития таких лесов планетарным климатическим циклам: при похолодании на смену «угольному» лесу приходили семенные папоротники, кордаиты и вальхиевые, уровень океана в это время падал, и реки прорезали глубокие ущелья. А в межледниковья он вновь отвоевывал пространство несмотря на быстрый (несколько метров в столетие) подъем уровня моря.

В северных и южных областях Пангеи преобладала другая растительность. На севере — в засушливом Ангарском царстве — произрастали в основном семенные папоротники и предки хвойных — кордаиты, а в южном, Гондванском царстве, прижатом к границам гигантского ледникового щита, — преимущественно семенные папоротники, но совсем другие. Кордаиты (*Cordaitanthales*, названные в честь чешского ботаника Августа Корды) были высокими, предположительно до 45 м, деревьями с длинными (до 1 м) лентовидными или игольчатыми листьями и округлыми шишками. Эти гиганты поддерживала и питала обширная корневая система, проникавшая глубоко в субстрат и стелившаяся вдоль его поверхности, чтобы достичь редких источников воды. Интересными особенностями кордаитов и хвойных стала очень мелкая (менее 60 мкм в диаметре) и легкая, благодаря воздушным мешкам, пыльца и уплощенные семена-крылатки, разносимые ветром, что позволило этим растениям стремительно захватывать обширные площади. Существовала в это время и своего рода тундра — сообщество очень разнообразных мхов, мелких плаунов-полушников и семенных папоротников.

В раннепермскую эпоху (299–272 млн лет назад), когда к южному ледниковому щиту добавился северный, покрывший приполярную область океана Панталассы и часть Ангариды, в этой области суши распространились голосеменные, опять же кордаиты, к которым добавились

гинкговые и хвойные, а в Гондване — листопадные глоссоптериевые (Glossopteridales). Кроны глоссоптериевых несли крупные, в несколько десятков сантиметров длиной, языковидные листья с сетчатым жилкованием (отсюда и название: греч. γλωσσα — язык). Семена у них были собраны в шишковидные мегаспорофиллы, строение которых сближает эти растения с семенными папоротниками. О сезонном климате Ангариды и Гондваны свидетельствуют годовые кольца в стволах местных деревьев (такие кольца появляются, когда чередуются периоды ускоренного и замедленного роста). Скопления листьев в осенне-зимних прослоях ленточных глин указывают, что в гондванских лесах происходили сезонные листопады. Независимо от погодных невзгод многоярусные леса колыхались по всей суше, хотя в заполярной Антарктиде из всех растений выживали лишь глоссоптериевые да мелкие плауны.

Примечательно, что в кишечниках и копролитах ранне- и среднекаменноугольных членистоногих встречаются в основном споры; другие растительные органы, видимо, оставались почти нетронутыми, поскольку были бедны белком в отличие от эмбриональных тканей спорангиев. И конечно, практически неповрежденными сохранялись лигнифицированные ткани, которые плохо разлагаются даже в кислой болотной среде. Древовидные плауны и кордаиты отличались очень высоким содержанием лигнина (соотношение объема лигнифицированной коры к древесине в среднем составляло 8 к 1). Какие бы ни были причины этого феномена — плохая усвояемость лигнифицированных тканей или высокое содержание ядов, подобных алкалоидам и дубящим веществам — танинам, к которым насекомые еще не нашли подход, не приспособились, без этой гильдии первичных измельчителей растительные остатки хуже поддавались грибному и бактериальному разложению. Значит, погребение углерода в виде отмерших частей наземных растений не было уравновешено возвращением этого элемента в углеродный цикл благодаря деятельности организмов-деструкторов, подобных агариковым грибам (таким, как трутовик, вешенка, опенок), способным разрушать лигнин и целлюлозу (клетчатку), или жукам-короедам и термитам (насекомым, впрочем, тоже помогают грибы) (рис. 29.1).

Среди самих наземных членистоногих в то время были распространены формы с сосущими и колющими, а не только грызущими ротовыми аппаратами. Лишь в конце каменноугольного и в пермском периоде ситуация изменится, и количество листьев, семян и древесных стволов со следами погрызов, с галлами (вздутиями в листовой пластинке, где обитали личинки) и галереями, а также копролитов, оставленных насекомыми и панцирными клещами, заметно возрастет. Возможно, одной из причин запоздалого появления насекомых, способных в больших масштабах потреблять растительные ткани, на первых порах было отсутствие симбиоза с грибами, которые не только помогают превращать соединения, подобные лигнину, в удобоваримые сахара, но и от ядов уберегают.

Пока же в болотах накапливались листовая опад, а также отжившее свое стволы и корни. С начала девонского периода (410 млн лет) к середине каменноугольного (340 млн лет) максимальная ширина листовой пластины в среднем возросла в 80 раз, а диаметр и высота ствола — более чем в 100 раз; как следствие, объемы растительной мортмассы увеличились в 4 раза (в пересчете на углерод — до  $4 \times 10^{18}$  моль за 1 млн лет) (рис. 26.1г). Если при образовании карбонатов (известняка, доломита) на каждый ушедший в осадок атом углерода тратится атом кальция или магния, то одного атома фосфора достаточно, чтобы захоронить от 100 атомов углерода и больше. Лигнин, а также торф и уголь содержат до 1000 атомов углерода все на тот же атом фосфора. Поскольку фосфор задействован в обмене веществ и накапливается внутри живых клеток, то после их разрушения он быстро возвращается в оборот новыми поколениями организмов. Доля погребенного углерода возрастает еще больше.

Неудивительно, что состав атмосферы сильно поменялся. Отсутствие равновесия между деструкторами и продуцентами выразилось в мощном накоплении углей (70% угольных запасов планеты образовалось в каменноугольный период), а значит, и в захоронении углерода, который не окислялся и не возвращался обратно в виде летучей двуокиси. В результате к концу каменноугольного периода содержание углекислого газа в атмосфере упало в 10 раз — до 0,03% (цифра, сопоставимая с современными значениями), сильно понизилась температура и наступила позднекаменноугольная — раннепермская гляциоэра (рис. 26.1к). Началось обширное континентальное оледенение Южного полушария, где располагалась африканско-южноамериканско-антарктическая область Гондваны (эратические валуны,

вывернутые ледниковыми языками в Восточной Антарктиде, находят теперь в Аргентине, на Фолклендских островах и в Южной Африке).



**Рис. 29.1.** Влияние деструкторов на древесину: а) ствол бука с обильными ходами древооточцев; о. Рюген, Германия; б) спил ствола эвкалипта, где следы работы древооточцев полностью отсутствуют, поскольку это дерево не принадлежит к видам, привычным для местных потребителей древесины; Астурия, Испания





Новая холодная эра со средней температурой  $17\text{ }^{\circ}\text{C}$  (примерно как в наши дни) длилась 70 млн лет. Конечно, такой уровень  $\text{CO}_2$  не был постоянным и менялся с периодичностью 105–107 лет от 0,02 до 0,07%, подчиняясь орбитальным климатическим циклам Миланковича, а ледники, соответственно, либо расширялись, либо отступали.

Как уже отмечалось, растения этого времени вынуждены были повысить плотность устьиц на листьях, чтобы не снижать поступление этого газа в ткани. Появление мегафиллов и расширение листовой пластины стало следствием падения уровня  $\text{CO}_2$  — на листе потребовалось разместить больше устьиц, улавливавших молекулы этого газа. Устьичный индекс, определяемый соотношением плотности устьиц на единицу площади листовой пластины к общей плотности клеток, и является одним из надежных показателей содержания двуокси углерода в атмосфере. (Собственно, этот показатель, замеренный для листьев растений, принадлежавших к одному и тому же длительно существовавшему роду, служит одним из методов, позволяющих определить колебания содержания  $\text{CO}_2$  в атмосфере.)

Из-за обилия органического вещества в лесных озерах-болотах сложилась бескислородная, сероводородная обстановка. Не будучи востребованным на гниение, кислород накапливался в атмосфере, а органическое вещество превращалось в торф, со временем и ставший каменным углем. Кислород же, выделяемый наземными растениями и не израсходованный на окисление захороненного органического вещества, наоборот, насытил атмосферу до 35% (сейчас — 20,9%) (рис. 26.1и). Если бы содержание кислорода превысило и этот порог, леса выгорели бы. Впрочем, даже при таком его уровне с середины каменноугольного периода участились лесные пожары и возросла площадь возгорания — около половины всех лесов. Особенно в менее влажных северных и южных областях Пангеи (Ангарское и Гондванское царства) время от времени

полыхало, о чем можно судить по распространенности и обилию прослоев фюзена — ископаемой сажи. (Эта разновидность каменного угля отличается шелковистым блеском, хрупкостью и особенно глубоким черным цветом.) Наоборот, в верхнедевонских континентальных отложениях, соответствующих интервалу с низким (менее 15%) уровнем кислорода, фюзен полностью отсутствует. Моделирование «палеопожароопасности» каменноугольного леса с учетом биомассы листового опада и уровня кислорода более 30% показывает, что сильные пожары вспыхивали каждые 3–6 лет, а в сухих областях — ежегодно. В отсутствие деструкторов по-иному и быть не могло. Однако живые деревья в огне не горели, по крайней мере не сгорали дотла благодаря очень толстой коре, глубоко упрятанным под ней проводящим тканям, утолщенным листьям или особому покрову из плохо горящих корешков, окутывавшему основание ствола.

Конечно, содержание кислорода в атмосфере оценивается не только исходя из обилия сажи: главным подспорьем, как всегда, являются изотопные подписи углерода и серы, которые позволяют рассчитать модели массового баланса различных элементов. Поскольку уровень кислорода зависит от объемов погребенного неокисленного органического вещества и сульфидов, обеднение океана легкими изотопами углерода и серы указывает на усиление фотосинтеза и деятельности сульфатвосстанавливающих микробных сообществ. (Поступление исходного субстрата для обмена веществ таких микробов зависит от уровня кислорода.) А изменения в соотношении стабильных изотопов этих элементов позволяют судить о колебаниях парциального давления кислорода, которые соответствуют его уровню в атмосфере. Все эти данные позволяют предположить, что атмосфера насытилась этим газом на небывалые ни до, ни после 30–35%.

Опыты, поставленные на современных растениях, показывают, что папоротники и представители древних групп голосеменных — саговники и гинкго — не снижают темпов фотосинтеза при очень высоком уровне кислорода (до 35%) в отличие от покрытосеменных, которые недополучают до 40% углерода из-за потери углекислого газа при усвоении кислорода. Так что продуктивность, или урожайность, каменноугольных лесов не падала, несмотря на существенные изменения состава атмосферы, и составляла, согласно модельным расчетам, 600–800 кг углерода на 1000 м<sup>2</sup> в год.

Поскольку содержание азота оставалось неизменным, возросло атмосферное давление, что в совокупности ускорило диффузию кислорода на 67% (вероятно, наибольшее значение этого показателя за всю историю Земли). В такой атмосфере неплохо почувствовали себя наземные животные, которые в другие времена не были слишком заметны. У членистоногих размер тела прежде всего ограничен особенностями газообмена: трахейное дыхание зависит от вязкости, давления и скорости перемешивания газовых молекул, что как раз обеспечила каменноугольная атмосфера. Надышавшись вволю, насекомые не только взлетели, для чего опять же была необходима достаточно плотная атмосфера, но и развернули крылья: стрекозы — на 0,75 м, поденки — на 0,45 м, палеодиктиоптеры (*Palaeodictyoptera*) — вымершие формы с жесткими гофрированными крыльями и колющим клювовидным хоботком — на 0,55 м. Плотная воздушная среда обеспечила подъемную силу и прочие условия для машущего полета, механизм которого требовал постоянного и быстрого обновления кислорода в организме.

Вероятно, изначально машущие движения потребовались насекомым для другой, даже более важной, функции. И скорее всего, связана эта функция опять же с событиями конца девонского периода, когда кислорода оставалось мало, а плотность воздуха, соответственно, была низкой. Поскольку жизнь насекомых зависит от давления в дыхательных трубочках — трахеях, им приходилось нагнетать воздух в дыхальца грудными выростами. Поэтому, наверное, личинки палеозойских стрекоз и поденок, обитавшие в то время на суше, а также палеодиктиоптер обладали подвижными выростами грудного отдела. Дальнейшая эволюция могла пойти в сторону удлинения таких лопастей и расширения их поверхности. Так, возможно, и появились машущие крылья. Каменноугольные и пермские палеодиктиоптеры еще сохраняли три пары пронизанных жилками и покрытых щетинками крыловидных выростов, но двигались только две последние, более длинные из них. Параллельное с крыльями развитие летательных мышц могло выручить насекомых и в холодном каменноугольном-раннепермском климате: и сейчас в сходных погодных условиях крупные шмели и жуки прогревают тело за счет сокращения таких мышц (крылья остаются неподвижными), прежде чем отправиться на поиски пищи.

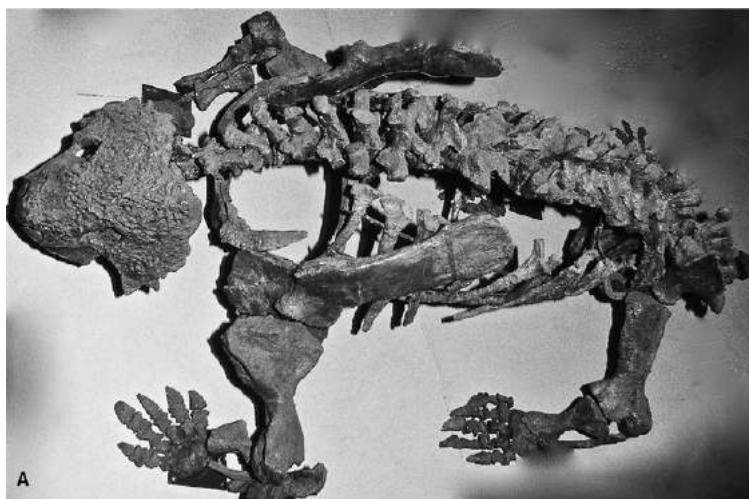
Так насекомые стали пионерами воздухоплавания среди животных. Не отставали в размерах и наземные членистоногие: многоножки артроплеуриды (*Arthropleurida*) вымахали в длину на 2 м при ширине до 0,4 м. Крупными размерами отличались другие многоножки, тараканы (0,18 м длиной и 0,05 кг массой) и паукообразные. Поскольку у амфибий на легочное дыхание приходится лишь 40% газообмена и меньше (у безлегочных саламандр), подросли до двух-трехметровой длины и земноводные.

Глава 30

## Ab ovo

В середине каменноугольного периода четвероногие обитатели суши начали освобождаться от водной зависимости. Ускорило этот процесс похолодание и, как следствие, изменение климата от влажного к сухому (аридизация) даже в тропическом поясе, поскольку с образованием ледяных шапок, выключивших огромные объемы воды из круговорота, сократилось количество осадков. Около 305 млн лет назад водно-болотные угодья начали сокращаться; их замещали листопадные сезонно-сухие растительные сообщества пермского облика с древовидными и травянистыми папоротниками, глоссоптериевыми, хвойными и гигантоптериевыми (*Gigantopteridales*; они действительно отличались очень большими, до 0,5 м длиной, листьями с сетчатым жилкованием, как у покрытосеменных). Разнообразие земноводных резко упало, а пресмыкающихся, наоборот, возросло, и к середине пермского периода рептилий уже в два с лишним раза стало больше, чем амфибий.

Если земноводные откладывают икру и развиваются в водоемах, то пресмыкающиеся благодаря плотным внезародышевым оболочкам яйца и чешуйчатому, защищающему кожу покрову получили возможность стать по-настоящему независимыми от водной среды. Не все, впрочем, этой возможностью воспользовались целиком и полностью: там, где условия позволяли, гигантские (массой до 1000 кг и длиной до 3 м) парейазавры (*Pariasaurida*) и некоторые другие рептилии почти всю жизнь проводили в озерах и старицах. У парейазавров, называемых также щекастыми ящерами из-за широких боковых выростов короткого черепа, поверхность головных и туловищных покровных окостенений была испещрена ямками, видимо, вмещавшими кожные железы, которые поддерживали кожу во влажном состоянии, а в широкой ротовой полости располагались несколько рядов бугорчатых небных зубов и листовидные челюстные зубы (рис. 30.1).

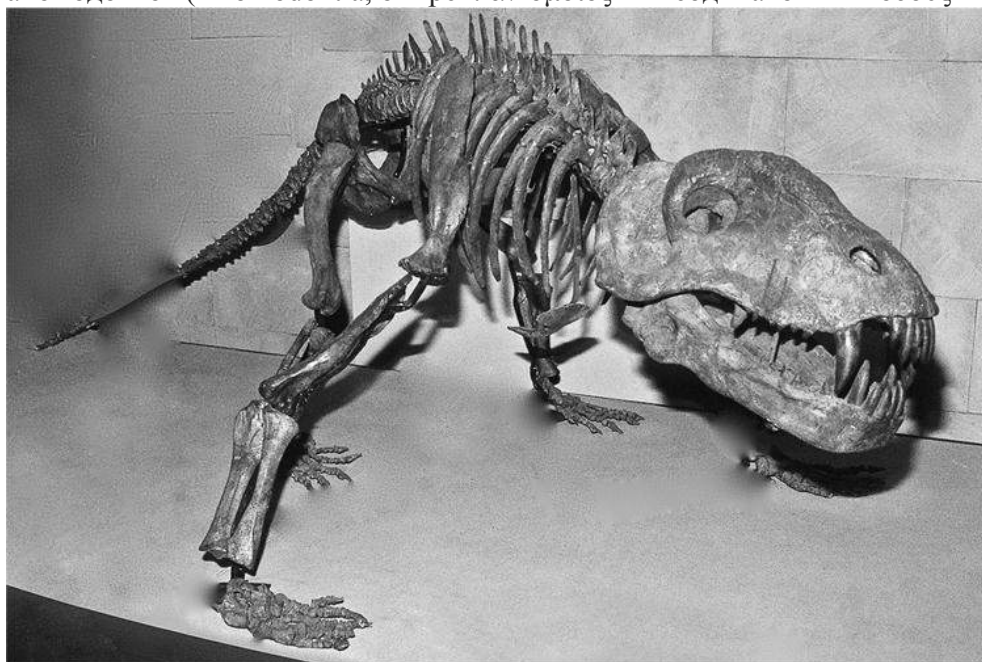


**Рис. 30.1.** Растительноядный парейзавр *Scutosaurus karpinskii*; пермь (255–253 млн лет); Архангельская обл.: а) скелет; б) череп (Палеонтологический институт РАН)

Все эти признаки указывают на земноводный образ жизни и питание мягкими водорослями (следов стачивания на поверхности зубов нет). В длинных костях конечностей у парейзавров хорошо развита внутренняя губчатая ткань, а наружный компактный слой, наоборот, очень тонкий, опять же как у высших водных позвоночных (ихтиозавров, тюленей, китов). В отличие от других вымерших ящеров, родство парейзавров пока не установлено.

В большинстве позднепалеозойские и мезо-кайнозойские наземные позвоночные, кроме амфибий, относятся к одной из двух основных линий — синапсидной (*Synapsida*, от греч. σύν — вместе и αψίς — свод) или диапсидной (*Diapsida*, от греч. δύο — два и αψίς — свод), характерным признаком которых является наличие либо одной (нижней), либо двух пар височных окон в черепе, ограниченных скуловыми дугами (одной или двумя). Эти отверстия облегчали череп, но главное — образовывали пространство для сокращения мощных челюстных мышц. К синапсидам относятся пеликозавры с парусовидными гребнями метровой высоты вдоль спины (*Pelycosauria*, от греч. πηλίκος — великий и σαύρα — ящерица), зверообразные ящеры (*Therapsida*, от греч. θηρίον — зверь и αψίς — свод) и потомки последних — млекопитающие, а к диапсидам — черепахи, ящерицы со змеями, клювоголовые (представленные ныне гаттерией), все морские рептилии, птерозавры и архозавры, включая крокодилов, динозавров и всевозможных пернатых. Обе группы зародились в палеозойскую эру, но добивались успехов поочередно: в каменноугольном-пермском периодах преуспели синапсиды, породившие огромное разнообразие крупных причудливых растительноядных и плотоядных — пеликозавров

и зверообразных ящеров, включая диноцефалов (Dinocerphalia, от греч. δεινός — ужасный и κεφαλή — голова), горгонопий (Gorgonopia, от греч. γοργός — страшный и οπίς — вид) и аномодонтов (Anomodontia, от греч. ἀν-όμοιος — неодинаковый и οδούς — зуб) (рис. 30.2, 30.3).



**Рис. 30.2.** Реконструкция скелета хищного диноцефала *Titanophoneus potens*; пермь (265–255 млн лет); Татарстан (Палеонтологический институт РАН)

Именно они и начали осваивать почти девственные растительные ресурсы суши. Однако, чтобы питаться наземной растительностью, богатой целлюлозой, необходим был аппарат для ее первичного измельчения (мощные челюсти и зубы) и дальнейшего сбраживания (объемный кишечник). (Наличие последнего можно выявить по бочковидной форме тела с расширенной грудной клеткой.) А поскольку необходимые ферменты для расщепления клетчатки у позвоночных не вырабатываются, полагаться приходится на помощь кишечной микрофлоры (в основном анаэробные бактерии и хитридиевые грибы). Собственно, крупное тело и нужно в первую очередь для того, чтобы поддерживать в утробе относительно постоянную температуру, необходимую для жизнедеятельности кишечных микроорганизмов. Это явление называется гигантотермией: тепло вырабатывается при мышечных сокращениях, а большая масса не дает ему быстро рассеяться. Возможно, изначально микрофлора попала в кишечный тракт вместе с разлагавшейся бактериями и грибами растительной мортмассой, которую переварить было легче, и прижилась. Дальше кишечное сообщество переходило из поколения в поколение «по наследству»: каждое новорожденное существо (и человек — не исключение) обретает ее заново: либо в момент живорождения, либо — у многих видов, от морских свинок до мамонтов — с пометом родителей и родственников.

Неудивительно, что подобный набор признаков чуть более 300 млн лет назад независимо приобрели сразу несколько групп рептилий, набравших массу более 100 кг: казеиды (Caseasauria) и эдафозавры (Edaphosauridae) среди синапсид, а также диадекты (Diadectomorpha) — ранняя линия, возможно предковая для всех пресмыкающихся. По сравнению с земноводными нижняя челюсть у таких пресмыкающихся стала короче и выше, а ее сочленение с мозговой коробкой позволяло челюсти двигаться вперед-назад, т.е. перетирать пищу. (Прежде амфибии могли только всасывать добычу вместе с водой, да и позднее переваривать растительность они не приспособились, за исключением одного современного вида лягушки, питающейся листьями.) Наиболее продвинутыми оказались эдафозавры, принадлежавшие к парусным ящерам: дифференцированная зубная система позволяла им нарезать листья на мелкие части, а дополнительные зубы, сидевшие на небе и на внутренней поверхности нижней челюсти, — перетирать растительные волокна. Растянутый между длинными остистыми отростками спинных позвонков парус, возможно, служил дополнительной солнечной панелью для бочковидного тела, увеличивая площадь для нагрева под солнечными лучами. В пользу такого предположения

свидетельствуют отпечатки густой сети кровеносных сосудов на этих отростках: кровоток, проходя через парус, действительно нагревался или остывал, поскольку при большой массе охлаждение тоже было необходимо.

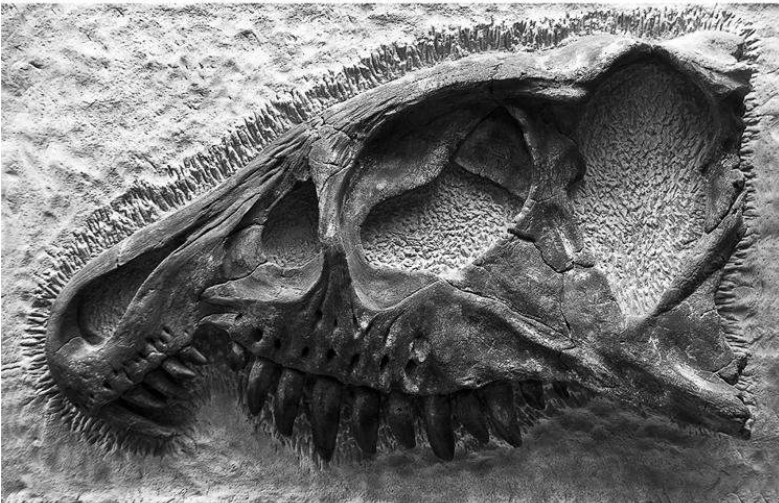
К концу пермского периода разнообразие растительноядных рептилий значительно возросло в основном среди синапсид (да и средние размеры животных заметно увеличились). Решали эти ящеры задачу питания растительностью достаточно своеобразно. Так, двухметровые дицинодонты (*Dicynodontia*), принадлежавшие к аномодонтам, практически избавились от зубов, заменив их ороговевшим чехлом, похожим на огромный крючковатый клюв (рис. 30.3). Из всех зубов сохранилась только верхняя пара торчавших вниз бивней, которыми эти звери могли выкапывать подземные части растений (бивни нередко сломаны и залощены). Челюстные мышцы, разместившиеся в височных окнах, обеспечивали давление и большую свободу возвратно-поступательных движений нижней челюсти, а хоаны — внутренние ноздри — открывались далеко в глубине ротовой полости, увеличив рабочую поверхность для истирания пищи. Эта успешная конструкция просуществовала до начала мелового периода. Более крупные (свыше 3 м) горгонопии эстемменозухии (*Estemmenosuchidae*) с огромными черепами (до 0,65 м длиной), покрытыми ветвящимися роговидными выступами, имели высокоспециализированную зубную систему: верхние и нижние предклыковые зубы образовали захватывающий аппарат вместе с крупными, почти цилиндрическими клыками, заклыковые зубы были мелкими листовидными, зато все небо покрывали крупные бугорки. Скорее всего, эти звери питались отмершей растительностью.

И если растительноядную основу позднепалеозойской пищевой пирамиды составили крупные синапсиды, то соразмерные им хищники появились как среди самих синапсид, так и среди диапсид. Например, протерозухии (*Proterosuchidae*) обзавелись многочисленными зубами с режущей пилообразной кромкой; на предчелюстной и зубной костях зубы были крупнее, образуя мощные щипцы, которыми позволяли прокусить даже толстую шкуру дицинодонта (рис. 30.4).

Так к концу пермского периода на суше сложилась многоярусная пищевая пирамида, уже не уступавшая морской ни по сложности организации, ни по биомассе.



**Рис. 30.3.** Реконструкция черепа дицинодонта *Parakannemeyeria youngi*; триас (247–237 млн лет); Северный Китай (Палеонтологический институт РАН)



**Рис. 30.4.** Череп хищного архозавроморфа *Chalishevia cothurnata*; триас (242–237 млн лет); Оренбургская обл. (Палеонтологический институт РАН)

Часть V

**Жизнь средняя и жизнь новая (250 млн лет  
назад — ныне)**

ЭОН	ЭРА	ПЕРИОД	ЭПОХА	Начало (млн лет)
фанерозойский	кайнозойская	четвертичный	голоценовая	0,0117
			плейстоценовая	2,58
		неогеновый	плиоценовая	5,33
			миоценовая	23
		палеогеновый	олигоценовая	33,9
			эоценовая	56
	мезозойская	меловой	поздняя	100,5
			ранняя	145
		юрский	поздняя	163,5
			средняя	174,1
		триасовый	ранняя	201
			поздняя	237
		средняя	247,2	
		ранняя	252	



**Рис. 31.1.** Позднемезозойская осень в нанкинском парке: лист клена среди листьев гингко; Китай



## Грядущий антропоцен

Кроме палеозойской эры, закончившейся 252 млн лет назад, фанерозойский эон включает мезозойскую эру (252–66 млн лет назад) и кайнозойскую (66 млн лет назад — ныне). Каждая состоит из трех периодов: мезозойская эра — из триасового (252–201 млн лет назад), юрского (201–145 млн лет назад) и мелового (145–66 млн лет назад); кайнозойская эра — из палеогенового (66–23 млн лет назад), неогенового (23–2,58 млн лет назад) и четвертичного (с 2,58 млн лет доныне).

Названия эр имеют общий греческий корень ζωή (жизнь). Их можно перевести как «средняя» (μέσος) и «новая» (καινός) жизнь. Мезозойские периоды получили имена по области распространения пород, где они были описаны (горы Юра — часть Альпийского пояса на границе Швейцарии и Франции), или по наиболее характерным признакам. Так, трехчастное (красные песчаники — белые известняки — красные песчаники) строение отложений в Южной Германии дало название триасовому периоду (нем. Trias — троичность, триада), а толщи писчего мела в Парижском бассейне и на большей части Европы — меловому. Названия периодов кайнозойской эры произведены от греческих корней παλαιός (древний), νέος (новый) и γένος (род, происхождение). Эти подразделения, установленные в XIX в., призваны были отразить приближение морских фаун по своему составу и облику к современности: от древних к новым. Эта же традиция соблюдена в названиях кайнозойских эпох — от палеоценовой до голоценовой, в отличие от палеозойских и мезозойских, где используются географические названия. А нынешнее наименование четвертичного периода (это пережиток прошлого) сохранилось с середины XVIII столетия, когда итальянский горный инженер Джованни Ардуино разделил геологические породы на первичные, вторичные (примерно соответствовавшие палеозойской и мезозойской эратемам), третичные (палеоген и неоген) и четвертичные. Впрочем, выражение «третичный период» еще нередко употребляется геологами и палеонтологами.

В последнее время специалисты в области наук о Земле спорят о том, не пора ли выделить время существования цивилизации в новую, антропоценовую (от греч. άνθρωπος — человек), эпоху, учитывая влияние человека на атмосферу, гидросферу и литосферу. Поскольку каждое стратиграфическое подразделение фанерозойской эонотемы имеет нижнюю границу, определенную по появлению остатков тех или иных существ или следов их жизнедеятельности, т.е. ископаемых следов (как кембрийская система), в качестве даты, с которой следует отсчитывать эту эпоху, предлагается 1861 г. — начало строительства Лондонского метрополитена. Ведь это тоже своеобразные следы жизнедеятельности, изменившей мир, как изменили его кембрийские биотурбаторы, и одновременно свидетельство новой субстратной революции — промышленной, которая опять же не менее значима, чем кембрийская «агрономическая» революция. Правда, возраст мегалитических построек Карнака и Стоунхенджа, для возведения которых пришлось закладывать карьеры, насчитывает от 4000 до 7000 лет; один из первых городов — Иерихон — и того старше; настоящее наскальное искусство и хижины из мамонтовых костей датируются возрастом 30 000–35 000 лет; некоторые примитивные рисунки сделаны почти полмиллиона лет назад, а орудия еще на 2,5 млн лет древнее. Если же говорить о первом глобальном вмешательстве людей в судьбы планеты, то это, вероятно, участие в уничтожении мегафауны всех континентов, происходившее в той последовательности, в которой туда проникал человек разумный (от Австралии, около 50 000 лет назад, до Северной Америки и Сибири, 30 000–13 000 лет назад). Следы этого воздействия отразились даже на климате: исчезновение в обеих Америках 80% мамонтовой мегафауны, которая производила изрядные объемы метана, привело к временному похолоданию (на 9–12 °С) в Северном полушарии на фоне общего потепления. Считая все эти события антропоценовыми, эпоху придется растянуть на весь четвертичный период. Неслучайно ведь одно из неформальных его названий — антропоген. Однако все же именно с началом индустриальной революции люди стали реальной геологической силой: к примеру, углекислого газа ежегодно производят  $5 \times 10^{13}$  кг, из которых три четверти приходится на продукты сгорания ископаемого топлива, — в 100 раз больше, чем выбрасывают современные наземные вулканы ( $3 \times 10^{11}$  кг).

## Возвращение в протерозой

Далеко не всегда вулканы были столь миролюбивы и извергали двуокись углерода в таких мизерных объемах, как ныне. Например, на рубеже пермского и триасового периодов (252 млн лет назад) на Земле случилась масштабная вулканическая катастрофа. Взорвался не один и не несколько вулканов, а почти целый континент, охватывавший Западную и Центральную Сибирь, а накануне этого события (260–258 млн лет назад) — еще и обширная вулканическая область в Южном Китае. За кратчайший, по геологическим меркам, временной промежуток (менее 800 000 лет) базальтовые излияния покрыли почти  $5 \times 10^6$  км<sup>2</sup>, из недр исторглось свыше  $3 \times 10^6$  км<sup>3</sup> пепла и лавы, в том числе примерно  $8,8 \times 10^{16}$  кг двуокиси углерода (как за счет прямых вулканических выделений, так и в результате разогрева карбонатов, углей и эвапоритов при внедрении в осадочные толщи силлов — пластовых базальтовых интрузий) (рис. 1.4). Содержание CO<sub>2</sub> в атмосфере подскочило от четырех до пяти раз, хотя его уровень и так был выше нынешнего, а температуры выросли с 20 до 35 °С. (Для сравнения: если человечество за текущее столетие сожжет все разведанное ископаемое топливо — нефть, газ, уголь, уровень углекислого газа поднимется всего в два-три раза.)

Существенную роль в пограничных пермско-триасовых событиях сыграла и палеогеография планеты: к концу палеозойской эры единый суперконтинент Пангея, простиравшийся от полюса до полюса, омывался мировым океаном — Панталассой. С востока в Пангею клином врезался океан Тетис, частично отделяя европейско-сибирскую часть суперконтинента от гондванской. Жизнь Земли была сосредоточена в этом океане и на прибрежной полосе Пангеи, окаймленной горными грядками, а центральную область суши занимала обширная пустыня, где не выпадало ни капли дождя, а температуры превышали 40–45 °С. Поскольку Тетис с востока замыкался китайскими континентами, а других обширных мелководий из-за низкого уровня моря на планете не было (значительные объемы влаги сосредоточились в ледниковых щитах), океан превратился в гигантскую ловушку с замедленной циркуляцией вод и сероводородными (на севере) и закисными (на юге) глубинами.

Разогрев атмосферы за счет парниковых газов, поступавших с вулканическими выбросами, и своеобразных солнечных батарей в виде туч, состоявших из серных и углекислых аэрозолей, привел к подкислению и прогреву океана Тетис и высвобождению миллиардов тонн метана, до поры до времени скованных на дне ледяными кристаллами в газовых гидратах. Этот газ является самым действенным парниковым фактором, к тому же быстро окисляется, расходуя ценный кислород и превращаясь в еще один источник двуокиси углерода. Кроме того, реки и дожди смывали в океан вулканический пепел, богатый железом, марганцем и другими микроэлементами, вызывая бурное «цветение» бактериального и водорослевого планктона. Это и привело в конце концов к замору океанской величины, отразившемуся в геологической летописи в виде многометровой толщи черных, благодаря накопившемуся в них органическому веществу, сланцев. Образование сланцев, в свою очередь, происходило с выделением азота и закиси азота (поскольку в отсутствие кислорода главным окислителем органического вещества становится нитрат, а продуктами этой реакции являются вышеназванные газы), которые уходили в атмосферу.

Представленный здесь мрачный сценарий отнюдь не фантазии геологов и палеонтологов, он скорее преуменьшает, чем преувеличивает истинные масштабы явлений. Так, указанные объемы и темпы поступления углекислого газа получены исходя из площади распространения и мощности сибирских базальтов, но от них, вероятно, сохранилось не более половины. Подкисление океана вычисляется по изотопной подписи бора ( $^{11}\text{B}/^{10}\text{B}$ , или  $\delta^{11}\text{B}$ ), которая отражает фракционирование этого элемента между борат-ионом  $[\text{B}(\text{OH})_4^-]$  и борной кислотой  $[\text{H}_3\text{BO}_3]$ . Поскольку и организмы, и растущие кристаллы борсодержащих минералов используют легкий изотоп, океанские воды обогащаются  $\text{H}_3\text{BO}_3$  с тяжелым изотопом, что и отражается в осадочной летописи карбонатов. Но  $\text{B}(\text{OH})_4^-$  преобладает в щелочной среде ( $\text{pH} > 8,6$ ), и рост содержания борной кислоты выражается в отрицательном смещении изотопной подписи бора, причем каждый дополнительный 1‰  $\delta^{11}\text{B}$  соответствует понижению  $\text{pH}$  на 0,1. На пермско-триасовом рубеже за 10 000 лет показатель  $\text{pH}$  океана снизился на 0,7, а кислотность, соответственно, повысилась. Рост температуры рассчитывается разными методами, в том числе по отрицательным сдвигам изотопной подписи кислорода ( $\delta^{18}\text{O}$ ) в фосфате конодонтов

(отражающим таяние ледовых шапок, где накапливался более легкий изотоп этого элемента), по снижению устьичного индекса (связанного с меньшей плотностью устьиц на листовой пластине при избыточном парциальном давлении CO<sub>2</sub>) и по обилию мостиков между редкими стабильными изотопами в раковинах брахиопод. Таких мостиков, например 18O-13C, образуется тем больше, чем выше температура, при которой растет кристалл, независимо от содержания в океане 18O. А раковины брахиопод построены из кристаллов наиболее устойчивого кальцита, хранящего первичный изотопный сигнал сотни миллионов лет. Конечно, и сама палеонтологическая, и осадочная летопись предоставляют огромный материал для понимания того, что случилось на рубеже двух эр...

Дышать становилось все труднее, и произошло самое катастрофическое за всю историю жизни вымирание: свыше 90% морских и более 70% наземных видов исчезли с лица планеты. На суше место пышных лесов заняли поросли древовидных плаунов — нечто похожее на колья с тонкими листочками, да и те чувствовали себя не очень-то уютно, так как органогалогены (подобные CH<sub>3</sub>Cl и CH<sub>3</sub>Br), выделявшиеся при сгорании углей, разрушали озоновый слой и коротковолновое ультрафиолетовое излучение калечило споры прямо в спорангиях, сернокислые дожди выжигали листву, а последние соки из отмирающих деревьев высасывали расплодившиеся грибы. В итоге прекратилось и углеобразование. Наземные позвоночные гибли от отека легких, вызванного гипоксией, и отравления углекислым газом — гиперкапнией. Из-за этих явлений и в океане не могли существовать крупные организмы. В первую очередь исчезли наименее защищенные малоподвижные обитатели морского дна с массивным арагонитовым и Mg-кальцитовым скелетом — обызвествленные водоросли и губки, кораллы, крупные брахиоподы, мшанки и морские лилии: низкие темпы обмена веществ не позволяли им справляться с возросшими поступлениями ионов карбоната. Исчезли последние трилобиты, а аммониты оказались на грани вымирания. Резко сократилось число и уменьшились размеры тех, кто выжил, — фораминифер, двустворчатых и брюхоногих моллюсков, брахиопод, двустворчатых рачков-остракод, последних конодонтофорид, а на суше — позвоночных. Причем многие группы вернулись в архаичное состояние: у аммонитов снова развернулась раковина, словно у их девонских предков, у конодонтофорид «выросли» зубы древнего облика, а радиолярии утратили сложные элементы раковины. Не исчезнуть окончательно им помогло то обстоятельство, что скелет у этих животных формируется независимо от ионных параметров окружающей среды.

На планету вернулся протерозой. Из-за гибели лесов реки «потекли вспять»: вновь появились «сплетенные русла». Дицинодонты листрозавры (*Listrosaurus*) — единственный широко распространенный род позвоночных — спасались от дневного зноя и сухости в норах (в осадочных заполнениях которых находят скопления их скелетов и следы когтей на стенках). На дне безжизненных морей вместо губковых, мшанковых и водорослевых рифов опять образовывались причудливые сростки арагонитовых кристаллов — ботриоиды да строматолиты, прибрежную полосу покрыли бактериальные пленки. В сероводородных и закисных глубинах отлагались огромные толщи доломитов, формирование которых требовало подавления деятельности сульфатвосстанавливающих бактерий, косвенно зависящих от кислорода. На дне остались лишь самые мелкие и просто устроенные животные, которые оставляли весьма незатейливые следы: им не нужно много пищи и кислорода. Вероятно, уцелели и некоторые бесскелетные формы, которые вскоре породили новые, совсем непохожие на палеозойские группы водорослей и кораллов, существующие доныне.

Для восстановления былых связей и разнообразия биосфере понадобилось 5 млн лет. А пермско-триасовый рубеж, пожалуй, стал последним эпизодом в истории Земли, когда геологические силы (вулканизм и тектоника) смогли вмешаться в ход сугубо биосферных событий.

Глава 33

## «Красный» переворот в океане

Необычная обстановка способствовала резкому обновлению состава водорослевого одноклеточного планктона. Вместо практически исчезнувших акритарх, представлявших зеленые водоросли, в триасовом океане всплыли динофлагелляты (250 млн лет назад), кокколитофориды (227 млн лет назад) и диатомовые (не позднее 205 млн лет назад), которые

использовали пигменты, восприимчивые к разным по длине световым волнам. Впрочем, заметной силой эти водоросли стали в юрском периоде и тогда, по словам американского океанографа Пола Фальковски, совершили в океане «красную» революцию, ведь их предшественники использовали для фотосинтеза в дополнение к хлорофиллу а еще и b, т.е. зеленые пигменты, а неофиты предпочли хлорофилл с и фикоэритрин, придающий клеткам золотисто-оранжевый или красноватый оттенок. Сама по себе «цветная» революция не удивительна — пигменты, обеспечившие ее, оказались более выгодны для фотосинтеза в тусклых водах океана Тетис, обогащенных биогенными веществами и нередко «цветущих». В результате преимущество и получили те, кто мог выжить в подобных условиях. Стимуляторами роста у новых групп водорослей служат те микроэлементы, которые хорошо растворимы в насыщенных кислородом водах, — марганец, кобальт, кадмий. (В отличие от них зеленые полагаются на железо, медь и цинк, характерные для анаэробных условий.)

Различаются эти водоросли по дополнительным пигментам, составу и форме раковинки, набору органелл, количеству и строению жгутиков. Так, у кокколитофорид (*Coccolithophorida*, от греч. κόκκος — зерно, λίθος — камень и φέρω — носить) клетка заключена в ажурную раковинку, состоящую из многочисленных известковых элементов — кокколитов, которые похожи на сдвоенные, соединенные короткой трубочкой колесики. У этих водорослей есть два двигательных жгутика на одном из полюсов клетки. Между ними располагается третий — совсем тонкий и свернутый в спираль, который в основном используется для прикрепления к субстрату и другим клеткам. [Этот жгутик, или гаптонема (от греч. ἄπτω — прицеплять и νῆμα — нить), дал другое название этим существам — *Haptophyta*]. Кокколитофорида — одни из самых мелких живых существ (менее 0,03 мм): в литре морской воды (а в другой они не живут) может поместиться до 200 млн особей.

Диатомовые (*Diatomeae*, от греч. διατομή — рассечение), наоборот, довольно крупные по меркам микромира существа — до 1 мм в поперечнике. Эти организмы лишены жгутиков на зрелой стадии, окрашены в коричневатые тона и строят округлые или продолговатые двустворчатые пористые раковинки, своего рода коробочки с крышечками, из легко растворимой разновидности кремнезема — опала. Когда клетка размножается бесполом путем, она делится — рассекается надвое, и одному потомку достается большая половинка, а другому — маленькая (оба достраивают недостающую створку меньшего размера). Успеху диатомовых сопутствовали появление внутриклеточных вакуолей, в которых можно было запастись биогенными веществами, и улучшение контроля над внутриклеточными циклами углерода и главным образом азота, а также особого генного комплекса, существенно улучшившего способность поглощать ортокремневую кислоту и утилизировать кремний. Диатомовые распространились в высокоширотных океанах и озерах. Они удивительно живучи: могут размножаться в горячих источниках, прижились в почве и даже на деревьях и настолько хорошо приспособились к жизни в холодном климате, что заселили толщу снега и льда, придавая замерзшей воде красноватый оттенок. Во льду в некотором отношении жизнь даже легче — меньше тяжелых изотопов водорода и кислорода, и съесть буроватое мороженое с диатомовыми непросто. Полярными ночами они впадают в «спячку» (анабиоз) и могут пролежать так до 180 000 лет. Возможно, именно из льда диатомовые переселились в пресные водоемы. Плавают они большими скоплениями, погруженными в липкую слизь. Скопления оседают на дно, унося с собой опал, поэтому эти одноклеточные стали главным источником осадочного кремнезема как в морях, так и в озерах и даже болотах.

Динофлагелляты (*Dinoflagellata*, от греч. δινέω — вертеть и лат. flagellum — плеть, кнут) используют два жгутика разной длины: один, расположенный в продольной бороздке, — в качестве руля, другой, поперечный, — винтового мотора. Поперечный жгутик волнообразно изгибается вокруг клетки, создавая волну, на «гребне» которой клетка и плывет, вращаясь. Панцирь у динофлагеллят гибкий, состоит из отдельных целлюлозных пластинок (размером от 0,005 до 2 мм), образующих нечто вроде шлема странной формы. У силикофлагеллят (*Silicoflagellata*, от лат. silix — кремень и flagellum — плеть, кнут), появившихся в меловом периоде (115 млн лет назад), есть только один жгутик и множество тонких ложноножек, а тельце (0,02–0,1 мм в диаметре) покрыто кремневыми пластинками, что и отразилось в их названии.

Хотя все эти водоросли имеют красноватые пигменты, они являются родственниками не в большей степени, чем посетители ресторана, заказавшие одно и то же блюдо. Просто хищные

предки каждой из этих групп в мезозойскую эру «съели» красную водоросль — обзавелись вторичным эндосимбионтом. Если первичные эндосимбионты — митохондрии и пластиды — окружены в клетке двумя оболочками, то вторичный — тремя. (Встречается и третичный эндосимбиоз — у водорослей, которые поглотили целую диатомею.) Некоторые динофлагелляты еще помнят о своем хищном прошлом и, убивая рыбу ядом, потом питаются ее мясом. Гаптофиты с помощью гаптонемы захватывают пищу; диатомовые образуют мочевины, которую, правда, не выделяют наружу, а используют как исходный субстрат в цикле азота, поэтому все эти одноклеточные водоросли считаются миксотрофами — организмами, способными и к фотосинтезу, и к другим типам питания. Кокколитофорида, диатомовые и силикофлагелляты, более близкие родственники: они относятся к страменопилам, а динофлагелляты представляют совсем другую ветвь органического мира — альвеолят.

Появившись на свет, новый водорослевый планктон горы своротил, точнее, наворотил. Ведь притом что фитопланктон составляет менее 1% всей растительной биомассы планеты, на него приходится почти половина ежегодной продуктивности. За миллионы лет из раковин диатомовых и силикофлагеллят образовались осадочные кремнеземы — диатомит и опока, а из чешуек кокколитофорид — писчий мел (рис. 19.10г). Чтобы эти осадочные толщи формировались, раковинки погружались в холодные глубины океана, а вместе с отмершими клетками уходила и часть атмосферного углекислого газа. Ведь двуокись углерода растворяется в океане и включается водорослевым планктоном в обмен веществ, причем 15% органического вещества, которое образуется из CO<sub>2</sub> при фотосинтезе, возвращается обратно лишь через сотни лет, а небольшая доля органики (менее 2%) попадает на дно. Однако за десятки миллионов лет эта «небольшая доля» преобразуется в нефтематеринские породы — источники нефти и природного газа. Крупнейшие месторождения природного «топлива» (не менее 70% всего существующего нефтегазового сырья) в Северной и Западной Африке, на Ближнем и Среднем Востоке, на Аравийском полуострове, в Индостане, Индокитае и Индонезии, Южной Америке и Карибском бассейне, Западной Сибири, Арктике и Северном море (практически в любой стране, добывающей более 10 000 кг нефти в день) образовались за время существования этого планктона в мезозойскую и кайнозойскую эры.

Одновременно водорослевый планктон изъясил существенную часть двуокиси углерода из атмосферы, тем самым нейтрализовав последствия пермско-триасового вулканического катаклизма и способствовал понижению температуры. Кроме того, органическое вещество погребалось на дне океана без доступа кислорода, и по мере формирования нефтегазовых месторождений атмосфера насыщалась живительным газом. А новая кислородная атмосфера породила гигантов суши: сначала крупнейших из всех когда-либо ступавших по Земле существ — завроподных динозавров со своеобразным, почти птичьим дыханием, а также самых больших летающих животных — птерозавров, а затем птиц с их энергозатратным механизмом полета и плацентарных млекопитающих, развитие двух самых важных органов которых (плаценты и мозга) требует больших объемов кислорода.

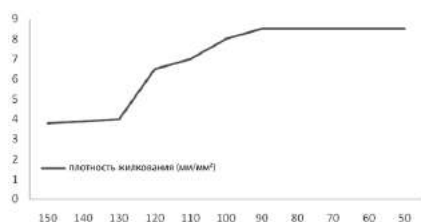
На этом участие мельчайших существ в большой истории не закончилось. С помощью прямых наблюдений за изменениями температур и компьютерного моделирования установлено: одно из самых грандиозных на Земле явлений — тропические циклоны — тоже зависит от микроскопических планктонных водорослей. Из-за пигментов, наполняющих клетки, скопления планктонных водорослей придают поверхности океана более темную окраску. Если планктон отсутствует, солнечный свет коротковолнового диапазона рассеивается в глубинах, не влияя на температуру воды, а в области таких скоплений поверхность океана нагревается. Это и есть одно из условий зарождения циклона. Поскольку планктон отнюдь не однороден, а состоит из весьма «пестрых» групп водорослей, приспособленных к разным глубинам обитания и другим особенностям среды, то изменение состава планктонных сообществ может влиять на место зарождения циклона и на его силу. Изучение темпеститов — морских отложений, сформированных ураганами, показывает, что именно в меловом и палеогеновом периодах частота их встречаемости и мощность возросли как никогда. Скажем, средняя мощность ураганных наслоений достигла 0,9–1,3 м против прежних — менее 0,5 м (рис. 33.1, 33.2и, к). Дело не просто в высокой температуре на меловой Земле: в конце пермского или в силурийском периоде она была не ниже, но подобные толщи не накапливались. Значит, с распространением

нового фитопланктона ураганы действительно стали более частым и разрушительным явлением — гиперганами.

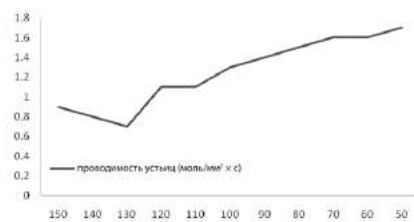


**Рис. 33.1.** Темпеститы, сложенные плоскогалечными карбонатными конгломератами, — свидетельства мощных тропических штормов; кембрий (500 млн лет); р. Лена, Якутия

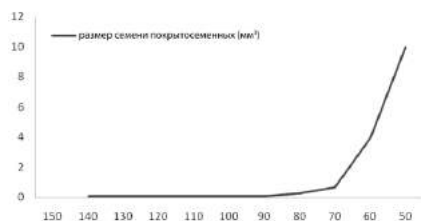
Чтобы быть планктоном (плавать), одноклеточным водорослям необходимы вещества, поддерживающие плавучесть. К подобным веществам, синтезируемым водорослями, принадлежит диметилсульфониопропионат. После отмирания клетки это серосодержащее соединение распадается под действием бактерий до диметилсульфида (ДМС). Название подсказывает, что основу молекулы ДМС составляет ион серы, к которому присоединены две метильные группы ( $\text{CH}_3$ ). Летучие частицы ДМС поднимаются вместе с водяным паром в атмосферу, где окисляются до сульфатов и метансульфокислоты, продуктом распада которой является серная кислота. Все эти аэрозоли служат затравкой для облаков. В современном мире клетки таких водорослей, как кокколитофориды, содержащие больше атомов серы на атом углерода, чем органеллы зеленых, ежегодно поставляют в атмосферу до 37 000 кг серы — в 1,7 раза больше, чем наземные вулканы, поэтому их скопления в океане одновременно являются центрами образования облаков. Затем вместе с потоками воздуха облака перетекают в сторону суши и проливаются дождями. Сейчас более трети облаков, проплывающих над континентами, приходит со стороны океана, где появляется благодаря морскому фитопланктону. Так необходимую влагу получают наземные растения. И хотя ныне одноклеточные организмы производят серы меньше, чем люди (в 8,3 раза), благодаря своему океаническому положению именно они в первую очередь отвечают за формирование облачного покрова. В доиндустриальную эпоху фитопланктон являлся основным фактором формирования облачного покрова, особенно в юрский и меловой периоды, когда кокколитофорид было гораздо больше, чем ныне, о чем свидетельствуют меловые утесы по всей Европе — от Дувра до Волги и от острова Рюген в Балтийском море до Крита в Средиземном, почти нацело сложенные кокколитами — по 10 млрд штук в каждом 1 см<sup>3</sup>. По мере увлажнения на месте триасовой пустыни разрастались оазисы. А поскольку облака белого цвета, альbedo планеты — способность ее поверхности отражать падающий поток излучения — возросло. Ведь если бы не водоросли, облачный покров был бы тоньше и солнечное излучение сильнее нагревало бы Землю, а не рассеивалось в космосе. Этот фактор опять же повлиял на снижение температуры в конце триасового и в юрском периоде.



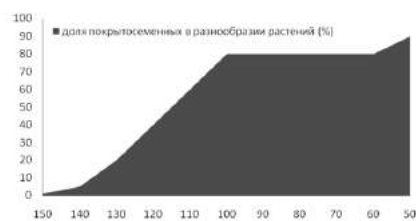
А



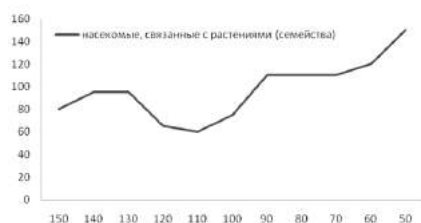
Б



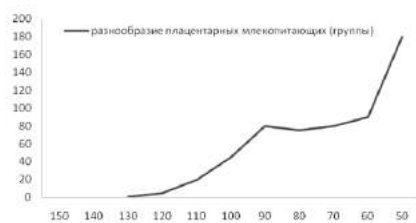
В



Г

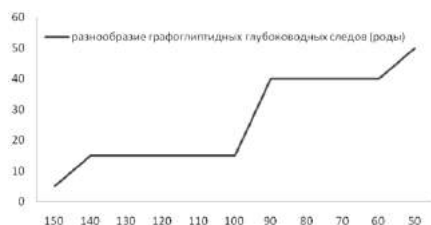


Д

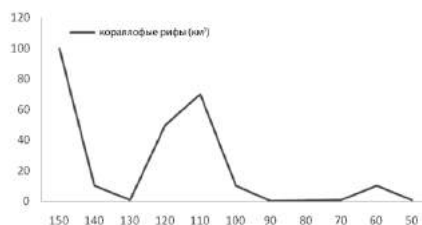


Е

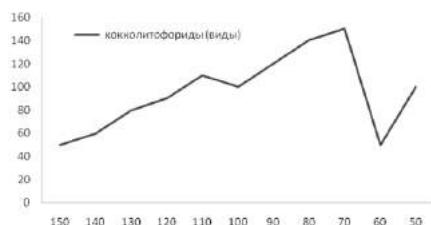
**Рис. 33.2.** Изменения особенностей наземной растительности, разнообразия насекомых, плацентарных млекопитающих, кокколитофорид и глубоководных ископаемых следов, состава рифовых сообществ, мощности темпеститов, объемов двуокиси углерода, заключенных в морских карбонатах, и изверженных вулканических пород в юрском-палеогеновом периодах (150–50 млн лет назад): а) плотность жилкования листьев, б) проводимость устьиц; в) размер семени покрытосеменных растений; г) доля покрытосеменных в разнообразии растений; д) разнообразие насекомых,



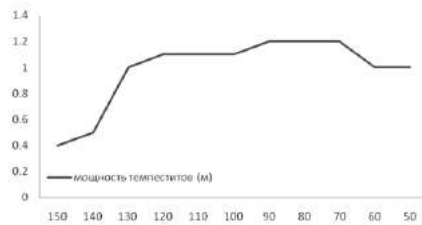
Ж



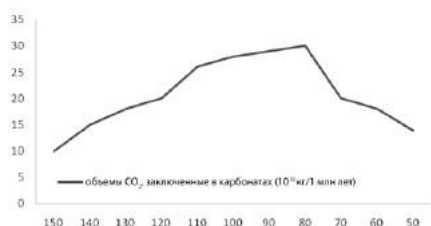
З



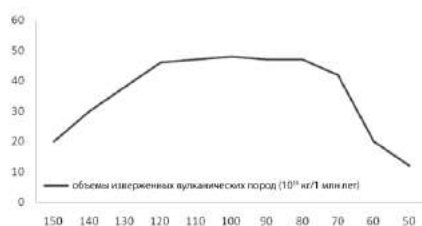
И



К



Л



М

питающихся растительными тканями; е) разнообразие плацентарных млекопитающих; ж) разнообразие глубоководных ископаемых следов графоглиптидного типа; з) доля коралловых сообществ в рифах; и) разнообразие кокколитофорид — морского известкового фитопланктона; к) мощность темпеститов — морских отложений ураганного генезиса; л) объемы двуокси углерода, заключенной в морских карбонатах; м) объемы изверженных вулканических пород

Массы кокколитов продолжали уходить на дно не только в юрском, но и в меловом периоде, когда кокколитофориды обзавелись более устойчивыми к растворению скелетиками, что привело к уже совсем иным последствиям. Ведь прежде все известняки формировались только на континентальном шельфе, и распространение известкового планктона в открытом океане сдвинуло центр карбоната накопления в глубины — в область материкового склона и океанического ложа. Там начали накапливаться пелагические известковые илы, образовавшие километровые по мощности залежи писчего мела, когда-то покрывавшие треть всей площади дна (рис. 19.10г). Известняки (а мел — это тоже известняк) оказались ближе к зонам субдукции, где тяжелая океаническая кора затягивается под легкую континентальную. Появление кокколитовых илов в зонах субдукции сказалось неожиданным образом: возросло число землетрясений и цунами, поскольку по мере роста температуры и давления известковые илы быстрее теряют устойчивость, чем глинистые пласты, и вдоль границ карбонатных слоев на малых сейсмогенных глубинах (от 10 до 40 км от поверхности литосферы) формируется зона разрывов, что и приводит к землетрясениям. (К тому же для субдукционной переработки карбонатов при давлении  $3 \times 10^9$  Па их нужно нагреть до температуры всего  $100^\circ\text{C}$  — меньше, чем базальты и тем более перидотиты.)

Кроме того, когда мел стал «перевариваться» в вулканических очагах и время пребывания углерода в карбонатных толщах резко сократилось, в вулканических выбросах возросла доля



углекислого газа, выделявшегося при преобразовании известковых пород в силикатные (кремнеземсодержащие) (рис. 33.2и, л, м). Предполагается, что до 70% первичного углерода, оказавшегося в зонах субдукции, возвращалось в атмосферу в виде его двуокиси. В это время континентальные и островные вулканы дополнительно извергали от  $5,5 \times 10^{11}$  до  $5,5 \times 10^{12}$  кг  $\text{CO}_2$  в год. Переплавленные известковые илы по-прежнему служат источником углекислых выделений для таких, можно сказать, знаменитых вулканов, как Попокатепетль в Мексике, Санторин в Греции, Этна и Везувий в Италии, изучение которых и позволило получить вышеприведенные значения. (Кальций из илов тоже не исчезает бесследно, а входит в состав новообразованных минералов скаполитовой группы, подобных мейониту, —  $\text{Ca}_3\text{Al}_6\text{Si}_6\text{O}_{24} \times \text{CaCO}_3$ .)

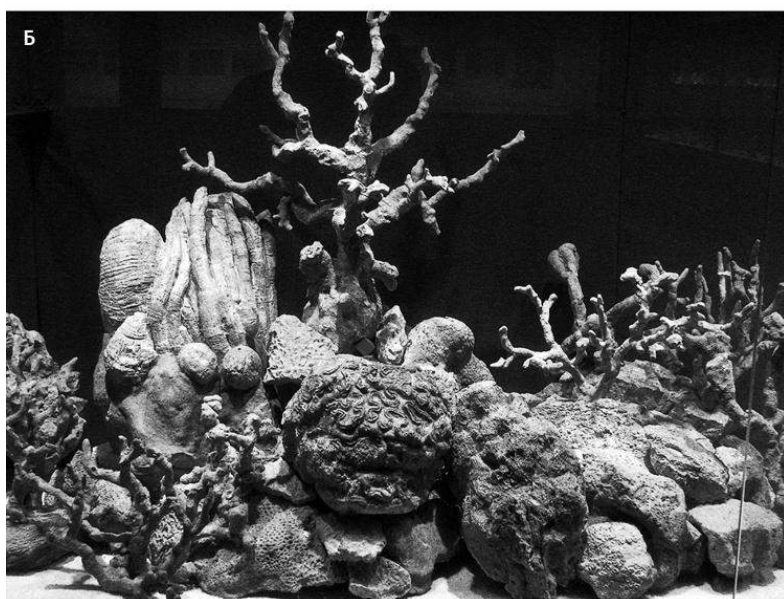
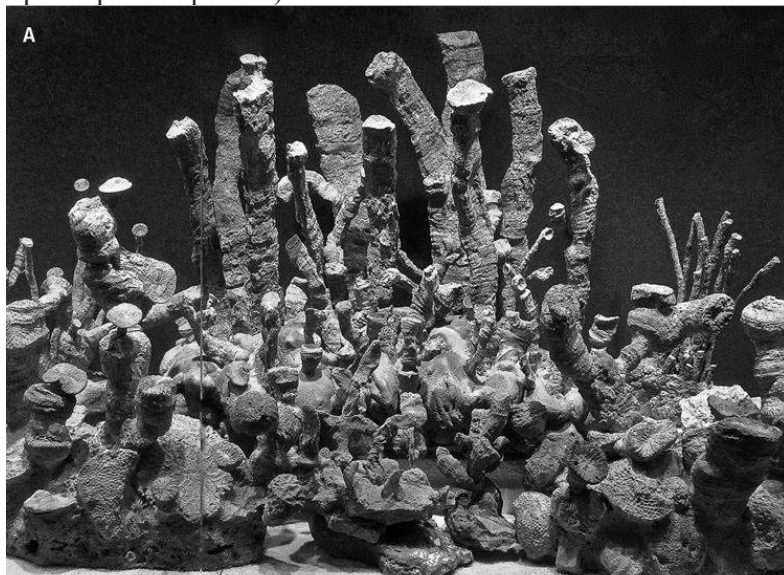
В итоге вторая половина мелового периода и последующий палеогеновый стали одним из самых теплых интервалов в истории планеты. Температурный пик пришелся на середину палеогенового периода — эоценовую эпоху, когда змеи достигали длины 13 м (а размер этих рептилий прямо зависит от среднегодовых температур), в Арктической Канаде ( $75^\circ$  северной широты) размножались морские крокодилы и черепахи, а на Чукотке росли теплолюбивые пальмы нипа (Нура). Тогда же Центральная Европа больше напоминала современную Юго-Восточную Азию: росли панданы, среди которых водились панголины, лемуроподобные приматы, трогонообразные птицы и попугаи, питоны, а в озерах плавали мягкотелые черепахи и разнообразные крокодилы. Конечно, для оценки палеотемператур используются не только эти качественные показатели, но и количественные: устьичный индекс понизился, изотопные подписи бора и кислорода в ископаемых планктонных раковинах достигли заметных пиков и т.д. Все это указывает на то, что уровень углекислого газа в атмосфере 56–52 млн лет назад в три с половиной раза превышал доиндустриальный (=0,028%), даже океанские глубины прогрелись до  $12^\circ\text{C}$  (сегодня —  $4^\circ\text{C}$ ), а подкисление вод препятствовало осаждению карбонатных илов.

Таковы оказались некоторые (далеко еще не все) итоги «красной» революции: несмотря на мелкие размеры, кокколитофориды и другие планктонные водоросли проявили себя настоящими «большевиками».

На этом влияние «мелочи» на происходящие события не закончилось. Разнообразие плавающих водорослей вызвало в юрском периоде бурный рост планктонных фораминифер (палеозойские представители этой группы одноклеточных обитали только на дне), которые сначала питались водорослями, а затем вступили с ними в более тесный контакт: стали использовать динофлагеллят в качестве фотосимбионтов и практически перестали питаться сами. (В живом виде такие фораминиферы отличаются буроватым цветом, таким же, как у динофлагеллят, а в ископаемом — изотопной подписью углерода, характерной для остатков растений.) Они обзаводились легким пористым скелетиком: раковинка состояла из нескольких камер, но, поскольку последние из них охватывали предыдущие, превращалась в шар. Подобная форма и многочисленные шипы, усеявшие поверхность, обеспечивали оптимальное соотношение поверхности и объема и тем самым — плавучесть. Так же поступили другие плавающие одноклеточные — радиолярии с ажурной кремневой раковиной, в лучистых ложноножках которых поселились все те же динофлагелляты, известные как зооксантеллы (в основном они принадлежат к роду *Symbiodinium*). Планктонные фораминиферы, а также брюхоногие моллюски-птероподы с еле заметной колпачковой раковиной усилили известковый поток в глубины океана в меловом периоде.

Услугами фотосимбионтов воспользовались не только планктонные организмы: в среднетриасовую эпоху сложился симбиоз шестилучевых кораллов и зооксантелл (от греч. ζῷον — животное и ξαντός — золотисто-желтый), что сразу проявилось в изотопном составе скелета — он стал таким же, как у обызвествленных водорослей. Зооксантеллы не только обеспечивают своих хозяев сносным питанием, но и ускоряют у них обызвествление скелета в дневное время, поскольку удаляют главное препятствие для осаждения карбоната — ионы фосфата, а также поглощают углекислый газ и тем самым повышают в клетках кораллового полипа содержание ионов бикарбоната. В результате такие кораллы растут в три и более раз быстрее, чем их собратья, не разжившиеся фотосимбионтами, а коралловые рифы производят 6000 кг карбоната кальция на 1 км<sup>2</sup> морского дна ежедневно. (Слишком медленный рост палеозойских ругоз исключает присутствие в их тканях водорослей-сожителей.) А поскольку зооксантеллы не утратили вольной привычки вырабатывать диметилсульфониопропионат, мезо-кайнозойские

коралловые рифы стали еще одним фактором сгущения облаков. Для рифов, как и для планктонных водорослей, облачный покров — необходимое условие существования: благодаря альбедо часть солнечных лучей отражается, и поверхность моря не перегревается, а именно повышение температуры воды грозит распадом симбиозу зооксантелл и кораллов, болезнями и гибелью последних. Наблюдения за Большим барьерным рифом у северо-восточных берегов Австралии показали, что коралловая экосистема способна понизить температуру на 1 °С. (Интересно, что в безбрежном Тихом океане облака надолго задерживаются именно над рифовыми атоллами и островами и даже форму приобретают соответствующую, что могло помочь древним полинезийцам находить ориентиры при освоении раскиданных на морских просторах островов.)



**Рис. 33.3.** Рифовые сообщества; Пиренеи, Испания (Музей Сантьяго Лафарга, Барбастро): а) двустворчатые моллюски рудисты (высота раковин до 0,5 м); мел (100–85 млн лет); б) шестилучевые кораллы; эоцен (35 млн лет)

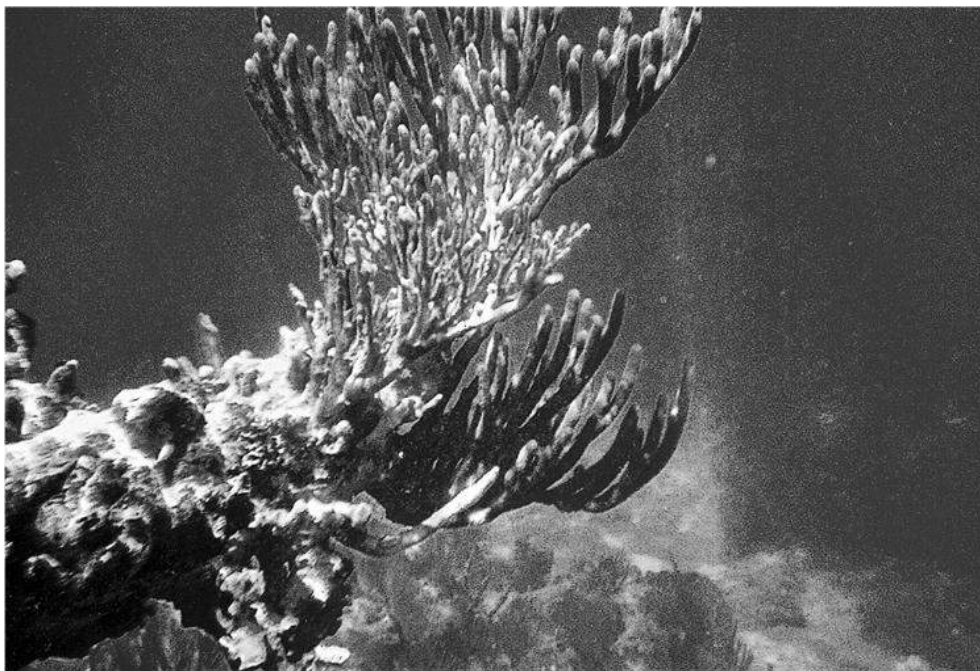
Не отстали от кораллов и двустворки: самые большие из них, такие как 110-килограммовая тридакна, обязаны своими впечатляющими размерами как раз фотосимбионтам. Тридакна и подобные ей моллюски просто раскрывают пошире свои волнистые створки, чтобы вывалить наружу мантию, полную зооксантелл. Хитрее поступили другие: поскольку кальцит прозрачен, они начали строить раковины так, что в створках появились незамутненные окошки. Окошки служат и линзами (с индексом преломления, близким к индексу преломления морской воды), и световодами. Фотосимбионты чувствуют себя привольно, а до мягкого тела врагам не добраться.

Подобные двустворки возникли в поздне триасовую эпоху: валловаконха (*Wallowaconcha*) по виду более всего напоминала сомbrero метровой величины; уплощенные «поля» этой «шляпы» служили своего рода солнечными панелями: в них под прозрачным арагонитом, в многочисленных отсеках, видимо, и размещались фотосимбионты. Особенно впечатляют юрские и меловые рудисты (от лат. *rudis* — палка), которые в заботе о своих сожителях совершенно уподобились коническим кораллам, только с крышечкой (рис. 33.3а). Толстую, нередко палковидную (до 2 м высотой) раковину пронизывали ветвящиеся каналы, куда проникала мантия и где гнездились водоросли. Возможно, именно симбиоз помог рудистам воздвигнуть рифовые постройки и во второй половине мелового периода даже потеснить кораллы. Гигантских размеров и высокой продуктивности благодаря фотосимбиозу достигли и одноклеточные: диаметр раковин нуммулитов (*Nummulites* от лат. *nummulus* — монетка) превышал 15 см. Эти бентосные фораминиферы имели уплощенную форму, изнутри раковина подразделялась на многочисленные камеры, куда вели прозрачные известковые столбики — световоды. Нуммулитового эоценового известняка с лихвой хватило для постройки всех циклопических египетских сооружений и еще больше осталось в карьерах (рис. 33.4).



**Рис. 33.4.** Раковины фораминифер нуммулитов *Nummulites* (диаметр до 3 см); эоцен (47–41 млн лет); Египет (публикуется с разрешения Ричарда Барнса)

Светолюбивые рифы сосредоточены в тропиках, где освещенность не меняется от сезона к сезону. Стремясь к солнцу, т.е. к поверхности океана, они становятся волноломами, и каждый ураган, обламывая и раскидывая веточки, способствует расширению кораллового поселения. Так даровая солнечная энергия позволила основным рифостроителям современности оторваться от прибрежной кромки и освоить обширные, но бедные питательными веществами просторы океана. К примеру, тихоокеанские рифы (такие, как Большой барьерный) возвышаются в прозрачных, легко проницаемых для солнечных лучей водах. В палеогеновом периоде шестилучевые кораллы окончательно вытеснили прочих рифостроителей, и именно симбиоз позволил им создать рифы, не уступающие по размерам строматолитовым и строматопоровым (рис. 33.3б, 33.5). При этом рифы превратились в центры биоразнообразия. Скажем, в Коралловом треугольнике, охватывающем моря Тихого океана вокруг Филиппин, Малайзии, Брунея, восточных островов Индонезии, Восточного Тимора, Палау, Папуа — Новой Гвинеи и Соломоновых островов, сосредоточено больше всего видов морских обитателей: 8295 — рыб, 1212 — моллюсков и ракообразных, 820 — рифостроящих кораллов, 50 — морских трав и 69 — мангровых деревьев.



**Рис. 33.5.** Олиготрофный коралловый риф; Карибское море

В середине палеогенового периода (эоценовая эпоха) примерно такой же треугольник располагался в Средиземноморье, тогда еще не отрезанном от Индийского океана, и сейчас в эоценовых отложениях (возрастом около 50 млн лет) Итальянских Альп находят многочисленные остатки коралловых рыбок (более 230 видов, из них 190 — лучеперых), на которые впервые обратил внимание великий Леонардо да Винчи: «...И над долинами Италии, где теперь летают стаи птиц, обычно проносились косяки рыб». Благодаря лагерштетту Болька известны древние рыбы-хирурги (названные так за острый хвостовой шип, похожий на скальпель), рыбы-ласточки, губаны, платаксовые, апогоновые, помацентровые и многие другие обитатели рифов.

Дело в том, что коралловые скелеты привлекают всевозможных обрастателей: цианобактерии и мягкие водоросли затевают фотосимбионтов, и кораллы могли бы совсем зачахнуть. Это не происходит только потому, что на рифах существуют гильдии выедателей и скусывателей. Первые старательно выедают обрастателей (рыбы-хирурги и ласточки) или буквально очищают кораллы от органического «мусора» — детрита (губаны и платаксовые), причем рыбы-ласточки действуют избирательно — пасутся на самых быстрорастущих водорослях, чем способствуют увеличению разнообразия кораллов. Вторые скусывают отдельные веточки, покрытые обрастателями, и выгрызают целые дорожки (рыбы-попугаи). Сравнение участков современных рифов, где эти рыбы есть, с теми, где их нет, показывает, что на первых преобладают собственно коралловые заросли (их в три раза больше, чем «на безрыбье»), а водоросли успевают занять не более четверти пространства. Для рыб риф далеко не только стол, но и дом: многочисленные полости, гроты, пространство между коралловыми ветвями, даже сами жгучие щупальца полипов служат надежным убежищем, куда не каждый хищник сунется. Вполне закономерно, что рост разнообразия апогоновых, или кардиналковых, щетинозубовых (рыбы-бабочки) и помацентровых (к ним относятся рыбы-клоуны и ласточки) приходится на время видообразования у самых ветвистых и разнообразных по форме кораллов — рода акропора (*Acropora*). Осваиваясь в рифовых условиях, рыбы не только обрели всевозможные специализированные челюсти и зубные системы; некоторые из них также приспособились к сильным приливно-отливным течениям в условиях крайнего мелководья над рифовыми платформами, которые составляют большую, верхнюю, часть рифовой постройки. Скажем, рыбы-хирурги и губаны приобрели мощные плавники и обтекаемое тело.

Именно тесное взаимодействие шестилучевых кораллов и костных рыб сделало рифы современного типа самой богатой на виды морской экосистемой и способствовало стремительному росту биоразнообразия в кайнозойскую эру: в течение миоценовой-голоценовой эпох (последние 34 млн лет) число семейств костных рыб удвоилось, достигнув 270. Этот

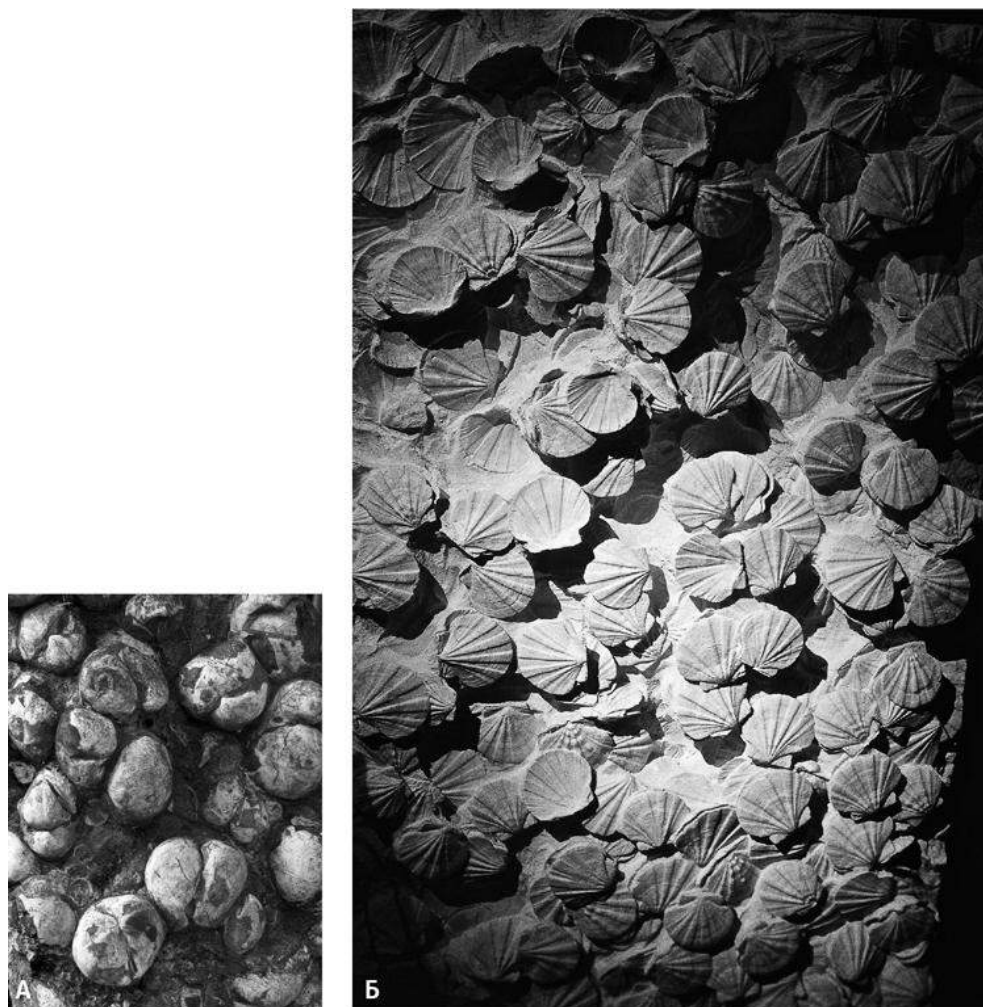
стремительный рост зеркально отражал увеличение видового разнообразия рифостроящих кораллов и распространение рифовых сообществ. Вдвое возросло и число родов основных рифовых рыб — хирургов, губанов, помацентровых. Там же, где сегодня рыбы перестают водиться или мельчают из-за перелова, коралловая экосистема быстро приходит в упадок.

Глава 34

## Мезозойская эскалация

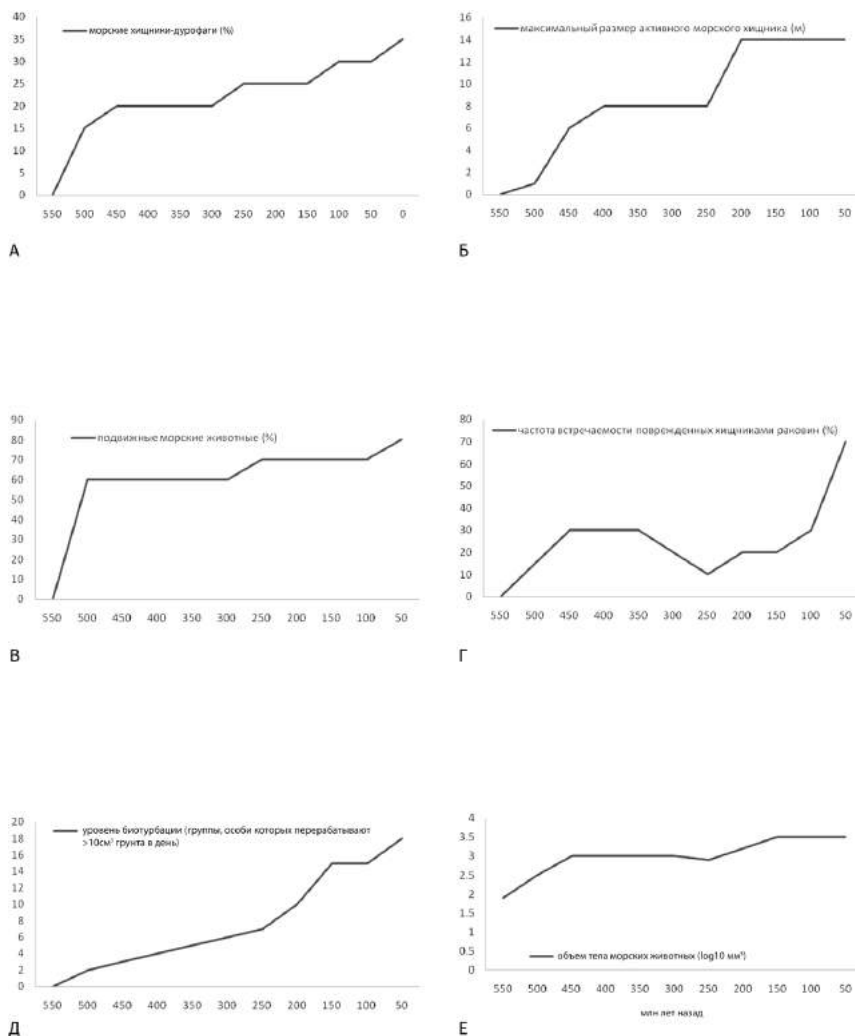
Чтобы на свете появилась столь разнообразная рифовая экосистема, океан должен был измениться — стать олиготрофным (от греч. *ολίγος* — малый, незначительный и *τροφή* — пища), а значит, прозрачным и заселиться хищниками нового уровня. Высокая прозрачность воды не только позволяет фототрофам освоить большие глубины, вплоть до 150 м, но и распределить по водным слоям больше разных водорослей и других уподобившихся им одноклеточных, их выедателей и т.д. — по всей пищевой цепочке. Для преобразования раннетриасовой эвтрофной, насыщенной биогенными веществами «гущи» в проницаемую для дневного света водную толщу понадобились усилия новых мезо-кайнозойских фильтраторов, особенно родственников тридакны и рудистов — двустворчатых моллюсков (рис. 34.1б).

Прежде — в палеозойскую эру — их место занимали внешне несколько похожие брахиоподы (рис. 34.1а). Как и двустворки, брахиоподы питаются благодаря току воды, но создают тягу не мощные жабры и мускулистые трубки — сифоны, а мельчайшие реснички, расположенные вдоль щупалец, поддерживаемых подкововидной опорой — лофофором. Причем в отсутствие внешнего течения лофофор почти не работает, поэтому жить брахиоподам приходится на виду — на поверхности осадка, почти неподвижно и лишь слегка разворачивая раковину на своей ножке. А двустворки благодаря длинным сифонам могут скрываться от хищных глаз и клешней глубоко в осадке. Причем мезозойские виды научились, в отличие от палеозойских, проворно зарываться в ил или песок, буравя его мускулистой ногой. Даже те двустворки, что остались на поверхности, закрепляются эластичными органическими нитями — биссусом, по прочности на разрыв не уступающим кевлару, из которого делают тросы для альпинистов, или наглухо цементируются к твердой поверхности. Некоторые из них без труда, хотя и не слишком быстро, перемещаются с места на место: самые подвижные — гребешки; распространившиеся как раз в мезозойскую эру, хлопая створками, они способны даже проплыть до 10 м со скоростью 0,73 м/с (рис. 34.1б). Вдобавок быстрый рост двустворок сокращает возрастной период, в течение которого они особенно рискуют быть съеденными. Эти моллюски лучше брахиопод размножаются и меньше страдают от засыпания осадком, переворачивания и прочих невзгод. Благодаря всем этим новшествам бойкие двустворки быстро восстановились после позднепермского вымирания и заполнили пространство, где прежде обитали брахиоподы.



**Рис. 34.1.** Морские донные фильтраторы: а) палеозойские теребратулидные брахиоподы *Stringocephalus* (ширина 5 см); средний девон (387–383 млн лет); пров. Юньнань, Китай; б) кайнозойские двустворки гребешки *Gigantopecten* (ширина 15 см); миоцен (20–15 млн лет); Франция

Это замещение привело к очень серьезным последствиям для всех морских обитателей, ведь процеживают воду двустворки в среднем от двух с половиной до четырех раз интенсивнее брахиопод (113–3155 мл/ч против 39–516 мл/ч). Причем с увеличением массы (а растут они быстрее) эта разница существенно сдвигается в пользу двустворок (до восьми раз), а крупные двустворки далеко не редкость по сравнению с большими брахиоподами (рис. 34.2е). Рост биомассы донных фильтраторов заметен по разности в мощности ракушнякав: в брахиоподовом палеозое этот показатель в среднем составлял менее 0,2 м (и не более 0,65 м), а в двустворчатом кайнозое, когда обычными стали устрицы и гребешки, вырос до 0,5 м, и нередко стали появляться даже 10-метровые скопления ракушек. После перехода океана во власть моллюсков он стал заметно чище: они могут пропустить через себя весь объем океанической воды за полгода, а верхнюю, наиболее обитаемую 500-метровую толщу процедить всего за 20 дней. Может быть, темпы работ мезозойских двустворок и мшанок были несколько ниже, чем современных, но все равно прочим организмам пришлось приспособляться к голодным — олиготрофным — условиям.



**Рис. 34.2.** Изменения особенностей морской биоты в кембрийском–палеогеновом периодах (550–50 млн лет назад): а) доля хищников-дурофагов в морской фауне; б) максимальные размеры активного хищника; в) доля подвижных животных в фауне; г) частота встречаемости раковин, подвергшихся атаке хищника; д) интенсивность биотурбации — переработки отложений животными; е) объем тела морских животных

Двустворки были не единственными «новыми» фильтраторами. В юрском периоде начался расцвет переживших позднепермское вымирание мшанок-тубулипорат (*Tubuliporata*, от лат. *tubula* — трубка и греч. *πόρος* — пора) — колониальных организмов с мельчайшими особями-зооидами. Хотя мшанки меньше похожи на брахиопод, чем те — на двустворок, их внутреннее строение такое же, как у других щупальцевых: рот каждого зооида окружен лофофором с ресничными щупальцами. У тубулипорат в отличие от палеозойских мшанок появились выводковые камеры, и созревшая личинка сразу по выходе могла закрепиться на грунте вместо того, чтобы подрастать, болтаясь в полной опасности водной толще. Мшанки стали почковаться (размножаться бесполом путем) не только вдоль поверхности прикрепления колонии, но и перпендикулярно ей: так оказалось проще обрастать препятствия и нерасторопных соперников. Обызвествление крышек, прикрывавших зооиды, мешало паразитам пролезать внутрь колонии, а гибкое сочленение зооидов позволяло колонии гнуться под нагрузкой, не ломаясь. Гребнеротые мшанки (*Stenostomata*, от греч. *κτενός* — гребень и *στόμα* — рот), пришедшие на смену тубулипоратам в позднемеловую эпоху, в дополнение обзавелись подвижными шипами для обороны от прожорливых голожаберных моллюсков. Гребенчатые фронтальные щитки (по ним эти мшанки и названы) надежно прикрыли поверхность зооидов. Принадлежащие к одной колонии зооиды образовывали сплошную зону облова так, что щупальца соседей почти не соприкасались, но синхронно действовали в едином темпе. Водный

ток устремлялся к центру колонии, лишённому зооидов, где восходил вверх в виде сильной струи. Слаженная работа ускоряла фильтрацию, и пищи поступало больше. Щупальца у этих зооидов тоже были длиннее, чем у отдельных особей других мшанок. У автозооидов, за счет которых кормились прочие зооиды, рот открывался шире и выходящий поток не мешал входящему. В целом новшества гребнеротых мшанок оказались весомее, а обмен веществ — активнее. Их колонии развивались быстрее и подавляли рост колоний других мшанок. Пусть не в той же мере, как двустворки, но гребнеротые мшанки тоже приняли посильное участие в очищении океана.

Конечно, будь то сообщество кораллового рифа или плотное поселение двустворок, подобное устричной банке, оно нуждается в помощи животных, выедающих обрастателей и не дающих тому или иному виду сообщества заполнить все пространство исключительно своими особями. Однако этого недостаточно: «увлекшись», первичные консументы могут сглотать весь риф или банку до дна. Так бы, наверное, и происходило, если бы не существовал многоуровневый «контрольный аппарат» из хищников (костные и хрящевые рыбы). Например, в упомянутом эоценовом сообществе Итальянских Альп уже существовала подобная система: крупные суповые акулы, судя по содержимому желудка, целиком заглатывали хищников поменьше — барракуд. Такая многоступенчатая трофическая пирамида обладает высокой устойчивостью. Ведь если бы крупные хищники не следили за мелкими, те съели бы всех скусывателей и выедателей, риф покрылся бы обрастателями, в итоге фотосинтез и рост замедлились бы, деструкторы-разрушители снесли бы пирамиду до основания и «все нажитое непосильным трудом» сгнуло бы в одночасье. Неслучайно мезо-кайнозойский этап развития биосферы ознаменовался ростом разнообразия морских хищников (до 35% всех видов против 15% в палеозойскую эру) и появлением самых крупных и прожорливых созданий (рис. 34.2а, б).

Впервые на бурный рост разнообразия морских хищников на мезо-кайнозойском интервале земной истории обратил внимание в 1977 г. американский палеонтолог Герат Вермей, назвавший эту экологическую перестройку «мезозойской морской революцией». Он же отметил, что в это время особенно стала заметна роль duroфагов (от лат. *durus* — твердый, крепкий и греч. *φάγος* — обжора) — дробителей и взломщиков крепких известковых раковин. Заметный «всплеск преступности», запечатленный в следах нападения, произошел между среднетриасовой и позднемеловой эпохами (240–66 млн лет назад). Головоногие наутилоиды, которые еще в палеозойскую эру обзавелись обызвествленной клювовидной верхней челюстью-ринхолитом (греч. *ρίν* — нос и *λίθος* — камень) для пробивания раковин, в раннеюрскую эпоху начали использовать ее как режущий и колющий инструмент. Другие головоногие — аммониты — обрели обызвествленные челюсти, устроенные, как щипцы. Многие аммониты были вооружены теркой-радулой из нескольких зубных рядов, как у осьминогов. В триасовом периоде морские ящеры — покрытые панцирем толстые короткомордые плакодонты (*Placodontia*, от греч. *πλακός* — плоский и *οδούς* — зуб) с пластинами в челюстях и некоторые ихтиозавры (*Ichthyosauria*, от греч. *ἰχθύς* — рыба и *σαύρα* — ящерица) с широкими зубами — плющили раковины. Тогда же на смену прежним рыбам-«щелкунчикам» пришли новые: скаты и акулы с зубами, слившимися в давящие пластинки, — гибодонтные (*Gybodontiformes*, от греч. *ύβος* — горб), распространившиеся в триасовом и меловом периодах, и гетеродонтные (*Heterodontiformes*, от греч. *εἰσός* — разный) — в раннеюрскую эпоху. Омары и большие креветки с клешнями для взламывания раковин расплодились в триасовом периоде, крабы и раки-богомолы — в раннеюрскую эпоху. Новые семейства моллюскоядных возникли среди рыб, морских млекопитающих и прибрежных птиц в кайнозойскую эру.

Самыми крупными мезозойскими пелагическими хищниками стали ихтиозавры. Уже в триасовом периоде они достигли 14-метровой длины (рис. 34.3). [Эти размеры превзошли только эоценовые древние киты (*Archaeoceti*), более поздние зубатые киты (*Odontoceti*), такие как кашалот, и, возможно, некоторые головоногие моллюски.] В меловом периоде с ихтиозаврами сравнялись мозазавры (*Mosasauroida*, название от реки Маас и греч. *σαύρα* — ящерица), плезиозавры (*Plesiosauroida*, от греч. *πλησιός* — близкий), плиозавры (*Pliosauroida*, от греч. *πλείον* — большой) и морские крокодилы (рис. 34.2б). Приобщались к водному образу жизни все морские ящеры независимо друг от друга, но, возможно, по одной и той же причине: водная стихия снимала проблему сочетания движения и дыхания, с которой пресмыкающиеся столкнулись на суше. Бочковидная грудная клетка укрепилась брюшными ребрами, так что



получился жесткий каркас, не мешавший дышать при движении и одновременно придававший телу плавучесть. Появилось у морских ящеров и много других общих признаков, позволявших им стать быстрыми пловцами и хорошими ныряльщиками. Вытянутые челюсти были усажены рядами крепких остроконечных зубов. Кости были облегченные, с полостями, разделенными костными перегородками — для прочности. Хрящевые кольца трахеи усилились, а костные пластинки, развивавшиеся в глазной оболочке — склере, прикрыли глазные яблоки, чтобы эти органы выдерживали высокое давление при погружении. Дополнительные пальцы и фаланги расширили и удлиннили ласты, и в большинстве своем юрские и меловые ящеры «летали» в воде, попеременно взмахивая передней и задней парой широких ласт; позвоночник у них выгнулся, и мощный хвост с плавником как бы сам толкал тело вперед. (И спинной плавник, и верхняя лопасть хвостового развились заново из кожной складки.) Плотный, но упругий кожный покров (его фрагменты нередко встречаются в лагерштеттах) снизил лобовое сопротивление тела. (Только у мозазавров — потомков сухопутных ящериц, близких к варанам, сохранилась такая же чешуя.) Не исключено, что ихтиозавры и плезиозавры обладали способностью регулировать температуру тела, о чем свидетельствует изотопный состав их костей — не такой, как у крокодилов и холоднокровных рыб. У плезиозавров, кроме того, в скелете конечностей преобладала пластинчатая кость, характерная для быстрорастущих гомойотермных животных, а в шейных позвонках сохранились артериальные каналы. Эти дополнительные сосуды, исчезающие у большинства позвоночных по мере развития, усиливали кровоток, обеспечивая терморегуляцию и противодействуя гипоксии при погружении. Уже в триасовом периоде ихтиозавры и предки плезиозавров перешли на живорождение: в лагерштеттах того времени встречаются скелеты самок с эмбрионами в полости тела. Разительно отличалась лишь конструкция длинношейх плезиозавров, среди которых в меловом периоде появились существа с 7-метровой шеей, поддерживаемой 80 позвонками, на которой сидела маленькая голова с пастью, полной тонких и гладких загнутых зубов. Биомеханика скелета предполагает, что, поскольку шея у них хорошо сгибалась вниз, но не в стороны и не вверх, плезиозавры были удильщиками мелкой стайной рыбы или креветок и плавали у поверхности с опущенной ко дну головой.



**Рис. 34.3.** Скелеты морских ящеров ихтиозавров *Mioxosaurus* (длина 1 м); триас (237–230 млн лет); пров. Гуйчжоу, Китай (Нанкинский музей палеонтологии)

Огромные морские ящеры могли заглатывать довольно большую рыбу, черепах, птиц, белемнитов и аммонитов общим весом до 350 кг. Впрочем, об особенно крупную добычу они сами ломали зубы, так и оставшиеся торчать в ископаемых раковинах. На глубине с ящерами за пищевые ресурсы соперничали гигантские кальмары и вампироморфы, похожие на осьминогов с

перепонкой между щупальцами и парой кожистых плавников. В юрских отложениях встречаются крючья от щупальцев по 0,2 м длиной; какой величины был сам кальмар, и вообразить трудно, но никак не меньше 20 м, а позднемеловые челюсти шириной 0,1 м могли бы пригодиться 10–15-метровому вампироморфному моллюску.

Едва ящеры вымерли — а разные их группы сменяли друг друга на протяжении всей мезозойской эры (от ихтиозавров до плиозавров и мозазавров с крокодилами), — в морях подросли «новые акулы» (*Neoselachii*), сравнявшиеся по длине со своими хищными предшественниками; распространились разнообразные морские птицы (впрочем, они начали осваивать эту среду еще в меловом периоде, породив особую группу зубастых пернатых), а позднее, в эоценовую эпоху, к ним присоединились ластоногие и потомки сухопутных парнокопытных млекопитающих — гигантские киты-археоцеты. Уже большинство палеозойских акул обзавелось острыми зубами с дополнительными зубчиками, годными для захвата и удержания плавающей добычи. Изохронные способы разделки жертвы освоили «новые акулы»: сочленение челюстей и мозговой коробки изменилось, так что челюсти стали выдвигаться вперед и вверх относительно черепной коробки или опускаться вниз. Орудия выдвигаемыми челюстями, такие акулы вырывали куски плоти из противника, который был гораздо крупнее их самих, а пилообразные зубы глубоко взрезали его тело. Резкие движения головы из стороны в сторону помогали разорвать даже очень крупное животное, а увеличение массы мозга выразилось в развитии сложных поведенческих навыков. Ископаемый предшественник большой белой акулы — мегалодон (*Otodus megalodon*) — выросал вдвое длиннее современного вида (до 14–16 м против 6,4 м), а зубы у него были до 0,18–0,2 м высотой (у белой акулы — 0,08 м). Распределение нагрузок в черепе мегалодона, что можно смоделировать на компьютере, позволяло акуле создавать усилие в задней части челюстей более 100 000 Н. Своими массивными пилообразными зубами с мощными корнями мегахищник мог дробить любые кости. (Давление челюстей у этой акулы более чем в 20 раз превышает максимум, доступный современному чемпиону по силе укуса — аллигатору.)

В виде обглоданных соперниками скелетов или после естественной смерти остатки гигантов опускались на дно, где на огромных трупах морских ящеров и рыб, а позднее китов образовался свой мир. Рыбы, морские ежи и аммониты спешили полакомиться падалью, оставляя на костях следы зубов и челюстей. А сидячие кольчатые черви запускали в костную ткань выросты, похожие на корни, и высасывали органическое вещество с помощью живущих в этих «корнях» бактерий: на костях морских ящеров и черепах после них образуются характерные следы растворения. Эти падальщики, точнее костоеды — название оседакс (*Osedax*) означает «пожиратель костей», — из-за венчика щупалец похожие на розово-красные хризантемы, настолько необычны, что зоологи долгое время и за кольцецов их не считали: родство было установлено лишь с помощью методов молекулярной биологии. (Видимые черви 2–3 см длиной, со щупальцами, исключительно самки; миллиметровые самцы застывают в своем развитии на стадии личинки и живут, порой гаремами из 14 штук, в полости тела супруги.) Сегодня поселение «пожирателей» за два месяца вычищает до белизны многометровый китовый каркас.

В мезозойскую эру среди хищников важное место заняли и костистые рыбы. Полностью окостеневший осевой скелет, а иногда и межмышечные косточки придали их телу жесткость, необходимую для быстрого плавания, а плавательный пузырь снизил затраты на поддержание тела на плаву. Именно среди костных рыб появились стремительные пловцы — тунцы и меч-рыбы, развивающие скорость до 90–130 км/ч. Среди иглокожих крупными хищниками стали морские звезды: выворачивая наружу желудок, они приспособились захватывать сравнимую с ними по размеру добычу. И если в палеозойскую эру хищничали не более 20% брюхоногих моллюсков, позднее такой способ питания освоили 60% видов. Появились хищники даже среди двустворок: аномалодесматы (*Anomalodesmata*, от греч. *ανωμαλία* — несоразмерность и *δέσμος* — связка) заглатывали добычу — рачков — целиком, всасывая ее мощным сифоном. К концу кайнозойской эры хищниками стали свыше 60% подвижных морских животных (в палеозойскую эру их число не превышало 40%). Скажем, в эоценовом лагерштетте Болька остатки хищников в количественном выражении и по разнообразию резко преобладают над окаменелостями растительно- и планктоноядных рыб. (Здесь во множестве встречаются даже специализированные ночные охотники — лупоглазые рыбы-солдаты и апогоновые.)

Всю мезозойскую эру аммониты пытались противостоять более крупным, чем они сами, хищникам: сначала обзавелись плотно свернутыми раковинами, более устойчивыми на излом, чем слабо свернутые, искривленные или прямые (рис. 34.4). При этом им удалось не потерять в массе тела, что очень важно для существ, плавающих за счет усилий собственных мускулов. А ушки и кили на раковинах придавали аммонитам остойчивость при движении. Шипы, ребра и утолщенные отвороты, конечно, добавляли раковине прочности, но, поскольку плотность известковой стенки примерно в два с половиной раза больше плотности морской воды, такую раковину труднее поддерживать на плаву. Мешает она и ускорению при движении. Совместить, казалось бы, несовместимое аммонитам отчасти удалось, разгородив раковину внутренними подпорками на отсеки: фестончатые перегородки позволили обрести более прочную и притом не отягощенную скульптурой раковину. Ребристые раковины преобладали до середины мелового периода, затем их доля начала сокращаться. Все позднейшие мелководные аммониты жили в обтекаемых раковинах с очень сложными и частыми перегородками. Именно тогда они достигли своего расцвета: освоили самые разные глубины и породили гигантов до 1,7 м в поперечнике. Однако в позднемеловую эпоху хищничество и соперничество настолько усилилось, что возникли непреодолимые противоречия между требованиями защиты, плавучести и скорости передвижения. Выжили те, кто совсем отказался от раковины, — белемниты, кальмары (их близкие родственники), осьминоги и другие внутрираковинные головоногие. От торпедовидных белемнитов с двумя широкими горизонтальными плавниками, как правило, сохраняется только похожий на наконечник стрелы твердый и тяжелый ростр. При жизни он служил белемнитам грузилом, уравновешивавшим большую голову с длинными щупальцами. В углублении на переднем конце ростра иногда сохраняется маленький конус с перегородками — рудимент многокамерной раковины, от которой вперед отходит длинная узкая пластина. У кальмаров осталась только прозрачная тень этой пластины — органический гладиус. Разворачивая воронку, белемниты и кальмары двигались любым концом вперед, что повышало их маневренность. Кальмары развивают скорость до 55 км/ч и, разогнавшись, пролетают над водой до 45 м. А вот заключенные в раковину наутилусы проплывают в час менее 1 км, их и осталось всего пять видов. Позднемеловые аммониты тоже пытались превратить раковину во внутреннюю, и, возможно, их потомками стали осьминоги.

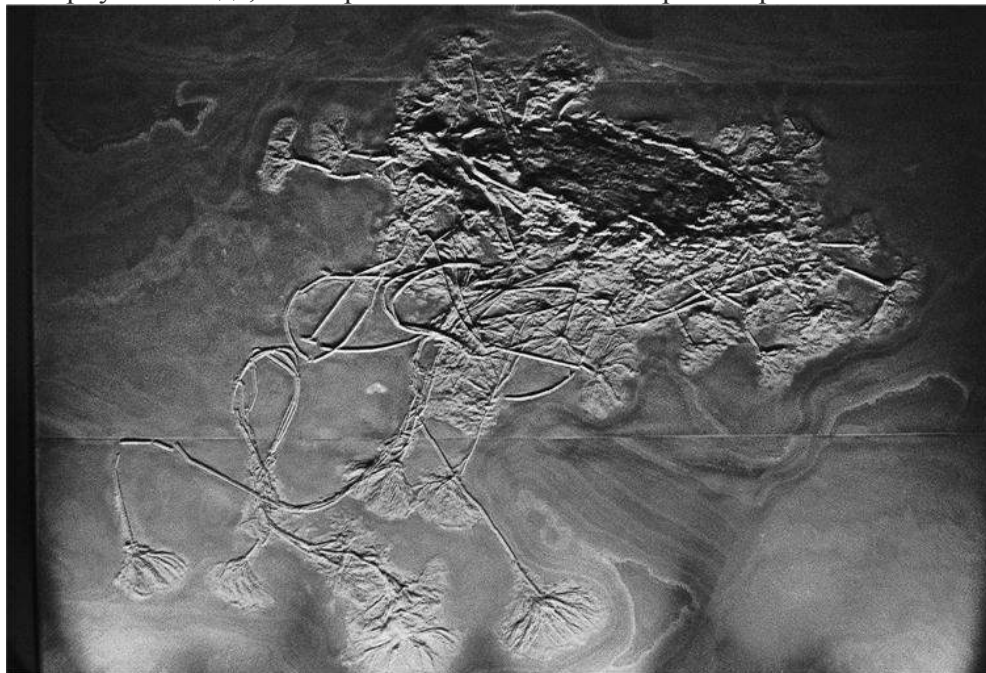


**Рис. 34.4.** Раковина гигантского головоногого моллюска аммонита (диаметр 0,6 м); мел (Нанкинский университет)

Давление хищников привело к тому, что появилось намного больше двустворок с волнистым краем и быстро зарывавшихся улиток с прикрытым устьем. Неплотно свернутые улитки стали редки уже в палеозойских морях и почти пропали в мезозойских. Башенковидные раковины с толстым отворотом или суженным устьем надежно защищали моллюсков от посягательств через естественный вход, а крупные размеры, толстая стенка, узкое удлиненное устье с зубцами и другими защитными ухищрениями и усиленная наружная скульптура раковины оберегали от лузгальщиков с клешнями.

Лучшая защита — плотно сомкнутые створки, которые не позволяют выйти даже запаху, ведь многие хищники полагаются на обоняние. Если в девонском периоде двустворок с волнистым краем раковины не было (за ненужностью усиленной обороны), то в юрском доля таких особей в сообществах выросла до 25%, а ныне составляет почти половину. Среди усоногих раков преимущество получили морские желуди, которые закрепляются на скалах (или чужой шкуре) с помощью цементирующих выделений, превосходящих по прочности любой самый надежный клей, а ножки используют только для фильтрации. Хрупкие животные, такие как стебельчатые лилии, брюхоногие и двустворки с тонкими гладкими раковинами, в юрском периоде спустились в глубины океана, где низкая температура отрицательно влияет на скорость обмена веществ и тем самым ограничивает возможности хищников (рис. 34.5). А медленно растущие обывествленные губки (родственники когда-то обильных строматопорат и хететид) и древние

голоротые мшанки нашли убежище в подводных пещерах. Там, где хорошему хищнику повернуться негде, эти пережитки палеозойской эры и скрываются.



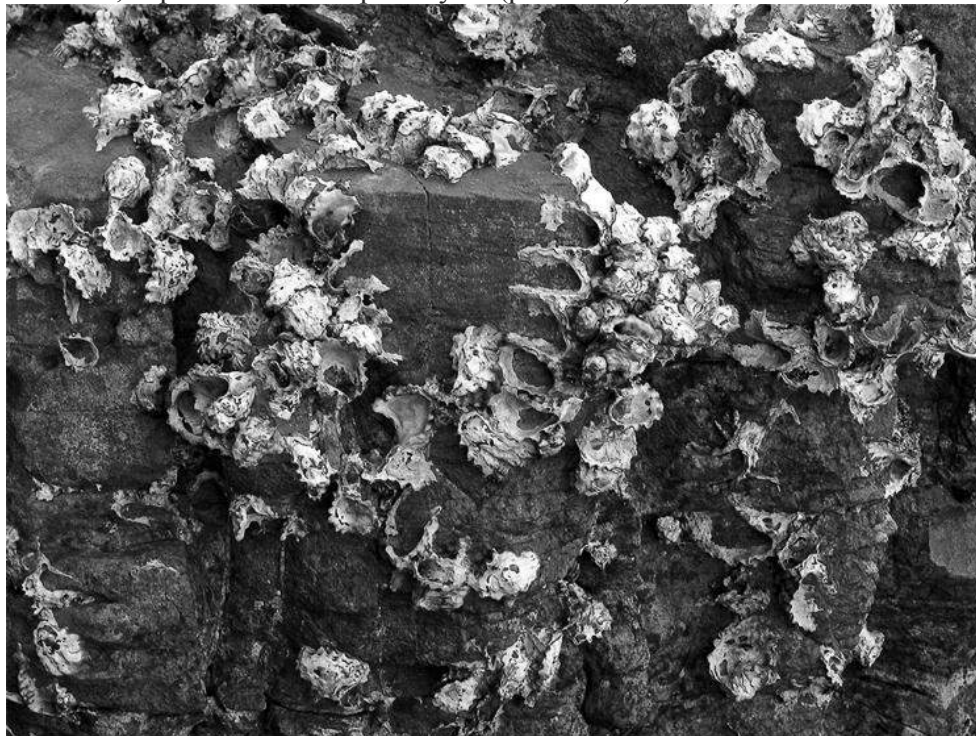
**Рис. 34.5.** Псевдопланктонные морские лилии *Seirocrinus*; юра (182–174 млн лет); Хольцмаден, Германия

История двух последних крупных групп брахиопод с известковой раковиной особенно показательна: ринхонеллиды (*Rhynchonellida*), наращивая толстые и высокие ребра на раковине, долго сопротивлялись хищникам, но с появлением в меловом периоде новых, хорошо вооруженных взломщиков уступили и спрятались в подводных гротах или холодных водах. Наоборот, ребристые теребратулиды (*Terebratulida*), которые не только усилили раковину, но и начали выделять опасные для сверлильщиков вещества, все еще живут на опасном мелководье (рис. 34.1а). Одновременно число родов ринхонеллид сократилось вдвое, а теребратулид возросло вчетверо.

Сложнее оказалось укрыться от сверлильщиков, к которым добавились самые «профессиональные» в этом отношении группы — круглые черви, осьминоги, мурицидные (*Muricidae*), натицидные (*Naticidae*) и некоторые другие улитки. Взломы и сверления заметно участились к концу мезозойской и в кайнозойскую эру, затронув не менее 80% особей, причем до 44% попыток заканчивались для жертвы летальным исходом (в палеозойскую эру такие попытки составляли 40 и 20% соответственно). В целом же с ордовикского по четвертичный период средний размер сквозных отверстий в раковинах увеличился почти в 10 раз (с 0,35 до 3,25 мм) (рис. 34.2г). Этот тренд указывает и на рост средних размеров самих хищников, и на повышение их активности (сверление — очень энергоемкий процесс). Причем соотношение размеров в паре «жертва — хищник» выросло почти в 70 раз (!) и, конечно, в пользу хищников. Среди брахиопод и двустворок от сверлильщиков меньше страдали формы с толстой раковиной и более плотно расположенными на ее поверхности ребрами. Вдвое участились и случаи залечивания. В мезо-кайнозойское время сверлильщики предпочитали охотиться на двустворчатых моллюсков, а не на брахиопод, что вполне логично: толщина раковины, которую необходимо преодолеть, сопоставима, а съедобных мускулов в двустворках намного больше. В итоге брахиоподы продолжили угасать, а двустворки — в противостоянии с хищниками — достигли невиданного разнообразия.

На поверхности дна спокойнее чувствовали себя те животные, которые либо намертво прирастали к субстрату, либо могли переместиться в сторону, поскольку в юрском периоде средняя глубина вскапывания осадка возросла до 1,0–1,5 м против 0,1–0,2 м, на что были способны палеозойские биотурбаторы, а приповерхностные 0,1 м превратились в подвижный, постоянно перекапываемый субстрат, неоднократно пропущенный через чьи-либо кишечные тракты. Бурная деятельность новых биотурбаторов особенно досаждала сидячим и свободно

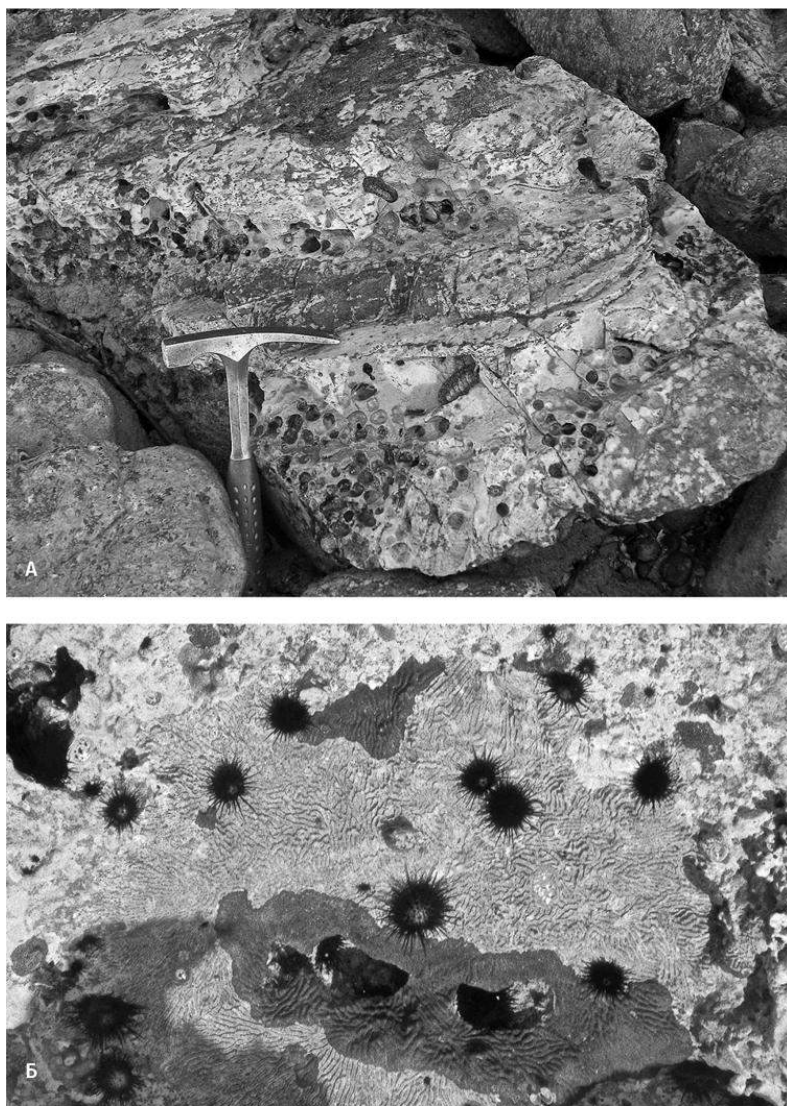
лежащим фильтраторам. В мезозойскую эру двустворкам пришлось или периодически «вспархивать», как морские гребешки, или вцепляться в скалистый грунт, как устрицы. Лишь до конца мелового периода некоторые устрицы пытались просто отлежаться — внушительные размеры останавливали слишком активных биотурбаторов. Но и они не выжили в кайнозойских морях, когда даже без волн и течений половина раковин оказывается перевернутой, а четверть — погребенной неуемными копателями всего за 40 дней. Если в раннекаменноугольную эпоху на дне неподвижно и свободно лежало более половины обитателей, то ныне таких почти не осталось. Прочие либо вымерли, либо сместились на скалы, в холодные воды, на глубины или в соленые, отрезанные от моря лагуны (рис. 34.6).



**Рис. 34.6.** Поселение фильтрующих двустворок устриц в волноприбойной зоне литорали; Андаманское море, о. Ланкави, Малайзия

Многие биотурбаторы зарывались в осадок, чтобы просто скрыться от хищников. Закапываясь глубже, двустворки обрели длинные сифоны и подвижное сочленение створок и приспособились к пониженному содержанию кислорода; форма их раковины стала уплощенной. Ходы таких моллюсков отличаются ступенчатой формой с расширением в форме ракушки на конце, поскольку моллюск, пробиваясь в глубь осадка, то раздвигает, то смыкает створки. С юрского периода в большом числе развелись креветки, живущие большими колониями: они покрывают обширные участки дна вертикальными норками с боковыми ответвлениями, стенки которых укрепляют собственной слизью и пеллетами. Другие животные осваивали грунт в поисках пищи, и в поздне триасовую и раннеюрскую эпохи появились биотурбаторы, способные переработать огромные объемы осадка. Многощетинковые кольчецы-пескожилы, известные с триасового периода, взрыхляют 44 см<sup>3</sup> осадка в день до глубины в 0,3 м (каждая особь). Голотурии — иглокожие, в мезозойскую эру избавившиеся от внешнего скелета, перерабатывают за то же время до 2250 см<sup>3</sup> осадка, прокладывая очень простые вертикальные шахты до 1,8 м глубиной. Всех превзошли неправильные морские ежи, возникшие в раннеюрскую эпоху и ставшие обычными в поздне меловую: они вскапывают до 8520 см<sup>3</sup> в день на глубине до 0,15 м, образуя широкие горизонтальные туннели с менисковидным заполнением. При этом им пришлось распрощаться с правильной шаровидной формой тела и длинными иглками — их иголки больше напоминают недельную щетину, но помогают вбуравливаться в грунт. Половина этих иглокожих перешла на такой образ жизни. Позднее к ним присоединились роющие крабы и скаты — копатели-чемпионы (12 000 см<sup>3</sup> в день). На современные темпы переработки грунта — 20 700 км<sup>3</sup> (или 8 с половиной Эверестов) в год — биотурбаторы вышли в неогеновом периоде (рис. 34.2д).

В мезозойскую эру к биотурбаторам добавились почти незаметные прежде камнеточцы. В отличие от сверлильщиков, которые трепанируют чужие раковины, чтобы поживиться их обитателями, камнеточцы скоблят и бурят рифовые и другие скальные грунты, а также ракушняки (особенно толстораковинные устричники), чтобы найти там надежное убежище или выесть бактерии и водоросли, обитающие в микрополостях. Появившиеся в палеозойских морях представители этой гильдии (водоросли, грибы, фораминиферы, губки, мшанки) проникали на глубину до 0,02–0,03 м, редко 0,05 м и оставляли очень тонкие извилистые трубчатые полости. Из этих организмов наибольшие объемы скального грунта перерабатывают губки клиониды (*Clionidae*) — до 7 кг/м<sup>2</sup> в год. Их мезокайнозойские собратья по цеху (двустворчатые и брюхоногие моллюски, хитоны и морские желуди) забуривались на 0,15 м, а двустворки терединиды (*Teredinidae*), или корабельные черви, стали прокладывать ходы в плавающих стволах деревьев (позднее — в кораблях и деревянных сваях). Улитки морские блюдечки с колпачковой раковиной (*Fissurellidae*, *Patellidae* и некоторые другие) и многостворчатые хитоны, вооруженные железными зубами (из окислов железа — магнетита и маггемита), разъедают породу, включая кварцевый песчаник, выделяя краем ноги и мантии кислые соединения, а затем проскребывают разрыхленный материал своей теркой, оставившей царапины уже на верхнеюрских скалах. А многие морские ежи стали вгрызаться на 0,1 м в известняк и даже в базальт, перерабатывая до 10 кг/м<sup>2</sup> грунта в год (рис. 34.7). Внедрились в твердый грунт они в юрском периоде, когда вместо желобовидных зубов обзавелись долотовидными, а отвороты панциря, поддерживавшие зубы, срослись и опора для жевательных мышц упрочилась.



**Рис. 34.7.** Современные биоэродеры: а) моллюски хитоны, выгрызшие «железными челюстями» ямки в кембрийском песчанике; Андаманское море; б) морские ежи *Echinometra lucunter*, выскребающие с помощью кальцитового зубного аппарата менее прочный арагонитовый скелет шестилучевого коралла *Diploria*; Карибское море

По сравнению с палеозойской неподвижностью донных животных в мезозойскую и кайнозойскую эры все буквально расплзлось и расплылось во все стороны: рыбы, кальмары, улитки, крабы и морские ежи (рис. 34.2в). Даже морские лилии сорвались с места, помогая себя более гибкими, чем у их предков, руками, а шестилучевые кораллы и мшанки, в отличие от своих палеозойских предшественников, научились двигаться. Засыпанные осадком кораллы протискиваются сквозь ил и песок наверх; вбирая в себя воду и раздуваясь, цепляясь щупальцами, они перелезают через преграды. Мшанки ползают, используя как тягловую силу членов колонии, оказавшихся снизу. Но лучший способ перемещения заключается в том, чтобы оседлать более подвижных улитку или краба. А рыбы вообще полетели — в среднетриасовую эпоху над водой на четырех плавниках воспарили кривобрюшки: бегство в иное пространство тоже было способом озадачить хищника и спастись.

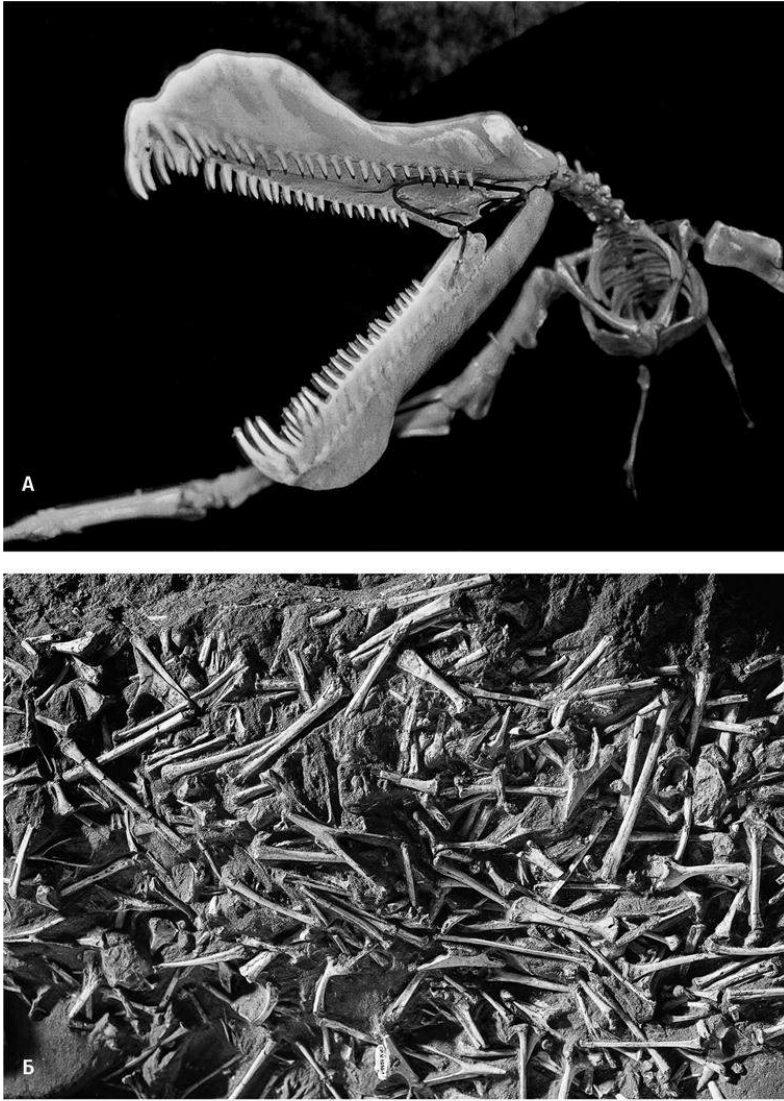
В мезозойских и особенно кайнозойских морях животные с активным обменом веществ заняли место тех, кто был слишком пассивен. Только у брюхоногих моллюсков темпы обмена веществ в течение мезозойской эры возросли на 150%. В целом животные с активным метаболизмом в кайнозойскую эру составили 60% против 30% в палеозойскую, а подвижные — более 80% против 40%. Во много раз выросло разнообразие морских организмов — как в целом, так и в отдельных сообществах. В палеозойскую эру просто организованные сообщества (с небольшим числом видов и гильдий) составляли более половины всех донных сообществ, на



мезо-кайнозойском этапе до 70% возросла доля сложных сообществ, насыщенных видами с очень разными функциями.

Если растения поставляют биогенные вещества с суши в океан, то в конце триасового периода появились животные, возвращавшие, по крайней мере, фосфат обратно. То были летающие диапсиды — птерозавры (*Pterosauria*, от греч. πτερόν — крыло и σαύρα — ящерица) (рис. 34.8а, б). Судя по обильным следам этих ящеров на приморских отмелях, изотопной подписи кислорода в их костях, такой же, как у рыб, а также по особенностям биомеханики полета, предполагающей использование прибрежных восходящих потоков воздуха (термиков), это были в основном рыбадные хищники.

Встречаются ископаемые остатки птерозавров с рыбьими костями в желудке и водных ящеров — с костями птерозавров; найден даже скелет крылоящера, намертво схваченного костной рыбой и утянутого ею на дно (поскольку проглотить жертву рыбе не удалось, погибли оба) (рис. 34.8в). Еще большее сходство с птичьими базарами проявляется в гнездовых птерозавров, о чем свидетельствуют обильные находки яиц в прибрежных озерных отложениях. Яйца в таких захоронениях сохраняются, несмотря на мягкую скорлупу. Слабое окостенение скелета конечностей и черепа (толщина компактной кости не превышает 0,2 мм) и отсутствие зубов у зародышей подсказывают, что, вылупившись, птерозаврики не могли ни летать, ни питаться самостоятельно. Выкармливать детенышей приходилось зубастым родителям. Так что птерозавровые «базары», вероятно, стали местами накопления гуано — концентрированных фосфатных отложений.



**Рис. 34.8.** Птерозавры: а) реконструкция скелета одного из самых крупных летающих ящеров *Tropeognathus* (8,3 м в размахе крыльев); мел (120–100 млн лет); Сантана, бассейн Арарипе, Бразилия; б) скопление костей 50 особей *Caiuajara dobruskii* (до 2,4 м в размахе крыльев), живших колонией; мел (94–72 млн лет); шт. Парана, Бразилия (Палеонтологический центр,



Санта-Катарина; публикуется с разрешения Александра Кельнера); в) скелет *Rhamphorhynchus tuensteri* (0,9 м в размахе крыльев), погибшего в зубах лучеперой ганоидной рыбы *Aspidorhynchus acutirostris*; юра (152–150 млн лет); Зольнхофен, Германия; снимок в ультрафиолетовом диапазоне (Динозавровый центр Вайоминга; публикуется с разрешения Хельмута Тишлингера)

## Глава 35

# Соревнование двух систем

Вне морской среды в мезозойскую и кайнозойскую эры происходили не менее драматичные изменения. Потепление при наличии обширной суши привело к тому, что триасовый период стал самым сухим в истории Земли. В сухости, при сильных перепадах температур вольготнее всего себя почувствовали семенные папоротники (кейтониевые, пельтаспермовые) и голосеменные. Кейтониевые (Caytoniales, название которых происходит от бухты Кейтон в Англии, на берегу которой собраны их многочисленные остатки) отличались пальчатыми листьями в мелкую сеточку и разнообразными по форме коробочками семян, свисавшими с веток. У пельтаспермовых (Peltaspermales, от греч. *πέλτη* — щит и *στέιρον* — покров) листья были перистые, часто сросшиеся, как щиток. Широко распространились леса, где было много деревьев с игольчатыми листьями (не только хвойных), которые прекрасно удерживали влагу. Уже существовали деревья, похожие на сосны и араукарии.

Господство голосеменных продолжилось в юрском периоде и в раннемеловую эпоху. Более разнообразными стали гинкговые, саговники и беннеттиты; появилось много сугубо мезозойских групп, таких как чекановские и пентоксилеи. Последние (Pentoxiales, от греч. *πέντε* — пять и *ξύλον* — древесина) получили название по пятичастному срезу ствола, где каждый

сегмент был обрисован своими годичными кольцами. Листочки чекановских (Czekanowskiales, названы в честь ссыльного польского геолога Александра Чекановского, в чьих сибирских коллекциях они были описаны) напоминали хвоинки, многократно раздваивавшиеся в одной плоскости. Саговники и их близкие родственники — беннеттиты (Bennettitales, названные в честь английского ботаника Джона Беннетта) — образовывали подлесок. У одних беннеттитов стебли были тонкие, ветвящиеся, у других — толстые, похожие на бочонок или несколько сросшихся ананасов; листья длинные, перистые, как у саговников, но семена сидели не в шишках, а в пальчатых или чашевидных органах, напоминавших цветы. Эти «цветы» опыляли насекомые, а мясистые плоды поедали крупные животные и таким образом разносили семена. Среди саговников были и деревья, и растущие на ветвях и коре других видов растения-паразиты. После лесных пожаров саговники первыми выпускали зеленые ростки, подкармливая уцелевших животных. Открытые пространства заполняли травянистые папоротники. На влажных склонах и в низинах, вблизи озер и устьев рек последние древовидные хвощи-неокаламиты все еще тянули свои кроны на 10 м вверх.

В триасовом периоде растительность по всей Пангее не отличалась многообразием, но с середины мезозойской эры, по мере установления климатических поясов с разными температурами и количеством осадков, а также по мере раскола последнего (на сегодня) суперконтинента стали формироваться растительные царства. На севере Пангеи, в бывшей Ангариде с ее сухим и прохладным в зимнее время климатом, преобладали листопадные хвойные, особенно метасеквойи, и гинкговые. Единственные существующие ныне виды метасеквойи (*Metasequoia glyptostroboides*) и гинкго (*Ginkgo biloba*) выжили только на небольших горных территориях Китая (причем гинк-го — только в монастырских парках), а метасеквойя впервые была описана как ископаемое растение и лишь потом открыта в природе (рис. 35.1). Двулопастные, похожие на маленькие зеленые веера листочки гинкго невозможно спутать ни с какими другими, даже в ископаемом виде. На ветвях мезозойских гинкговых шелестели разные листочки — похожие на хвоинки, на сердечки, на перышки, но всегда раздвоенные. И насекомые — скорпионницы — научились скрываться среди них: их четыре раскрытых крыла повторяли очертания листовой пластинки гинкго, пронизанной жилками.

Некоторые южные гондванские древовидные папоротники-диксонии и причудливые голосеменные той поры сохранились в Тасмании, Новой Зеландии и Новой Каледонии. Хвоя у этих голосеменных длинная и плоская, на ветках торчат яркие семена на ножках, давшие им название — ногоплодники. Есть среди них деревья по 80 м высотой, похожие на елку, есть и стелющиеся ниже травы кустарники. Уцелели в Южном полушарии и араукарии. В мезозойскую эру компанию им составляли кейтониевые и пентоксилиевые, а в экваториальном поясе, охватывавшем большую часть будущих Америк, Европы, Африки и Восточной Азии, произрастали теплолюбивые, с малым количеством вторичной древесины, беннеттиты, саговники и папоротники.

Упавшие стволы голосеменных не особенно разрушались, поскольку эти растения прекрасно овладели средствами химзащиты. Неслучайно из ливанского кедра строили свои суда искусные мореплаватели древности — финикийцы, из него же выдалбливали «вечные» саркофаги для египетских фараонов, про обеззараживающие свойства гинкго ходят легенды, а у тисса в хвое накапливается яд, в больших дозах смертельный даже для млекопитающих. (Не исключено, что поэтому по всей планете сохранились окаменевшие мезозойские «леса», в основном, конечно, пни и фрагменты стволов.)



**Рис. 35.1.** Реликтовые голосеменные деревья: а) современный гинкго (*Ginkgo biloba*); Китай; б) лист хвойного, метасеквойи *Metasequoia*; мел (100–85 млн лет); Чукотка (рудник «Купол» компании «Кинросс Голд»); в) современная *Metasequoia glyptostroboides*; Китай



Вероятно, насекомые поначалу сосредоточились на растительных соках, пыльце и семенах: встречаются обильные копролиты с пыльцой саговников и других голосеменных, а в стробилах и шишках заметны повреждения, нанесенные личинками древних перепончатокрылых (пилильщиков) и жуков-долгоносиков. Клопы, цикады, тли и некоторые другие группы с сосущими ротовыми аппаратами поглощали соки растений. Пыльцой питались сетчатокрылые, скорпионницы, ручейники, кузнечики, пилильщики и многие другие. Позднее личинки двукрылых вслед за тараканами, жуками и скорпионницами приспособились поедать тронутую грибным разложением древесину, а личинки цикад — высасывать корни. В поздне меловую эпоху насекомые освоили листовую мякоть покрытосеменных. Среди их следов распознаются ходы гусениц моли-малютки (самых мелких и притом весьма прожорливых бабочек) — мины, проложенные в листовых пластинках. Возможно, насекомым больше «пришлись по вкусу» листья цветковых, потому что они богаче азотом, необходимым для роста и обновления хитинового панциря, и переход на этот корм вызвал бурный рост разнообразия листогрызущих групп. Тогда же личинки перепончатокрылых и одетые в прочный панцирь жуки-златки вгрызлись в стволы ослабленных деревьев. Съесть все им не дали паразитические насекомые, такие как наездники-ихневмониды, веерокрылки, мухи-жужжалы, чьи личинки высасывают чужое потомство, и хищники: на своих собратьев нападали сетчатокрылые (мантиспиды с хватательной передней парой конечностей, как у богомоллов); сверчки; очень похожие на богомоллов (но совсем не родственные) вымершие мезотитаниды; тараканы с хватательными конечностями; жуки и позднее — настоящие богомолы.

На фоне развития наземной растительности и благодаря появлению все более продуктивных кормов (в листьях гинкго содержится больше белка и меньше плохо усваиваемых растительных

волокон, чем у травянистых и древовидных папоротников, а у покрытосеменных — еще больше) совершенствовались наземные растительноядные позвоночные. Продолжилось соревнование, по большей части заочное, двух основных линий наземных позвоночных — синапсидной и диапсидной. В мезозойскую эру вперед вырвались диапсиды — архозавры, которые, встав на задние ноги и распрямившись, более оперативно решили основную проблему пресмыкающихся — быстро перемещаться и дышать одновременно. (При четвероногой ходьбе из-за «растопыренного» положения плеч и бедер пресмыкающиеся переваливаются с боку на бок и поэтому то правое, то левое легкое пережимается.) Синапсиды смогли окончательно решить эту задачу только на стадии плацентарных млекопитающих в меловом периоде. К тому же диапсиды оказались лучше приспособлены и к пониженному содержанию кислорода в атмосфере, и к триасовой сухости (конечным продуктом обмена веществ у них является мочева кислота, для выведения которой из организма требуется в 10 раз меньше воды, чем для выведения мочевины). Поскольку архозавры заняли области с теплым климатом, синапсиды были вытеснены в высокие широты. Возможно, именно это обстоятельство сказалось на развитии у синапсид гомойотермии (постоянной температуры всего тела, превышающей таковую окружающей среды за счет тепла, вырабатываемого органами даже в состоянии покоя; от греч.  $\sigma\iota\sigma\iota\sigma$  — равнять и  $\theta\epsilon\rho\mu\acute{o}\varsigma$  — теплый). Признаками «теплокровности» у ископаемых синапсид, выраженными в строении скелета, являются окостеневшие носовые раковины, окологлазничные костные выступы, пронизанная густой сетью кровеносных сосудов пластинчатая костная ткань и редукция теменного отверстия. Вместительные носовые раковины синапсид были при жизни покрыты изнутри слизью, препятствовавшей потере влаги и тепла. Костные «бордюры» вокруг глаз не давали органам зрения «утонуть» в шерсти (подобные скелетные образования появятся в меловом периоде у некрупных хищных динозавров, чтобы обзору не мешали перья). Пластинчатая кость свидетельствует о высоких темпах обмена веществ (правда, этот признак имеет значение только в сочетании с остальными: у некоторых быстрорастущих рептилий такая кость развивается, а у воробьиных птиц и мелких млекопитающих — нет). А редукция теменного отверстия, где располагался пинеальный орган, или «третий глаз», улавливавший солнечный свет, указывает на уменьшение зависимости терморегуляции от внешнего источника тепла. Еще одним веским доказательством в пользу гомойотермии у звероподобных синапсид служит размер красных кровяных клеток. Чем они меньше, тем лучше захватывают и переносят кислород, необходимый для эффективной терморегуляции, а у этих зверей красные кровяные клетки были очень мелкие. (Конечно, сами они не сохраняются, но их размер можно рассчитать, сравнивая диаметр и плотность гаверсовых каналов и остеоцитов полостей в компактной костной ткани: у современных млекопитающих диаметр этих образований заметно меньше, а плотность — выше, чем у земноводных и пресмыкающихся.) Исходя из расчетной размерности красных кровяных телец получается, что темпы обмена веществ в состоянии покоя у предков и древних родственников млекопитающих были не ниже, чем у морских свинок (2,58–4,58 мл O<sub>2</sub> в час на 1–0,63 г массы; коэффициент вводится для поправки на массу, поскольку у животных разного размера темпы метаболизма отличаются). Вывод о гомойотермности этих зверей напрашивается и при анализе изотопной подписи кислорода, зависимой от температуры, при которой фосфатные минералы формировали зубы и другие части скелета наиболее продвинутых зверообразных ящеров: у них совершенствовалась гомойотермия, причем независимо в нескольких триасовых линиях предков и ближайших родственников млекопитающих. В кайнозойскую эру в крупноразмерном классе вперед вновь вырвались синапсиды — потомки звероящеров — млекопитающие, а среди мелких наземных позвоночных еще в поздне меловую эпоху установился паритет. (Конечно, если сложить вместе всех небольших черепах, ящериц, змей и птиц, то по числу видов диапсиды по-прежнему окажутся впереди, но по биомассе грызуны им не уступают.)

Диапсиды своей вершины развития достигли в юрском и меловом периоде с появлением гигантских растительноядных динозавров — рогатых (*Ceratopsia*, от греч.  $\kappa\acute{\epsilon}\rho\alpha\varsigma$  — рог и  $\sigma\upsilon\varsigma$  — вид, наружность), птиценогих (*Ornithopoda*, от греч.  $\sigma\upsilon\upsilon\varsigma$  — птица и  $\rho\acute{o}\delta\varsigma$ ,  $\rho\acute{o}\delta\acute{o}\varsigma$  — нога) и панцирных ящеров (*Ankylosauria*, от лат. *ancile* — щит и греч.  $\sigma\alpha\upsilon\tau\alpha$  — ящерица) и, конечно, завропод (*Sauropoda*, от греч.  $\sigma\alpha\upsilon\tau\alpha$  — ящерица и  $\rho\acute{o}\delta\varsigma$ ,  $\rho\acute{o}\delta\acute{o}\varsigma$  — нога), а также огромных хищников — тираннозаврид (*Tyrannosauridae*) и разнообразной мелкой, но очень активной плотоядной мелочи — манирапторов (*Maniraptora*, от лат. *manus* — рука, передняя лапа, и *raptor*

— хищник). Динозавров можно назвать «позвоночным хай-теком» — в строении их тела сочетаются, казалось бы, несочетаемые признаки: небывалая для наземных животных масса при отсутствии существенно укрепленных конечностей и довольно сложное, судя по следовым дорожкам и гнездам, поведение при небольшом объеме мозга.

Особенно выделялись завроподы (рис. 35.2). Расчеты их массы, сделанные по замерам следов, а также по обмерам наиболее полных скелетов и костей (в последние годы — с помощью 3D-фотограмметрии на основе лазерного сканирования), показывают, что это были самые крупные и тяжелые создания из всех, когда-либо ступавших по суше: от 15 000 кг до 75 000 кг при длине до 26–27 м. Возможно, они были и больше, но размеры более крупных особей рассчитываются по отдельным костям методом масштабирования, который менее точен. Сравниться с завроподами может лишь синий кит — 190 000 кг (33 м), но он живет в водной среде, где легче бороться с силой притяжения и главное — с перегревом. Одно время думали, что завроподы, будучи также самыми длинношеими (до 15 м) и длиннохвостыми (до 17 м) существами, вели водный или полуводный образ жизни: ходили, волоча хвост, по дну лагун и озер и, опустив шею, выуживали со дна пучки водорослей. (Правда, следы завроподы по большей части оставили на суше, отпечатки хвоста полностью отсутствуют, а в изотопном составе их костей нет и намека на водный образ жизни.)

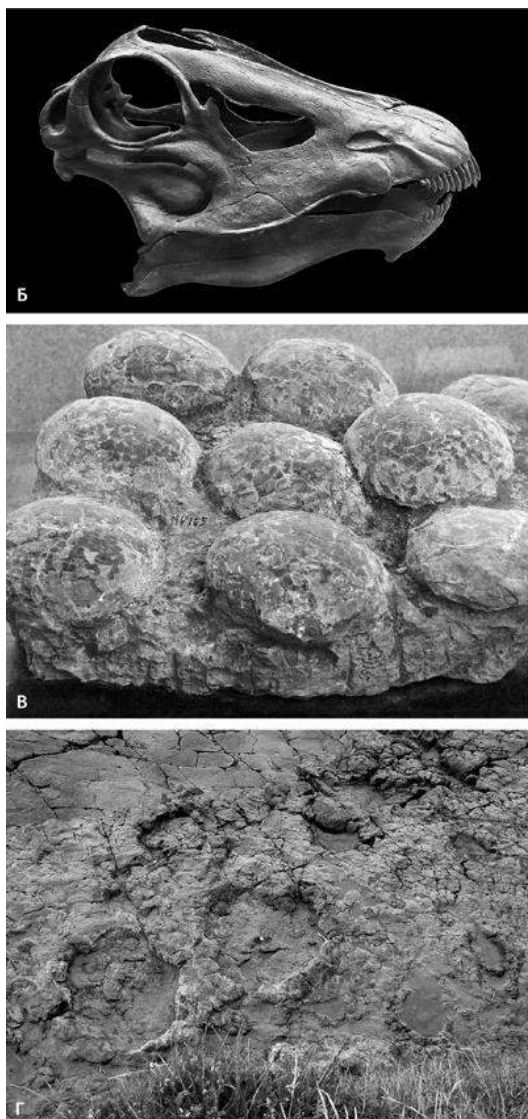
Все дело в конструкции скелета: короткий, по сравнению с шеей и хвостом, и выгнутый дугой спинной отдел позвоночника, словно арка в архитектуре, служил для снятия нагрузки на конечности, буквально подвешенные под ним и попарно сближенные (что видно по отпечаткам лап), и облегчал работу спинной мускулатуры, стягивая связки. Мощные связки имели дополнительные крепления на далеко отходящих вверх невральных отростках позвонков и развитых боковых, шевроновых, отростках. Последние особенно выступают в передней части хвостового отдела позвоночника, где при жизни динозавра к ним крепились объемные хвостово-бедренные мышцы. В свою очередь, суставные поверхности конечностей несли усиленный слой хряща, не дававший суставам быстро истираться, и, следовательно, вся конструкция была пригодна для передвижения по суше. Хвост уравнивал шею, поэтому тоже был длинен и держался на весу. От перегрева — главной проблемы гигантских сухопутных животных — их спасали именно шея и хвост, создавая обширную дополнительную площадь (до 30–40 м<sup>2</sup>) для испарения влаги, т.е. для охлаждения. Кроме того, пока кровь протекала по длинной сонной артерии, она тоже охлаждалась. Потому у самых крупных завроподов шеи и хвосты не просто длиннее, чем у «мелких» родственников, но и сравнительно длиннее: увеличение размеров в роду этих динозавров происходило в первую очередь за счет удлинения шеи или хвоста. Метод редких изотопных мостиков позволяет измерить температуру тела завропода почти напрямую — по доле <sup>13</sup>C–<sup>18</sup>O мостиков в фосфатных зубах (об этом методе говорилось выше): получается 32–38 °C в зависимости от размера. Это ниже, чем могло бы быть, если бы тело не охлаждалось, и, значит, механизм рассеивания тепла через шею и хвост работал.

Однако при такой длине шеи и, следовательно, трахеи, как у завроподов, их грудные мышцы просто не могли бы помочь легким втянуть воздух. Эта проблема была преодолена благодаря птичьему строению шейных и передних спинных позвонков и отчасти ребер, где размещались полости, связанные с выростами легких — воздушными мешками — и обеспечивавшие подачу свежего воздуха и на вдохе, и при выдохе. Опять же — как у птиц. Пневматизированные кости и вес ящера облегчали (на 10%), и избыточное тепло не накапливали. Вероятно, помогало завроподам дышать и повысившееся в середине юрского и в меловом периодах содержание кислорода в атмосфере. Именно тогда они процветали на всех континентах, наплодив по меньшей мере 175 родов (четверть общего разнообразия динозавров). Кроме того, расчеты массы органов завропода среднего размера (30 000 кг) предполагают, что тело такого ящера могло вмещать сердце массой 200 кг и легкие объемом до 3000 л, что при частоте дыхания 3,5 вдоха в минуту позволяло получать более 200 л кислорода в час.





**Рис. 35.2.** Завроподы: а) деталь скелета *Mamenchisaurus hochuanensis* (полная длина 22 м); юра (178–165 млн лет); пров. Сычуань, Китай (Нанкинский музей палеонтологии); б) слепок черепа *Diplodocus carnegii*; юра (151–150 млн лет); шт. Вайоминг, США (Палеонтологический институт РАН); в) кладка яиц (диаметр 0,2 м); мел (95–80 млн лет); пров. Хэнань, Китай (Нанкинский музей палеонтологии); г) следы (диаметр 1,3 м); юра (160–150 млн лет); Греческий пляж, Астурия, Испания



Несмотря на простоту зубной аппарат этих ящеров был достаточно разнообразен: от гладких «колышков» до зазубренных «клинышков», которые замещались новыми каждые 35–60 дней у разных видов. Одни завроподы могли счищать, как грабилкой, иголки с веток араукарий, другие — срезать метелки хвощей, третьи — обкусывать листья гинкго и папоротников. И все это не сходя с места, поскольку шея позволяла дотянуться куда угодно. А при сокращении «длины пробега» и энергии тратилось меньше: до 80%, как показали расчеты на длинно- и короткошеих моделях. Правда, шея у них не выгибалась, как у лебедя (сочленение позвонков было жестким), а перемещалась как единая конструкция, наподобие стрелы башенного крана. Неразжеванная пища из относительно маленькой пасти отправлялась прямо в большой кишечный тракт, расчетная масса которого в среднем составляла 2500 кг. При огромной массе тела температура в кишечнике поддерживалась достаточно высокая, чтобы обеспечить бактериальное брожение.

Рогатые и птиценогие ящеры (игуанодоны и гребенчатые гадрозавры) не могли похвастаться столь внушительными размерами, хотя их поздние представители все равно превосходили большинство крупных наземных млекопитающих: гадрозавры были до 17 м длиной и до 9000 кг массой, цератопсы — до 9 м длиной и до 7000 кг массой. Но они научились тому, чего не умели завроподы, — жевать. У тех и других ящеров морда заканчивалась роговым клювом — утиным по форме у гадрозавров, попугайчьим — у рогатых ящеров. Клювом скусывались ветки или листья, а затем все это тщательно перетиралось зубной батареей (рис. 35.3).



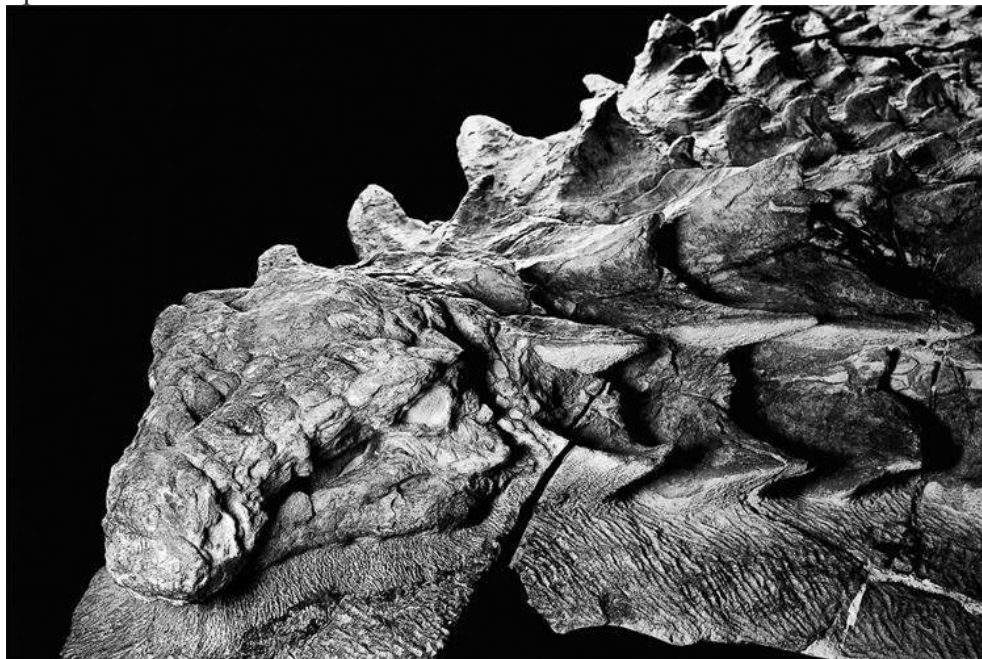
**Рис. 35.3.** Черепа растительноядных динозавров; мел (80–70 млн лет); пустыня Гоби, Монголия (Палеонтологический институт РАН): а) гадрозавр *Saurolophus angustirostris*; б) рогатые динозавры *Protoceratops andrewsi*

В челюстях гадрозавров наряду с рабочим зубным рядом располагалось несколько замещающих: такая батарея с острым режущим краем насчитывала до 1200 зубов, но одновременно использовалось не более трети из них. Прочие вступали в строй по мере истирания. Примерно так же была устроена зубная система цератопсов. Дополнительную прочность зубам придавали очень стойкие к стачиванию эмаль, околопульпарный и плащевой дентин, а также заполнявший углубления на жевательной поверхности цемент: вместе эти зубные ткани создавали армированную структуру. опыты с зубами этих ящеров показывают, что твердость зубных тканей варьировала в пределах  $1,7\text{--}5,6 \cdot 10^9$  Па, а темпы износа —  $3,1 \times 10\text{--}5\text{--}8,7 \times 10\text{--}6$  мм<sup>3</sup>/(Н мм) [сточенный объем зуба (мм<sup>3</sup>) к окклюзивной нагрузке (Н), приложенной вдоль жевательной поверхности (мм)] — были примерно как у современных копытных. В строении зубов эти динозавры превзошли крупных травоядных млекопитающих. Челюсть, судя по плотной окклюзии — характеру смыкания верхнего и нижнего зубных рядов, двигалась вперед-назад, и пища тщательно перетиралась. По подвижности челюстей, как показывает биомеханический анализ, эти две группы также превзошли всех более ранних динозавров. Панцирные динозавры, например, жевать не научились, зубы у них сменялись медленно, и эти недостатки восполнялись развитием очень сильного и подвижного языка, который был укреплен целой системой окостеневших хрящей —

подъязычных костей (как у птиц, но гораздо толще). Однако такой примитивный способ питания не позволил им догнать прочих меловых растительноядных ящеров в размерах или в разнообразии (рис. 35.4).

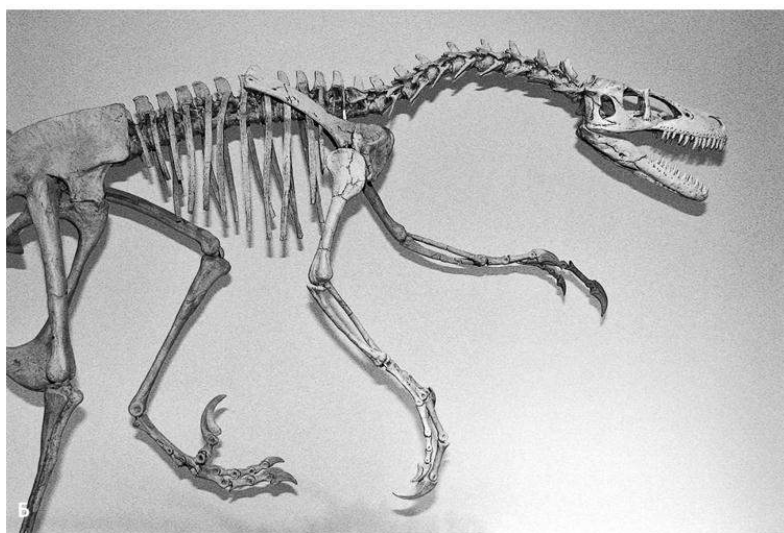
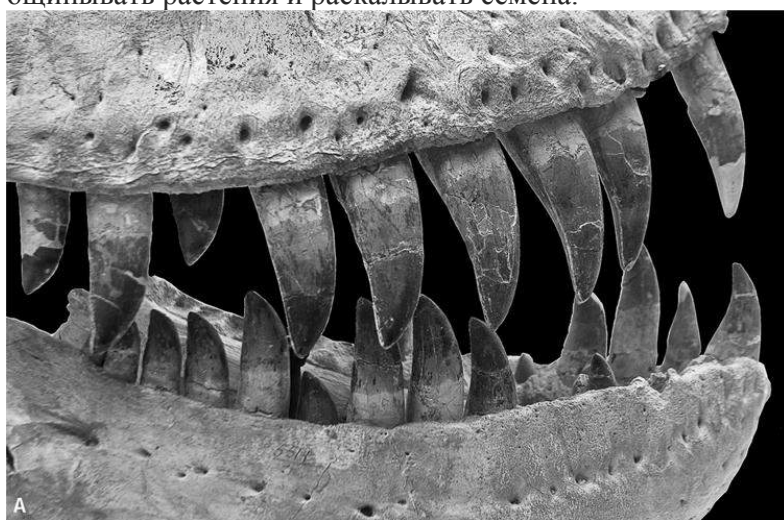
Некоторые палеоэкологи не исключают, что растительноядные гиганты влияли на климат юрского и мелового периодов. В своих расчетах они исходят из данных по встречаемости костей завроподов в верхнеюрской формации Моррисон, распространенной на западе США на площади 1 млн км<sup>2</sup>. И если скорость обмена веществ у завроподов приближалась к таковой у современных пресмыкающихся, а не млекопитающих, то биомасса ящеров могла достигать 200 000 кг/1 км<sup>2</sup> (примерно 100 апатозавров по 20 000 кг). Так как современные нежвачные млекопитающие производят метана примерно 0,18 л/1 кг собственной массы, получается, что каждый апатозавр мог бы испускать 2675 л этого газа в день, а общий объем динозавровых «выхлопов» приближался бы к  $5,2 \times 10^{11}$  л в год. Это больше, чем образуется метана в результате деятельности человека, и почти столько же, сколько его выделяют все современные источники, вместе взятые. Скорее всего, эти показатели сильно завышены, но полностью исключать пассивное участие динозавров в поддержании теплого мезозойского климата тоже не стоит.

Обилие крупной добычи и огромная биомасса динозавровой молодежи породили и хищников-гигантов — двуногих тираннозавридов до 14 м длиной и 5000–6000 кг массой (один только череп достигал длины 1,6 м). При внушительных габаритах тираннозавриды почти лишились передних конечностей, что компенсировалось развитием мощных челюстей и огромными крепкими зубами — округлыми спереди и уплощенными пилообразными в глубине пасти (рис. 35.5а). Сколы на зубах свидетельствуют о питании крупной добычей, а многочастичное функциональное компьютерное моделирование показывает, что сочленение и строение челюстей было достаточно прочным, чтобы пасть ящера схлопывалась с силой 35 000–57 000 Н. Только мегалодон кусался больше. О давлении хищников-гигантов на растительноядных динозавров можно судить по залеченным ранам на костях или по патологическим изменениям костной ткани после укуса (это означает, что те не довольствовались одной падалью). Ярким свидетельством того, что вероятные жертвы пребывали в вечном страхе, является защитная окраска. Если млекопитающим массой свыше 2000 кг камуфляж не требуется (даже крупные хищники нацелены на не самую большую добычу), то, например, у панцирных динозавров размером более носорога шкура, судя по сохранившимся пигментам, была пятнистой, а в области шеи еще и покрытой острыми прочными шипами.



**Рис. 35.4.** Передняя часть мумии панцирного динозавра *Borealopelta markmitchelli*; мел (113–100 млн лет); пров. Альберта, Канада (Королевский палеонтологический музей Тиррелла, Альта)

Более разнообразную группу хищников составляли манирапторы, также двуногие: подвижная нижняя челюсть и удлинённые передние конечности с тремя цепкими пальцами, приспособленными для захвата или собирания добычи, сделали их непревзойденными охотниками (рис. 35.5б, в). Конец хвоста намертво сцеплялся перекрывавшимися позвоночными отростками и плотно облекался окостеневшими сухожилиями: при беге хвост держался на весу и служил балансиром. В эволюционном развитии манирапторов размер головы уменьшался по сравнению с таковым туловища, а передние конечности удлинялись по отношению к задним: ящеры все больше становились похожими на птиц. У продвинутых манирапторов длина обеих пар лап практически сравнялась, причем передняя пара могла совершать активные маховые движения и при наличии контурных перьев создавать подъемную силу (рис. 35.6). В строении скелета, головного мозга, перьевого покрова, а также в заботе о потомстве, о чем можно судить по устройству гнезд и особенностям ямчатой скорлупы бирюзового цвета (яйца с такой скорлупой требовалось высидывать), они достигли большого сходства с птицами, в том числе современными, веерохвостыми, и, возможно, являлись предками всех пернатых. Среди наиболее рослых манирапторов возникли растительоядные формы. Они утратили или почти утратили зубы, но обрели прочный клюв, усиленный солями фосфора и кальция, которым могли ошипывать растения и раскалывать семена.



**Рис. 35.5.** Хищные динозавры: а) зубы тираннозаврида *Tarbosaurus bataar*; мел (80–70 млн лет); пустыня Гоби, Монголия (Палеонтологический институт РАН); б) реконструкция скелета *Dienonychus antirrhopus*; мел (130–100 млн лет); шт. Монтана, США (Музей юрского периода Астурии, Колунга); в) отпечаток оперенного динозавра *Sinosauropteryx prima* (высота 1,2 м); мел (130–110 млн лет); Чжэ-холь, пров. Ляонин, Китай (Нанкинский музей палеонтологии)



**Рис. 35.6.** Реконструкция четырехкрылого летающего хищного динозавра *Microraptor* (длина 0,8 м); мел (125 млн лет); Чжэньчжэнь, провинция Ляонин, Китай (публикуется с разрешения Майкла Хабиба, Джастина Холла)

Несмотря на всю свою непохожесть, динозавры в разнообразии жизненных форм сильно уступали млекопитающим, давшим плавающих, роющих, летающих, планирующих, скачущих и

бегающих зверей, причем уже в середине мелового периода, хотя то были не только сумчатые и плацентарные формы. С этого времени судьбы диапсид и синапсид вновь резко поменялись.

Глава 36

## Зеленая эпитафия динозаврам

В самом конце мелового периода произошло одно из крупнейших массовых вымираний за всю историю планеты. Вымерло свыше 70% морских видов (включая всех ихтиозавров, мозазавров, плезиозавров, аммонитов и рудистов), последние динозавры и птерозавры и около половины видов наземных растений. Существенно уменьшились численность и разнообразие водорослевого планктона и всех, кто от него зависел. Сильно сократилось число костных рыб. Основательно были затронуты донные фильтраторы (мшанки, морские лилии, брахиоподы, устрицы и другие двустворки), а также некоторые улитки, шестилучевые кораллы и крупные фораминиферы. После вымирания место рифов, построенных водорослями и животными, ненадолго заняли строматолиты. На суше временно возобладали папоротники и грибы. Выжившие виды буквально были подавлены — уменьшились в размерах. Сверлильщики заново учились бурить раковины. Ползающие и роющие беспозвоночные путались в своих следах. Почти не пострадали лишь пресноводные сообщества, поэтому выжили черепахи и полуводные архозавры (крокодилы и хампсозавры). Уцелела и почвенно-лесная пищевая цепочка, тянущаяся от листового опада, гниющей древесины, корней, ветвей и грибов.

Все это несколько напоминает пермско-триасовую катастрофу. Но если «мать всех вымираний» обоснованно связывают с площадными извержениями вулканов, то мел-палеогеновое пытаются соотнести с падением крупного метеорита или астероида. Скажем, при ударе о Землю небесного тела около 10 км в поперечнике на скорости 20 км/с произошел бы выброс энергии, в 10 000 раз превосходящий современные атомные запасы. Взлетевшая пыль создала бы завесу для фототрофов на несколько лет, и продуктивность фитопланктона резко упала бы. Попавшие в атмосферу сажа и пыль, отражая солнечные лучи, привели бы к похолоданию, но за временным падением температуры последовал бы быстрый разогрев, вызванный парниковым эффектом от выделившихся водяных паров и углекислого газа (последствия вымирания водорослей). Запылали бы лесные пожары.

Изложенный событийный ряд отчасти подтвердился: на полуострове Юкатан в Центральной Америке найден кратер диаметром 150 км, окруженный валом из ударной брекчии — угловатых кусков горной породы, выбитых из самых разных подстилающих отложений. Возраст этой чиксулубской вмятины (около 65,5 млн лет) близок к датировкам мел-палеогенового рубежа. Почти повсеместно в пограничных отложениях отмечается повышенное (в 30 раз) содержание редкого металла иридия и других характерных для метеоритов элементов (платины, осмия), встречаются зерна шокового кварца (пронизанные в двух направлениях ударными микротрещинами кристаллы) и попадают тектиты (охлажденные капли ударного расплава, выпавшие стеклянными, магнетитными и прочими микроскопическими шариками). Скопления сажи лесных пожаров местами в тысячи раз превышают фоновый уровень.

На самом деле, будь во всем виновата небесная механика малых тел, всепланетные вымирания происходили бы каждые 10–15 млн лет (кратеров можно найти вполне достаточно), но столько катастрофических явлений в земной летописи не набирается. С мел-палеогеновым вымиранием все тоже не просто. И даже кратер Чиксулуб, согласно уточненным датировкам, оказался на 130 000–150 000 лет древнее безжизненных морских глин, отмечающих мел-палеогеновую границу. Более того, ископаемая морская микрофауна в разрезах на западе Северной Атлантики, сохранившаяся выше и ниже слоя с чиксулубскими тектитами, почти одна и та же. А это важно, поскольку речь идет о довольно полном разрезе морских отложений и обширном для статистических выкладок материале — обильных остатках микрофауны, причем именно планктонной, тогда как останки динозавров весьма фрагментарны и происходят из довольно неполных и редких континентальных разрезов. Кроме того, давление морских хищников на аммонитов, возросшее в позднемеловую эпоху, и общее ухудшение обстановки сказались на их численности уже к концу этой эпохи. Аммонитов почти не стало за 6 млн лет до пришествия чиксулубского метеорита. Шестилучевые кораллы в основном пропали в середине мелового периода (рис. 33.23). Одни группы рудистов вытесняли другие на протяжении всего времени своего существования, пока все они не исчезли окончательно. Падение температуры в

конце мелового периода было более губительным для этих странных двустворок: их численность сокращалась по мере ее понижения. Как видим, не удалось обнаружить никакой внезапности и в исчезновении планктонных фораминифер. На суше даже вечнозеленые растения благополучно пересекли мел-палеогеновую границу. Мало пострадали и насекомые, зависевшие от растительной пищи.

Поиск сугубо земных причин для столь разительных перемен уводит назад, в середину мелового периода, когда все, собственно, и началось, а параллели в этой истории — к краху СССР, случившемуся в 1980-е гг.: в развале государства тоже видят происки могучих внешних сил, хотя подточила его основы собственная экономика, точнее, ее отсталость по сравнению с требованиями дня. Созерцание краха одного из крупнейших государств и собственный научный опыт привели к тому, что ряд ученых обратились к анализу кризисов доисторических эпох, в причинах которых они увидели не удар извне (падение астероида, взрыв вулкана), а состояние самой биоты, к которому она пришла за время развития. Важные работы на эту тему принадлежат советскому палеоэнтомологу Владимиру Васильевичу Жерихину, который отметил, что среди насекомых, составлявших основу биоразнообразия суши, кризис случился не на мел-палеогеновой границе, а не позднее середины мелового периода. Именно тогда древние, мезозойские, группы стремительно стали замещаться кайнозойскими: пришла пора мотыльков, высших двукрылых, разнообразных паразитических и жалящих перепончатокрылых, в том числе пчел и муравьев, а также термитов, жуужелиц, общественных жуков-короедов и, возможно, навозников. Поскольку жизнь насекомых тесно связана с растениями, В. В. Жерихин предположил, что в растительном мире совершился переворот: на смену голосеменным пришли цветковые, или покрытосеменные, составляющие 90% разнообразия современных наземных растений (257 000 видов). Конечно, возникли они раньше середины мелового периода, но главенствующее положение начали занимать именно в это время, и к моменту образования Чиксулубского кратера от прежде многочисленных «елок», можно сказать, остались палки. Кайнофит опередил кайнозой на 35 млн лет и повлиял на суше на все остальное: вслед за растениями должны были измениться или исчезнуть прежние группы растительноядных животных, а затем и хищники — все сообщества, или ценозы (от греч. κοινός — община). Ученый назвал это событие «среднемеловым ценотическим кризисом».

Как покрытосеменным удалось совершить переворот 100 млн лет назад? Судя по остаткам пыльцы, похожей на таковую современных магнолиецветных, и некоторым биомаркерам (олеанинам), они, вероятно, появились уже в юрском периоде, а остатки листьев и даже цветков встречаются в нижнемеловых отложениях. Видимо, изначально это были невзрачные мелколистные кустарнички. Голосеменные, довлевшие в устойчивых сообществах, не скоро восстанавливались на нарушенных участках, которые создавали жующие растительноядные динозавры, а также разливы рек, оползни и лесные пожары, а вот цветковые там выживали. Со временем им удалось выйти из своих непостоянных убежищ и выдвинуться на позиции, занимаемые мезозойской растительностью. Беннеттиты, пентоксилеевые, чекановские и кейтониювые вымерли совсем, из многочисленных гинкговых остался *Ginkgo*, а разнообразие саговников и хвойных, а также хвощей и плаунов сократилось (рис. 31.1, 33.2г, 36.1). Если в начале мелового периода покрытосеменные составляли не более десятой доли разнообразия всех растений, то к моменту астероидного удара их число достигло уже 80%, а в отдельных сообществах — 100%, и падение крупного небесного тела ничего в растительном царстве не изменило.

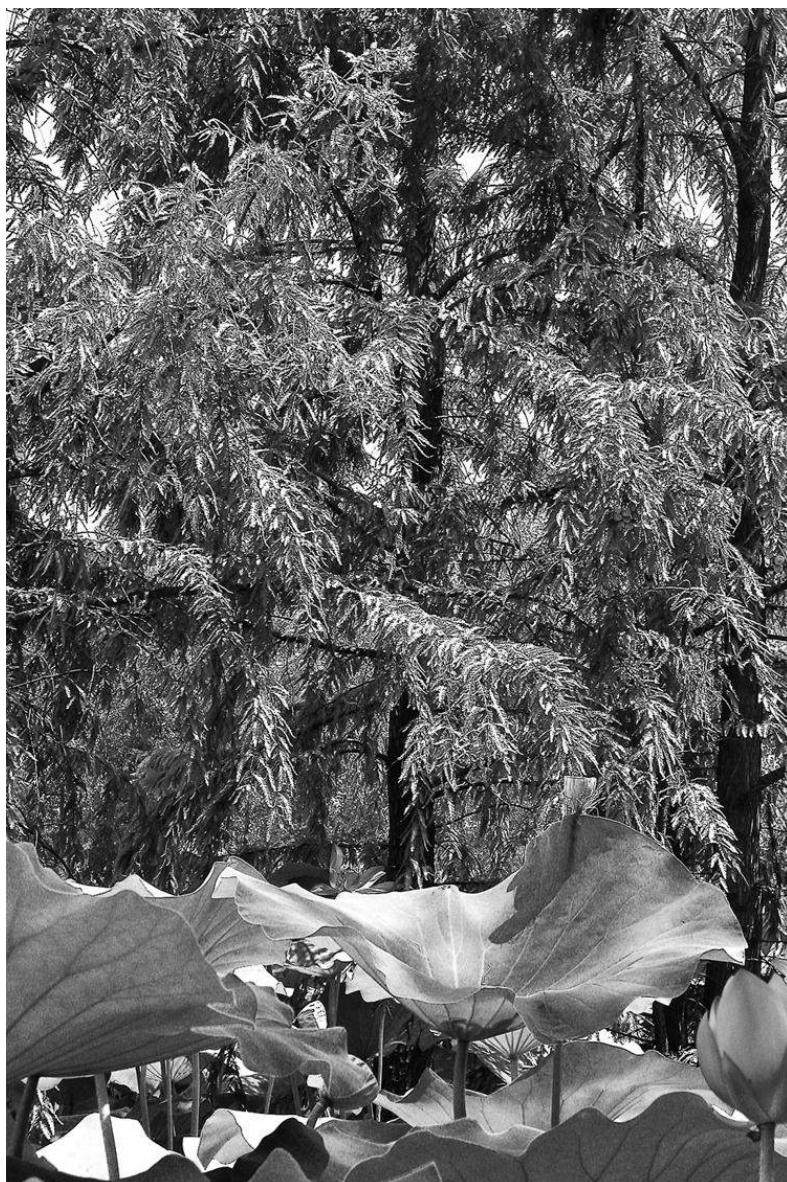
Откуда взялись покрытосеменные с цветком, защищавшим завязь от слишком настырных опылителей, остается загадкой. Не потому, что невозможно найти их предков, а потому, что претендентов на эту роль слишком много: среди прародителей цветковых называли кейтониювые, глоссоптерисы, пентоксилеевые, беннеттиты, другие семенные папоротники и голосеменные. У всех этих растений развилось подобие завязи, а у некоторых появились и сложные органы размножения, иногда очень напоминавшие цветок. Особенно близко к цветковым подошли беннеттиты: они обзавелись похожей древесиной, устьицами, пыльцой, привлекательными для насекомых-опылителей нектарниками и покровами семени; зародыш развивался в непадавших семенах.

И ведь жили первые покрытосеменные действительно в нестабильных условиях. Об этом свидетельствуют особенности осадочных отложений, где они захоранивались: например,



среднемеловая группа Потомак в штате Нью-Йорк сформировалась в обстановке разветвленной речной сети с часто менявшимися русло протоками, то пересыхавшими, то прорывавшими естественные запруды и затоплявшими прежние поймы. На такие же условия косвенно указывают данные молекулярного анализа современных цветковых: наиболее примитивными из них являются амборелла (единственное в своем роде и даже порядке растение), кувшинковые (водяные лилии, кубышки), астробэйливые (такие, как дальневосточный лимонник и бадьян, или анис звездчатый) и хлоракантовые. Все они растут на влажных, тенистых, постоянно нарушаемых участках. Выживать в подобных условиях им позволяет анатомия листьев: множество отражающих воздушно-водяных экранов, наполняющих мякоть листа и улавливающих максимум фотонов, что способствует протеканию фотосинтеза при низкой освещенности. Мелкие семена либо клонирование помогают легко распространяться и быстро закрепляться на неустойчивом грунте. (Несколько иную общую конструкцию имеют лишь кувшинковые — обитатели поверхности пресных водоемов.) Древнейшая ископаемая пыльца и листья тоже напоминают таковые хлоракантовых или астробэйлиевых, а все первые окаменелости представляют собой остатки тенелюбивых кустарничков с небольшими листочками и плодолистиком с одним семязачатком (как у амбореллы).

В критическое для всего растительного царства время — в середине мелового периода — у покрытосеменных резко изменилось строение листьев, т.е. органа фотосинтеза: жилкование стало намного плотнее, чем у голосеменных и первых цветковых, размер устьиц уменьшился, но зато их число на листовой пластинке существенно возросло: в среднем в пять раз (с 100/1 мм<sup>2</sup> до 500/1 мм<sup>2</sup> и даже до 1000/1 мм<sup>2</sup>) (рис. 33.2а). Развернулась и сама пластинка, преобразившись в разнообразные крупные, в том числе лопастные, листья. В итоге цветковые обрели способность не только усиливать газообмен, но и рачительнее использовать воду: часто расположенные водоносные сосуды — жилки — лучше распределяли те же объемы воды по всему листу, а мелкие устьица меньше ее теряли, притом захватывая даже больше углекислого газа, чем при прежней конструкции (проводимость устьиц возросла в полтора-два раза) (рис. 33.2б). Именно тогда появились листья, которые мы видим теперь у платанов, магнолий, лавров. Когда в середине мелового периода у цветковых плотность жилок возросла в три раза, у всех прочих растений этот показатель остался на «допотопном» палеозойском уровне (не более 3,3 мм жилки на 1 мм<sup>2</sup> листовой пластинки; такой тип жилкования сохранился и у примитивных покрытосеменных — амбореллы и хлоракантовых). Значит, увеличились и темпы фотосинтеза, и продуктивность (почти в два раза), что позволило покрытосеменным выйти из тени в прямом смысле этого выражения: они выбрались из влажных сумеречных убежищ, освоили сухие местообитания, прежде целиком и полностью принадлежавшие голосеменным и их сателлитам, и создали новый лесной полог. Узкие листочки голосеменных с небольшим числом жилок не позволили этим растениям вовремя перестроиться. А учитывая падение уровня углекислого газа в атмосфере, начавшееся в это время, покрытосеменные и в этом смысле оказались в выигрышном положении. Особенности жилкования в сочетании с самой совершенной сосудистой системой позволили цветковым в четыре раза ускорить темпы эвапотранспирации по сравнению с другими растениями и, следовательно, усилить орошение суши.



**Рис. 36.1.** «Позднемеловой пейзаж»: священный лотос *Nelumbo nucifera* на фоне болотных кипарисов *Taxodium distichum*; парк оз. Мочоу, Нанкин, Китай

Новый тип лесного хозяйства, сложившийся всего за 10 млн лет, не мог не сказаться на растительноядных животных, поскольку именно покрытосеменные содержат наибольшие концентрации алкалоидов, танинов и других ядов, что, возможно, и привело к изменению состава насекомых и динозавров. (Танины, например, разрушают пищеварительные белки и мышцы насекомых.) Во всяком случае, данные по 847 видам показывают падение разнообразия растительноядных (и хищных) ящеров именно в середине мелового периода и дальнейшее сокращение числа растительноядных. Появление жующих птицеобразных и рогатых динозавров и повышение скорости сменяемости зубов у завроподов позволило притормозить вымирание этих групп, но одновременно лишь способствовало распространению цветковых, поскольку ящеры постоянно нарушали мир и порядок в растительных сообществах.

Динозавры помогли цветковым внедриться в сообщества голосеменных и папоротников и занять их место, но покрытосеменные им взаимностью не ответили. Поскольку листовая мякоть этих растений была богаче белками и не обременена плохо усваиваемыми волокнами по сравнению с любыми их предшественниками, гиганты стали получать намного больше калорий (биомеханика челюстей у них не изменилась), чем им было необходимо при огромной массе тела: одно дело — набить желудок хвоей араукарии и долго ее переваривать и совсем другое — сразу получить огромный объем быстро сгорающего «топлива», обглодав крону древнего

платанолистного. Если сравнить динозавра с млекопитающим сходного размера (например, цератопса со слоном), то ему требовалось в день в пять раз меньше пищи, следовательно, 4/5 энергии выделялось в виде тепла. Однако терморегуляционная физиология позвоночных очень эффективна, когда тело требуется согреть, но не справляется с избытком тепла. Уже по этой причине гиганты, вероятно, были обречены. А мелкоразмерные растительноядные из динозавров не получились, видимо, в силу недостаточной температуры тела для переваривания волокнистой пищи: манирапторы, которые смогли перейти на «зеленые корма», все равно имели массу от 30 до 3000 кг; «грызунов» и «зайцев» из них не вышло. Здесь их и обошли синапсиды, не только сумчатые и плацентарные млекопитающие (грызуны, зайцеобразные, опоссумы способны жевать растительную пищу и поглощать значительные ее объемы по сравнению с собственной массой тела), но и различные юрско-меловые группы — эутриконодонты (*Eutriconodonta*), многобугорчатые (*Multituberculata*), симметродонты (*Symmetrodonta*), эгиалодонты (*Aegialodontia*). В названиях всех этих групп отражено строение их разных, но эволюционно продвинутых зубных систем с хорошим смыканием при наличии на жевательной поверхности разных терок — бугорков, которые позволяли перемалывать пищу, чтобы та быстрее усваивалась. Кроме того, постоянная температура тела способствовала развитию нервной системы и крупного головного мозга, способности быстрее и дальше двигаться. Единственным исключением среди диапсид стали веерохвостые птицы, у которых тоже развилась терморегуляция высокого уровня, сопряженная с энергетически затратным способом перемещения — полетом. Одновременно, несмотря на небольшие размеры многих видов, птицы приобрели способность переваривать растительную пищу, хотя зубов лишились полностью. Их роль приняли на себя мускулистый зоб и «желудочные камни» — гастролиты, которые заглатывают крупные пернатые.

Другой важной особенностью нового леса была ветвистость покрытосеменных деревьев. У голосеменных, по сути, есть один ствол, окруженный тонкими и нередко колючими веточками, а деревья с многочисленными крепкими ветвями создали прекрасную среду для эволюции птиц, ящериц, змей и древесных млекопитающих (рис. 33.2e). Первые сумчатые и плацентарные (об их бурном развитии в позднемеловую эпоху свидетельствуют и молекулярные данные), судя по строению кисти и стопы, представляли собой древесные формы. Примечательно, что птицы, летучие мыши и плацентарные млекопитающие-древотопы отличаются большей продолжительностью жизни, чем наземные виды сравнимой массы, поскольку меньше особей гибнет в зубах и когтях хищников. Птерозавры, за единственным известным исключением, на деревьях не освоились, а настоящие динозавры, несмотря на все четыре крыла, так и не научились хорошо летать — только планировали. И змеи, и млекопитающие, судя по ископаемому содержимому их желудков, нападали на гнезда ящеров, спускаясь с деревьев. На Мадагаскаре мелких островных динозавров могли «обидеть» даже лягушки: при массе 4,5 кг и ширине черепа 0,1 м вельзевуловы жабы (*Beelzebubo*) кусали с силой до 2200 Н (как современный лев или тигр). Ведь динозавры, в силу ограничений размеров яиц, толщина скорлупы которых, чтобы сохранять проницаемость для газов, не могла наращиваться бесконечно, вылуплялись очень мелкими: у далеко не самой большой самки завропода (4000 кг массой) детеныш был в 2500 раз мельче взрослой особи (у африканского слона эта разница на два порядка меньше). И подрастающий динозавр долгое время вынужден был конкурировать с соразмерными ему, но более активными и сообразительными млекопитающими. Да и сами яйца могли оказаться легкой добычей, поскольку, судя по суточным линиям роста на зубах зародышей, развивались те медленно — за 80–170 дней (а не за 11–85 дней, подобно современным птицам). Не исключено, что именно из-за постоянной опасности потерять потомство у самых поздних завроподов начались задержки с кладкой яиц: в отложениях того времени (70 млн лет назад) возросло число яиц с многослойной скорлупой, из-под которой детеныши проклюнуться не могли. А такая скорлупа образуется при передержке яйца в утробе матери.

Кроме того, покрытосеменные обеспечили птиц и млекопитающих не только надежным укрытием, но и разнообразной пищей. Пернатые существа, подобные длиннохвостому, как динозавр, чжэхольорнису (*Jeholornis*), и первые настоящие птицы нашли на деревьях новый источник пропитания — плоды. Хотя те и были всего от 0,1 до 8,3 мм величиной, но уже обросли сочной мякотью.

На этом роль покрытосеменных в преобразовании планеты не заканчивается: их листовая опад разлагается быстрее (на 60%), чем, скажем, хвоя с более высоким содержанием лигнина. В почве повышается содержание гумусовых кислот, которые вместе с микоризальными выделениями ускоряют изъятие калия из одних минералов и формирование на их основе других. Кроме того, возник новый тип растительно-грибных взаимоотношений — эктомикориза, свойственный именно покрытосеменным деревьям (и отчасти хвойным современных групп). В эктомикоризе грибы полностью формируют абсорбционную поверхность корневых волосков, максимально ускоряя разложение минералов и поступление микроэлементов в растительные ткани. Поскольку площадь соприкосновения активной поверхности с горными породами возрастает от пяти до семи раз, например,  $\text{Ca}^{2+}$  извлекается из базальтов в два раза быстрее, чем при воздействии арбускулярной микоризы. Именно к этому времени (80–60 млн лет назад) приурочены очередной резкий рост доли смектитов-каолинитов и убывание доли иллитов-хлоритов среди глинистых минералов, отражающие усиление биогенного выветривания горных пород. Обновляется зеленый наряд тоже чаще, и накопленные в растительных тканях азотистые и другие биогенные вещества гораздо быстрее возвращаются в почву, удобряя ее и тем самым опять же ускоряя развитие самих цветковых. И не будем забывать, что более совершенное жилкование и расположение устьиц позволили им резко повысить продуктивность, т.е. производить больше зеленой массы при меньших, чем у голосеменных, папоротников и прочих наземных растений, затратах воды и углекислого газа. Азотистые и фосфорные соединения цветковые запасают в больших объемах, чем голосеменные. Поэтому сообщества голосеменных создают лишь бедные почвы, где обитают малоактивные животные-деструкторы, а покрытосеменные — почвы, богатые гумусом и порождающие чрезвычайно разнообразный животный мир. Более того, обильные корма, которые получали жующие динозавры и млекопитающие, вероятно, сказались на увеличении объемов навоза. (Копролиты, конечно, сохраняются не настолько часто, чтобы оценить прирост этого естественного удобрения, но обращает на себя внимание появление в то время жуков-навозников, что подтверждается и палеонтологическими, и молекулярными данными.) Поскольку почвенные биогенные вещества в конечном счете оказываются в озерах и океане, меняется и водная биота. В стоячих пресных водоемах почти исчезли прежние группы насекомых, ракообразных и рыб.

Океан не сразу совладал с избыточным стоком биогенов: началось «цветение» цианобактериального и водорослевого планктона (кроме нуждавшегося в прозрачных водах известкового нанопланктона, который как раз на время почти исчез), возникли заморные явления, известные как «океанические бескислородные события», что вело к вымиранию одних групп организмов и распространению других. Так, на время исчезли приспособленные к прозрачным олиготрофным водам коралловые рифы, уступив место гигантским двустворкам — рудистам и иноцерамам (рис. 33.2з, 33.3а). (Впрочем, последние тоже процветали недолго, не выдержав новой, поздне меловой, вспышки водорослевого планктона, главным образом динофлагеллят.) Как всегда, погребение избыточного органического вещества, выразившееся в сдвиге изотопной подписи  $\delta^{13}\text{C}$  на +2‰, за 2,5 млн лет вывело из оборота порядка  $8,1 \times 10^{17}$  кг углерода. Избытком растительного детрита смогли воспользоваться даже самые глубоководные сообщества, где появились многочисленные и разнообразные следы графоглиптидного типа (*Graphoglyptida*, от греч.  $\gamma\rho\acute{\alpha}\phi\omega$  — чертить и  $\gamma\lambda\acute{\iota}\phi\omega$  — вырезать), представлявшие собой замысловатые системы тонких (менее 2 мм в диаметре) трубчатых ходов, образующих закономерные ячеистые или спиральные сети (рис. 33.2ж). В них обильный детрит разлагали серные или другие хемоавтотрофные бактерии, а культивировавшие их животные питались продуктами разложения. Повышение температуры поверхностных вод, чему тоже способствовали «цветение» и гибель понижающих температуру групп планктонных водорослей, вероятно, вело к вымиранию морских ящеров и крупных акул, которым труднее стало бороться с перегревом тела. Им на смену пришли разнообразные костистые рыбы. Так или иначе были затронуты все морские обитатели, включая сидевших на морской диете птерозавров. Вместе с отмершей бактериальной и водорослевой органикой на дно океана уходил использованный водорослями углекислый газ, падение содержания которого в атмосфере создавало благоприятные условия для цветковых, но не для других растений. (Отчасти с этой проблемой справились лишь хвойные, чьи листья-иголки — это, по сути, концентрированные жилки, но увы, практически без листовой мякоти, т.е. малопродуктивные.)

Таким образом, причиной мел-палеогенового кризиса оказался не гигантский 20-километровый в поперечнике астероид, а устьица и жилки, органы дыхания и распределения воды у растения размером в миллиарды раз меньше. Можно сказать и по-другому: новые технологии опрокинули мощнейшие «силовые структуры», казалось бы, незыблемые...

Дальнейшему, кайнозойскому, успеху покрытосеменные обязаны второй по значимости инновации — цветку, органу размножения, выделяющемуся запахом и цветом и привлекательному для потенциальных опылителей. Однако на первых порах более значимыми для эволюции покрытосеменных были именно органы фотосинтеза, а цветки, у которых еще не развился околоцветник, не превышали 7 мм в поперечнике. В этой размерной категории они оставались до конца мелового периода, и лишь в кайнозойскую эру развернулась яркая коэволюция покрытосеменных и опылителей, которые появились в первую очередь среди крылатых животных (рис. 33.2д). Птицы и насекомые способны различать довольно широкий спектр оттенков, а насекомые обладают еще и способностью видеть ультрафиолетовую часть спектра; некоторые могут различать цвета в сумерках.

Насекомые помогали растениям, правда другим, размножаться уже в пермском периоде, хотя в основном они пыльцу просто ели. По мере становления гильдии опылителей нектароносными органами размножения, похожими на цветок, обзавелись уже многие голосеменные — гнетовые, саговники, беннеттиты, пентоксилиевые и хейролепидиевые (вымершая группа хвойных), а также кейтониевые (семенные папоротники). Но наиболее приспособленная к переносу насекомыми пыльца возникла у цветковых. Нектар, вероятно, тоже появился не сразу: поскольку цветковым необходима была клейкая влажная среда для улавливания и прорастивания пыльцевых зерен, у них начала выделяться рыльцевая, или опылительная, жидкость, состоящая из сахаров, аминокислот и жиров — очень даже привлекательный для питания набор. А чтобы непрошеные на тот момент гости не оставили само растение без необходимой слизи, пришлось «делиться» — вырабатывать ее в больших объемах. (Не исключено, что первые кровососы могли возникнуть именно среди потребителей нектара, для поиска которого требуются терморцепторы: ведь температура нектара благодаря реакциям брожения выше температуры окружающей среды, как и у теплокровных животных.)

Древних потребителей нектара (и по совместительству опылителей) можно распознать по наличию пыльцы в кишечнике или на щетинках, покрывавших тело, а также по длинному трубчатому хоботку, пригодному для всасывания нектара. Неслучайно одна из групп двукрылых опылителей именуется длиннохоботницы. В конце мелового периода к этой гильдии принадлежали также скорпионницы, сетчатокрылые, мелкие пилильщики и трипсы; переносить пыльцу были способны и некоторые листогрызущие насекомые — жуки, кузнечики и палочники. Многие из них, вероятно, и перешли на цветковые с голосеменных, которые либо вымерли, либо их разнообразие резко сократилось. Тех насекомых, которые не изменили своим хозяевам, ждала похожая участь: скорпионницы и сетчатокрылые, например, сегодня далеко не так разнообразны и многочисленны, как в мезозойскую эру. В палеогеновом периоде гильдия опылителей резко расширилась за счет важнейших групп — общественных пчел и булавоусых бабочек, позднее к ним присоединились птицы (колибри, нектарницы и некоторые другие мелкие пернатые) и млекопитающие (опоссумы, летучие мыши и др.).

Развитие цветковых, в свою очередь, вызвало в кайнозойскую эру «взрывной» рост разнообразия насекомых и позвоночных, особенно зеленоядных и по-своему освоивших питание древесиной. У перепончатокрылых, бабочек и двукрылых развились новые, совершенные механизмы полета, позволяющие развивать частоту взмахов крыльев до 60 Гц и выше, совершать воздушные маневры за считанные миллисекунды или дальние сезонные перелеты. Без такого энергетика, как нектар, столь затратные перемещения вряд ли были бы возможны.

Возникло много новых групп, включая общественные (жуки-короеды, термиты и муравьи), которые перерабатывают огромные объемы старой древесины и листьев. Конечно, ни взрослые насекомые, ни их личинки древесиной не питаются — даже свежие древесные ткани им не по «зубам», точнее не по жвалам. Помогают им в этом офиостомовые грибы из класса сумчатых. Задача же насекомых — измельчить своими жвалами растительные ткани и тем самым обеспечить грибы большим объемом корма и создать условия для их развития, своего рода грибные фермы (очень, кстати, похожие на те, что создают люди). Такими фермами и являются

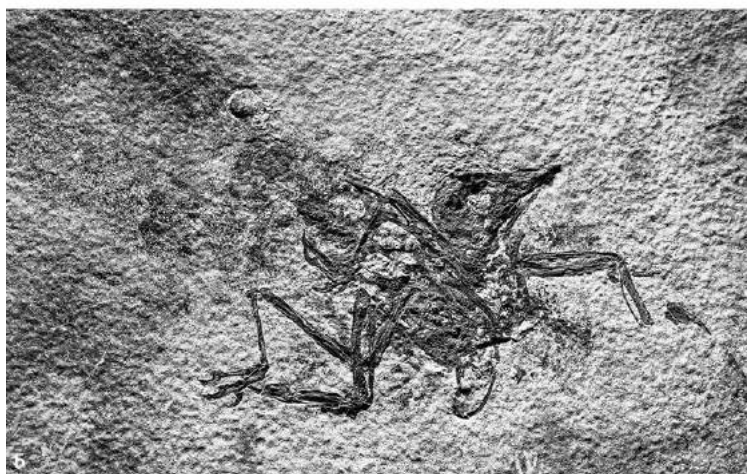
замысловатые галереи короедов, подземные многоуровневые и многокамерные «дворцы» муравьев-листорезов и термитов.

На «плантациях» грибы не только разлагают клетчатку на легкоусвояемые короткоцепочечные сахара, но и обезвреживают ее от обильных и опасных для насекомых растительных ядов — танинов, терпенов и др. А насекомые берегут свои угодья от круглых червей и клещей, других — сорных — видов грибов. Муравьи-листорезы из касты садовников даже обрабатывают посадки пестицидами: на их покровах развиваются бактерии, которые выделяют антибиотики, подавляющие рост вредных для грибов бактерий. Покидая родительский дом, молодой жук уносит кусочки грибницы и споры в особых карманах — микангиях, скрытых в основании жвал и ножек. Забирает с собой небольшой комочек с полным набором рассады и юная муравьиная матка, чтобы основать свою собственную колонию. Познакомились насекомые с грибами еще во времена динозавров, по меньшей мере 140 млн лет назад — таков возраст древнейших галерей короедов. Вероятно, сначала грибы пользовались насекомыми для расселения от одного дерева к другому. С тех пор эти две группы организмов настолько сжились друг с другом, что некоторые виды грибов только в гнездах насекомых и встречаются. Можно сказать, что подобные сообщества насекомых по сложности организации уподобились желудку жвачных, только желудок этот находится снаружи от хозяев, для которых переваривает пищу.

С распространением широколиственных покрытосеменных в жаркую эоценовую эпоху стало нарастать разнообразие насекомых, чье развитие происходит в фотосинтезирующих тканях: все больше появлялось минирующих бабочек, мух (*Agromyzidae*) и жуков-долгоносиков, а на корнях обжились личинки цикад и жуков-щелкунов. Палочники не только поедали листья, но и научились «растворяться» среди них, подражая очертаниям и, видимо, окраске листовой пластины или черешка, а пчелы-листорезы, чья работа распознается по правильным вырезам на листьях, начали строить из этого материала гнезда для личинок. За всем этим прожорливым многообразием пытались поспеть проворные хищные жуки, двукрылые, сетчатокрылые и муравьи. Споро пополнялись ряды паразитических перепончатокрылых. Хотя муравьи появились в меловом периоде, они составляли менее 0,05% от числа ископаемых особей в местонахождении, и лишь в середине эоценовой эпохи их доля выросла до 30–80%. Зато в позднемеловую эпоху эти перепончатокрылые породили удивительных хищников: у муравьев-ловушек (*Naidomyrmex* и ему подобные), сидевших в углублениях коры, от длинного выроста над челюстями вниз отходила тонкая чувствительная щетинка, и стоило какому-нибудь мелкому существу ее задеть, как страшные серповидные загнутые вверх челюсти срабатывали, словно капкан.

У муравьев с цветковыми растениями сложились особенно тесные взаимоотношения: они не только их опыляют, но и работают, словно настоящие садовники, подбирая опавшую листву, разрыхляя почву и внося удобрения. Там, где проложили свои тропинки эти общественные насекомые, даже многообразие растений возрастает. По объемам потребления растительных тканей насекомые и другая беспозвоночная мелочь (клещи, многоножки, круглые черви и улитки), вероятно, сравнялись с четвероногими позвоночными. К этому времени разнообразие животных на суше, вероятно впервые (и навсегда), превзошло разнообразие обитателей морей.

В эоценовую эпоху цветковые достигли пика разнообразия в размерах плодов и семян (рис. 33.2в). Одновременно выросло и «поголовье» фруктоядных птиц (трогонообразные, козодоеобразные, птицы-мыши, попугаи), грызунов и приматов, которые способствовали расселению растений, перенося семена в своих желудках (рис. 36.2а, б). Несколько позже, в олигоценовую эпоху, к ним добавились другие группы птиц и летучие мыши, питающиеся плодами. В итоге «фруктовые» деревья составляют от 22 до 56% в лесах умеренных широт и 70–94% — в тропиках, где именно позвоночные, питающиеся плодами, преобладают среди древесных обитателей.



**Рис. 36.2.** Фруктоядные птицы: а) серый турако, или бананоед *Corythaixoides concolor*; р. Фиш, Намибия; б) птица-мышь *Celericolius acriala*; эоцен (52 млн лет); шт. Вайоминг, США (Филдсовский музей естественной истории)

Фруктоядные птицы и млекопитающие вместе с животными-опылителями и общественными муравьями и термитами создали причудливое сообщество дождевого тропического леса, сохранившееся ныне только в экваториальной Южной Америке и Африке, Юго-Восточной Азии и на северо-востоке Австралии (рис. 36.3). В эоценовую эпоху такие леса были распространены гораздо шире, а существенную роль в них, как и сейчас, играли пальмы. Соперничая за скудный свет, травы и кустарники поползли по деревьям. Совершенная водопроводящая система цветковых дала жизнь настоящим вьюнам и лианам. Сидя на «шее» у других и зачастую высасывая их соки, обильные лианы и эпифиты (бромелиевые, орхидные и другие) повисли многоярусными гирляндами. Благодаря эпифитному образу жизни папоротники обрели «вторую молодость» — вновь стали одной из самых разнообразных групп (рис. 36.3б). В дождевом лесу у каждого растения есть свои особые опылители (пчелы, птицы, рукокрылые, некоторые сумчатые). Многоярусность и своего рода микросообщества животных, виды которых обслуживают один-единственный вид дерева или кустарника, и предопределили удивительное разнообразие дождевого леса. А дождевой тропический лес создал свой микроклимат, почву и практически безотходное производство. Через устьица широколиственные породы испускают газ-изопрен ( $C_5H_8$ ): этот побочный продукт фотосинтеза подавляет приземный озон, разрушающий мякоть листьев. При этом изопрен распадается на муравьиную и уксусную кислоты. Муравьиная кислота, которой в одной Амазонии вырабатывается  $5 \times 10^8$  кг в год, разлагает отмершие растительные ткани и возвращает накопленные питательные вещества в

оборот. Термиты, распространившиеся в эоценовую эпоху, уничтожают оставшуюся подстилку, поставляя при этом значительные объемы метана в атмосферу (среди современных природных источников этого парникового газа они занимают второе место после бактериальных болотных сообществ и опережают даже метангидраты). Плотные поверхностные сплетения корней впитывают микроэлементы, как только они высвобождаются разрушителями. Немного уходит в грунтовые воды.

Почвы остаются малопродуктивными, и неокисленное органическое вещество в этом сообществе практически не накапливается, поэтому пресловутое выражение «легкие планеты» к дождевому лесу не относится. Из этого не следует, что такие леса можно спокойно сводить под корень: они оказывают важнейшее влияние на увлажнение континентов. Скажем, мельчайшие (менее 0,15 мкм в диаметре) частицы, основу которых составляет калиевая соль, плавающая в плотном окутывающем Амазонскую сельву тумане, служат затравкой для образования дождевых капель. Конечно, калий может попасть в атмосферу с испарениями океана или во время лесных пожаров вместе с сажой, но наряду с ионами хлорида и калия эти частицы содержат обильные грибные споры. Так сообщество дождевого леса само обеспечивает влажные условия, необходимые для существования, и поддерживает влажность на планете, питая дождевые облака и величайшие реки мира.



**Рис. 36.3.** Папоротники дождевого тропического леса: а) древовидный *Cyathea arborea*; о. Пуэрто-Рико; б) эпифит *Platycerium grande*; о. Ланкави, Малайзия





Дождевой тропический лес — только один из важных растительных биомов суши. Мангровые леса современного типа тоже сложились в эоценовую эпоху на берегах умиравшего океана Тетис. Собственно мангровы — это несколько десятков родов и видов деревьев, составляющих основу сообщества, рискнувшего вступить в противоборство с морской стихией и отвоевывающего у океана клочки суши (рис. 36.4). Практически все они, включая черную и красную мангровы (*Avicennia*, *Rhizophora*), а также бругиеру, цериопс, канделию (*Brugiera*, *Ceriops*, *Kandelia*) и мангровый папоротник (*Acrostichum*), появились в ту эпоху. Преобладают в этом сообществе именно деревья — на них приходится почти половина разнообразия, а на долю эпифитов — менее 10%. Мангровы свешивают длинные (до 30 см) стручки и простирают толстые широкие кожистые листья, покрытые защитным восковым налетом, над волнами. Им не страшны соленые брызги, разрушающие клетки обычных наземных растений. Семена мангровы тоже сбрасывают прямо в соленую воду, где они и прорастают в далеко не гостеприимной для покрытосеменных среде. Некоторое время стручки, пропитанные с одного конца водонепроницаемым составом, болтаются, словно поплавки. После появления корешка и нескольких листьев мангровая поросль может покачиваться на волнах до года, пока не прильется к отмели. Еще через год росток вытянется на метр вверх и, выпуская опорные корешки, «пошагает» вдоль берега или прямо в море. Несколько таких растеньиц, переплетаясь, в состоянии ослабить приливо-отливные течения, а лесные массивы создают естественные барьеры на пути цунами, которые теряют до 20% своей энергии на 100 м зарослей. Вокруг мангров наслаиваются заиленные пески, и лес наступает, пусть и не быстро — по 0,02 м в год. Впрочем, для природы время не имеет значения. Поскольку растительных животных в манграх почти нет — слишком их листья и плоды ядовиты и жестки (на 20–30% состоят из

углерода), углерод уходит через детритную цепь: на каждой 1000 м<sup>2</sup> накапливается по 75 кг листового опада. На опад набрасываются сульфатвосстанавливающие бактерии, и через 7000–8000 лет образуется 10 м очень черного торфа: разлагая органическое вещество, микробы выделяют закись азота и сероводород, на окисление которых уходит весь кислород, попавший в грунт. В 3–5 мм ниже поверхности осадка его не остается совсем, так что деревьям приходится выставлять наружу многочисленные воздушные корешки.

Среди затопляемых во время прилива опорных и воздушных корешков сложилось разнообразное сообщество крабов, улиток и полуводных рыб, а среди ветвей — насекомых, ящериц, змей и обезьян. В сезон дождей погруженные в воду мангровые стволы и корни облепляют усонogie раки, двустворки-мидии и морские спринцовки, а между ними спасаются многочисленные стайки мальков и личинок креветок. Вместе сидячие обитатели подводных мангров многократно прокачивают сквозь себя морскую воду, выбирая из нее все мало-мальски съедобное и попутно осаждавая прочую взвесь. Благодаря этим уловителям мути и тормозящим снос более крупных частиц манграм в прибрежных водах могут существовать самые «чистоплотные» сообщества — коралловые рифы.



**Рис. 36.4.** Мангровый лес: а) воздушные корни красной мангровы *Rhizophora apiculata* с поселениями устриц; о. Ланкави, Малайзия; б) пневматофоры черной мангровы *Avicennia germinans* и колония манящих крабов *Uca mordax*; о. Пуэрто-Рико

Покрытосеменные леса благодаря мощному микоризальному выветриванию усилили сток питательных веществ в океан, что обеспечило фитопланктон удобрением. Последовал буйный рост планктонных водорослей. Так как они являются главными поставщиками затравки для сгущивания облаков, в чем водорослям помогал дождевой тропический лес, повысилось альbedo планеты. Одновременно упало содержание в атмосфере парникового углекислого газа, расходуемого на выветривание. (Далее падение только усиливалось: 12 млн лет назад доля CO<sub>2</sub> составляла 0,04%, 3 млн лет назад — 0,03%.) Так совместными усилиями водорослевый планктон и наземные цветковые, начиная с олигоценового периода (30 млн лет назад), стали понижать температуру на планете. Однако по одним лишь скачкам изотопной подписи углерода рост продуктивности фитопланктона уловить невозможно, требуются дополнительные индикаторы. Одним из них является барит (BaSO<sub>4</sub>), которого образуется тем больше, чем выше темпы поступления в осадок бария, а попадает этот биогенный металл на дно вместе с остатками фитопланктона, который его накапливает. Начало похолодания как раз совпадает с повышенным содержанием бария в олигоценовых морских отложениях.

Постепенное похолодание выдвинуло на место теплолюбивых лесов совсем другую растительность — травянистые сообщества (степь, саванна, прерия, пампасы, финбош, отчасти тундра и пустыня). Они-то и стали «визитной карточкой» второй половины кайнозойской эры — неогенового и четвертичного периодов (последние 23 млн лет) (рис. 37.1).



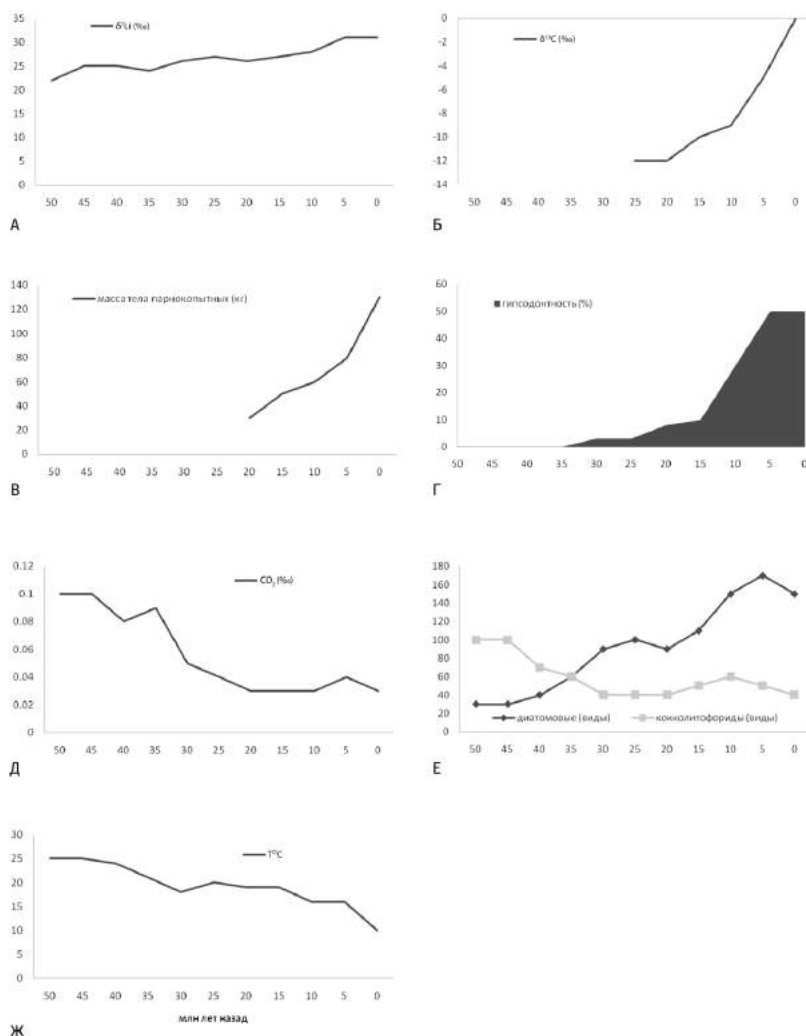
**Рис. 37.1.** Ковыльная степь; заповедник «Галичья Гора», Липецкая обл.

Общие изменения во всей биосфере, произошедшие в это время, сопоставимы со среднемеловым ценотическим кризисом, когда цветковые сильно потеснили голосеменные растения. Американский палеонтолог Хелен Таппан образно сравнила наземную и морскую биоту со средневековыми сюзеренами и вассалами, которые трапезничают за одним столом, но при этом последние сидят далеко от солонки и до драгоценной по тем временам соли им не дотянуться. Фитопланктон и другие морские организмы точно так же ограничены в доступе к главным биогенным элементам — азоту, фосфору, кремнию, круговоротом которых полмиллиарда лет управляют растения на суше. Поэтому любые сильные изменения в составе наземной растительности не могут не отразиться на состоянии морской биоты.

В отличие от деревьев, травянистые цветковые растения почти избавились в листовой пластинке от клеток, не осуществляющих фотосинтез. Лист стал тоньше, но как орган, накапливающий энергию и экономящий воду, гораздо эффективнее. При этом травы поразительно устойчивы к выеданию: у отравленных злаков корневище быстро производит новые листья и стебли. При умеренном «выпасе» зеленая масса не уменьшается, а прибывает.

Отказались травы и от мощного одревеневшего ствола, а чтобы выдерживать выедание и вытаптывание травоядными животными, стали вырабатывать в клетках и межклеточном пространстве многочисленные кремневые тельца — фитолиты (от греч. φύτον — растение и λίθος — камень) размером от тысячных долей до 0,15 мм. По сути, это мелкие острые осколки стекла, оставляющие царапины на зубах животных после пастыбы. По этим царапинам, а также по изотопной подписи азота и углерода в зубах и палеопочвах, собственно, узнали и о «выборе блюд» у древних травоядных, и о времени появления и распространения степных сообществ на разных континентах, а также об условиях, в которых они сложились (рис. 37.2б). (Травы, кстати, освоили малопродуктивные почвы и существенно расширили пригодные для жизни земли.)

У млекопитающих, существенную часть рациона которых составляют травы, на зубах образуется особенно много царапин, как, например, у шерстистого мамонта; у тех, кто больше налегает на веточный корм и плоды с косточками (подобно североамериканскому современнику мамонта — мастодонту), царапин меньше, но появляются ямки. Кроме того, у выедателей — тех, кто пасется, не поднимая головы (бизоны, лошади, носороги), в зубах заметнее присутствие тяжелых изотопов углерода и азота ( $^{15}\text{N}$ ). Зато в зубах скусывателей (таких, как олени) — млекопитающих, предпочитающих ощипывать листочки деревьев и кустарников, этих изотопов относительно мало. Поступают изотопы, конечно, вместе с кормом. Особенности изотопной подписи азота ( $\delta^{15}\text{N}$ ) определяются, прежде всего, микоризальным симбиозом растений и влажностью климата: чем он суше, тем беднее почвы азотом и тем круче задирается изотопная подпись, а в ряду травы — кустарники — деревья содержание тяжелого изотопа ниже у последних, поскольку на их обмен веществ существенно влияет микориза, накапливающая легкий изотоп. Самые низкие показатели  $\delta^{15}\text{N}$ , конечно, у полугрибов-полуводорослей — лишайников и, как следствие, у предпочитающих этот корм северных оленей. Есть свой изотопный сигнал у бобовых (акация, дрок, клевер, люпин, люцерна, астрагал). В их тканях соотношение  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  такое же, как в атмосфере, поскольку симбионты бобовых — азотфиксирующие бактерии (ризобии) — улавливают азот прямо из воздуха. Благодаря симбиозу бобовые не только себя обеспечили этим дефицитным в почве и минералах элементом, но и делятся им с другими членами травянистого сообщества, повышая продуктивность. Судя по ископаемым остаткам и данным молекулярного анализа, древовидные бобовые (акация и мимозы) были достаточно разнообразны уже в эоценовую эпоху, а травянистые, как и другая степная растительность, развернулись в миоценовую. Разница изотопных подписей «наследуется» и в тканях хищников, поэтому можно определить, кто на кого предпочитал охотиться. Причем, поскольку легкий  $^{14}\text{N}$  выводится с мочой, ткани животных с каждой последующей ступенью трофической пирамиды все больше «тяжелеют», примерно на 3,0–4,1%.



**Рис. 37.2.** Изменения изотопных подписей лития и углерода, массы тела и строения зубов копытных млекопитающих, разнообразия кокколитофорид и диатомовых и палеотемпературы в эоценовую-голоценовую эпохи (50 млн лет назад — ныне): а) изотопная подпись лития; б) изотопная подпись углерода; в) масса тела парнокопытных млекопитающих; г) строение зубной коронки копытных млекопитающих; д) содержание углекислого газа в атмосфере; е) разнообразие кокколитофорид и диатомовых — морского известкового и кремневого фитопланктона соответственно; ж) палеотемпература

Изотопная подпись углерода в тканях цветковых позволяет узнать, как именно у них происходил круговорот этого элемента. Дело в том, что деревья, большинство кустарников, а также травы прохладного (18–24 °С) и влажного климата (большинство бамбуковых, мятликовых, рис и его родственники) нуждаются в легком изотопе углерода, поэтому их ткани обеднены тяжелым изотопом. Травы жаркого и сухого климата (32–35 °С) с резкими сезонными перепадами, высоким уровнем освещенности, а также растущие на засоленных почвах, довольствуются любыми углеродными изотопами. По заметной разнице в изотопной подписи углерода (около  $-26,5 \pm 3\%$  — у первых и всего  $-12,5 \pm 3\%$  — у вторых) можно определить, каким именно травам принадлежали растительные остатки. Учитывая поступательное снижение уровня углекислого газа в атмосфере, они приняли своевременные меры и, обходясь малым числом устьиц, меньше теряют влаги. А благодаря новой цепочке фотосинтетических реакций, идущих без фракционирования углеродных изотопов, такие травы не только получили прибавку органического вещества, но и выживают в засуху. К этим растениям, приспособленным к жизни при пониженном содержании двуокиси углерода в атмосфере, относятся многие злаковые, включая важные для человечества культуры — просо, сорго и кукурузу, а также амарант и сахарный тростник.

У большинства наземных растений в фотосинтезе ведущую роль играет цикл Кальвина, в котором углекислый газ включается в органическое вещество. В начале цикла молекула  $\text{CO}_2$  объединяется с рибулозо-1,5-дифосфатом и молекулой воды, и образуется две молекулы

3-фосфоглицерата с тремя атомами углерода каждая. Поэтому такие растения относят к группе С3. В клетках листовой мякоти реакция катализируется ферментом рибулозодифосфат-карбоксилазой/оксигеназой (рубиско), который при низком уровне двуокиси углерода или в жарком климате перестает распознавать, что за молекула перед ним — углекислый газ или кислород. Растения начинают дышать в дневное время — поглощать кислород вместо двуокиси углерода, при этом тратится энергия, теряются молекулы CO<sub>2</sub>, захваченные ранее, и в итоге продуктивность может упасть на 40%.

Травы саванн и прерий пошли другим — С4-путем: у них CO<sub>2</sub> сначала присоединяется к фосфоенолпирувату с образованием 4-углеродного оксалоацетата. При этом цикл Кальвина осуществляется в клетках обкладки водопроводящих пучков (плотность которых у этих трав выше), а С4-цикл (Хэтча — Стэка) — в клетках листовой мякоти. Иначе говоря, они отказались от специализированных покровных клеток, превратив их в фотосинтезирующие, и одновременно изолировали центр, где осуществляется цикл Кальвина, от устьиц. Такая анатомия, когда разные углеродные циклы протекают в разных клетках, препятствует потерям углекислого газа и замедляет прохождение (диффузию) его молекул (0,3–0,8 см/с против 28 см/с): больше молекул усваивается. В результате С4-растения запасают значительно больше углекислого газа (40–85 мг/дм<sup>3</sup> в час против 1–50 мг/дм<sup>3</sup> за то же время у С3-растений). Кроме того, их фермент (фосфоенолпируват-карбоксилаза) захватывает исключительно молекулы CO<sub>2</sub>, благодаря чему теряется вдвое меньше воды (300–400 г на 1 г сухого вещества против 700–1000 г). С этим всем и связаны повышенная урожайность, малая чувствительность к высокой температуре воздуха и засухостойкость этих цветковых. Хотя травы саванн и прерий представляют 3% общего видового разнообразия наземных растений, они составляют пятую часть растительного покрова и на их долю приходится четверть продуктивности. Таким образом, С4-растения способны прокормить больше животных. (А ныне стали важнейшими культурами для производства пищи и биотоплива.)

Саванные травы — не единственные растения, сумевшие приспособиться к нынешней атмосфере. (И кстати, между собой они не родственные: С4-растения независимо возникли в шести центрах происхождения на всех континентах, кроме Антарктиды, и представляют собой более 60 самостоятельных эволюционных линий.) К другой группе принадлежат кактусы и еще некоторые суккуленты (толстянка, алоэ, агавы, «живые камни» Южной Африки), сумевшие наладить свой тип фотосинтеза — САМ (аббревиатура от англ. Crassulaceae acid metabolism — кислотный обмен веществ по типу толстянковых) в очень засушливых условиях. Цикл Кальвина и С4-цикл у них осуществляются в одних и тех же клетках, но в разное время суток, и газообмен усиливается по ночам, благодаря чему сберегаются и влага, и углекислый газ. Именно потому эти растения и породили огромное разнообразие форм в самых, казалось бы, неподходящих условиях.

Но вернемся к фитолитам: эти кремневые иголки свидетельствуют о том, что основные группы травянистых покрытосеменных — бамбуковые, мятликовые (злаки), родственники риса — зародились в олигоценовую эпоху, но стали фоновым ископаемым материалом с распространением степных сообществ во второй половине миоценовой. Тогда же резко (до 50%) возросла доля травоядных млекопитающих с гипсодонтными зубами (с высокой коронкой) по сравнению с обладателями мезо- и брахидонтных зубов (с низкой коронкой). («Лошадиные» зубы — это и есть гипсодонтные.) В гипсодонтных зубах и «застряли» изотопы, характерные для С4-трав (рис. 37.2б, г).

Гипсодонтные зубы, в которых, как в зубах жующих динозавров, существенную роль играет цемент, заполняющий впадины между бугорками, выдерживали сильное стачивание при жевании волокнистой пищи вперемешку с фитолитами и песком. Иначе такой наждачный порошок быстро истирал бы эмаль. На срезе подобный зуб напоминает складчатую структуру булата да и по твердости мало чем уступает этой, в несколько слоев прокованной, стали.

Подобно тому как в эоценовую эпоху началась тесная коэволюция костных рыб и шестилучевых кораллов, в миоценовую последовала коэволюция копытных, некоторых других групп млекопитающих, способных пережевывать и переваривать грубоволокнистую пищу, и трав (сначала С3, а потом и С4). Последние отличаются особенно высоким содержанием фитоцитов. С распространением таких трав быстро стало нарастать разнообразие гну, ориксов, газелей, вилорогов, буйволов, быков, бизонов и родственных им полорогих, а также некоторых

олений, гиппопотамов, свинообразных, верблюдов, лошадей и тапиров. (В зубах всех этих млекопитающих больше тяжелого изотопа углерода, а их остатки приурочены к отложениям, сформировавшимся в ландшафтах, где могли преобладать C4-травы и, конечно, накопились их фитолиты.)

Многие из этих травоядных копытных — лошади, носороги, верблюды, полорогие, олени, различные группы антилоп, свиньи, жирафы, неполнозубые (броненосцы и ленивцы), а также полностью вымершие копытные Южной Америки — нотоунгуляты (*Notoungulata*, от греч. νότος — южный и лат. *ungulatus* — снабженный копытами) пережили сходные эволюционные перестройки: чтобы дать место длинным корням гипсодонтных щечных зубов и вместить расширенные резцы, челюсти и лицевая часть черепа у этих животных вытянулись, зубной ряд сместился вперед по отношению к глазницам и челюстному суставу, а мозговая коробка сдвинулась назад. Особенно усложнились щечные зубы у поздних хоботных — слонов и мамонтов, превратившись в терки с поперечными гребнями.

Поскольку травы богаты клетчаткой и волокнами, для переваривания потребовался вместительный и сложный кишечный тракт, который, как мы уже выяснили на примере позднепалеозойских рептилий, можно уместить только в большом теле. Крупные животные переваривают дольше и успевают извлечь все ценное даже из самой грубой пищи, которую помогает разлагать и сбраживать кишечная микрофлора. У многих непарнокопытных, хоботных и грызунов брожение происходит в толстой кишке, поэтому их называют заднекишечными. Большинство парнопалых, некоторые сумчатые, приматы и древесные ленивцы — переднекишечные, они переваривают пищу в огромных складчатых отделах желудка. У взрослой коровы емкость только одного из этих отделов — рубца — достигает 100–250 л, и в каждой тысячной доле литра рубцовой жидкости проживает 15 млрд и более бактерий. (По сути, корова, как и другие травоядные, потребляет не столько растительную пищу, сколько бактериальные белки.) Заднекишечные непарнокопытные переваривают обильный грубый корм быстро. Жвачные усваивают пищу медленнее, но, поскольку их «передние» ферменты разрушают клетчатку, извлекают больше энергии из того же объема пищи. При этом не обязательно отрачивать тушу свыше тонны весом. (Сухопутные гиганты — носороги и хоботные — заднекишечные.) Кроме того, способность питаться худшими кормами позволяет парнопалым не слишком зависеть от сезонной продуктивности трав. Их избирательность в еде тоже имеет преимущество над неразборчивостью лошадей. Итог — больше видов на единицу площади, что стало особенно заметным в плейстоценовую эпоху с распространением трав C4-типа, когда разнообразие парнокопытных резко возросло, а лошадей — сократилось.

Увеличение размеров тела (рис. 37.2в) помогло копытным решить и другую задачу: травянистые угодья отличаются малой растительной массой на единицу площади, и в таких условиях приходилось полагаться не только на зубы, но и на ноги. При значительных увеличениях размеров миоценово-плейстоценовых травоядных по сравнению с лесными предками закономерно удлинились и их конечности, благодаря чему возросла ширина шага. А переход на более твердый грунт привел к сокращению пальцев в стопе и кисти до двух (у многих парнопалых и верблюдов) и даже до одного (у поздних лошадей, литоптернов среди нотоунгулят и некоторых кенгуру). В свою очередь, перераспределение нагрузки, обусловленное сокращением и слиянием скелетных элементов конечности (не только элементов кисти и стопы, но и предплечья и голени), позволило поднять темп ходьбы и бега.

В травянистых сообществах большие стада копытных не выедают растительность подчистую. Этому препятствует разнообразие видов. Каждый из них выбирает только свои травы и «подстригает» их на определенной высоте, а кроме того, в кишечнике разносит семена на десятки километров. Всхожесть многих семян после такой ферментации только увеличивается. Крупные травоядные млекопитающие, такие как хоботные и носороги, повреждают сомкнутый древостой и густые заросли кустарников, не позволяя им восстанавливаться во всей полноте. Так они создают условия для злаков и разнотравья на местах кормления. Кроме того, копытные с большой массой спасают степи от пожаров: в забавном ботсвано-южноафриканском фильме «Боги, наверное, сошли с ума» (1980 г.) бушмен не советует белым африканцам разводить костер, поскольку носорог обязательно прибежит, чтобы его затоптать. И действительно, между пожарами в саванне и белым носорогом, как показали наблюдения, есть определенная связь: этот вид, специализирующийся на травянистой растительности, выедает ее таким образом, что для

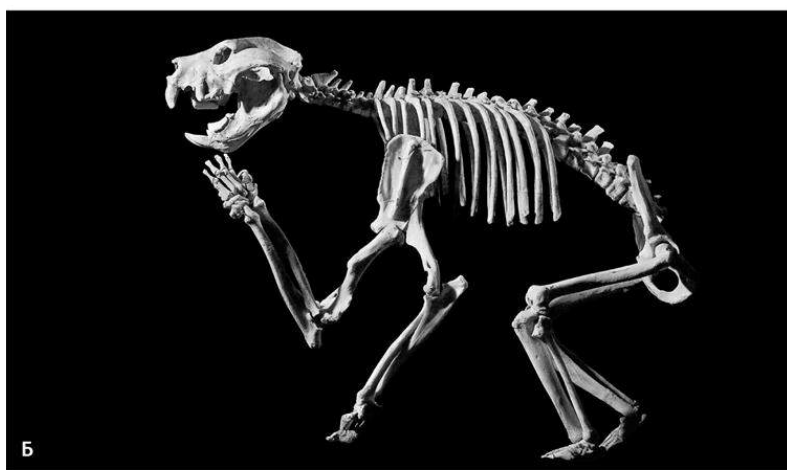
распространения пожара не остается достаточно горючего материала. В разное время помогают грызуны — хомяки, мыши, суслики и др. (рис. 37.3). Запасающие и норные виды особенно важны на открытых пространствах. Они создают в почве хорошо проветриваемые помещения, и по весне в их ходах прорастают надежно укрытые от холодов остатки семян. Причем даже 30 000 лет спустя, как это случилось со смолевкой узколистной, семена которой запасли в норках берингийские суслики. (Вырастить смолевку — современницу мамонта — смогли российские криобиологи под руководством Давида Абрамовича Гиличинского и Светланы Георгиевны Яшиной.) Однако норы важны не только для сохранения семян, но и для аэрации всего почвенного слоя, и норные грызуны сделались самыми мощными (по объемам вскапываемого субстрата) биотурбаторами на суше. Кроме них в этом деле участвуют некоторые насекомоядные (кроты — в Северной Евразии и Америке, златокроты — в Африке и сумчатые кроты — в Австралии), а также броненосцы в Новом Свете и вомбаты на Южном континенте. Современные вомбаты пробивают норы даже в твердой, пропитанной известковыми солями почве — калькрете; колония таких зверей занимает площадь до 1 км<sup>2</sup>, где отдельные особи роют со скоростью 4 м/ч на глубине до 3 м и оставляют туннели до 60 м длиной (рис. 37.4а). Превосходный гигантский вомбат (*Phascolonus*), величиной и обликом похожий на небольшого мишку с длинными когтями на сильных лапах, при массе до 250 кг и длине до 2 м, вероятно, мог выполнять еще больший объем подземных работ и являлся самым крупным наземным биотурбатором. Лишь некоторые, тоже вымершие, броненосцы приближались к нему по размерам.





**Рис. 37.3.** Камчатский сурик *Marmota camtschatica*, Центральная Чукотка

Наряду с копытными грызуны стали движущей силой степных сообществ и эволюционировали вместе с травами: в Северной Америке только род «серая полевка» образовал 217 видов и подвидов и всего за 1,5 млн лет, а в Южной за 3,5 млн лет возникло 180 видов хомяковых. Кроме них на Южно-Американском континенте с конца миоценовой эпохи развивалась своя группа кавиоморфных грызунов: американские дикобразы, морские свинки (от их местного имени — *Cavia* — и происходит название всей группы), агути, капибары, шиншиллы, хутии, нутрии и некоторые другие. (Одна из отличительных особенностей этих грызунов заключается в том, что часть их жевательной мышцы, крепящаяся к лицевому отделу черепа, проходит через большое отверстие в передней стенке глазницы.) У некоторых крупных кавиоморфных видов тоже сформировались гипсодонтные зубы, но у большинства зубы, кроме резцов, мелкие, что компенсируется двойным слоем эмали, а важные для жизни этих существ резцы растут постоянно, впрочем как и у других представителей этого отряда. Ныне 40% видового разнообразия млекопитающих приходится на грызунов.



**Рис. 37.4.** Сумчатые вомбаторфы; Южная Австралия: а) обыкновенный вомбат *Vombatus ursinus*; заповедник Клеленд; б) реконструкция скелета сумчатого льва *Thylacoleo carnifex* (длина 2 м); плейстоцен (90 000–70 000 лет); пещеры Наракурт (Южно-Австралийский музей, Аделаида)

В распространении семян соперничать с грызунами могут лишь ткачиковые птицы и некоторые другие воробьиные, снимающие до половины урожая. За последние 30 млн лет воробьиные составили две трети от общего числа современных видов. Зерноядных птиц сдерживают зоркие крылатые хищники и стремительные змеи — ужеобразные (60% видового разнообразия этих пресмыкающихся), а в Северной Америке — ямкоголовые гадюки (включая гремучих змей). Число и многообразие и тех и других возросло в миоценовую эпоху.

И конечно, в становлении травянистых сообществ большую роль сыграли насекомые. Пришло время пожирающих траву злаковых мушек, мелких цикадок и клопов, а также саранчовых. Саранча предварительно дробит стебли и листья челюстями, а далее в ее кишечнике бактерии высвобождают из растительной массы азотистые вещества и вносят витамин В: в почву опять же попадают готовые удобрения. («Грозой полей» саранча становится тогда, когда степное разнотравье превращается в монокультурные посадки.) Кoproфаги — жуки-навозники и навозные мухи (точнее, их червеобразные личинки — опарыши) научились успешно перерабатывать груды навоза, также превращая этот неизбежный продукт в удобрения. Благодаря их деятельности до 80–90% массы навоза изымается в первые недели, а потери азота снижаются с 80 до менее 15%. Вместе с личинками мух и крылатыми падальщиками — стервятниками жуки-могильщики и трупоеды споро убирают падаль. Отмершую растительность

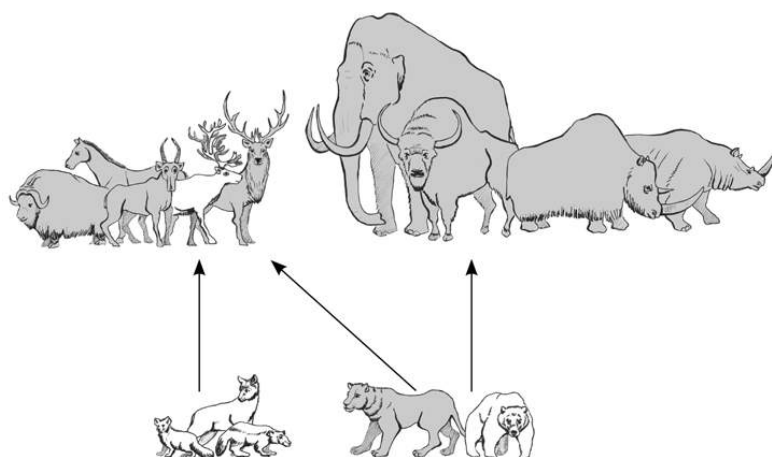
перерабатывают термиты (в саваннах) и жуки-чернотелки (в степях), но появились обе эти группы в меловых лесах (рис. 37.5). Следствием работы «тружеников невидимого фронта» становятся высокоплодородные почвы, такие как чернозем. А одиночные пчелы-опылители способствовали дальнейшему преобразованию разнотравья.



**Рис. 37.5.** Наземные термитники (высота до 4м); Северная Территория, Австралия

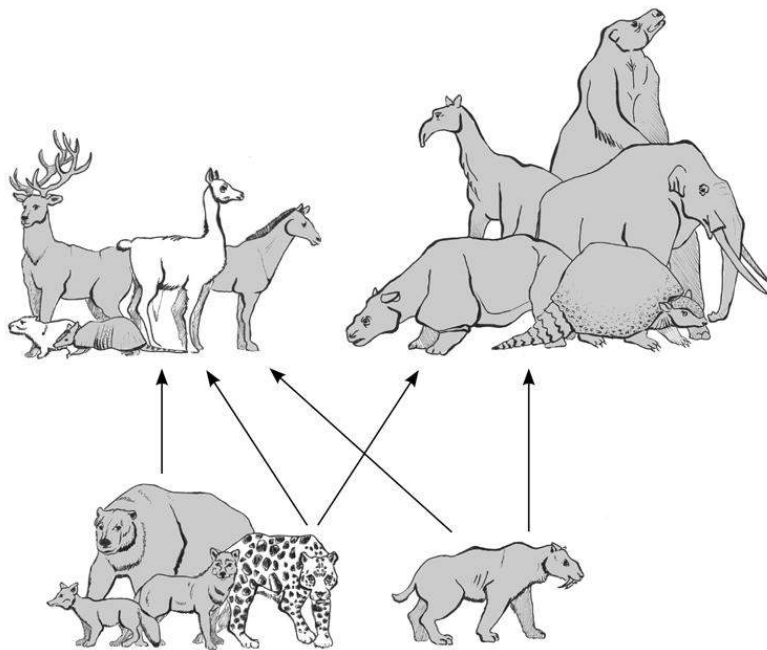
На всех континентах, кроме рано (более 30 млн лет назад) обледеневшей Антарктиды, травоядные отращивали зубы, учились быстрее бегать, прибавляли в весе. Хотя сходные ниши заняли достаточно разные животные, они в чем-то уподобились друг другу, поскольку кто-то должен был выполнять работу выедателей (собственно, тех, кто пасется, не поднимая головы) и скусывателей, питающихся листьями, ветками и древесным подростом (рис. 37.6). Даже в плейстоценовую эпоху, несмотря на суровый холодный климат и ледяной щит, покрывший треть суши в Северном полушарии, степная мегафауна процветала. В то время (2,58 млн лет назад) травянистые сообщества покрывали значительную часть суши там, где сейчас широколиственные и тропические леса, тайга. По бескрайним степям бродили несметные стада копытных и хоботных, на которых охотились огромные хищники, включая саблезубых кошек, расплодилось грызуны, змеи и воробьиные птицы.

В Приполярье и Заполярье Евразии обитали шерстистые мамонты, волосатые носороги, бизоны, овцебыки, сайгаки, северные олени и лошади, а в Европе, кроме них, эласмотерии (огромные однорогие носороги), туры, большерогие олени и пещерные медведи (последние были скорее растительноядными, чем даже всеядными); охотились на них волки, пещерные гиены и пещерные львы (рис. 37.6а, 37.7–37.16). (Львы и гиены в пещерах, в отличие от впадавших в спячку медведей, не жили, просто в таких условиях лучше сохраняются их остатки.) Жизнь в суровом климате привела к тому, что у этих животных появились сходные приспособительные признаки, например сложный волосяной покров; бурый жир, служивший энергетической подпиткой в случае бескормицы; возможно, молекулярные антифризы, как у мамонтов, у которых гемоглобин имел большее сродство к кислороду, что помогало дышать на морозе. Северные млекопитающие активнее использовали для добычи пищи зимой бивни, рога и копыта (все эти органы носят следы серьезного износа), чем их собратья, обитавшие в благоприятных условиях.

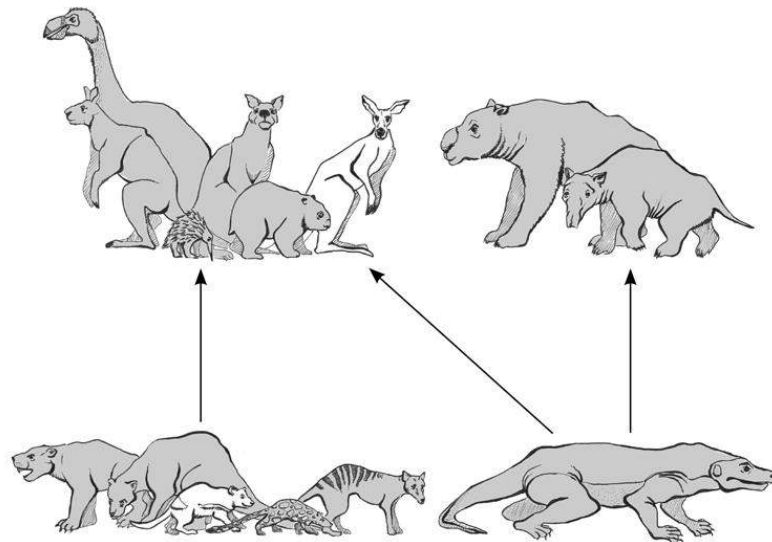


А

**Рис. 37.6.** Плейстоценовая степная фауна (50 000 лет); серым тоном показаны вымершие виды (художник София Шухова): а) Северо-Восточная Азия: растительноядные (менее 1000 кг) — овцебык *Ovibos pallantis*, лошадь *Equus ferus*, сайгак *Saiga tatarica*, северный олень *Rangifer tarandus*, благородный олень *Cervus canadensis*; растительноядные (более 1000 кг) — шерстистый мамонт *Mammuthus primigenius*, первобытный бизон *Bison priscus*, волосатый носорог *Coelodonta antiquitatis*, стефанорин *Stephanorhinus kirchbergensis*; хищники (менее 100 кг) — песец *Alopex lagopus*, волк *Canis lupus*, росомаха *Gulo gulo*; хищники (более 100 кг) — пещерный лев *Panthera spelaea*, бурый медведь *Ursus arctos*; б) Южная Америка: растительноядные (менее 1000 кг) — олень *Morenelaphus lujanensis*, капибара *Hydrochoeris hydrochoeris*, гигантский броненосец *Pampatherium tyrum*, лама *Lama guanicoe*, лошадь *Hippidion principale*; растительноядные (более 1000 кг) — токсодон *Toxodon platensis*, литоптерн *Masrauchenia patachonica*, гигантский ленивец *Megatherium americanum*, мастодонт *Stegomastodon platensis*, глиптодонт *Panochthus tuberculatus*; хищники (менее 100 кг) — короткомордый медведь *Arctotherium bonariense*, большая лисица *Dusicyon avus*, волк *Canis nehringi*, ягуар *Panthera onca*; хищники (более 100 кг) — саблезубый лев *Smilodon populator*; в) Австралия: растительноядные (менее 1000 кг) — короткомордый кенгуру *Sthenurus andersoni*, дроморнис *Genyornis newtoni*, гигантская ехидна *Zaglossus hacketti* (насекомоядное), гигантский короткомордый кенгуру *Procoptodon goliah*, гигантский вомбат *Phascolonus gigas*, большой красный кенгуру *Macropus rufus*; растительноядные (более 1000 кг) — дипротодон *Diprotodon optatum*, палорхест *Palorchestes azeal*; хищники (менее 100 кг) — сумчатый лев *Thylacoleo carnifex*, крысиный кенгуру *Propleopus oscillans*, большой сумчатый дьявол *Sarcophilus lanianus*, большая сумчатая куница *Dasyuroides achilpatna*, сумчатый волк *Thylacinus cynocephalus*; хищники (более 100 кг) — гигантский варан *Varanus (Megalania) priscus*



Б



В

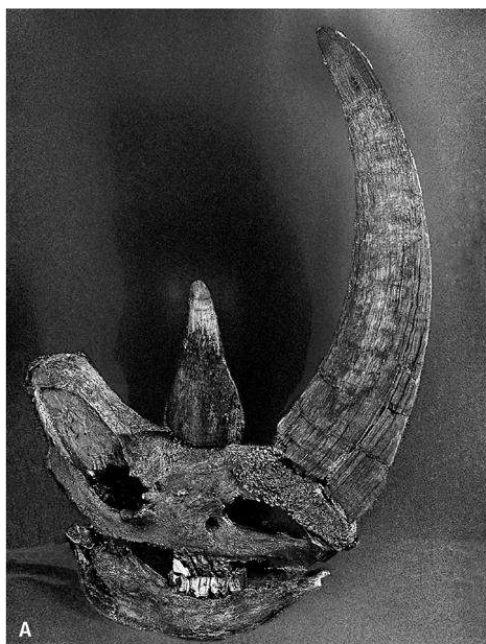
Северная Америка, хотя и сообщалась с Евразией, поскольку уровень моря упал из-за образования снежных шапок и возник широкий Берингийский мост, тоже отличалась своеобразием. Кроме мамонтов, бизонов, овцебыков, сайгаков и пещерных львов, пришедших в плейстоценовую эпоху из Азии, здесь сохранились реликтовые хоботные — мастодонты (*Mastodontidae*, от греч. *μαστός* — сосок и *οδούς* — зуб) и гомфотерии (*Gomphotheridae*, от греч. *γόμφος* — шкворень и *θηρίον* — зверь), больше питавшиеся веточным кормом. У древних мастодонтов щечные зубы несли не гребни, а отдельные похожие на сосочки бугорки; такие архаичные зубы сохранились у гомфотериев. Кроме того, у мастодонтов было две пары бивней: длинные — верхние и короткие — нижние. С юга по Панамскому перешейку добрались сюда южноамериканские мегазвери — гигантские ленивцы и глиптоноты (*Glyptodontidae*, греч. *γλύψή* — резьба и *οδούς* — зуб), а также дикобразы и последние американские сумчатые — опоссумы. Глиптоноты при длине до 4 м и массе до 2000 кг оделись в тяжелый наружный панцирь, их голову прикрывал костный шлем, а хвост был задраен в костные кольца и нес на конце шипастую булаву. Гигантские ленивцы, или мегатерии (*Megatheriidae*, греч. *μέγας* — большой и *θηρίον* — зверь), массой до 4000 кг, могли вставать на задние конечности, чтобы объедать высокие деревья, пригибая ветки длинными передними лапами с кривыми когтями и обрывая листья длинным языком (рис. 37.17). У тех и других были

огромные носовые полости с окостеневшей носовой перегородкой для крепления усиленной мускулатуры губ, которыми гиганты собирали траву. Еще здесь водились тапиры, верблюды и ламы, вилороги, пекари (свинообразные), а охотились на копытных и хоботных ягуар, пума, американский гепард (*Miracinonyx*), американский лев и саблезубая кошка — смилодон (*Smilodon*). Смилодоны вели очень нетипичный для кошачьих стайный образ жизни. Еще один местный вид — короткомордый медведь (*Arctodus simus*) — при массе около 1000 кг мог бы являться крупнейшим хищником среди когда-либо существовавших млекопитающих, и его размер был бы предельным для плотоядных животных с высокими темпами обмена веществ, но, судя по характеру стачивания зубов, это был всеядный зверь, активно потреблявший грубоволокнистую растительность.



**Рис. 37.7.** Шерстистый мамонт *Mammuthus primigenius*, мумифицированная голова югагирского мамонта; плейстоцен (18500 лет); Усть-Янский улус, Якутия (Музей мамонта, Якутск)

Многие из этих млекопитающих проследовали навстречу южным выходцам и практически уничтожили самобытную фауну Южной Америки, 50 млн лет надежно отделенную океанами от прочих континентов. Более активный Север одержал полную победу над медленным Югом. Из бывшего богатства уцелели лишь неполнозубые (ленивцы, глиптодонты, броненосцы и родственные им пампатории, муравьеды), кавиоморфные грызуны да несколько нотоунгулят — литоптерн макраухения (*Macrauchenia*), похожий на верблюда с хоботком, и немного напоминавший носорога токсодон (*Toxodon*). Несмотря на значительные утраты, в Южной Америке сохранилось высокое разнообразие именно мегафауны: более 80 видов массой свыше 100 кг, в том числе 20 «мегазверей» — более 1000 кг (рис. 37.6б). (Капибара *Neohoeus* достигала рекордного для грызунов веса — 110 кг.) Возможно, столь огромная биомасса здешних мегатравоядных была обусловлена относительно невысокими для млекопитающих темпами обмена веществ; жевали они тоже не лучшим образом: зубы имели, хотя и гипсодонтные, но с небольшой жевательной поверхностью.



**Рис. 37.8.** Волосатый носорог *Coelodonta antiquitatis*, плейстоцен; Якутия: а) череп; 100 000–15 000 лет (Музей «Ледниковый период», Москва); б) исследователь Иннокентий Павлов готовит чучело семимесячного детеныша; 33 000 лет; Абыйский улус (Якутское отделение РАН)

Самое необычное сообщество травоядных сложилось в Австралии, Новой Гвинее и Тасмании, представлявших тогда единый материк — Сахул (рис. 37.6в). На этом естественном «Ноевом ковчеге», пребывающем 45 млн лет в одиночном дрейфе, даже среди растений местные виды составляют более 80%. В сухих и иссушающих австралийских условиях в миоценовую эпоху сложились свои саванны. Частые пожары, периодически уничтожавшие всю растительность, вызвали к жизни весьма мудреные приспособления. Многие растения, например банксии, обзавелись плодами в грубой коже, которая лопается только в огне. Без нагрева они просто не размножаются и после пожара выглядят как обугленные головешки, разевающие многочисленные ярко-желтые или оранжевые рты, — это раскрылись плоды. Толстая кора надежно сохраняет сердцевину объятую пламенем ствола. А эвкалипты будто стремятся вспылать сами, накапливая в листьях горючее миртовое масло. Зола же, как известно, служит прекрасным удобрением. Австралийские сумчатые (вомбаты, коалы, кенгуру и валлаби) ведут свое начало от мелких всеядных древолазов вроде современных, похожих на крыс, соневидных опоссумов, вместе с предками утконоса и ехидны перебравшихся сюда в палеоценовую эпоху из Южной Америки через Антарктиду. В миоценовую эпоху, как только травянистые сообщества начали наступать на дождевой лес, с сумчатыми произошло то же самое, что и с млекопитающими других континентов. Зубы коал и поссумов приспособились к шершавым грубым листьям эвкалиптов, а кишечная «микрофлора» — к ослаблению воздействия ядовитых

миртовых масел. (Интересно, что древнейшие, среднеэоценовые, остатки листьев и семенных коробочек эвкалиптов найдены там, откуда перебрались в Австралию сумчатые, — в Южной Америке. Может быть, и семена они распространили.) При переходе из лесов на пастбища возникли десятки видов кенгуру. Их кишечник содержит бактерии, переваривающие клетчатку. Кенгуру сбивались в стада и подросли: плейстоценовые виды (*Protemnodon*, *Sthenurus*) — до 2,6 м и 230 кг. С удлинением и усилением задних конечностей и хвоста они перешли на быстрый рикошетирующий прыжок, а у некоторых вымерших форм на задних ногах осталось по одному пальцу, как у лошадей или литоптернов. Вместе с кенгуру паслись дроморнисы (*Dromornithidae*), или, на языке аборигенов, михиранги — огромные (до 3,6 м высотой) бегающие гусеобразные птицы с длинными ногами и копытоподобными когтевыми фалангами. (В данном случае термин «гусеобразные» означает систематическую принадлежность, клюв у них мало напоминал гусиный.) Гигантский вомбат по строению зубной системы (бескорневые, постоянно растущие, двулопастные щечные зубы и пара верхних и нижних резцов) уподобился грызунам. Древостой нарушали сумчатые размером с носорога (до 2800 кг), но с хоботком вместо рога на морде — сумчатые тапиры (*Palorchestes*) и дипротодоны (*Diprotodon*). Гипсипримнодонтиды (*Hypsiprymnodontidae*, от греч. ὕψος — верх, πρυμνός — крайний и οδοῦς — зуб), или крысиные кенгуру, а также сумчатые волки (*Thylacinidae*) и дьяволы (*Dasyuridae*) исполняли роль среднеразмерных насекомоядных, плотоядных и падальщиков. А вершину пищевой пирамиды венчал лев, тоже, конечно, сумчатый (*Thylacoleo*, от греч. θύλακος — мешок, сумка и λέων — зверь): полосатый, что известно по рисункам коренных австралийцев, и массивный (100–130 кг). В отличие от большинства плацентарных хищников, он разрывал добычу режущими предкоренными зубами, занимавшими четверть челюсти. Следы этих зубов найдены на костях ископаемых сумчатых. Но, притом, что «лев» не уступал в силе укуса смилодону, в строении его скелета наблюдается много странностей: передние конечности заметно длиннее задних, хвост, видимо усиленный, как у кенгуру, и в целом обликом он напоминает древолаза. (Впрочем, крупный хищник — леопард — тоже древолаз, хотя и не отличается столь экзотичной внешностью.) Примечательно, что в отсутствие специализированных плотоядных в Сахуле таковыми становились представители самых разных групп: сумчатый лев был родственником дипротодонтов, коал и вомбатов (рис. 37.4), а гипсипримнодонтиды являлись «озверевшими» кенгуру. Только появившиеся в олигоценовую эпоху тилациниды-дазиуриды были специализированными плотоядными, хотя и не очень большими. Самым же крупным хищником здесь оказался гигантский (до 6 м длиной и до 200 кг массой) родственник комодского варана — мегалания [*Varanus (Megalania) priscus*], тоже ядовитый.

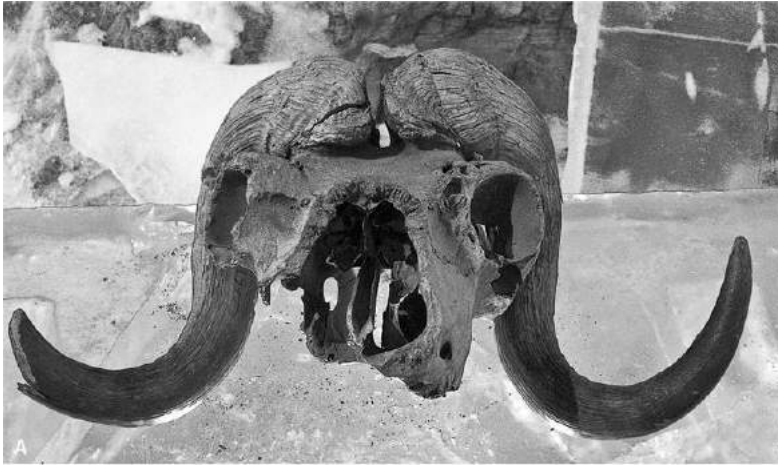




**Рис. 37.9.** Бизоны: а) череп первобытного бизона *Bison priscus*; плейстоцен (50 000–15 000 лет); Якутия (Музей мамонта, Якутск); б) фигурка первобытного бизона из бивня мамонта; плейстоцен (12 000 лет); пещера Ла-Мадлен, Дордонь, Франция (Национальный музей археологии, Сен-Жермен-ан-Ле);



в) канадский лесной бизон *Bison bison athabascae*, потомок первобытного бизона, реинтродуцирован на исторической родине — в Якутии (природный парк «Ленские столбы»); г) мумия первобытного бизона; плейстоцен (50 000 лет); р. Малый Аной, Чукотка (Музей «Ледниковый период», Москва)



**Рис. 37.10.** Овцебыки; Якутия: а) череп *Ovibos pallantis*; плейстоцен (50 000–15 000 лет) (Музей мамонта, Якутск); б) *Ovibos moschatus* ныне широко реинтродуцирован на северо-востоке России

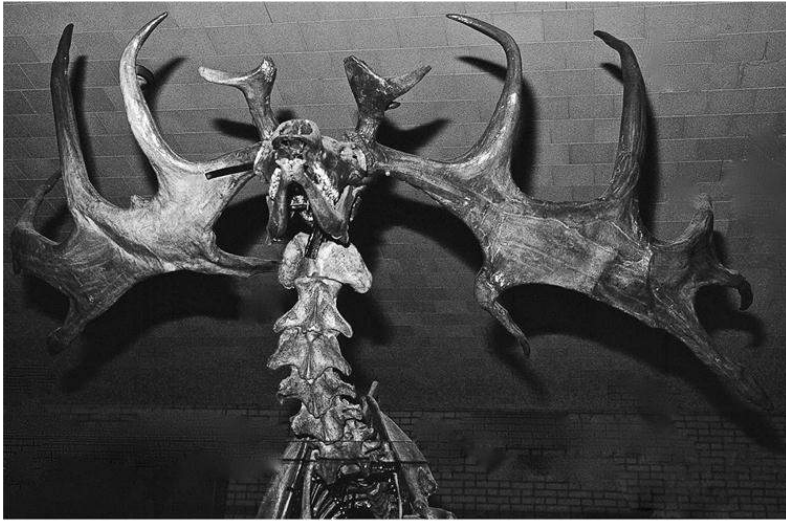


**Рис. 37.11.** Последнее убежище сайгака *Saiga tatarica* в Европе — природный заказник «Степной», Астраханская обл.

Поскольку размеры растительноядных млекопитающих определяются площадью пастбища, на островах мамонты, слоны и бегемоты мельчали, и нуждавшиеся в крупной пище плацентарные хищники там выжить не могли. (Сотня зайцев не заменит одного быка: на их поимку нужно потратить в 100 раз больше усилий, на возмещение которых потребуется еще больше пищи.) Поэтому место последних занимали гигантские насекомоядные (ежи, землеройки), хищные птицы и пресмыкающиеся. Покрытая обширными пустынями Австралия в этом отношении скорее большой остров, чем маленький континент.



**Рис. 37.12.** Лошадь: а) рисунки диких лошадей *Equus caballus* в пещере Тито Бустильо; плейстоцен (16 000–11 000 лет); Астурия, Испания; б) самая морозоустойчивая порода лошадей — якутская; Намский улус



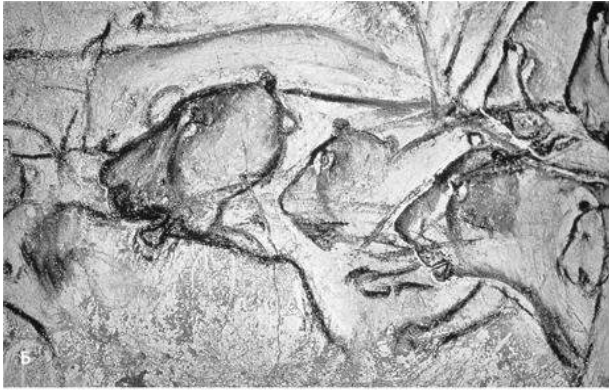
**Рис. 37.13.** Скелет большерого оленя *Megaloceros giganteus* (размах рогов 2,55 м); плейстоцен (120 000–12 000 лет); Рязанская обл. (Палеонтологический институт РАН)



**Рис. 37.14.** Реконструкция в натуральную величину (высота в холке 1 м) пещерной гиены *Crocuta crocuta spelaea*; плейстоцен (75 000 лет); Апшеронский п-ов, Азербайджан (Музей «Ледниковый период», Москва; художник Владимир Сучок)



**Рис. 37.15.** Пещерный лев *Panthera spelaea*; плейстоцен: а) реконструкция в натуральную величину (высота в холке 1,2 м); 50 000–15 000 лет; Уральские горы (Музей «Ледниковый период», Москва; художник Владимир Сучок); б) рисунки в пещере Шове-Пон-д'Арк; 37 000–28 000 лет; Ардеш, Франция; в) мумия двухнедельного львенка; 55 000–25 000 лет; Абыйский улус (Якутское отделение РАН; публикуется с разрешения Елены Чернышовой)



**Рис. 37.16.** Реконструированный тур братьев Хек; Неандерталь, Германия





**Рис. 37.17.** Скелет гигантского ленивца *Megatherium americanum*; плейстоцен (75 000–40 000 лет); Боливия (Национальный музей естественной истории, Париж)

С повсеместным развитием травянистого покрова, содержащего фитоциты, усилился вынос в океан кремнезема и начался расцвет его потребителей — диатомовых, силикофлагеллят и фораминифер-силиколокулинин. Замерить усиление потока кремнезема напрямую пока сложно, но можно сделать это косвенно — по изотопной подписи лития ( $7\text{Li}/6\text{Li}$ , или  $\delta 7\text{Li}$ ). Поскольку оба изотопа очень легкие, они сильно различаются по массе, что приводит к заметному фракционированию (до 40‰) при выветривании. При этом  $6\text{Li}$  остается в новообразованных минералах, а  $7\text{Li}$  выносится в океан. Так как суша — основной источник тяжелого изотопа (в гидротермальных поступлениях его в четыре раза меньше), изотопная подпись этого металла позволяет оценить изменения в темпах выветривания. Оказывается, что ускорение видообразования у диатомовых и время формирования самых мощных диатомитов приходится на резкий рост  $\delta 7\text{Li}$  (рис. 37.2а, е). Как говорится, что и требовалось доказать. (Можно использовать для тех же выводов изотопную подпись стронция, но ее разрешающая способность ниже из-за меньшей разницы изотопных масс.)

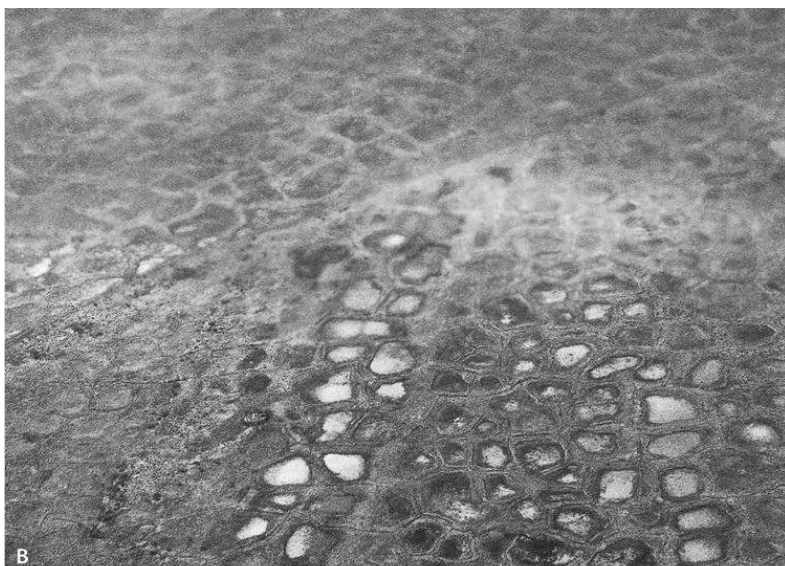
Так как в степных почвах содержится в 5–10 раз больше гумуса, чем в лесных, возрос и сток в океан биогенных веществ, где появились морские луга, на этот раз без кавычек, поскольку их создали освоившие морскую среду покрытосеменные: на мелководье, даже с карбонатным илом, образовались заросли талассии (*Thalassia*), или черепаховой травы, сирингодиума (*Syringodium*), или ламантиновой травы и др., где завелись свои крупные специализированные травоядные —

морские черепахи и сирены (*Sirenia*, родственники хоботных), включая девятиметровую стеллерову корову, истребленную в XVIII в. Обкусывающая и перекусывающая листья и стебли этих растений, морские травоядные помогают им, перешедшим на бесполое размножение, распространяться. В свою очередь, стабилизируя ил, морские травы понижают количество взвеси в водной толще, и по соседству с лугами строятся коралловые рифы.

С умножением диатомовых и силикофлагеллят современный океан обеднел растворенным кремнеземом. Нуждавшимся в этом минерале радиоляриям пришлось облегчать собственный скелет, их разнообразие сократилось, а стеклянные губки отступили на глубину. Снизилось обилие и видовое разнообразие (в пять и более раз) кокколитофорид и динофлагеллят, которых диатомовые потеснили (рис. 37.2е). Усиление выедания диатомовых планктонными каляноидными веслоногими раками (*Calanoida*), которые обзавелись очень крепкими, тоже окремневшими, челюстями-мандибулами, привело к уменьшению размеров водорослей, но толщина раковины возросла, и потребление растворенного кремнезема только повысилось. Поскольку накопление на дне известковых кокколитов происходит с выделением двуокси углерода, а осаждение отмерших диатомовых, на которых сейчас приходится 60% потока органического вещества, — с поглощением этого газа, казалось бы, простое замещение одних «красных» водорослей другими привело к огромным последствиям. Уровень углекислого газа в атмосфере начал падать, что закономерно привело к похолоданию, известному нам как современный ледниковый период (рис. 37.18). Круг замкнулся: степные травы концентрировали и поставляли кремнезем в океан, способствуя процветанию диатомовых, а диатомовые понижали уровень углекислого газа, помогая травам расширить степные угодья (рис. 37.2б, д–ж).



**Рис. 37.18.** Мир после плейстоценового оледенения: а) наскальные рисунки на Ленских столбах, которым 5500–4000 лет, указывают, что и тогда Якутия была суровым краем: семь полос на лосе — семимесячная зима, пять полос на лосихе — пять теплых месяцев, пронзенный стрелой лосенок — умирающий и нарож-



дающий мир; б) сейд — каменная глыба, оставленная растаявшим ледником; Лапландский биосферный заповедник, Мурманская обл.; в) полигональные тундровые болота; Яно-Индигирская низменность, Якутия; г) песчаная дюна — тукулан (высота 200 м), сформировавшаяся в ледниковую эпоху; р. Лена, Якутия

Усилению похолодания могло поспособствовать расширение тундры, особенно сфагновых болот: в таких болотах подавляется деятельность бактерий и тем самым — выход  $\text{CO}_2$  и  $\text{CH}_4$ ; они экранируют солнечное излучение, не позволяя многолетнемерзлым грунтам протаивать на большую глубину даже в теплое время, и усиливают эвапотранспирацию, способствуя формированию туманов и облаков. В целом альbedo болотных угодий в два раза выше, чем у тайги, летом и в пять раз выше, чем зимой.

Со степными ландшафтами связано еще одно очень важное для планеты новшество — появление человекообразных приматов. Разделение ветвей шимпанзе и ранних австралопитеков (*Australopithecus*), произошедшее 6–7 млн лет назад, пришлось на один из максимумов распространения саванн и редколесий в Африке, а взрывное видообразование в роду собственно человека (*Homo*), а также парантропов (*Paranthropus*), случившееся 2,7–1,5 млн лет назад, приходится на развитие саванн с травами C4-типа.

Глава 38

## Прощание с гигантами

Степь в широком смысле начала сокращаться с наступлением потепления — около 12 000 лет назад. Однако причиной тому стало отнюдь не повышение температуры, а вымирание мегафауны.

Это событие, затронувшее в интервале от 50 000 до 11 000 лет назад все континенты, кроме почти безжизненной Антарктиды, отмечено в ископаемой летописи не только снижением обилия и разнообразия костных остатков и обеднением пыльцевого спектра. Одновременно резко увеличивается доля пыльцы древовидных растений при уменьшении количества спор грибов-навозников (*Sporormiella*) в споро-пыльцевых комплексах, а также множатся прослой сажи. Все это взаимосвязано: с исчезновением крупных млекопитающих, прорежавших лесной подрост (а в Северной и Южной Америке, Австралии и Евразии вымерла большая часть млекопитающих массой свыше 45 кг), по планете стали распространяться леса (дождевой тропический — в Африке, тайга — в Северной Евразии, эвкалиптовый — в Австралии, нотофагусовый — на юге Южной Америки и др.) и кустарниковые сообщества вроде скрэбов, разнообразие видов в которых было значительно меньше. (Сокращение разнообразия видов растений отчасти обусловлено исчезновением многих крупных разносчиков семян.) Это же обстоятельство и накопление неустребованной и уходящей в опад зеленой массы привело к тому, что количество пожаров возросло вдвое. (Недостаток потребителей зелени особенно способствует переизбытку растительной ветоши в тайге, что ведет к распространению листогрызущих насекомых и древоточцев, а также пожаров, принимающих все более катастрофический характер.) А грибов-навозников стало гораздо меньше, поскольку исчез питавший их субстрат. Падение потребления растительных тканей и прекращение накопления больших объемов навоза привело к сильному замедлению оборота фосфатов и нитратов на суше, а также стока этих биогенных веществ в океан.

Также сократился обратный перенос этих биогенных элементов из океана, но это случилось уже в исторический период в связи с переловом рыбы в зонах апвеллинга (что привело к падению численности рыбоядных птиц и, как следствие, к снижению объемов гуано) и с зарегулированием большинства рек, что отрицательно сказалось на проходных видах рыб — огромной биомассы, гибнувшей после нереста и тем самым возвращавшей фосфаты на сушу. Сокращение обратного потока фосфора за счет рыбоядных птиц и проходных рыб оценивается в 96%. Человечество компенсирует эту недостачу за счет разработки фосфатных запасов других эпох со скоростью  $4,9 \times 10^{10}$  кг  $P_2O_5$  в год, но «рукотворные» фосфаты на суше не задерживаются и скоро оказываются в океане, откуда «достать» их вновь в лучшем случае удастся лишь через несколько миллионов лет. Подождем?

В результате всепланетных массовых вымираний на пермско-триасовом и мел-палеогеновом рубежах планета на несколько миллионов лет возвращалась в «протерозойское» состояние с очень низкой продуктивностью и малым разнообразием. Нечто похожее происходит в последние 50 000 лет — в течение условного антропоцена. Можно, конечно, предполагать, что мегафауна стала жертвой климатических изменений. Однако климат не был постоянным на всем протяжении плейстоцена, переходя от суровых оледенений, когда ледяные щиты спускались до широт, где теперь стоят Москва и Детройт, до жарких межледниковий, когда Иберийская саванна заселялась бегемотами и «настоящими» (не обросшими шерстью) слонами и носорогами. И все эти перемены очень мало отражались на обилии и разнообразии фауны: падение разнообразия и численности крупных млекопитающих на разных континентах никак не привязано к климатическим колебаниям, а вот со временем появления там человека совпадает (рис. 38.1). За этим событием и следуют крупные преобразования растительных сообществ: в Австралии, к примеру, из-за вымирания мегафауны саванну заместил скрэб — заросли жестколистных кустарников, в основном спинаифекса, который способен потреблять только термиты. Как результат, в отсутствие биотурбаторов ухудшились почвы (не удерживают влагу), понизилось альbedo (по сути, оно стало как у голой земли), а из-за снижения эвапотранспирации ослабло проникновение муссонных осадков в глубь континента, что и привело к усилению аридизации Центральной и Западной Австралии на 50%.



**Рис. 38.1.** Шерстистый мамонт в хозяйстве человека; плейстоцен (30 000–15 000 лет): реконструкция хижины из бивней, лопаток, костей таза и нижних челюстей на стоянке Межирич, Украина (Национальный научно-природоведческий музей, Киев)

Да, «глобальное потепление», конечно, происходит, но оно далеко не первое и не последнее: скажем, 120 000 лет назад, судя по ископаемым рифовым постройкам, уровень моря был на 6,6–8,3 м выше, чем сейчас. И если действительно начнет теплеть, вряд ли этот процесс можно остановить голыми руками. Нынешние «признаки потепления» в большей степени относятся к нерадивому хозяйствованию на местах: сокрушительное цунами произошло в 2004 г. по острову Пхукет (Таиланд), потому что ради расширения площади под отели уничтожили мангровые леса, а страшное наводнение случилось в 2012 г. на Северном Кавказе (Россия) из-за сведения горных лесов — на суше протерозойского типа, да еще с сильным уклоном, воду по весне ничто не сдерживает, получается система сплетенных русел со всеми вытекающими.

На место разнообразных и «разносторонних» сообществ степного типа пришли пахотные земли, где почвы очень быстро беднеют и деградируют (вымывается ряд биогенных элементов, притом что азот и фосфор вносятся в избытке), с монокультурами, причем далеко не самыми продуктивными (преобладают СЗ-травы, стихийно отобранные на заре земледелия), и скотоводческие хозяйства, где культивируются потомки всего нескольких видов млекопитающих, чье мясо опять же не самое полезное, зато выход метана — максимальный. Там же, где преобладает мелкий рогатый скот (овцы, козы), безудержное стремление постоянно повышать поголовье стремительно ведет к опустыниванию. В конце прошлого века даже эти убогие с точки зрения целесообразности хозяйства пошли по пути еще большего сокращения биоразнообразия за счет культивирования всего нескольких пород скота и сортов растений (более половины прежних сортов и пород уже исчезли или содержатся лишь в зоопарках как экзотика). Это ведет к еще большему и невосполнимому обеднению генофонда. Особую опасность представляет замена дождевых тропических лесов в Южной Америке и Юго-Восточной Азии посадками масличных культур, поскольку на огромных территориях сокращаются объемы эвапотранспирации, что ведет к скорой водной катастрофе.

Можно, конечно, утешать себя мыслью, что коли вся экологическая эволюция на планете вела к повышению темпов оборота биогенных веществ, биотурбации и биоэрозии, то такой вид, как человек разумный, с его шахтами, карьерами и сельских хозяйством — венец творения (рис. 38.2). Практически во всем он превзошел предыдущие поколения всех экологических группировок организмов, даже парниковых газов в год производит столько же, сколько меловые

кокколитофориды с динозаврами, вместе взятые. Вот только чем он тогда разумнее тех же динозавров, кокколитофорид или хотя бы бактерий?



**Рис. 38.2.** Одно из первых свидетельств геологической деятельности человека — карнакские менгиры — 7–10 рядами тянутся более чем на 4 км (и это только уцелевшая часть мегалитической постройки); 7000–4000 лет назад; Бретань, Франция

## Путь к финалу

С самого начала архейского эона медленно, но поступательно и упорно земная жизнь делала планету обитаемой, как ни парадоксально это звучит.

Овладев мощнейшим на планете источником энергии — солнечным излучением, бактериальные сообщества включились в образование новых горных пород и минералов, чем ускорили рост континентальной коры и тем самым — процессы, связанные с тектоникой плит. Эти же сообщества сначала не дали планете замерзнуть, укрыв поверхность Земли метановой оболочкой, а затем «переформатировали» атмосферу из анаэробной в кислородную.

Новые условия способствовали симбиогенезу различных прокариот и появлению эукариотной клетки с последующей бурной эволюцией всех основных ветвей эукариот: из протерозойских отложений, накопившихся 1800–635 млн лет назад, достоверно известны остатки представителей красных, зеленых и празиофитовых водорослей, фораминифер, желто-зеленых водорослей, инфузорий тинтинид, раковинных амёб и, возможно, слизевиков, а также грибов. Одновременно было положено начало новому углеродному циклу, при котором каждый атом углерода от 10 до 75 раз в год успевает попасть из атмосферного углекислого газа в

фотосинтезирующий организм, оттуда — прямо в детрит или в тот же детрит, но пройдя через чьи-нибудь пищеварительные органеллы или органы, и после окончательного распада органического вещества снова вернуться в атмосферу. Именно с этим циклом, вероятно, было связано наступление периодических похолоданий, включая самые суровые — криогеновые и раннеэдиакарские (720–580 млн лет назад). Были подчинены живым организмам — бактериям и археям, позднее водорослям — и циклы других важных элементов (включая железо, марганец, кальций, магний, калий, натрий, молибден, хром, медь) на поверхности планеты вплоть до нескольких километров в ее недрах. Побочный эффект деятельности микробов и первых эукариот, наряду с образованием кислородной атмосферы, выразился в появлении 3000 новых разновидностей минералов (из примерно 5000 существующих) и формировании крупнейших за всю историю Земли месторождений железа, молибдена, урана, марганца, отчасти хрома, никеля, меди, золота, иных металлов платиновой группы и ряда других элементов.

По окончании криогеновых и раннеэдиакарского ледниковых периодов океан за счет таяния ледовых масс и усиления стока с континентов минеральных веществ насытился ионами ортофосфата, железа и других биогенных элементов. В морских бассейнах повысилась продуктивность фитопланктона и водорослевого бентоса. В условиях низкого содержания кислорода растворенный фосфат постоянно и быстро возвращался в приповерхностные воды, где вновь и вновь способствовал «цветению» фитопланктона, для разложения отмерших остатков которого бактерии расходовали дефицитный кислород. Бескислородная придонная среда с развитыми сообществами сульфатвосстанавливающих бактерий поддерживала в океане сероводородные и закисные обстановки и одновременно выводила сульфат-ион. Поскольку последний конкурирует за ионы магния и кальция с карбонатом и фосфатом, нейтрализация сульфата способствовала образованию мощных отложений доломитов и важнейших месторождений фосфоритов.

Во второй половине эдиакарского периода (570–541 млн лет назад) в мелководных кислородных оазисах стали развиваться крупные многоклеточные вендобионты и первые скелетные животные. Появление вендобионтов — организмов, способных питаться растворенным органическим веществом, и скелетных фильтраторов привело к необратимым изменениям в океане. Именно вендобионты, другие осмотрофы и фильтраторы начали очистку водной толщи от взвешенной и растворенной органики. Современные животные-фильтраторы способны очистить весь объем океана всего за полгода. Их эдиакарским предшественникам понадобилось 30 млн лет, пока океан стал пригоден для жизни новых существ, но неприемлем для самих гигантских осмотрофов. Исчезали вендобионты по мере того, как океан высвобождался от органической взвеси и все более насыщался кислородом; рубеж 550 млн лет преодолела лишь малая толика эдиакарских обитателей. Им на смену пришла уже иная жизнь. И чтобы выжить, животным понадобились совсем другие — прочные и в то же время эластичные — биоминеральные скелеты, создание которых было невозможно без достаточных объемов кислорода. Даже эдиакарские скелетные организмы не приживались не только в анаэробных водах, но и в среде с пониженным содержанием кислорода (в марганцевом океане).

Одновременно изменения соотношения ионов магния и кальция в пользу последнего привели к переходу океана из доломитового состояния (эдиакарский период) в арагонитовое (первая половина раннекембрийской эпохи), а затем в кальцитовое (начиная со второй половины раннекембрийской эпохи), которое поддерживалось вплоть до конца девонского периода. Обе, доломитовая и арагонитовая, эпохи характеризовались обилием арагонитовых и Mg-кальцитовых биоминералов, но только в первую из них формировались огромные толщи раннего доломита и гигантские ооиды и ботриоиды. А темпы накопления карбонатов составляли в разных морских бассейнах от 65 до 100 м за 1000 лет, т.е. были исключительно высокими. В кальцитовую эпоху основным неорганическим и органическим минералом был кальцит. Одновременно менялся и климат Земли: от ледникового — к холодному и наконец — к теплему (парниковому).

Стремительное наполнение океана разнообразными организмами — кембрийский взрыв — и последующая Великая ордовикская радиация (541–445 млн лет назад) выразились не только в появлении практических всех современных типов животных. Главным итогом этого явления стало основание пока еще малоэтажной пищевой пирамиды и распределение многочисленных видов по ролям — формирование обширных трофических группировок, или гильдий: фильтраторов, суспензиефагов, детритофагов (илоедов) и хищников.



Бурная жизнь отныне протекала не только на мелководье, как в эдиакарском периоде, но и во всей водной толще. Все вместе многоклеточные существа снова преобразили Мировой океан: освободили верхние слои от избытков органического вещества и тем самым способствовали насыщению этой части водной толщи кислородом, а донные отложения превратили в очень изменчивую, подвижную среду существования. Не подъем уровня кислорода как таковой стал «детонатором кембрийского взрыва», а, напротив, деятельность различных трофических гильдий — осмотрфов, позднее — фильтраторов и суспензиефагов, совместными усилиями направивших поток растворенного и взвешенного органического вещества на дно, позволила этому газу накапливаться в океане.

Пришел конец биопленкам, биоматам, а вслед за ними и любым малоподвижным обитателям мягкого ила. Давление хищников способствовало совершенствованию биоминеральных скелетов и увеличению их размеров. Рост обилия организмов с известковым скелетом привел к снижению насыщенности океана ионами кальция; как результат перестали образовываться гигантские ооиды и ботриоиды, почти исчезли строматолиты. Известняки все в большей степени стали превращаться в крупнозернистую породу с обильным скелетным материалом, а место бактериальных строматолитов и тромболитов заняли рифы, образованные обызвествленными губками, позднее — кораллами. Поскольку карбонатная минерализация ведет к выделению углекислого газа, на планете потеплело. Палеозойские фосфориты тоже стали скелетными, а не бактериальными, как в эдиакарских толщах. Появились кремнистые отложения, почти нацело сложенные раковинками одноклеточных организмов, а к середине ордовикского периода — первые горючие сланцы, тоже образовавшиеся из отмерших органических остатков.

В конце кембрийского периода (около 500 млн лет назад) высшие (сосудистые) растения начали освоение суши, и к концу силурийского — началу девонского периода (420–400 млн лет назад) сложились разнообразные наземные сообщества. Коренным событием этого времени стало появление «грибкорня» — микоризального симбиоза сосудистых растений и грибов, что позволило растениям получать важнейшие микроэлементы и воду практически в любых условиях. Результатом этого союза стало развитие мощных корней, способных поддерживать одревесневшие стволы более 10 м высотой. Корневая система также укрепила речные берега и тем самым способствовала формированию долговременных русловых потоков, а появление леса и продвижение лесных сообществ в глубь континентов усилило увлажнение прежде засушливых областей (через систему водо- и газообмена у растений). Поскольку микоризальный симбиоз изымал элементы из минералов очень избирательно, обогащая почвы кремнием, за счет калия и других важных микроэлементов, во влажном тропическом и увлажненном умеренном климате начали развиваться бокситы (важнейшее алюминиевое сырье) и латериты (сейчас широко используемые для производства кирпича).

Одновременно усилившееся биохимическое выветривание суши привело к выносу больших объемов биогенных веществ в мелководные морские водоемы. «Цветение» водорослевого и бактериального планктона, «вскормленного» биогенными элементами, вызвало падение уровня кислорода в морях, заморы и вынужденный выход четвероногих позвоночных на сушу в конце девонского периода (370–360 млн лет назад).

Становление новых каменноугольных лесных сообществ, наоборот, привело к захоронению огромной массы неокисленной органики, превратившейся впоследствии в богатейшие месторождения каменного угля. 70% промышленных угольных запасов планеты — это остатки каменноугольных лесов, а ныне месторождения угля, отчасти заброшенные, заинтересовали геологов и промышленников уже как источники угольного газа. Важным последствием масштабного углеобразования стало резкое падение содержания углекислого газа в атмосфере (до нынешнего уровня) и повышение — кислорода (до 30–35%). Такой состав воздуха благоприятствовал появлению гигантских членистоногих и земноводных (350–300 млн лет назад). И пусть значительные изменения состава атмосферы вызвали новую ледниковую эру, Земля не превратилась вновь в снежный шарик, поскольку темный растительный покров снизил альбедо суши и смягчил климат.

В мезозойскую эру, как на суше, так и в море, с появлением хищников более 10 м длиной темпы эволюционно-экологических преобразований возросли на порядок. Сложились экосистемы с максимальным разнообразием видов — коралловые рифы в море и дождевой тропический лес на суше. А произошедшая в Мировом океане «цветная революция», когда

различные планктонные одноклеточные обрели новые фотосинтезирующие органеллы с красными пигментами и вытеснили зеленый фитопланктон, привела к существенной перестройке циклов углерода, серы и ряда других элементов. Причем новые группы планктонных водорослей стали мощнейшим фактором климатических и даже тектонических изменений и косвенно повлияли на очередное повышение содержания кислорода в атмосфере. Кроме того, именно благодаря «красному» планктону сформировалось 70% мировых нефтегазовых запасов.

Последний и пока еще не закончившийся этап преобразования планеты начался около 20 млн лет назад и связан с развитием на суше травянистого биома — степи, включая саванны, прерии, пампасы. Благодаря освоению новых путей фотосинтеза травы превратили степь в наиболее продуктивный наземный биом с самыми плодородными почвами, которые стали важнейшим долговременным накопителем углерода. Усиление давления травоядных животных на степную растительность привело к формированию у трав защитных кремневых телец — фитолитов, что вызвало новую волну роста разнообразия травоядных копытных и усиление потока биогенного кремнезема в Мировой океан. Как итог в океане произошла очередная смена основных групп планктонных водорослей: вперед вырвались потребители кремнезема, что снова привело к заметным климатическим изменениям. Плодородная и обильная степная экосистема сыграла важную роль в становлении человеческой цивилизации и распространении последнего вида человека по всем континентам, исключая скрывшийся под ледяным панцирем Антарктический архипелаг. Бессмысленные пути развития человеческой цивилизации при мощнейших возможностях этой цивилизации как новой геологической силы ведут к деградации всех биомов (в первую очередь степного) и исчерпанию невозполнимых ресурсов (полезных ископаемых), образовавшихся благодаря деятельности всех живых организмов планеты в течение 4 млрд лет, что, несомненно, закончится коллапсом.

## Избранная библиография

### Часть I

- Амосов Р. А., Васин С. Л. Золотые микрофоссилии // Руды и металлы. 1993. № 36. С. 101–7.
- Герман Т. Н. Органический мир миллиард лет назад. — Л.: Наука, 1990.
- Герман Т. Н., Подковыров В. Н. Находки рифейских гетеротрофов в лахандинской серии Сибири // Палеонтологический журнал. 2010. № 4. С. 5–23.
- Заварзин Г. А. Лекции по природоведческой микробиологии. — М.: Наука, 2003.
- Заварзин Г. А. Эволюция прокариотной биосферы: Микробы в круговороте жизни. 120 лет спустя: Чтение им. С. Н. Виноградского. — М.: МАКС Пресс, 2011.
- Козо-Полянский Б. М. Новый принцип биологии: очерк теории симбиогенеза. — Л.-М.: Пучина, 1924.
- Мережковский К. С. Теория двух плазм как основа симбиогенеза, нового учения о происхождении организмов. — Казань: типография Императорского ун-та, 1908.
- Петров П. Ю. Микробные маты как источник карбонатных осадков в позднем докембрии; свита линок, средний рифей Туруханского поднятия Сибири // Литология и полезные ископаемые. 2001. № 2. С. 191–215.
- Семихатов М. А., Раабен М. Е. Динамика глобального разнообразия строматолитов протерозоя. Ст. 2: Африка, Австралия, Северная Америка и общий синтез // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 1996. № 1. С. 26–54.
- Семихатов М. А., Серебряков С. Н. Сибирский гипостратотип рифея. — М.: Наука, 1983. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 367.)
- Тимофеев Б. В. Древнепалеозойские отложения в Молдавии // Доклады АН СССР. 1952. Т. 36. № 6. С. 1207–9.
- Фаминцын А. С. О роли симбиоза в эволюции организмов // Записки Императорской академии наук по физико-математическому отделению. Сер. VIII. Т. XX. 1907. № 3. С. 1–14.
- Школьник Э. Л., Жегалло Е. А., Герасименко Л. М., Шувалова Ю. В. Углеродистые породы и золото в них бассейна Витватерсранд, ЮАР, — исследование с помощью электронного микроскопа. — М.: Эслан, 2005.
- Adams K. A. et al. 2012. Optical reflectivity of solid and liquid methane: Application to spectroscopy of Titan's hydrocarbon lakes // Geophysical Research Letters, 39, L04309. DOI: 10.1029/2011GL049710

- Agić H., Moczydlowska M., Yin L. 2015. Affinity, life cycle, and intracellular complexity of organic-walled microfossils from the Mesoproterozoic of Shanxi, China // *Journal of Paleontology*, 89, 28–50.
- Aulbach S., Stagno V. 2016. Evidence for a reducing Archean ambient mantle and its effects on the carbon cycle // *Geology*, 44, 751–4.
- Bachan A., Kump L. R. 2015. The rise of oxygen and siderite oxidation during the Lomagundi Event // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 112, 6562–7.
- Bao H., Lyons J. R., Zhou C. 2008. Triple oxygen isotope evidence for elevated CO<sub>2</sub> levels after a Neoproterozoic glaciation // *Nature*, 453, 504–6.
- Barboni M. et al. 2017. Early formation of the Moon 4.51 billion years ago // *Science Advances*, DOI: 10.1126/sciadv.1602365
- Bekker A. et al. 2010. Iron formation: The sedimentary product of a complex interplay among mantle, tectonic, oceanic, and biospheric processes // *Economic Geology*, 105, 467–508.
- Bengtson S., ed. 1994. *Early Life on Earth*. New York: Columbia Univ. Press, 630 p. (Nobel Symposium, 84.)
- Bengtson S. et al. 2017. Fungus-like mycelia fossils in 2.4-billion-year-old vesicular basalts // *Nature Ecology & Evolution*, 1, 0141. DOI: 10.1038/s41559-017-0141
- Bernard S., Papineau D. 2014. Graphitic carbons and biosignatures // *Elements*, 10, 435–40.
- Bosak T., Liang B., Sim M. S., Petroff A. P. 2009. Morphological record of oxygenic photosynthesis in conical stromatolites // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 106, 10939–43.
- Bosak T., Macdonald F., Lahr D., Matys E. 2011. Putative Cryogenian ciliates from Mongolia // *Geology*, 39, 1123–6.
- Bose P. K. et al. 2012. Sedimentation patterns during the Precambrian: A unique record? // *Marine and Petroleum Geology*, 33, 34–68.
- Bouvier A., Wadhwa M. 2010. The age of the Solar System redefined by the oldest Pb-Pb age of a meteoritic inclusion // *Nature Geoscience*, 3, 637–41.
- Brasier M. D., Antcliffe J., Saunders M., Wacey D. 2015. Changing the picture of Earth's earliest fossils (3.5–1.9 Ga) with new approaches and new discoveries // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 112, 4859–64.
- Brocks J. J. et al. 2017. The rise of algae in Cryogenian oceans and the emergence of animals // *Nature*, 548, 578–81.
- Brush S. G. 1989. The age of the Earth in the twentieth century // *Earth Sciences History*, 8 (2), 170–82.
- Butterfield N. J. 2009. Modes of pre-Ediacaran multicellularity // *Precambrian Research*, 173, 201–11.
- Butterfield N. J. 2015. Early evolution of the Eukaryota // *Palaeontology*, 58, 5–17.
- Claire M. W. et al. 2014. Modeling the signature of sulfur mass-independent fractionation produced in the Archean atmosphere // *Geochimica & Cosmochimica Acta*, 141, 365–80.
- Cockell C. S., Kelly L. C., Marteinson V. 2013. Actinobacteria — An ancient phylum active in volcanic rock weathering // *Geomicrobiology Journal*, 30, 706–20.
- Cohen P. A., Macdonald F. A. 2015. The Proterozoic record of eukaryotes // *Paleobiology*, 41, 610–32.
- Cohen P. A., Schopf J. W., Butterfield N. J., Kudryavtsev A. B., Macdonald F. A. 2011. Phosphate biomineralization in mid-Neoproterozoic protists // *Geology*, 39, 539–42.
- Coughenour L. C., Archer A. W., Lacovara J. K. 2013. Calculating Earth-Moon system parameters from sub-yearly tidal deposit records: An example from the carboniferous tradewater formation // *Sedimentary Geology*, 295, 67–76.
- Dalrymple G. B. 1994. *The Age of the Earth*. Stanford: Stanford Univ. Press, 474 p.
- Darwin C. 1871. Darwin Correspondence Project. «Letter No. 7471». <http://www.darwinproject.ac.uk/Letter/DCPLETT7471.xml>
- Darwin G. H. 1879. On the precession of a viscous spheroid and the remote history of the Earth // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 170, 447–530.
- Dickin A. P. 2005. *Radiogenic Isotope Geology*, 2nd ed. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 492 p.

- Dodd M. S. et al. 2017. Evidence for early life in Earth's oldest hydrothermal vent precipitates // *Nature*, 543, 60–4.
- Embley T. M., Martin W. 2006. Eukaryotic evolution, changes and challenges // *Nature*, 440, 623–30.
- Eriksson P. G., Catuneanu O., Sarkar S., Tirsgaard H. 2005. Patterns of sedimentation in the Precambrian // *Sedimentary Geology*, 176, 17–42.
- Falcón L. I., Magallon S., Castillo A. 2012. Dating the cyanobacterial ancestor of the chloroplast // *The ISME Journal*, 4, 777–83.
- Fedonkin M. A., Yochelson E. L. 2002. Middle Proterozoic (1.5 Ga) *Horodyskia moniliformis* Yochelson and Fedonkin, the oldest known tissue-grade colonial eukaryote // *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 94, 1–29.
- Ferla M. P., Thrash J. C., Giovannoni S. J., Patrick W. M. 2013. New rRNA gene-based phylogenies of the Alphaproteobacteria provide perspective on major groups, mitochondrial ancestry and phylogenetic instability // *PLoS ONE*, 8 (12), e83383. DOI: 10.1371/journal.pone.0083383
- Fischer W. W., Knoll A. H. 2009. An iron shuttle for deepwater silica in Late Archean and early Paleoproterozoic iron formation // *Geological Society of America Bulletin*, 121, 222–35.
- Fralich P., Carter J. E. 2011. Neoproterozoic deep marine temperature: Evidence from turbidite successions // *Precambrian Research*, 191, 78–84.
- Gaidos E. J., Güdel M., Blake G. A. 2000. The faint young Sun paradox: An observational test of an alternative solar model // *Geophysical Research Letters*, 27, 501–3.
- Gaucher E. A., Govindarajan S., Ganesh O. K. 2008. Palaeotemperature trend for Precambrian life inferred from resurrected proteins // *Nature*, 451, 704–7.
- Geldsetzer H. H. J., James N. P., Tebbutt E., eds. 1989. *Reefs, Canada and Adjacent Area* // *Memoir of the Canadian Society of Petroleum Geologists*, 13, 775 p.
- Geer G. de. 1912. A geochronology of the last 12,000 years // *International Geological Congress, 11th, Stockholm, 1910, Report*, 1, 241–53.
- Gradstein F. M., Ogg J. G., Schmitz M. D., Ogg G. M., eds. 2012. *The Geologic Time Scale 2012*. V. 1. Amsterdam: Elsevier, 1144 p.
- Grosch E. G., Hazen R. M. 2015. Microbes, mineral evolution, and the rise of microcontinents — Origin and coevolution of life with early Earth // *Astrobiology*, 15 (10). DOI: 10.1089/ast.2015.1302
- Grotzinger J. P., Kasting J. F. 1993. New constraints on Precambrian ocean composition // *The Journal of Geology*, 101, 235–43.
- Grotzinger J. P., Knoll A. H. 1999. Stromatolites in Precambrian carbonates: Evolutionary mileposts or environmental dipsticks? // *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 27, 313–58.
- Gumsley A. P. et al. 2017. Timing and tempo of the Great Oxidation Event // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 114, 1811–6.
- Habicht K. S., Gade M., Thamdrup B., Berg P., Canfield D. E. 2002. Calibration of sulphate levels in the Archean ocean // *Science*, 298, 2372–4.
- Hallbauer D. K. 1978. Witwatersrand gold deposits. Their genesis in the light of morphological studies // *Gold Bulletin*, 11 (1), 18–23.
- Halverson G. P. et al. 2005. Towards a Neoproterozoic composite carbon-isotope record // *Geological Society of America Bulletin*, 117, 1181–207.
- Hao J., Sverjensky D. A., Hazen R. M. 2017. A model for late Archean chemical weathering and world average river water // *Earth and Planetary Science Letters*. DOI: 10.1016/j.epsl.2016.10.021.
- Hazen R. M. et al. 2008. Mineral evolution // *American Mineralogist*, 93, 1693–1720.
- Hazen R. M. et al. 2011. Needs and opportunities for mineral evolution research // *American Mineralogist*, 96, 953–63.
- Heinrich C. A. 2015. Witwatersrand gold deposits formed by volcanic rain, anoxic rivers and Archaean life // *Nature Geoscience*, 8, 206–9.
- Hoffman P. F. et al. 2017. Snowball Earth climate dynamics and Cryogenian Geology-Geobiology // *Science Advances*, 3, e1600983. DOI: 10.1126/sciadv.1600983
- Husnik F., McCutcheon J. P. 2016. Repeated replacement of an intrabacterial symbiont in the tripartite nested mealybug symbiosis // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 113, E5416–24.

- Igisu M. et al. 2009. Micro-FTIR signature of bacterial lipids in Proterozoic microfossils // *Precambrian Research*, 173, 19–26.
- Javaux E. J., Marshall C. P., Bekker A. 2010. Organic-walled microfossils in 3.2-billion-year-old shallow-marine siliciclastic deposits // *Nature*, 463, 934–8.
- Johnson J. E. et al. 2013. Manganese-oxidizing photosynthesis before the rise of cyanobacteria // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 110, 11238–43.
- Jørgensen B. B., Cohen Y., Revsbech N. P. 1986. Transition from anoxygenic to oxygenic photosynthesis in a *Microcoleus chthonoplastes* cyanobacterial mat // *Applied and Environmental Microbiology*, 51, 408–17.
- Kah L. C., Riding R. 2007. Mesoproterozoic carbon dioxide levels inferred from calcified cyanobacteria // *Geology*, 35, 799–802.
- Kasting J. F. 2005. Methane and climate during the Precambrian era // *Precambrian Research*, 137, 119–29.
- Kaufman A. J., Xiao S. 2003. High CO<sub>2</sub> levels in the Proterozoic atmosphere estimated from analyses of individual microfossils // *Nature*, 425, 279–82.
- Kemp A. E. S., ed. 1996. *Palaeoclimatology and Palaeoceanography from Laminated Sediments*. Bath: Geol. Soc. London. 258 p. (Geological Society of London, Special Publication, 116).
- Kempe S., Kazmierczak J. 2002. Biogenesis and early life on Earth and Europa: Favored by an alkaline ocean? // *Astrobiology*, 2, 123–30.
- Kirschvink J. L., Kopp R. E. 2008. Palaeoproterozoic ice houses and the evolution of oxygen-mediated enzymes: the case for a late origin of photosystem II // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 363, 2755–65.
- Koeksoy E., Halama M., Konhauser K. O., Kappler A. 2016. Using modern ferruginous habitats to interpret Precambrian banded iron formation deposition // *International Journal of Astrobiology*, 15, 205–17.
- Knoll A. H., Javaux E. J., Hewitt D., Cohen P. 2006. Eukaryotic organisms in Proterozoic oceans // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 361, 1023–38.
- Knoll A. H., Canfield D. E., Konhauser K. O., eds. 2012. *Fundamentals of Geobiology*, 1st ed. Chichester: Wiley-Blackwell, 456 p.
- Konhauser K. O., Kappler A., Roden E. E. 2011. Iron in microbial metabolism // *Elements*, 7, 89–93.
- Kump L. R., Barley M. E. 2007. Increased subaerial volcanism and the rise of atmospheric oxygen 2.5 billion years ago // *Nature*, 448, 1033–6.
- Lécuyer C. 2016. Seawater residence times of some elements of geochemical interest and the salinity of the oceans // *Bulletin de la Société géologique de France*, 187, 245–60.
- Lepland A. et al. 2014. Potential influence of sulphur bacteria on Palaeoproterozoic phosphogenesis // *Nature Geoscience*, 7, 20–4.
- Li Z.-X., Evans D. A. D., Halverson G. P. 2013. Neoproterozoic glaciations in a revised global palaeogeography from the breakup of Rodinia to the assembly of Gondwanaland // *Sedimentary Geology*, 294, 219–32.
- Li Z.-X., Evans D. A. D., Murphy J. B., eds. 2016. *Supercontinent Cycles Through Earth History*. Bath: Geol. Soc. London, 297 p. (Geological Society of London, Special Publication, 424).
- Liu X.-M. et al. 2016. Tracing Earth's O<sub>2</sub> evolution using Zn/Fe ratios in marine carbonates // *Geochemical Perspectives Letters*, 2, 24–34.
- Lyell C. 1851. On fossil rain-marks of the Recent, Triassic, and Carboniferous periods // *Quarterly Journal of the Geological Society*, 7, 238–47.
- Lyons T. W., Reinhard C. T., Planavsky N. J. 2014. The rise of oxygen in Earth's early ocean and atmosphere // *Nature*, 506, 307–15.
- Marin-Carbonne J., Robert F., Chaussidon M. 2014. The silicon and oxygen isotope composition of Precambrian cherts: A record of oceanic paleo-temperatures? // *Precambrian Research*, 247, 223–34.
- Marshall C. P., Javaux E. J., Knoll A. H., Walter M. R. 2005. Combined micro-Fourier transform infrared (FTIR) spectroscopy and micro-Raman spectroscopy of Proterozoic acritarchs: A new approach to Palaeobiology // *Precambrian Research*, 138, 208–24.
- Martin F. 1993. Acritarchs: A review // *Biological Reviews*, 68, 475–538.

- Marty B., Zimmermann I., Pujol M., Burgess R., Philippot P. 2013. Nitrogen isotopic composition and density of the Archean atmosphere // *Science*, 342, 101–4.
- Matthews R. K., Frohlich C., Duffy A. 1997. Orbital forcing of global change throughout the Phanerozoic: A possible stratigraphic solution to the eccentricity phase problem // *Geology*, 25, 807–10.
- Melezhik V. A., ed. 2013. Reading the Archive of Earth's Oxygenation. V. 3: Global Events and the Fennoscandian Arctic Russia — Drilling Early Earth Project. Berlin; Heidelberg: Springer, p. 1048–1552.
- Michaelian K., Simeonov A. 2015. Fundamental molecules of life are pigments which arose and co-evolved as a response to the thermodynamic imperative of dissipating the prevailing solar spectrum // *Biogeosciences*, 12, 4913–37.
- Moczydłowska M., Landing E., Zang W., Palacios T. 2011. Proterozoic phytoplankton and timing of chlorophyte algae origins // *Palaeontology*, 54, 721–33.
- Nance R. D., Murphy J. B., Santosh M. 2013. The supercontinent cycle: A retrospective essay // *Gondwana Research*, 25, 4–29.
- Noffke N., Christian D., Wacey D., Hazen R. M. 2013. Microbially induced sedimentary structures recording an ancient ecosystem in the ca. 3.48 billion-year-old Dresser Formation, Pilbara, Western Australia // *Astrobiology*, 13, 1103–24.
- Norman M. D., Borg L. E., Nyquist L. E., Bogard D. D. 2003. Chronology, geochemistry, and petrology of a ferroan noritic anorthosite clast from Descartes breccia 67215: Clues to the age, origin, structure, and impact history of the lunar crust // *Meteoritics & Planetary Science*, 38, 645–61.
- Nutman A. P. et al. 2015. 3806 Ma Isua rhyolites and dacites affected by low temperature Eoarchean surficial alteration: Earth's earliest weathering // *Precambrian Research*, 268, 323–38.
- Och L. M., Shields-Zhou G. A. 2012. The Neoproterozoic oxygenation event: Environmental perturbations and biogeochemical cycling // *Earth-Science Reviews*, 110, 26–57.
- Omelson C. R. et al. 2013. Microstructure variability in freshwater microbialites, Pavilion Lake, Canada // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 392, 62–70.
- Papineau D., Mojzsis S. J., Karhu J. A., Marty B. 2005. Nitrogen isotopic composition of ammoniated phyllosilicates: Case studies from Precambrian metamorphosed sedimentary record // *Chemical Geology*, 216, 37–58.
- Partin C. A. et al. 2013. Large-scale fluctuations in Precambrian atmospheric and oceanic oxygen levels from the record of U in shales // *Earth and Planetary Science Letters*, 369–370, 284–93.
- Payne J. L. et al. 2009. Two-phase increase in the maximum size of life over 3.5 billion years reflects biological innovation and environmental opportunity // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 106, 24–27.
- Pavlov A. A., Kasting J. F., Eigenbrode J. L., Freeman K. H. 2001. Organic haze in Earth's early atmosphere: Source of low- $^{13}\text{C}$  Late Archean kerogens? // *Geology*, 29, 1003–6.
- Petroff A. P. et al. 2010. Biophysical basis for the geometry of conical stromatolites // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 107, 9956–61.
- Petrov P. Yu., Semikhatov M. A. 2001. Sequence organization and growth patterns of late Mesoproterozoic stromatolite reefs: an example from the Burovaya Formation, Turukhansk Uplift, Siberia // *Precambrian Research*, 111, 257–81.
- Phoenix V. R., Konhauser K. O. 2008. Benefits of bacterial biomineralization // *Geobiology*, 6, 303–8.
- Planavsky N. J. et al. 2014. Low Mid-Proterozoic atmospheric oxygen levels and the delayed rise of animals // *Science*, 346, 635–8.
- Pufahl P. K., Hiatt E. E. 2012. Oxygenation of the Earth's atmosphere — ocean system: A review of physical and chemical sedimentologic responses // *Marine and Petroleum Geology*, 32, 1–20.
- Ratti S., Knoll A. H., Giordano M. 2013. Grazers and phytoplankton growth in the oceans: an experimental and evolutionary perspective // *PLoS ONE*, 8 (10), e77349. DOI: 10.1371/journal.pone.0077349
- Reddy S. M., Mazumder R., Evans D. A. D., Collins A. S., eds. 2009. *Palaeoproterozoic Supercontinents and Global Evolution*. Bath: Geol. Soc. London, 272 p. (Geological Society of London, Special Publication, 323).
- Reimer P. J. et al. 2004. IntCal04 terrestrial radiocarbon age calibration, 0–26 cal kyr BP // *Radiocarbon*, 46, 1029–58.

- Reimink J. R. et al. 2016. No evidence for Hadean continental crust within Earth's oldest evolved rock unit // *Nature Geoscience*, 9, 777–80.
- Reith F., Brugger J., Zammit C. M., Nies D. H., Southam G. 2013. Geobiological cycling of gold: From fundamental process understanding to exploration solution // *Minerals*, 3, 367–94.
- Riding R. 2008. Abiogenic, microbial and hybrid authigenic carbonate crusts: components of Precambrian stromatolites // *Geologia Croatica*, 61, 73–103.
- Rosing M. T., Bird D. K., Sleep N. H., Glassley W., Albarede F. 2006. The rise of continents — An essay on the geologic consequences of photosynthesis // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 232, 99–113.
- Rutherford E. 1904. The radiation and emanation of radium // *Technics*, 1–16, 171–5.
- Sagan C., Mullen G. 1972. Earth and Mars: Evolution of atmospheres and surface temperatures // *Science*, 177, 52–6.
- Schidlowski M. 1998. Application of stable carbon isotopes to early biochemical evolution on Earth // *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 15, 47–72.
- Schoell M., Wellmer F.-W. 1981. Anomalous  $^{13}\text{C}$  depletion in early Precambrian graphites from Superior Province, Canada // *Nature*, 290, 696–9.
- Schopf J. W., Klein C., eds. 1992. *The Proterozoic Biosphere: A Multidisciplinary Study*. Cambridge et al.: Cambridge Univ. Press, 1348 p.
- Schopf J. W. et al. 2017. SIMS analyses of the oldest known assemblage of microfossils document their taxon-correlated carbon isotope composition // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. DOI: 10.1073/pnas.1718063115
- Schwartzman D. W., Lineweaver C. H. 2004. The hyperthermophilic origin of life revisited // *Biochemical Society Transactions*, 32, 168–71.
- Searle R., ed. 2016. *Mid-Ocean Ridges*. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 330 p.
- Sergeev V. N., Knoll A. H., Vorob'eva N. G., Sergeeva N. D. 2016. Microfossils from the lower Mesoproterozoic Kaltasy Formation, East-European Platform // *Precambrian Research*, 278, 87–107.
- Shih P. M., Hemp J., Ward L. M., Matzke N. J., Fischer W. W. 2017. Crown group Oxyphotobacteria postdate the rise of oxygen // *Geobiology*, 15, 19–29.
- Som S. M., Catling D. C., Harnmeijer J. P., Polivka P. M., Buick R. 2012. Air density 2.7 billion years ago limited to less than twice modern levels by fossil raindrop imprints // *Nature*, 484, 359–62.
- Som S. M. et al. 2016. Earth air pressure 2.7 billion years ago constrained to less than half of modern levels // *Nature Geoscience*, DOI: 10.1038/NGEO2713
- Strother P. K., Battison L., Brasier M. D., Wellman C. H. 2011. Earth's earliest non-marine eukaryotes // *Nature*, 473, 505–9.
- Stüeken E. E. et al. 2016. Modelling  $\text{pN}_2$  through geological time: Implications for planetary climates and atmospheric biosignatures // *Astrobiology*, 16 (12). DOI: 10.1089/ast.2016.1537
- Stuiver M., Kromer B., Becker B., Ferguson C. W. 1986. Radiocarbon age calibration back to 13,300 years BP and the  $^{14}\text{C}$  age matching of the German oak and US bristlecone pine chronologies // *Radiocarbon*, 28, 969–79.
- Sugitani K. et al. 2015. Early evolution of large micro-organisms with cytological complexity revealed by microanalyses of 3.4 Ga organic-walled microfossils // *Geobiology*, 13, 507–21.
- Tang Q. et al. 2013. Organic-walled microfossils from the early Neoproterozoic Liulaobei Formation in the Huainan region of North China and their biostratigraphic significance // *Precambrian Research*, 236, 157–81.
- Tartèse R., Chaussidon M., Gurenko A., Delarue F., Robert F. 2017. Warm Ar oceans reconstructed from oxygen isotope composition of early-life remnants // *Geochemical Perspective Letters*, 3, 55–65.
- Tziperman E., Halevy I., Johnston D. T., Knoll A. H., Schrag D. P. 2011. Biologically induced initiation of Neoproterozoic snowball-Earth events // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 108, 15091–6.
- Tyler S. A., Barghoorn E. S. 1954. Occurrence of structurally preserved plants in Precambrian rocks of the Canadian Shield // *Science*, 119, 606–8.
- Ueno Y. et al. 2009. Geological sulphur isotopes indicate elevated  $\text{OCS}$  in the Archean atmosphere, solving faint young sun paradox // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 106, 14784–9.
- Valley J. W., Peck W. H., King E. M., Wilde S. A. 2002. A cool early Earth // *Geology*, 30, 351–4.

- Wacey D., Kilburn M. R., Saunders M., Cliff J., Brasier M. D. 2011. Microfossils of 3.4-billion-year-old rocks of Western Australia // *Nature Geoscience*, 4, 698–702.
- Wacey D. et al. 2012. Taphonomy of very ancient microfossils from the ~3400 Ma Strelley Pool Formation and ~1900 Ma Gunflint Formation // *Precambrian Research*, 220–221, 234–250.
- Warren J. K. 2016. *Evaporites: A Compendium*. Berlin: Springer, 1600 p.
- Wegener A. 1922. *Die Entstehung der Kontinente und Ozeane (On the Origin of Continents and Oceans*. Engl. transl., 1924). London: Methuen, 212 p.
- White R. A. III et al. 2016. Metagenomic analysis suggests modern freshwater microbialites harbor a distinct core microbial community // *Frontiers in Microbiology*, 6, 1531. DOI: 10.3389/fmicb.2015.01531
- Wilde S. A., Valley J. W., Peck W. H., Graham C. M. 2001. Evidence from detrital zircons for the existence of continental crust and oceans on the Earth 4.4 Gyr ago // *Nature*, 409, 175–8.
- Williams G. E. 2000. Geological constraints on the Precambrian history of Earth's rotation and the Moon's orbit // *Reviews of Geophysics*, 38, 37–59.
- Wilson J. T. 1966. Did the Atlantic Ocean close and re-open again? // *Nature*, 211, 676–81.
- Xiao S., Kaufman A. J., eds. 2006. *Neoproterozoic Geobiology and Paleobiology*. Berlin; Heidelberg; Dordrecht: Springer, 300 p. (Topics in Geobiology Series, 27).
- Zaremba-Niedzwiedzka K. et al. 2016. Asgard archaea illuminate the origin of eukaryotic cellular complexity // *Nature*, 541, 353–8.
- Zhu S. et al. 2016. Decimetre-scale multicellular eukaryotes from the 1.56-billion-year-old Gaoyuzhuang Formation in North China // *Nature Communications*, 7, 11500. DOI: 10.1038/ncomms11500

## Часть II

- Бурзин М. Б. Древнейший хитридиомицет (Mycota, Chytridiomycetes incertae sedis) из верхнего венда Восточно-Европейской платформы // *Фауна и экосистемы геологического прошлого*. [Отв. ред. Б. С. Соколов, А. Б. Ивановский]. — М.: Наука, 1993. С. 21–33.
- Бурзин М. Б. Микробные бентосные сообщества позднего венда // *Проблемы доантропогенной эволюция биосферы*. [Отв. ред. А. Ю. Розанов]. — М.: Наука, 1993. С. 282–93.
- Иванцов А. Ю. Новая реконструкция кимбереллы — проблематического вендского многоклеточного животного // *Палеонтологический журнал*. 2009. № 6. С. 3–12.
- Иванцов А. Ю. Следы питания проартикулят — вендских многоклеточных животных // *Палеонтологический журнал*. 2011. № 3. С. 3–13.
- Казаков А. В. Химическая природа фосфатного вещества фосфоритов и их генезис. — Л.: Изд-во Леноблсполкома и Ленсовета, 1937. (Тр. НИИ по удобрениям и инсектофунгицидам, Т. 139).
- Семихатов М. А., Комар В. А., Серебряков С. Н. Юдомский комплекс стратотипической местности. — М.: Наука, 1970. (Тр. ГИН АН СССР, вып. 210).
- Соколов Б. С. О возрасте древнейшего осадочного покрова Русской платформы // *Известия АН СССР. Сер. геологическая*. 1952. № 5. С. 21–31.
- Соколов Б. С. *Очерки становления венда*. — М.: КМК Лтд., 1998.
- Федонкин М. А. *Органический мир венда*. — М.: ВИНТИ, 1983. (Итоги науки и техники. Стратиграфия. Палеонтология. Т. 12).
- Федонкин М. А. Бесскелетная фауна венда и ее место в эволюции Metazoa. — М.: Наука, 1987. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 226).
- Algeo T. G., Luo G. M., Song H. Y., Lyons T. W., Canfield D. E. 2015. Reconstruction of secular variation in seawater sulphate concentrations // *Biogeosciences*, 12, 2131–51.
- Arvidson R. S., Mackenzie F. T. 1997. Tentative kinetic model for dolomite precipitation rate and its application to dolomite distribution // *Aquatic Geochemistry*, 2, 273–98.
- Bailey J. V. et al. 2013. Filamentous sulphur bacteria preserved in modern and ancient phosphatic sediments: implications for the role of oxygen and bacteria in phosphogenesis // *Geobiology*, 11, 397–405.
- Bengtson S., Rasmussen B., Krapez B. 2007. The Paleoproterozoic megascopic Stirling biota // *Paleobiology*, 33, 351–81.
- Bjerrum C. J., Canfield D. E. 2011. Towards a quantitative understanding of the late Neoproterozoic carbon cycle // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 108, 5542–7.



- Bobrovskiy I., Hope J. M., Krasnova A., Ivantsov A., Brocks J. J. 2018. Molecular fossils from organically preserved Ediacara biota reveal cyanobacterial origin for Beltanelliformis // *Nature Ecology & Evolution*. DOI: 10.1038/s41559-017-0438-6
- Bontognali T. R. R. et al. 2010. Dolomite formation within microbial mats in the coastal sabkha of Abu Dhabi (United Arab Emirates) // *Sedimentology*, 57, 824–44.
- Bowyer F., Wood R. A., Poulton S. W. 2017. Controls on the evolution of Ediacaran metazoan ecosystem: A redox perspective // *Geobiology*, 15, 516–51.
- Brasier M. D., Antcliffe J. B. 2008. Dickinsonia from Ediacara: A new look at morphology and body construction // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 270, 311–323.
- Brasier M. D., Antcliffe J. B. 2009. Evolutionary relationships within the Avalonian Ediacara biota: new insights from laser analysis // *Journal of the Geological Society of London*, 166, 2, 363–84.
- Brasier M. D., Callow R. H. T. 2007. Changes in the patterns of phosphatic preservation across the Precambrian — Cambrian transition // *Memoirs of the Association of Australasian Palaeontologists*, 34, 377–89.
- Brennan S. T., Lowenstein T. K., Horita J. 2004. Seawater chemistry and the advent of biocalcification // *Geology*, 32, 473–6.
- Buckland W. 1829. On the discovery of coprolites, or fossil faeces, in the Lias at Lyme Ridges, and in other formations // *Transactions of the Geological Society of London*, 3, 223–36.
- Buick R., Des Marais D. J., Knoll A. H. 1995. Stable isotopic composition of carbonates from the Mesoproterozoic Bangemall Group, northwestern Australia // *Chemical Geology*, 123, 153–71.
- Campbell I. H., Squire R. J. 2010. The mountains that triggered the Late Neoproterozoic increase in oxygen: The Second Great Oxidation Event // *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 74, 4187–206.
- Chen L., Xiao S., Pang K., Zhou C., Yuan X. 2014. Cell differentiation and germ-soma separation in Ediacaran animal-like fossils // *Nature*, 516, 238–41.
- Cook P. J., Shergold J. H. 1984. Phosphorus, phosphorites and skeletal evolution at the Precambrian — Cambrian boundary // *Nature*, 308, 231–36.
- Creveling J. R. et al. 2014. Phosphorus sources for phosphatic Cambrian carbonates // *Geological Society of America Bulletin*, 126, 145–63.
- Cumming V. M., Poulton S. W., Rooney A. D., Selby D. 2013. Anoxia in the terrestrial environment during the late Mesoproterozoic // *Geology*, 41, 583–6.
- Cunningham J. A. et al. 2017. The Weng'an Biota (Doushantuo Formation): an Ediacaran window on soft-bodied and multicellular microorganisms // *Journal of the Geological Society*. DOI: 10.1144/jgs2016-142
- Glaessner M. F. 1984. *The Dawn of Animal Life: A Biohistorical Study*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 244 p.
- Grazhdankin D. 2014. Patterns of evolution of the Ediacaran soft-bodied biota // *Journal of Paleontology*, 88, 269–83.
- Ghisalberti M. et al. 2014. Canopy flow analysis reveals the advantage of size in the oldest communities of multicellular eukaryotes // *Current Biology*, 24, 1–5. DOI: 10.1016/j.cub.2013.12.017
- Hardisty D. S. et al. 2017. Perspectives on Proterozoic surface ocean redox from iodine contents in ancient and recent carbonate // *Earth and Planetary Science Letters*, 463, 159–70.
- Hood A.v.S., Wallace M. W. 2015. Extreme ocean anoxia during the Late Cryogenian recorded in reefal carbonates of Southern Australia // *Precambrian Research*, 261, 96–111.
- Hoyal Cuthill J. F., Conway Morris S. 2014. Fractal branching organizations of Ediacaran rangeomorph fronds reveal a lost Proterozoic body plan // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 111, 13122–6.
- Huntley J. W., Xiao S., Kowalewski M. 2006. 1.3 Billion years of acritarch history: An empirical morphospace approach // *Precambrian Research*, 144, 52–68.
- Igisu M. et al. 2014. FTIR microspectroscopy of Ediacaran phosphatised microfossils from the Doushantuo Formation, Weng'an, South China // *Gondwana Research*, 25, 1120–38.
- Ishikawa T. et al. 2011. Irreversible change of the oceanic carbon cycle in the earliest Cambrian: High-resolution organic and inorganic carbon chemostratigraphy in the Three Gorges area, South China // *Precambrian Research*, 225, 190–208.
- Ivantsov A. Yu., Fedonkin M. A. 2002. Conulariid-like fossil from the Vendian of Russia: A metazoan clade across the Proterozoic/Palaeozoic boundary // *Palaeontology*, 45, 1219–29.

- Knoll A. H., Walter M. R., Narbonne G. M., Christie-Blick N. 2006. The Ediacaran Period: a new addition to the geologic time scale // *Lethaia*, 39, 13–30.
- Laflamme M., Xiao S., Kowalewski M. 2009. Osmotrophy in modular Ediacara organisms // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 106, 14438–43.
- Liu A. G., McIlroy D., Matthews J. J., Brasier M. D. 2012. A new assemblage of juvenile Ediacaran fronds from the Drook Formation, Newfoundland // *Journal of the Geological Society of London*, 169, 395–403.
- Lloyd S. J. et al. 2012. Sustained low marine sulfate concentrations from the Neoproterozoic to the Cambrian: Insights from carbonates of northwestern Mexico and eastern California // *Earth and Planetary Science Letters*, 339–340, 79–94.
- McKenzie J. A., Vasconcelos C. 2009. Dolomite Mountains and the origin of dolomite rock of which they mainly consist: historical developments and new perspective // *Sedimentology*, 56, 205–19.
- Mentel M. et al. 2014. Of early animals, anaerobic mitochondria, and a modern sponge // *Bioessays*, 36, 924–32.
- Mitchell E. G. et al. 2015. Reconstructing the reproductive mode of an Ediacaran macro-organism // *Nature*, 524, 343–6.
- Notholt A. J. G., Jarvis I., eds. 1990. *Phosphorite Research and Development*. London: Geol. Soc., 326 p. (Geological Society of London, Special Publication, 52).
- Poulton S. W., Fralick P. W., Canfield D. E. 2010. Spatial variability of oceanic redox structure 1.8 billion years ago // *Nature Geoscience*, 7, 3, 486–90.
- Pratt B. 1998. Molar-tooth structure in Proterozoic carbonate rocks: Origin from synsedimentary earthquakes, and implications for the nature and evolution of basins and marine sediment // *Geological Society of America Bulletin*, 110, 1028–45.
- Reinhard C. T. et al. 2017. Evolution of the global phosphorus cycle // *Nature*, 541, 386–9.
- Roberson A. L., Roadt J., Halevy I., Kasting J. F. 2011. Greenhouse warming by nitrous oxide and methane in the Proterozoic Eon // *Geobiology*, 9, 313–20.
- Seilacher A. 1992. Vendobionta and Psammocorallia: Lost constructions of the Precambrian evolution // *Journal of the Geological Society of London*, 149, 607–13.
- Shen B. et al. 2016. Molar tooth carbonates and benthic methane fluxes in Proterozoic ocean // *Nature Communications*, 7, 10317. DOI: 10.1038/ncomms10317.
- Shields-Zhou G., Och L. 2011. The case for a Neoproterozoic Oxygenation Event: Geochemical evidence and biological consequences // *GSA Today*, 21, 4–11.
- Singer A., Plotnick R., Laflamme M. 2013. Experimental fluid mechanics of an Ediacaran frond // *Palaeontologia Electronica*, 15, 2 (19A), 14 p. [palaeo-electronica.org/content/2012-issue-2-articles/255-frond-biomechanics](http://palaeo-electronica.org/content/2012-issue-2-articles/255-frond-biomechanics)
- Sperling E. A., Knoll A. H., Girgius P. R. 2015. The ecological physiology of Earth's second oxygen revolution // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46, 215–35.
- Sperling E. A. et al. 2015. Statistical analysis of iron geochemical data suggests limited late Proterozoic oxygenation // *Nature*, 523, 451–4.
- Tostevin R. et al. 2016. Low-oxygen waters limited habitable space for early animals // *Nature Communications*, 7, 12818. DOI: 10.1038/ncomms12818
- Vasconcelos C. et al. 2006. Lithifying microbial mats in Lagoa Vermelha, Brazil: modern Precambrian relics? // *Sedimentary Geology*, 185, 175–83.
- Wallace M. W. et al. 2015. The Cryogenian Balcanoona reef complexes of the Northern Flinders Ranges: Implications for Neoproterozoic ocean chemistry // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 417, 320–36.
- Wood R. A., Grotzinger J. P., Dickson J. A. D. 2002. Proterozoic modular biomineralized metazoan from the Nama Group, Namibia // *Science*, 296, 2383–6.
- Wood R. A. et al. 2015. Dynamic redox conditions control late Ediacaran metazoan ecosystems in the Nama Group, Namibia // *Precambrian Research*, 261, 252–71.
- Wood R., Ivantsov A. Yu., Zhuravlev A. Yu. 2017. First macrobiota biomineralisation was environmentally triggered // *Proceedings of the Royal Society of London B*, 284, 20170059. DOI: 10.1098/rspb.2017.0059.
- Wood R. A., Zhuravlev A. Yu., Sukhov S. S., Zhu M. & Zhao F. 2017. Demise of Ediacaran dolomitic seas marks widespread biomineralization on the Siberian Platform // *Geology*, 45, 27–30.

- Wright D. T. 1999. The role of sulphate-reducing bacteria and cyanobacteria in dolomite formation in distal ephemeral lakes of the Coorong region, South Australia // *Sedimentary Geology*, 126, 147–57.
- Xiao S., Knoll A. H., Yuan X., Poeschl C. M. 2004. Phosphatized multicellular algae in the Neoproterozoic Doushantuo Formation, China, and the early evolution of florideophyte red algae // *American Journal of Botany*, 91, 214–27.
- Xiao S. et al. 2005. A uniquely preserved Ediacaran fossil with direct evidence for a quilted bodyplan // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 102, 10227–32.
- Xiao S., Yuan X., Steiner M., Knoll A. H. 2002. Macroscopic carbonaceous compressions in a terminal Proterozoic shale: A systematic reassessment of the Miaohu biota, South China // *Journal of Paleontology*, 76, 347–76.
- Yin Z. et al. 2013. Early embryogenesis of potential bilaterian animals with polar lobe formation from the Ediacaran Weng'an Biota, South China // *Precambrian Research*, 225, 44–57.
- Yin Z., Zhu M., Bottjer D. J., Zhao F., Tafforeau P. 2016. Meroblastic cleavage identifies some Ediacaran Doushantuo (China) embryo-like fossils as metazoans // *Geology*, 44, 735–8.
- Yuan X., Chen Z., Xiao S., Zhou C., Hua H. 2011. An early Ediacaran assemblage of macroscopic and morphologically differentiated eukaryotes // *Nature*, 470, 390–3.
- Zhu M., Zhuravlev A. Yu., Wood R. A., Zhao F., Sukhov S. S. 2017. A deep root for the Cambrian Explosion: Implications of new bio- and chemostratigraphy from the Siberian Platform // *Geology*. DOI: 10.1130/G38865.1.
- Zhuravlev A. Yu. 1993. Were Ediacaran Vendobionta multicellulars? // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 190, 299–314.
- Zhuravlev A. Yu., Wood R. A. 2008. Eve of biomineralization: Controls on skeletal mineralogy // *Geology*, 36, 923–6.
- Zhuravlev A. Yu., Gámez Vintaned J. A., Ivantsov A. Yu. 2009. First finds of problematic Ediacaran fossil *Gaojiashania* in Siberia and its origin // *Geological Magazine*, 146, 775–80.
- Zhuravlev A. Yu., Wood R. A., Penny A. M. 2015. Ediacaran skeletal metazoan revealed to be complex lophophorate // *Proceedings of the Royal Society of London B*, 282, 20151860. DOI: 10.1098/rspb.2015.1860.
- Часть III
- Ефремов И. А. Тафономия и геологическая летопись. — М.: Изд-во АН СССР, 1950. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 24. Вып. 1).
- Журавлев А. Ю. Ранняя история Metazoa — взгляд палеонтолога // *Журнал общей биологии*. 2014. Т. 75. № 6. С. 411–65.
- Иванцов А.Ю., Журавлев А.Ю., Красилов В.А., Легута А.В., Мельникова Л.М., Урбанек А., Ушатинская Г.Т., Малаховская Я.Е. Уникальные синские местонахождения раннекембрийских организмов. Сибирская платформа. — М.: Наука, 2005. (Тр. ПИН РАН. Т. 284).
- Aldridge R. J., Briggs D. E. G. 1986. Conodonts // Hoffman A., Nitecki M. H., eds. *Problematic Fossil Taxa*. New York: Oxford Univ. Press; Oxford: Clarendon Press, p. 227–39. (Oxford Monographs on Geology and Geophysics, 5).
- Aldridge R. J. et al. 2006. Bromalites from the Soom Shale Lagerstätte (Upper Ordovician) of South Africa: Palaeoecological and palaeobiological implications // *Palaeontology*, 49, 857–71.
- Babcock L. E., Robison R. A. 1989. Preference of Palaeozoic predators // *Nature*, 337, 695–6.
- Bailey J. V., Corsetti F. A., Bottjer D. J., Marenco K. N. 2006. Microbially-mediated environmental influences on metazoan colonization of matground ecosystems: Evidence from the Lower Cambrian Harkless Formation // *Palaios*, 21, 215–26.
- Bambach R. K., Bush A. M., Erwin D. H. 2007. Autecology and the filling of ecospace: Key metazoan radiations // *Palaeontology*, 50, 1–22.
- Barskov I. S., Boiko M. S., Konovalova V. A., Leonova T. B., Nikolaeva S. V. 2008. Cephalopods in the marine ecosystems of the Paleozoic // *Paleontological Journal*, 42 (11), 1167–1284.
- Bottjer D. J., Hagadorn J. W., Dornbos S. Q. 2000. The Cambrian substrate revolution // *GSA Today*, 10, 1–7.
- Butterfield N. J. 2011. Animals and the invention of the Phanerozoic Earth system // *Trends in Ecology and Evolution*, 26, 81–7.
- Cong P. et al. 2014. Brain structure resolves the segmental affinity of anomalocaridid appendages // *Nature*, 513, 538–42.

- Cooper R. A., Rigby S., Loydell D. K., Bates D. E. B. 2012. Palaeoecology of the Graptoloidea // *Earth-Science Reviews*, 112, 23–41.
- Daley A. C., Edgecombe G. D. 2014. Morphology of *Anomalocaris canadensis* from the Burgess Shale // *Journal of Paleontology*, 88, 68–91.
- Danovaro R. et al. 2010. The first metazoan living in permanently anoxic conditions // *BMC Biology*, 8, 30. DOI: 10.1186/1741-7007-8-30
- Donoghue P. C. J., Keating J. N. 2014. Early vertebrate evolution // *Palaeontology*, 57, 879–93.
- Dornbos S. Q., Bottjer D. J., Chen J. 2005. Paleoecology of benthic metazoans in the Early Cambrian Maotianshan Shale biota and the Middle Cambrian Burgess Shale biota: evidence for the Cambrian substrate revolution // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 220, 47–67.
- Droser M. D., Finnegan S. 2003. The Ordovician Radiation: A follow-up to the Cambrian Explosion? // *Integrative and Comparative Biology*, 43, 178–84.
- Duan Y. et al. 2014. Reproductive strategy of the bradoriid arthropod *Kunmingella douvillei* from the Lower Cambrian Chengjiang Lagerstätte, South China // *Gondwana Research*, 25, 983–90.
- Dunne J. A., Williams R. J., Martinez N. D., Wood R. A., Erwin D. H. 2008. Compilation and network analyses of Cambrian food webs // *PLoS Biology*, 6 (4), e102. DOI: 10.1371/journal.pbio.0060102
- Esteve J., Hughes N. C., Zamora S. 2011. Purujosa trilobite assemblage and the evolution of trilobite enrollment // *Geology*, 39, 575–8.
- Gámez Vintaned J. A., Liñán E., Navarro D., Zhuravlev A. Yu. 2017. The oldest Cambrian skeletal fossils of Spain (Cadenas Ibéricas, Aragón) // *Geological Magazine*. DOI: 10.1017/S0016756817000358
- Harper D. A. T., Zhan R., Jin J. 2015. The Great Ordovician Biodiversification Event: Reviewing two decades of research on diversity's big bang illustrated by mainly brachiopod data // *Palaeoworld*, 24, 75–85.
- Haug J. T., Waloszek D., Haug C., Maas A. 2010. High-level phylogenetic analysis developmental sequences: The Cambrian †*Martinssonella elongata*, †*Musacaris gerdgeyeri* gen. et sp. nov. and their position in early crustacean evolution // *Arthropod Structure & Development*, 39, 154–73.
- Haug J. T., Waloszek D., Maas A., Liu Y., Haug C. 2012. Functional morphology, ontogeny and evolution of mantis shrimp-like predators in the Cambrian // *Palaeontology*, 55, 369–99.
- Haug J. T., Caron J.-B., Haug C. 2013. Demecology in the Cambrian: synchronized molting in arthropods from the Burgess Shale // *BMC Biology*, 11, 64. DOI: 10.1186/1741-7007-11-64
- Hints O. et al. 2010. Biodiversity patterns of Ordovician marine microphytoplankton from Baltica: Comparison with other fossil groups and sea-level changes // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 294, 161–73.
- Holland P. W. H. 2015. Did homeobox gene duplications contribute to the Cambrian explosion? // *Zoological Letters*, 1, 1. DOI: 10.1186/s40851-014-0004-x
- Janvier P. 1996. *Early Vertebrates*. Oxford: Oxford Univ. Press, 393 p. (Oxford Monographs on Geology and Geophysics, 33).
- Klemetsen A. 2010. The charr problem revisited: exceptional phenotypic plasticity promotes ecological speciation in postglacial lakes // *Freshwater Reviews*, 3, 49–74.
- Kowalewski M., Kelley P. H., eds. 2002. *The Fossil Record of Predation* // *Paleontological Society Papers*, 8, 1–398.
- Kröger B., Vinther J., Fuchs D. 2011. Cephalopod origin and evolution: A congruent picture emerging from fossils, development and molecules // *Bioessays*, 33, 602–13.
- Krumbein W. E., Paterson D. M., Stal L. J., eds. 1994. *Biostabilization of Sediments*. Oldenburg: Bibliotheks und Informationssystem der Carl von Ossietzky Universität, 526 p.
- Lamsdell J. C., Hoşgör I., Selden P. A. 2013. A new Ordovician eurypterid (Arthropoda: Chelicerata) from southeastern Turkey: Evidence for a cryptic Ordovician record of Eurypterida // *Gondwana Research*, 23, 354–66.
- Lee M. S. Y., Soubrier J., Edgecombe G. D. 2013. Rates of phenotypic and genomic evolution during the Cambrian Explosion // *Current Biology*, 23, 1889–95.
- Lenton T. M. et al. 2014. Co-evolution of eukaryotes and ocean oxygenation in the Neoproterozoic era // *Nature Geoscience*, 7, 257–65.
- Logan G. A. et al. 1995. Terminal Proterozoic reorganization of biogeochemical cycles // *Nature*, 376, 53–6.

- Ma X., Edgecombe G. D., Hou X., Goral T., Strausfeld N. J. 2015. Preservational pathways of corresponding brains of a Cambrian euarthropod // *Current Biology*, 25, 1–7. DOI: 10.1016/j.cub.2015.09.063
- Marshall D. J., Lamsdell J. C., Shpinev E., Braddy S. J. 2013. A diverse chasmataspidid (Arthropoda: Chelicerata) fauna from the Early Devonian (Lochkovian) of Siberia // *Palaeontology*, 57, 631–55.
- Martin R. E., Quigg A., Podkovyrov V. 2008. Marine biodiversification in response to evolving phytoplankton stoichiometry // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 258, 277–91.
- Meysman F. J. R., Middelburg J. J., Heip C. H. R. 2006. Bioturbation: a fresh look at Darwin's last idea // *TRENDS in Ecology and Evolution*, 21, 688–95.
- Mills D. B., Canfield D. E. 2016. A trophic framework for animal origins // *Geobiology*, 15, 197–210.
- Moysiuk J., Smith M. R., Caron J.-B. 2017. Hyoliths are Palaeozoic lophophorates // *Nature*, 541, 394–7.
- Müller K. J., Walossek D. 1987. Morphology, ontogeny and life-habit of *Agnostus pisiformis* from the Upper Cambrian of Sweden // *Fossils and Strata*, 19, 1–124.
- Ortega-Hernández J., Van Roy P., Lerosey-Aubril R. 2016. A new aglaspidid euarthropod with a six-segmented trunk from the Lower Ordovician Fezouata Konservat-Lagerstätte, Morocco // *Geological Magazine*, 253, 524–36.
- Parker A. R. 2011. On the origin of optics // *Optics & Laser Technology*, 43, 323–9.
- Penny A. M., Wood R. A., Zhuravlev A. Yu., Curtis A., Bowyer F., Tostevin R. 2017. Intraspecific variation in an Ediacaran skeletal metazoan: *Namacalathus* from the Nama Group, Namibia // *Geobiology*, 15, 81–93.
- Pruss S. B., Finnegan S., Fischer W. W., Knoll A. H. 2011. Carbonates in skeleton-poor seas: New insights from Cambrian and Ordovician strata of Laurentia // *Palaios*, 25, 73–84.
- Purnell M. A. 1995. Microwear on conodont elements and macrophagy in the first vertebrates // *Nature*, 374, 798–800.
- Pushie M. J., Pratt B. R., Macdonald T. C., George G. H., Pickering I. J. 2014. Evidence for biogenic copper (hemocyanin) in the middle Cambrian arthropod *Marrella* from the Burgess Shale // *Palaios*, 29, 512–24.
- Robson S. P., Pratt B. R. 2007. Predation of late Marjuman (Cambrian) linguliformean brachiopods from the Deadwood Formation of South Dakota, USA // *Lethaia*, 40, 19–32.
- Seilacher A. 2007. *Trace Fossil Analysis*. Berlin; Heidelberg: Springer, 226 p.
- Selden P. A. 1984. Autecology of Silurian eurypterids // *Special Papers in Palaeontology*, 32, 39–54.
- Servais T. et al. 2010. The Great Ordovician Biodiversification Event (GOBE): The palaeoecological dimension // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 294, 99–119.
- Signor P. W., Vermeij G. J. 1994. The plankton and the benthos: Origins and early history of an evolving relationship // *Paleobiology*, 20, 297–319.
- Siveter D. J., Williams M., Waloszek D. 2001. A phosphatocopid crustacean with appendages from the Lower Cambrian // *Science*, 293, 479–81.
- Strausfeld N. J. et al. 2016. Arthropod eyes: The early Cambrian fossil record and divergent evolution of visual systems // *Arthropod Structure & Development*, 45, 152–72.
- Tanaka G. et al. 2013. Chelicerate neural ground pattern in a Cambrian great appendage arthropod // *Nature*, 502, 364–7.
- Tarhan L. G., Droser M. L., Planavsky N. J., Johnston D. T. 2015. Protracted development of bioturbation through the early Palaeozoic Era // *Nature Geoscience*, 8, 865–9.
- Taylor A. M., Goldring R. 1993. Description and analysis of bioturbation and ichnofabric // *Journal of the Geological Society of London*, 150, 141–8.
- Taylor P. D., Wilson M. A. 2003. Palaeoecology and evolution of marine hard substrate communities // *Earth-Science Reviews*, 62, 1–103.
- Tevesz M. J. S., McCall P. L., eds. 1993. *Biotic Interactions in Recent and Fossil Benthic Communities*. New York: Plenum Press, 837 p.
- Topper T. P., Zhang Z., Gutiérrez-Marco J. C., Harper D. A. T. 2017. The down of a dynasty: life strategies of Cambrian and Ordovician brachiopods // *Lethaia*. DOI: 10.1111/let.12229

- Underwood C. J. 1993. The position of the graptolites within Lower Palaeozoic planktic ecosystems // *Lethaia*, 26, 189–202.
- Vannier J. 2012. Gut content as direct indicators for trophic relationships in the Cambrian marine ecosystem // *PLoS ONE*, 7 (12), e52200. DOI: 10.1371/journal.pone.0052200
- Vannier J., Chen J. 2005. Early Cambrian food chain: New evidence from fossil aggregates in the Maotianshan Shale biota, SW China // *Palaios*, 20, 3–26.
- Vannier J. et al. 2007. Early Cambrian origin of modern food webs: evidence from predator arrow worms // *Proceedings of the Royal Society of London B*, 274, 627–33.
- Vendrasco M. J., Checa A., Heimbrock W. P., Baumann S. D. J. 2013. Nacre in molluscs from the Ordovician of the Midwestern United States // *Geosciences*, 3, 1–29.
- Whittington H. B. et al. 1997. *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part O: Trilobita, Revised. V. 1.* Boulder, Colorado: Geol. Soc. Amer.; Lawrence, Kansas: Univ. Kansas, 530 p.
- Wood R. A., Zhuravlev A. Yu. 2012. Escalation and ecological selectivity in the Cambrian radiation of skeletons // *Earth-Science Reviews*, 115, 249–61.
- Wood R., Curtis A., Penny A., Zhuravlev A. Yu., Curtis-Walcott S., Iinpinge S., Bowyer F. 2017. Flexible and responsive growth strategy of the Ediacaran skeletal metazoan Cloudina from the Nama Group, Namibia // *Geology*, 45, 291–4.
- Yang J., Ortega-Hernández J., Lan T., Hou J., Zhang X. 2016. A predatory bivalved euarthropod from the Cambrian (Stage 3) Xiaoshiba Lagerstätte, South China // *Scientific Reports*, 6, 27709. DOI: 10.1038/srep27709
- Zacai A., Vannier J., Lerosey-Aubril R. 2015. Reconstructing the diet of a 505-million-years-old arthropod: *Sidneyia inexpectans* from the Burgess Shale fauna // *Arthropod Structure & Development*, 45, 200–20.
- Zhao F. et al. 2014. Diversity and species abundance patterns of the early Cambrian (Series 2, Stage 3) Chengjiang Biota from China // *Paleobiology*, 40, 50–69.
- Zhuravlev A. Yu., Riding R., eds. 2001. *The Ecology of the Cambrian Radiation*. New York: Columbia Univ. Press. 525 p.
- Zhuravlev A. Yu., Gámez Vintaned J. A., Liñán E. 2011. The Palaeoscolecida and the evolution of the Ecdysozoa // *Palaeontographica Canadiana*, 31, 177–204.
- Zhuravlev A. Yu., Naimark E. B., Wood R. A. 2015. Controls on the diversity and structure of earliest metazoan communities: early Cambrian reefs from Siberia // *Earth-Science Reviews*, 147, 18–29.
- Часть IV
- Бурзин М. Б. Докембрийские предтечи «пионеров суши» // *Природа*. 1998. № 3. С. 83–95.
- Ивахненко М. Ф. Тетраподы Восточно-Европейского плакката — позднепалеозойского территориально-природного комплекса. — М.: Наука, 2001. (Тр. ПИН РАН. Т. 283).
- Мейен С. В. Основы палеоботаники. Справочное пособие. — М.: Недра, 1987.
- Мейен С. В. Листья на камне: Размышления о палеоботанике, геологии, эволюции и путях познания живого. — М.: ГЕОС, 2001. (Тр. ГИН РАН. Науч.-поп. сер., вып. 1).
- Шмальгаузен И. И. Происхождение наземных позвоночных. — М.: Наука, 1964.
- Ahlberg P. E., Clack J. A., Lukševičs E., Blom H., Zupīņš I. 2008. *Ventastega curonica* and the origin of tetrapod morphology // *Nature*, 453, 1199–1204.
- Algeo T. J., Marenco P. J., Saltzman M. R. 2016. Co-evolution of oceans, climate, and the biosphere during the ‘Ordovician Revolution’: A review // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 458, 1–11.
- Anderson P. S. L., Friedman M., Ruta M. 2013. Late to the table: Diversification of tetrapod mandibular biomechanics lagged behind the evolution of terrestriality // *Integrative and Comparative Biology*, 53, 197–208.
- Beerling D. J. et al. 1998. The influence of Carboniferous palaeoatmosphere on plant function: an experimental and modelling assessment // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 353, 131–40.
- Beerling D. J., Berner R. A. 2004. Feedback and the coevolution of plants and atmospheric CO<sub>2</sub> // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 102, 1302–5.
- Berner R. A. et al. 2000. Isotope fractionation and atmospheric oxygen: Implications for Phanerozoic O<sub>2</sub> evolution // *Science*, 287, 1630–3.

- Berry J. A., Beerling D. J., Franks P. J. 2010. Stomata: key players in the Earth system, past and present // *Current Opinion in Plant Biology*, 13, 233–40.
- Bonneville S. et al. 2009. Plant-driven fungal weathering: Early stages of mineral alteration at the nanometer scale // *Geology*, 37, 615–8.
- Boyce C. K. et al. 2003. Chemical evidence for cell wall lignification and the evolution of tracheids in Early Devonian plants // *International Journal of Plant Sciences*, 164, 691–702.
- Boyce C. K. et al. 2007. Devonian landscape heterogeneity recorded by a giant fungus // *Geology*, 35, 399–402.
- Braudrick C. A., Dietrich W. E., Leverich G. T., Sklar L. S. 2009. Experimental evidence for the conditions necessary to sustain meandering in coarse-bedded rivers // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 106, 16936–41.
- Canoville A., Chinsamy A. 2017. Bone microstructure of pareiasaurs (Parareptilia) from the Karoo Basin, South Africa: Implications for growth strategies and lifestyle habits // *The Anatomical Record*, 300, 1039–66.
- Clack J. A. 2007. Devonian climate change, breathing, and the origin of tetrapod stem group // *Integrative and Comparative Biology*, 47, 510–23.
- Clement A. M., Long J. A. 2010. Air-breathing adaptation in a marine Devonian lungfish // *Biology Letters*, 6, 509–12.
- Coates M. I., Ruta M., Friedman M. 2008. Ever since Owen: Changing perspectives on the early evolution of tetrapods // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 571–92.
- Davies N. S., Gibling M. R. 2010. Cambrian to Devonian evolution of alluvial systems: The sedimentological impact of the earliest land plants // *Earth-Science Reviews*, 98, 171–200.
- DiMichele W. A., Phillips T. L. 1994. Paleobotanical and paleoecological constraints on models of peat formation in the Late Carboniferous of Euramerica // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 106, 39–90.
- Dudley R. 1998. Atmospheric oxygen, giant Paleozoic insects and the evolution of aerial locomotor performance // *Journal of Experimental Biology*, 201, 1043–50.
- Dunlop J. A., Anderson L. I., Kerp H., Hass H. 2004. A harvestman (Arachnida: Opiliones) from the Early Devonian Rhynie cherts, Aberdeenshire, Scotland // *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*, 94 (for 2003), 341–54.
- Edwards D. 2003. Xylem in early tracheophytes // *Plant, Cell and Environment*, 26, 57–72.
- Edwards D., Kerp H., Hass H. 1998. Stomata in early land plants: an anatomical and ecophysiological approach // *Journal of Experimental Botany*, 49, Spec. issue, 255–78.
- Fayers S. R., Trewin N. H. 2005. A hexapod from the Early Devonian Windyfield Chert, Rhynie, Scotland // *Palaeontology*, 48, 1117–30.
- Feng Z., Schneider J. W., Labandeira C. C., Kretzschmar R., Rößler R. 2014. A specialized feeding habit of Early Permian oribatid mites // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 417, 121–5.
- Floudas D. et al. 2012. The Paleozoic origin of enzymatic lignin decomposition reconstructed from 31 fungal genomes // *Science*, 336, 1715–9.
- Gadd G. M. 2007. Geomycology: biogeochemical transformations of rocks, minerals, metals and radionuclides by fungi, bioweathering and bioremediation // *Mycological Research*, 111, 3–49.
- Gastaldo R. A., Stevanović-Walls I., Ware W. N. 2004. Erect forests are evidence for coseismic base-level changes in Pennsylvanian cyclothems of the Black Warrior Basin, U. S. A. // *AAPG Studies in Geology*, 51, 219–38.
- Gensel P. G., Edwards D., eds. 2001. *Plants Invade the Land: Evolutionary and Environmental Perspectives*. New York: Columbia Univ. Press, 512 p.
- Gibling M. R., Davies N. S. 2012. Palaeozoic landscapes shaped by plant evolution // *Nature Geoscience*, 5, 99–105.
- Gibling M. R. et al. 2013. Palaeozoic co-evolution of rivers and vegetation: A synthesis of current knowledge // *Proceedings of Geologists' Association*, 125, 524–33.
- Gurnell A. M., Bertoldi W., Corenblit D. 2012. Changing river channels: The role of hydrological processes, plants and pioneer fluvial landforms in humid temperate, mixed load, gravel bed rivers // *Earth-Science Reviews*, 111, 129–41.

- Habgood K. S., Hass H., Kerp H. 2004. Evidence for an early terrestrial food web: coprolites from the Early Devonian Rhynie chert // *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*, 94 (for 2003), 371–89.
- Haug J. T., Haug C., Garwood R. J. 2016. Evolution of insect wing and development — new details from Palaeozoic nymphs // *Biological Reviews*, 91, 53–69.
- Hazen R. M. et al. 2013. Clay mineral evolution // *American Mineralogist*, 98, 2007–29.
- Honegger R., Edwards D., Axe L., Strullu-Derrien C. 2017. Fertile Prototaxites taiti: a basal ascomycete with inoperculate, polysporous asci lacking crosiers // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 373, 20170146. DOI: 10.1098/rstb.2017.0146
- Jones W. T., Hasiotis S. T. 2010. Lungfish burrows and earliest record of estivation by vertebrates, Upper Devonian Catskill Formation, Pennsylvania, USA // *Geological Society of America Abstracts with Programs*, 42, 253.
- Kamenz C., Dunlop J. A., Scholtz G., Kerp H., Hass H. 2008. Microanatomy of Early Devonian book lungs // *Biology Letters*, 4, 212–5.
- Krings M. et al. 2007. An alternative mode of early land plant colonization by putative endomycorrhizal fungi // *New Phytologist*, 174, 648–57.
- Labandeira C. C. 2005. Invasion of the continents: cyanobacterial crusts to tree-inhabiting arthropods // *TRENDS in Ecology and Evolution*, 20, 253–62.
- Labandeira C. C. 2006. The four phases of plant-arthropod associations in deep time // *Geologica Acta*, 4, 409–38.
- Lenton T. M., Crouch M., Johnson M., Pires N., Dolan L. 2012. First plants cooled the Ordovician // *Nature Geoscience*, 5, 86–9.
- MacIver M. A., Schmitz L., Muga U., Murphey T. D., Mobley C. D. 2017. Massive increase in visual range preceded the origin of terrestrial vertebrates // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. DOI: 10.1073/pnas.1615563114
- Matsunaga K. K. S., Tomescu A. M. F. 2016. Root evolution at the base of the lycophyte clade: insights from an Early Devonian lycophyte // *Annals of Botany*, 117, 585–98.
- Melchin M. J., Mitchell C. E., Holmden C., Štorch P. 2013. Environmental changes in the Late Ordovician — early Silurian: Review and new insights from black shales and nitrogen isotopes // *Geological Society of America Bulletin*, 125, 1635–70.
- Miller M. F., Labandeira C. C. 2002. Slow crawl across the salinity divide: Delayed colonization of freshwater ecosystems by invertebrates // *GSA Today*, 12, 4–10.
- Mills B. J. W., Batterman S. A., Field K. J. 2017. Nutrient acquisition by symbiotic fungi governs Palaeozoic climate transition // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 373, 20160503. DOI: 10.1098/rstb.2016.0503
- Montañez I. P. et al. 2016. Climate, pCO<sub>2</sub> and terrestrial carbon cycle during late Palaeozoic glacial-interglacial cycles // *Nature Geoscience*, 9, 824–8.
- Mukhopadhyay S., Choudhuri A., Samanta P., Sarkar S., Bose P. K. 2014. Were the hydraulic parameters of Precambrian rivers different? // *Journal of Asian Earth Sciences*, 91, 289–97.
- Ortega-Hernández J., Legg D. A., Tremewan J., Braddy S. J. 2010. Euthycarcinoids // *Geology Today*, 26, 195–8.
- Reisz R. R., Fröbisch J. 2014. The oldest caseid synapsid from the Late Pennsylvanian of Kansas, and the evolution of herbivory in terrestrial vertebrates // *PLoS ONE*, 9 (4), e94518. DOI: 10.1371/journal.pone.0094518
- Retallack G. J., Landing E. 2014. Affinities and architecture of Devonian trunks of *Prototaxites loganii* // *Mycologia*, 106, 1143–58.
- Sahney S., Benton M. J., Falcon-Lang H. J. 2010. Rainforest collapse triggered Carboniferous tetrapod diversification in Euramerica // *Geology*, 38, 1079–82.
- Schachat S. R. et al. 2014. Plant-insect interactions from Early Permian (Kungurian) Colwell Creek Pond, north-central Texas: The early spread of herbivory in riparian environments // *International Journal of Plant Sciences*, 175, 855–90.
- Schneider S. H., Boston P. J., eds. 1993. *Scientists on Gaia*. Cambridge, Massachusetts; London: The MIT Press. 433 p.
- Scott A. C., Jones T. P. 1994. The nature and influence of fire in Carboniferous ecosystems // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 106, 91–112.



Stemans P., Lepot K., Marshall C. P., Le Hérissé A., Javaux E. J. 2010. FTIR characterisation of the chemical composition of Silurian cryptospores from Gotland, Sweden // *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162, 577–90.

Stein W. E., Mannolini F., VanAller Hernick L., Landing E., Berry C. M. 2007. Giant cladoxylopsid trees resolve the enigma of the Earth's earliest forest stumps at Gilboa // *Nature*, 446, 904–7.

Stevens C. E., Hume I. D. 1998. Contributions of microbes in vertebrate gastrointestinal tract to production and conservation of nutrients // *Physiological Reviews*, 78, 393–427.

Taylor T. N., Taylor E. L., Krings M. 2009. *Paleobotany: The Biology and Evolution of Fossil Plants*. 2nd ed. New York: Academic Press, 1230 p.

Taylor T. N., Krings M., Taylor E. L. 2015. *Fossil Fungi*. New York: Academic Press, 382 p.

Trotter J. A., Williams I. S., Barnes C. R., Lécuyer C., Nicoll R. S. 2008. Did cooling oceans trigger Ordovician biodiversification? Evidence from conodont thermometry // *Science*, 321, 550–4.

Ward P., Labandeira C., Laurin M., Berner R. A. 2006. Confirmation of Romer's Gap as a low oxygen interval constraining the timing of initial arthropod and vertebrate terrestrialization // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 103, 16818–22.

Wang J., Pfefferkorn H. W., Zhang Y., Feng Z. 2012. Permian vegetational Pompeii from Inner Mongolia and its implications for landscape paleoecology and paleobiogeography of Cathaysia // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 109, 4927–32.

Weng J.-K., Chapple C. 2010. The origin and the evolution of lignin biosynthesis // *New Phytologist*, 187, 273–85.

Wilson H. M., Anderson L. I. 2004. Morphology and taxonomy of Paleozoic millipedes (Diplopoda: Chilognatha: Archipolypoda) from Scotland // *Journal of Paleontology*, 78, 169–84.

Wilson J. P., Knoll A. H. 2010. A physiological explicit morphospace for tracheid-based water transport in modern and extinct seed plants // *Paleobiology*, 36, 335–55.

Wilson J. P. et al. 2017. Dynamic Carboniferous tropical forests: new views of plant function and potential for physiological forcing of climate // *New Phytologist*. DOI: 10.1111/nph.14700

Zambell C. B., Adams J. M., Gorrington M. L., Schwartzman D. W. 2012. Effect of lichen colonization on chemical weathering of hornblende granite as estimated by aqueous flux // *Chemical Geology*, 291, 166–74.

#### Часть V

Длусский Г. М. Муравьи (Hymenoptera: Formicidae) из бирманского янтаря // *Палеонтологический журнал*. 1996. № 3. 83–9.

Жерихин В. В. Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. — М.: Т-во научных изданий КМК, 2003.

Пономаренко А. Г. Палеобиология ангиоспермизации // *Палеонтологический журнал*. 1998. № 4. С. 3–10.

Расницын А. П. Избранные труды по эволюционной биологии. — М.: Т-во научных изданий КМК, 2005.

Ронов А. Б. Стратисфера, или Осадочная оболочка Земли (количественное исследование). — М.: Наука, 1993.

Симпсон Дж. Великолепная изоляция. История млекопитающих Южной Америки. — М.: Мир, 1983.

Татаринов Л. П. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. — М.: Наука, 1976.

Ahrens D., Schwarzer J., Vogler A. P. 2014. The evolution of scarab beetles tracks the sequential rise of angiosperms and mammals // *Proceedings of the Royal Society of London B*, 281 (1791), 20141470. DOI: 10.1098/rspb.2014.1470

Allen V., Bates K. T., Li Z., Hutchinson J. R. 2013. Linking the evolution of body shape and locomotor biomechanics in bird-line archosaurs // *Nature*, 497, 104–7.

Allmon W. D., Martin R. E. 2014. Seafood through time revisited: the Phanerozoic increase in marine trophic resources and its macroevolutionary consequences // *Paleobiology*, 40, 256–87.

Amick D. S. 2017. Evolving views on the Pleistocene colonization of North America // *Quaternary International*, 431 (Pt B), 125–51.

Bader W. et al. 2017. The recent increase of atmospheric methane from 10 years of ground-based NDACC FTIR observations since 2005 // *Atmospheric Chemistry and Physics*, 17, 2255–77.

- Bains S., Norris R. D., Corfield R. M., Faul K. L. 2000. Termination of global warmth at the Palaeocene/Eocene boundary through productivity feedback // *Nature*, 407, 171–4.
- Bambach R. K., Knoll A. N., Sepkoski J. J., Jr. 2002. Anatomical and ecological constraints on Phanerozoic animal diversity in the marine realm // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 99, 6854–9.
- Bannikov A. F. 2014. The systematic composition of the Eocene actinopterygian fish fauna from Monte Bolca, northern Italy, as known to date // *Studi e Ricerche sui Giacimenti Terziari di Bolca*, 12, 23–34.
- Bargo M. S., De Iuliis G., Vizcaíno S. F. 2006. Hypsodonty in Pleistocene ground sloths // *Acta Palaeontologica Polonica*, 51, 53–61.
- Barnosky A. D. et al. 2016. Variable impact of late-Quaternary megafaunal extinction in causing ecological state shifts in North and South America // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 113, 856–61.
- Bates K. T., Falkingham P. L. 2012. Estimating maximum bite performance in *Tyrannosaurus rex* using multi-body dynamics // *Biology Letters*, 8, 660–4.
- Berling D. J., Osborne C. P. 2006. The origins of the savanna biome // *Global Change Biology*, 12, 2023–31.
- Berling D. J., Royer D. L. 2011. Convergent Cenozoic CO<sub>2</sub> history // *Nature Geoscience*, 4, 418–20.
- Behrensmeyer A. K. et al., eds. 1992. *Terrestrial Ecosystems Through Time: Evolutionary Paleocology of Terrestrial Plants and Animals*. Chicago: Univ. Chicago Press, 588 p.
- Bellwood D. R., Goatley C. H. R., Bellwood O. 2017. The evolution of fishes and corals on reefs: form, function and interdependence // *Biological Reviews*, 92, 878–901.
- Berendse F., Scheffer M. 2009. The angiosperm radiation revisited, an ecological explanation for Darwin's 'abominable mystery' // *Ecology Letters*, 12, 865–72.
- Beuck L., Wisshak M., Munnecke A., Freiwald A. 2008. A giant boring in Silurian stromatoporoid analysed by computer tomography // *Acta Palaeontologica Polonica*, 53, 149–60.
- Bininda-Emonds O. R. P. et al. 2007. The delayed rise of present-day mammals // *Nature*, 446, 507–12.
- Black B., Archer M., Hand S. J., Gothelp H. 2012. The rise of Australian marsupials: A synopsis of biostratigraphic, phylogenetic and palaeobiogeographic understanding // *Talent J. A., ed. Earth and Life. Global Biodiversity, Extinction Intervals and Biogeographic Perturbations Through Time*. Dordrecht: Springer, p. 983–1078.
- Bocherens H. et al. 2011. Isotopic evidence for dietary ecology of cave lion (*Panthera spelaea*) in North-Western Europe: Prey choice, competition and implications for extinction // *Quaternary International*, 245, 249–61.
- Botha-Brink J. 2017. Burrowing in *Lystrosaurus*: Preadaptation to a postextinction environment? // *Journal of Vertebrate Paleontology*. DOI: 10.1080/02724634.2017.1365080
- Bouchenak-Khelladi Y. et al. 2009. The origins and diversification of C<sub>4</sub> grasses and savanna-adapted ungulates // *Global Change Biology*, 15, 2397–417.
- Boyce C. K., Lee J. E. 2010. An exceptional role for flowering plant physiology in the expansion of tropical rainforests and biodiversity // *Proceedings of the Royal Society of London B*, 277, 3437–43.
- Brandt D. S., Elias R. J. 1989. Temporal variations in tempestite thickness may be a geologic record of atmospheric CO<sub>2</sub> // *Geology*, 17, 951–2.
- Brodribb T. J., Field T. S. 2010. Leaf hydraulic evolution led a surge in leaf photosynthetic capacity during early angiosperm diversification // *Ecology Letters*, 13, 175–83.
- Brown C. M. et al. 2017. An exceptionally preserved three-dimensional armored dinosaur reveals insight into coloration and Cretaceous predator-prey dynamics // *Current Biology*, 27, 1–8. DOI: 10.1016/j.cub.2017.06.071
- Burgess S. D., Bowring S. A. 2015. High-precision geochronology confirms voluminous magmatism before, during, and after Earth's most severe extinction // *Science Advances*, 1, e1500470. DOI: 10.1126/sciadv.1500470
- Burness G. P., Diamond J., Flannery T. 2001. Dinosaurs, dragons, and dwarfs: The evolution of maximal body size // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 98, 14518–23.

- Carter L. B., Dasgupta R. 2013. Hydrous basalt-limestone interaction at crustal conditions: Implications for generation of ultracalcic melts and outflux of CO<sub>2</sub> at volcanic arcs // *Earth and Planetary Science Letters*, 427, 202–14.
- Chernova O. F., Kirillova I. V., Boeskorov G. G., Shidlovskiy F. K., Kabilov M. R. 2015. Architectonics of the hairs of the woolly mammoth and woolly rhino // *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, 319, 441–60.
- Chu D. et al. 2015. Early Triassic wrinkle structures on land: stressed environments and oases for life // *Scientific Reports*, 5, 10109. DOI: 10.1038/srep10109
- Clapham M. E., Payne J. L. 2011. Acidification, anoxia, and extinction: A multiple logistic regression analysis of extinction selectivity during the Middle and Late Permian // *Geology*, 39, 1059–62.
- Clarkson M. O. et al. 2015. Ocean acidification and the Permian-Triassic mass extinction // *Science*, 348, 229–32.
- Clarkson M. O. et al. 2016. Dynamic anoxic ferruginous conditions during the end-Permian mass extinction and recovery // *Nature Communications*, 7, 12236. DOI: 10.1038/ncomms.12236
- Codron D., Carbone C., Müller D. W. H., Clauss M. 2012. Ontogenetic niche shifts in dinosaurs influenced size, diversity and extinction in terrestrial vertebrates // *Biology Letters*, 8, 620–3.
- Cui Y., Kump L. R. 2015. Global warming and the end-Permian extinction event: Proxy and modelling perspectives // *Earth-Science Reviews*, 149, 5–22.
- Danise S., Higgs N. D. 2015. Bone-eating *Osedax* worms lived on Mesozoic marine reptile deadfalls // *Biology Letters*, 11 (4), 20150072. DOI: 10.1098/rsbl.2015.0072
- de Boer H. J., Eppinga M. B., Wassen M. J., Dekker S. C. 2012. A critical transition in leaf evolution facilitated the Cretaceous angiosperm revolution // *Nature Communications*, 3, 1221. DOI: 10.1038/ncomms2217
- Dlussky G. M., Wappler T., Wedmann S. 2009. Fossil ants of the genus *Gesomyrmex* Mayr (Hymenoptera, Formicidae) from the Eocene of Europe and remarks on the evolution of arboreal communities // *Zootaxa*, 2031, 1–20.
- Doughty C. E. et al. 2016. Global nutrient transport in a world of giants // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 113, 868–73.
- Doyle J. A. 2012. Molecular and fossil evidence on the origin of angiosperms // *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 40, 301–26.
- Eagle R. A. et al. 2011. Dinosaur body temperatures determined from isotopic (<sup>13</sup>C-<sup>18</sup>O) ordering in fossil biominerals // *Science*, 333, 443–5.
- Edwards E. J. et al. 2010. The origins of C<sub>4</sub> grasslands: Integrating evolutionary and ecosystem science // *Science*, 328, 587–91.
- Ellison A. M., Farnsworth E. J., Merkt R. E. 1999. Origins of mangrove ecosystems and the mangrove biodiversity anomaly // *Global Ecology and Biogeography*, 8, 95–115.
- Erickson G. M. et al. 2015. Wear biomechanics in the slicing dentition of the giant horned dinosaur *Triceratops* // *Science Advances*, 1, e1500055. DOI: 10.1126/sciadv.1500055
- Eriksson O. 2016. Evolution of angiosperm seed disperser mutualisms: the timing of origins and their consequences for coevolutionary interactions between angiosperms and frugivores // *Biological Reviews*, 91, 168–86.
- Falkowski P. G. et al. 2004. The evolution of modern eukaryotic plankton // *Science*, 305, 354–60.
- Fastovski D. E., Weishampel D. B. 2009. *Dinosaurs: A Concise Natural History*. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 379 p.
- Feild T. S. et al. 2004. Dark and disturbed: a new image of early angiosperm ecology // *Paleobiology*, 30, 82–107.
- Frey E., Tischlinger H. 2012. The Late Jurassic pterosaur *Rhamphorhynchus*, a frequent victim of the ganoid fish *Aspidorhynchus*? // *PLoS ONE*, 7 (3), e31945. DOI: 10.1371/journal.pone.0031945
- Friis E. M., Pedersen K. R., Crane P. R. 2010. Diversity and obscurity: fossil flowers and the early history of angiosperms // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 365, 369–82.
- Gattuso J.-P., Allemand D., Frankignoulle M. 1999. Photosynthesis and calcification at cellular, organismal and community levels in coral reefs: A review of interactions and control by carbonate chemistry // *American Zoologist*, 39, 160–83.

- Gingerich P. D., Haq M.-u., Zalmout I. S., Khan I. H., Malkani M. S. 2001. Origin of whales from early artiodactyls: Hands and feet of Eocene Protocetidae from Pakistan // *Science*, 293, 2239–42.
- Gnanadesikan A., Anderson W. G. 2009. Ocean water clarity and the ocean general circulation in a coupled climate model // *Journal of Physical Oceanography*, 39, 314–32.
- Goswami A. et al. 2011. A radiation of arboreal basal eutherian mammals beginning in the Late Cretaceous of India // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 108, 16333–8.
- Guil-Guerrero J. L. et al. 2014. The fat from frozen mammals reveals sources of essential fatty acids suitable Palaeolithic and Neolithic humans // *PLoS ONE*, 9 (1), e84480. DOI: 10.1371/journal.pone.0084480
- Guthrie R. D. 1990. *Frozen Fauna of the Mammoth Steppe: The Story of Blue Babe*. Chicago: Univ. Chicago Press, 323 p.
- Hallock P. 1987. Fluctuations in the trophic resource continuum: A factor of global diversity cycles? // *Paleoceanography*, 2, 457–71.
- Hards V. L. 2005. Volcanic contributions to the global carbon cycle // *British Geological Survey Occasional Publication*, 10, 1–26.
- Heim N. A., Knope M. L., Schaal E. K., Wang S. C., Payne J. L. 2015. Cope's rule in the evolution of marine animals // *Science*, 347, 867–70.
- Hendry K. R. et al. 2018. Competition between silicifiers and non-silicifiers in the Past and Present ocean and its evolutionary impacts // *Frontiers in Marine Science*, 5, 22. DOI: 10.3389/fmars.2018.00022
- Hill R. V., D'Emic M. D., Bever G. S., Norell M. A. 2015. A complex hyobranchial apparatus in a Cretaceous dinosaur and the antiquity of avian paraglossalia // *Zoological Journal of the Linnean Society*. DOI: 10.1111/zoj.12293
- Huang S. et al. 2017. Mammal body size evolution in North America and Europe over 20 Myr: similar trends generated by different processes // *Proceedings of the Royal Society of London B*, 284. DOI: 10.1098/rspb.2016.2361
- Hummel J. et al. 2008. In vitro digestibility of fern and gymnosperm foliage: implications for sauropod feeding ecology and diet selection // *Proceedings of the Royal Society of London B*, 275, 1015–21.
- Huttenlocker A. K., Farmer C. G. 2017. Bone microvascular tracks red blood cell size diminution in Triassic mammal and dinosaur forerunners // *Current Biology*, 27, 48–54.
- Jenkyns H. C. 2010. Geochemistry of oceanic anoxic events // *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, 11, Q03004. DOI: 10.1029/2009GC002788
- Johnson C. N. 2009. Ecological consequences of Late Quaternary extinctions of megafauna // *Proceedings of the Royal Society of London B*, 276, 2509–19.
- Johnson C. N. et al. 2016. What caused extinction of the Pleistocene megafauna of Sahul? // *Proceedings of the Royal Society of London B*, 283 (1824), 20152399. DOI: 10.1098/rspb.2015.2399
- Kahlke R.-D. 2014. The origin of Eurasian Mammoth Faunas (Mammuthus-Coelodonta Faunal Complex) // *Quaternary Science Reviews*, 96, 32–49.
- Keller G. et al. 2013. Chicxulub impact spherules in the North Atlantic and Caribbean: age constraints and Cretaceous-Tertiary boundary hiatus // *Geological Magazine*, 150, 885–907.
- Kidwell S. M., Brenchley P. J. 1994. Patterns in bioclastic accumulations through the Phanerozoic: Changes in input or destruction // *Geology*, 22, 1139–43.
- Kirillova I. V., Shidlovskiy F. K. 2010. Estimation of individual age and season of death in woolly rhinoceros, *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799), from Sakha-Yakutia, Russia // *Quaternary Science Reviews*, 29, 3106–14.
- Klompaker A. A., Kowalewski M., Huntley J. W., Finnegan S. 2017. Increase in predator-prey size ratios throughout the Phanerozoic history of marine ecosystems // *Science*, 356, 1178–80.
- Kosnik M. A. et al. 2011. Changes in shell durability of common marine taxa through the Phanerozoic: evidence for biological rather than taphonomic drivers // *Paleobiology*, 37, 303–31.
- Kotrc B., Knoll A. H. 2015. Morphospaces and databases: Diatom diversification through time / Hamm C., ed. *Evolution of Lightweight Structures: Analyses and Technical Applications*. Dordrecht: Springer, p. 17–37.
- Krassilov V. A., Rasnitsyn A. P., Afonin S. A. 2007. Pollen eaters and pollen morphology: co-evolution through the Permian and Mesozoic // *African Invertebrates*, 48, 3–11.

- Kurzawski R. M. et al. 2016. Earthquake nucleation in weak subducted carbonates // *Nature Geoscience*, 9, 717–22.
- Labandeira C. C., Currano E. D. 2013. The fossil record of plant-insect dynamics // *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 41, 287–311.
- Lehmann T., Schaal F. K. 2012. Messel and the Terrestrial Eocene — Proceedings of the 22nd Senckenberg Conference // *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 92, 397–402.
- Lindgren J., Caldwell M. W., Konishi T., Chiappe L. M. 2010. Convergent evolution in aquatic tetrapods: Insights from an exceptional fossil mosasaur // *PLoS ONE*, 5 (8), e11998. DOI: 10.1371/journal.pone.0011998
- Lloyd G. M. et al. 2008. Dinosaurs and the Cretaceous terrestrial revolution // *Proceedings of the Royal Society of London B*, 275, 2483–90.
- Luo Z.-X. 2007. Transformation and diversification in early mammal evolution // *Nature*, 450, 1011–9.
- MacLaren J. A., Anderson P. S. L., Barrett P. M., Rayfield E. J. 2017. Herbivorous dinosaur disparity and its relationship to extrinsic evolutionary drivers // *Paleobiology*, 43, 15–33.
- Madin J. S. et al. 2006. Statistical independence of escalatory ecological trends in Phanerozoic marine invertebrates // *Science*, 312, 897–900.
- McAnena A. et al. 2013. Atlantic cooling associated with a marine biotic crisis during the mid-Cretaceous period // *Nature Geoscience*, 6, 558–61.
- McGowan A. J., Smith A. B., eds. 2011. *Comparing the Geological and Fossil Records: Implications for Biodiversity Studies*. London: Geol. Soc., 310 p. (Geological Society of London Special Publications, 358).
- Misra S., Froelich P. N. 2012. Lithium isotope history of Cenozoic seawater: Changes in silicate weathering and reverse weathering // *Science*, 335, 818–23.
- Mutterlose J., Bottini C. 2013. Early Cretaceous chalks from the North Sea giving evidence for global change // *Nature Communications*, 4, 1686. DOI: 10.1038/ncomms2698
- Nespolo R. F. et al. 2011. Using new tools to solve an old problem: the evolution of endothermy in vertebrates // *Trends in Ecology and Evolution*, 26, 414–23.
- Noè L. F., Taylor M. A., Gómez-Pérez M. 2017. An integrated approach to understanding the role of the long neck in plesiosaurs // *Acta Palaeontologica Polonica*, 62, 137–62.
- Peris D. et al. 2017. False blister beetles and the expansion of gymnosperm-insect pollination modes before angiosperm dominance // *Current Biology*, 27, 1–8. DOI: 10.1016/j.cub.2017.02.009
- Prevosti F. J., Vizcaíno S. F. 2006. Paleoecology of the large carnivore guild from the late Pleistocene of Argentina // *Acta Palaeontologica Polonica*, 51, 407–22.
- Quirk J. et al. 2012. Evolution of trees and mycorrhizal fungi intensifies silicate weathering // *Biology Letters*, 8, 1006–11.
- Rasnitsyn A. P., Quicke D. L. J., eds. 2002. *History of Insects*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 517 p.
- Ratti S., Knoll A. H., Giordano M. 2013. Grazers and phytoplankton growth in the ocean: an experimental and evolutionary perspective // *PLoS ONE*, 8 (10), e77349. DOI: 10.1371/journal.pone.0077349
- Rey K. et al. 2017. Oxygen isotopes suggest elevated thermometabolism within multiple Permo-Triassic therapsid clades // *eLife Sciences*, 6, e28589. DOI: 10.7554/eLife.28589
- Sander P. M. 2013. An evolutionary cascade model for sauropod dinosaur gigantism — Overview, update and tests // *PLoS ONE*, 8 (10), e78573. DOI: 10.1371/journal.pone.0078573
- Schaal E. K., Clapham M. E., Rego B. L., Wang S. C., Payne J. L. 2016. Comparative size evolution of marine clades from the Late Permian through Middle Triassic // *Paleobiology*, 42, 127–42.
- Sellés A. G., Vila B., Galobart À. 2017. Evidence of reproductive stress in titanosaurian sauropods triggered by an increase in ecological competition // *Scientific Reports*, 7, 13827. DOI: 10.1038/s41598-017-14255-6
- Semprebon G. M. et al. 2016. Dietary reconstruction of pygmy mammoths from Santa Rosa Island of California // *Quaternary International*, 406, 123–36.
- Shcherbakov D. E. 2008. On Permian and Triassic insect faunas in relation to biogeography and the Permian-Triassic crisis // *Paleontological Journal*, 42 (1), 15–32.

- Shattuck M. R., Williams S. A. 2016. Arboreality has allowed for the evolution of increased longevity of mammals // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 107, 4635–9.
- Smith F. A., Elliott S. M., Lyons S. K. 2010. Methane emissions from extinct megafauna // *Nature Geoscience*, 3, 374–5.
- Stuart A. J. 2015. Late Quaternary megafaunal extinctions on the continents: a short review // *Geological Journal*, 50, 338–63.
- Swan H. B., Jones G. B., Deschaseaux E. 2012. Dimethylsulfide, climate and coral reef ecosystems // *Proceedings of the 12th International Coral Reef Symposium, Cairns, Australia, 9–13 July, 2012*, 5 pp.
- Tappan H. 1986. Phytoplankton: Below the salt at the global table // *Journal of Paleontology*, 60, 545–54.
- Thierstein H. R., Young J. R., eds. 2004. *Coccolithophores: From Molecular Processes to Global Impact*. Berlin; Heidelberg: Springer, 565 p.
- Tipple B. J., Pagani M. 2007. The early origins of terrestrial C4 photosynthesis // *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 35, 435–61.
- Therrien F., Henderson D. M. 2007. My theropod is bigger than yours... Or not: Estimating body size from skull length in theropods // *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27, 108–15.
- Uchman A., Wetzel A. 2011. Deep-sea ichnology: The relationship between depositional environment and endobenthic organisms // Hüneke H., Mulder T., eds. *Deep-Sea Sediments*. Amsterdam: Elsevir. 517–56 (Developments in Sedimentology, 63).
- Vermeij G. J. 1987. *Evolution and Escalation: An Ecological History of Life*. Princeton, New Jersey: Princeton Univ. Press, 527 p.
- Visscher H. et al. 2004. Environmental mutagenesis during the end-Permian ecological crisis // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 101, 12952–6.
- Vivo de M., Carmignotto A. P. 2004. Holocene vegetation change and the mammal faunas of South America and Africa // *Journal of Biogeography*, 31, 943–57.
- Vizcaíno S. F., Bargo M. S. 2014. Loss of ancient diversity of xenarthrans and the value of protecting extant armadillos, sloths and anteaters // *Edentata*, 15, 27–38.
- Wang X. et al. 2017. Egg accumulation with 3D embryos provides insight into the life history of pterosaurs // *Science*, 358, 1197–1201.
- Wang Y. et al. 2012. Jurassic mimicry between a hangingfly and a ginkgo from China // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 109, 20514–9.
- Waters C. N., Zalasiewicz J. A., Williams M., Ellis M. A., Snelling A. M., eds. 2014. *A Stratigraphical Basis for the Anthropocene*. Bath: Geol. Soc., 321 p. (Geological Society of London Special Publication, 395).
- Wilkinson D. M., Nisbet E. G., Ruxton G. D. 2012. Could methane produced by sauropod dinosaurs have helped to drive Mesozoic climate warmth? // *Current Biology*, 22, R292–3.
- Wood R. A. 1999. *Reef Evolution*. Oxford: Oxford Univ. Press, 414 p.
- Wroe S. et al. 2003. An alternative method for predicting body mass: the case of the Pleistocene marsupial lion // *Paleobiology*, 29, 403–11.
- Xu X. et al. 2014. An integrative approach to understanding bird origins // *Science*, 346 (6215), 1253293. DOI: 10.1126/science.1253293
- Yuan Y. et al. 2014. Role of  $\beta/\delta^{101}$  Gln in regulating the effect of temperature and allosteric effectors on oxygen affinity in woolly mammoth hemoglobin // *Biochemistry*, 52, 8888–97.



Научные редакторы А. Марков, д-р биол. наук, профессор; Е. Самарин, д-р геол.-мин. наук, профессор

Редактор П. Суворова

Руководитель проекта А. Шувалова

Корректоры М. Миловидова, С. Чупахина

Компьютерная верстка А. Фоминов

Дизайн обложки Ю. Буга

Иллюстрация на обложке Shutterstock

В книге использованы иллюстрации из архива автора

© Журавлев А., 2018

© ООО «Альпина нон-фикшн», 2018

© Электронное издание. ООО «Альпина Диджитал», 2018

**Журавлев А.**

Сотворение Земли. Как живые организмы создали наш мир / Андрей Журавлев. — М.: Альпина нон-фикшн, 2018.

ISBN 978-5-9614-5294-5

Рекомендовано к опубликованию решением учебно-методологического совета биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова