

**ОБЩАЯ СИСТЕМАТИКА.**

**КРАТКАЯ ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ  
РАЗНООБРАЗИЯ ЖИВЫХ  
ОРГАНИЗМОВ**

**А.Б. Шипунов**

# Оглавление

Возникновение жизни . . . . .	4
Прокариотный мир . . . . .	5
Расцвет бесскелетной фауны . . . . .	7
Заполнение морских сообществ . . . . .	8
Формирование первых наземных сообществ . . . . .	10
Расцвет влажных лесов . . . . .	12
Великое оледенение . . . . .	13
Обновление наземной биоты . . . . .	14
Расцвет архозавров . . . . .	16
Становление современных сообществ . . . . .	17
Второе великое оледенение и современный мир . . . . .	21

В этом пособии содержится короткое описание того, каким образом происходила эволюция различных групп животных и растений, судя по тем сведениям, которые дает нам палеонтология — наука о ископаемых. Историческое развитие Земли принято делить на определенные промежутки — зоны, эры, периоды, эпохи и т. д. Многие из них приведены в таблице:

Таблица 1.

Эон	Эра	Период	Эпоха*
Фанерозой- ский (570)**	66; Кайно- зойская (70)	Q, Четвертичный (1,78)	Q <sub>2</sub> , Голоцен (0,01)
			Q <sub>2</sub> , Плейстоцен (1,8)
		N, Неогеновый (23)	N <sub>2</sub> , Плиоцен (3,4) N <sub>1</sub> , Миоцен (19,2)
		P, Палеогеновый (41)	P <sub>3</sub> , Олигоцен (11,6)  P <sub>2</sub> , Эоцен (19) P <sub>1</sub> , Палеоцен (11)
	246; Мезозойская (180)	К, Меловой (72)***  J, Юрский (71) T, Триасовый (37)	
	571; Палео- зойская (326)	P, Пермский (41)	
		C, Каменно- угольный (67)	C <sub>1</sub> , Пенсильваний (14)

Эон	Эра	Период	Эпоха*
			<i>C<sub>2</sub>, Миссисипий (52,7)</i>
		D, Девонский (56) S, Силурийский (28) O, Ордовикский (66) Є, Кембрийский (66,9)	
Протерозой- ский (1800)	1780; Позднепро- терозойская (1080)	V, Вендский (80)****	
		R, Рифейский (1000)	<i>R<sub>3</sub>, Поздний (400) R<sub>2</sub>, Средний (300) R<sub>1</sub>, Ранний (300)</i>
	2500(?); Ранне- среднепроте- розойская (720)		
Археозой- ский (2000)	4500(?); Ар- хеозойская (2000)		

**Примечания:**

\* Эпохи указаны не для всех периодов.

\*\* В скобках после названия указана продолжительность в млн. лет, цифры без скобок обозначают начало эры (млн. лет назад).

Перед названиями периодов и эпох стоят принятые в геохронологии их сокращенные обозначения.

\*\*\* Меловой период делят либо на *Нижний* и *Верхний* мел, либо на три надъяруса: *неокомский*, *среднемеловой* и *сенонский*. Нижний мел включает 6 ярусов, последние три из них — *барремский* (относится к неокому), *аптский* и *альбский* (относятся к среднему мелу). Для понимания эволюции жизни в мелу полезно знать также его последний ярус — *маастрихт* и первый ярус кайнозоя — *даний*.

\*\*\*\* Подразделения протерозоя не общеприняты. Вендский период в последнее время часто относят к фанерозою.

Однако эта классификация имеет чисто геологическую подоплеку, а этапы развития живой природы отражает не вполне корректно. Поэтому описывать историю органического мира «по периодам», так как это обычно делается, мы не будем. Мы станем исходить из палеоэкологических подразделений, отражающих различные состояния органического мира в процессе его развития.

## Возникновение жизни

На протяжении всего этого этапа в биосфере Земли происходили важнейшие события, связанные с появлением сначала самой жизни, а затем основных процессов жизнедеятельности, свойственных различным современным живым организмам. Споры о том, как появилась жизнь на Земле, не утихают по сей день. Мы не станем касаться этого вопроса, отметим только, что существует очень привлекательная биосферная теория, которая предполагает, что живые организмы как бы выделились из единой живой системы — биосферы, где до тех пор существовали в «размытом» виде. Возможно, определенную роль в становлении жизни сыграли так называемые **гидротермальные сообщества** — места, где из разломов в океанической коре выходит громадное количество горячих газов, насыщенных по преимуществу различными соединениями серы. Такие сообщества имеются в Мировом океане и сейчас (в частности, там обитают *погонофоры*), а на заре жизни их было, скорее всего, гораздо больше — материка были низкими, воды, по всей видимости, мало, литосферные плиты только формировались.

Интересно, что по мере того, как открываются все новые и новые ископаемые остатки архейской эпохи (в основном это следы жизнедеятельности различных *бактерий*), сроки появления жиз-

ни на Земле относятся ко все более ранней эпохе. Таким образом, время существования Земли и время существования на ней жизни оказываются близкими. Это создает для решения проблемы происхождения жизни определенные сложности.

Условия жизни на земле существенно отличались тогда от теперешних: очень высокая температура, практически полное отсутствие кислорода, избыток углекислого газа, наличие в атмосфере различных ядовитых соединений (типа  $CS_2$ , HCN и т. п.). Именно в этих условиях и появились первые живые организмы. Есть предположение, что океан тогда представлял собой так называемый «первичный бульон», в котором было достаточно органических соединений для питания первых живых организмов, однако более обоснована, на наш взгляд, гипотеза о том, что первые организмы были фотосинтезирующими.

В этом случае они, скорее всего, принадлежали к *аноксифотобактериям* из типа *Грамотрицательные бактерии*. Затем появились *скотобактерии* и *оксифотобактерии*. Именно последним принадлежит ведущая роль в изменении состава атмосферы: количество кислорода возрастает и в конце следующей эпохи почти достигает современного уровня. Одновременно понижается содержание  $CO_2$  и исчезают ядовитые соединения. По-видимому, из скотобактерий в это время были распространены преимущественно *хемосинтезирующие железобактерии (скотобактерии)*, оставившие многочисленные следы в виде окислов железа (III). Основной тип сообществ (экосистем) в это время — так называемые корковые, то есть тонкие пленки, состоящие из различных видов бактерий, расположенные на массивном основании из остатков их жизнедеятельности — **строматолиты**. Возраст первых строматолитов — около 3,8 миллиардов лет (отложения в Австралии, Южной Африке и Гренландии). Интересно, что эти же гренландские отложения (формация Исуа) являются одновременно и самыми древними известными осадочными породами. Таким образом, осадконакопление и жизнь на Земле появились, по-видимому, одновременно.

## Прокариотный мир

Этот этап охватывает весь протерозойский эон, за исключением вендского периода. В это время уже сформировались основные континентальные плиты, океаны стали значительно глубже (хотя вода, по-видимому, во всех водоемах была одного состава вплоть до ка-

менноугольного периода, а может, и дольше). На протяжении этого этапа на Земле неоднократно происходили мощные оледенения (не менее трех). Типичный протерозойский пейзаж включал, высокие, почти вертикальные скалы и очень низкие равнины (морской прилив их мог заливать на многие десятки километров) — следствие отсутствия наземных организмов, сдерживающих эрозию.

В этих совсем не благоприятных условиях произошло появление первых эукариотических организмов. Возможно, это произошло около 2 миллиардов лет назад. Первые эукариоты были, по всей видимости, планктонными организмами, близкими к современным *архезоям* или *микроспоридиям*, однако никаких ископаемых остатков, подтверждающих это предположение, не обнаружено. Зато обнаружено множество остатков организмов, напоминающих водоросли из *хлоробионт* — *зеленые* и *красные водоросли*. Нет, конечно же, никакой уверенности, что это именно эти водоросли, и даже в том, что это именно водоросли, однако из известных нам организмов красные и зеленые водоросли более всего похожи на эти остатки. Возможно также существование на протерозойском этапе некоторых других организмов — например, разного рода одноклеточных планктонных организмов (так называемых *акритархов*, возможно, близких современным *динозоям*, *хромофитам* и *гаптофитам*) и даже *многоклеточных животных*.

Таким образом, можно предположить, что основным событием протерозоя было появление и дифференциация *протистов*, а затем появление первых многоклеточных организмов — *животных*.

В протерозое встречаются следы жизнедеятельности (следы ползания) червеобразных животных, есть также косвенные свидетельства существования планктонных многоклеточных. Наконец, из позднего рифея Китая и Шпицбергена недавно описана целая фауна червеобразных многоклеточных животных, скорее всего, никак не связанная с дальнейшим их развитием (вендская и кембрийская фауна).

Сообщества этого времени сильно походили на архейские, в частности, тем, что среди них преобладали прокариотные литоральные корковые сообщества. Однако даже там появились новые элементы, например, корковые *красные водоросли*. Планктонных организмов было немного, и среди них, наверное, преобладали представители *хризолеукобионтов*. Возможно также, что суша в то время уже была заселена разными *бактериями* и *грибами*, хотя прямых свидетельств этому нет. Итак, в протерозое разнообразие сообществ возросло — появились планктонные и бентосные (водоросли, че-

рви) и наземные (*прокариоты, грибы?*) сообщества.

## Расцвет бесскелетной фауны

По всей видимости, климат на Земле в вендское время значительно потеплел, прекратились постоянные оледенения суши. Большая часть материков собралась в южном полушарии, а в конце эпохи началось образование южного суперматерика — Гондваны (включающего современные Индию, Африку, Австралию, Антарктиду и Южную Америку). Море сильно преобладало над сушей, причем большая часть морей была мелководной и наверняка хорошо прогревалась.

В этих условиях наряду со строматолитами начался расцвет донных (бентосных) сообществ крупных многоклеточных беспозвоночных, которых можно сопоставить с представителями современных *кишечнополостных, плоских червей, членистых, оболочников*, и которые, по-видимому, были начисто лишены твердого скелета. Последнее весьма примечательно, тем более что уже в следующую, кембрийскую эпоху большая часть организмов имела скелет, а размер их стал значительно меньше. Таким образом, бентосные сообщества возникали по меньшей мере трижды (поздний рифей, венд, кембрий). Это хорошо согласуется с представлениями зоологов-эволюционистов школы И.И. Мечникова, считающих, что донные группы беспозвоночных неоднократно возникали из планктонных форм.

Наряду с известными нам группами (например, появились *грибы — зигомицеты*) вендская фауна включала многочисленные организмы совершенно неясной систематической принадлежности, например, так называемые *петалонамы* (несколько похожие, впрочем, на *кораллы*). Существенных изменений во флоре по сравнению с протерозоем не произошло.

Вся эта фауна процветала на протяжении 50–70 миллионов лет, а затем довольно быстро исчезла. Произошло, по-видимому, первое **великое вымирание** фауны. Непонятно, отчего это могло произойти. Среди причин называют, в частности, появление в конце венда-начале кембрия планктонных беспозвоночных (до этого планктонные формы были только среди бактерий и протистов), которые резко изменили прозрачность воды — мутная вода стала прозрачной за счет того, что планктонные беспозвоночные склеивают фекалии в компактные шарики (**пеллеты**), оседающие на дно. Как следствие,



изменился температурный, газовый и иной режим придонных слоев.

С другой стороны, есть данные о том, что в конце вендского этапа появились первые хищные беспозвоночные — близкие к щетинко-челюстным и хордовым *конодонты*, а может быть, также хищные *хордовые* (типа *бесчелюстных*). Как первое, так и второе должно было резко изменить внешний облик фауны.

## Заполнение морских сообществ

Этот этап охватывает кембрийский и ордовикский периоды по геологической классификации, продолжавшиеся вместе более 150 миллионов лет. Большую часть этого времени на Земле господствовал теплый климат без выраженной зональности, а содержание кислорода в атмосфере было близко к современному. Почти все материки находились в Южном полушарии, причем в конце эпохи Гондвана южной оконечностью «наехала» на Южный полюс (это произошло в области современной Южной Африки), что вызвало значительное похолодание и иссушение климата. Море в значительной степени преобладало над сушей, и таким образом создались исключительно благоприятные условия для развития морских сообществ — к концу эпохи появились уже все привычные нам их типы.

Для некоторых групп в море уже «не хватало места», и, как следствие, началось заселение суши высшими организмами. В это время возникли все основные типы и даже классы беспозвоночных животных, а также позвоночные животные и наземные растения. Строматолиты «ушли на задний план» сообществ, и их место заняли другие строители **биогерм** (органических построек) — *археоциаты* (группа, близкая к современным *кремнероговым губкам*) и *известковые красные водоросли*. Археоциаты вымерли в конце эпохи, а известковые красные водоросли дожили до наших дней.

Возникло великое множество различных групп животных — как правило, небольшого размера и имеющих скелет (кремневый, известковый, фосфатный): произошла так называемая «**скелетная революция**». Среди донных двустороннесимметричных животных преобладали *трилобиты* (полностью вымершая группа *членистых*, близкая ракообразным и хелицерным; в эту эпоху существовало также множество других быстро вымерших классов членистых) и различные *плеченогие*, занимавшие экологическую нишу мол-

люсков. Появляются *иглокожие* — прежде всего *морские лилии* и *морские звезды* (и множество других, вымерших классов), затем *морские ежи*, а также *головоногие моллюски*, игравшие роль крупных пелагических хищников до появления *ракоскорпионов* — громадных хищных *хелицеровых*, доминировавших в морях до появления *панцирных рыб*.

Можно предположить, что именно в это время началось массовое «бегство» беспозвоночных на сушу. Возможно, в это время уже сформировалась почвенная фауна, состоявшая из *нематод*, *многоножек*, *тихоходок*, *онихофор* и других подобных организмов. Развивалась также пелагиаль — появились *граптолиты* (колониальные *крыложаберные*) и *бесчелюстные*.

*Зеленые водоросли* постепенно вытесняли *красные* из сообществ, появились известковые зеленые водоросли, претендующие на роль строителей биогерма. Некоторым водорослям «не хватало места» в океане, и они приступили к завоеванию суши.

Условия жизни вне водной среды для растений были гораздо более жесткими, чем для животных, поэтому «выход» растений на сушу затянулся надолго. Первые (впрочем, не совсем достоверные) наземные растения известны из ордовика Казахстана, но неясно, к какой группе они принадлежали. Представляется наиболее вероятным, что это были мохообразные типа современных *печеночников* или *антоцеротовых*. Завоевание растениями суши не могло бы произойти без симбиоза с микоризообразующими грибами, в частности, *зигмицетами*. По всей видимости, среди первых наземных фотосинтезирующих организмов были симбиозы как с преобладанием гриба, так и с преобладанием водоросли. Первые дали начало *лишайникам*, занявшим наиболее экстремальные местообитания, а вторые — настоящим наземным *растениям*.

Растениям пришлось решать множество проблем, в частности, водообеспечение (развилась проводящая система), газообмен (возникли устьица), конкуренция за свет (тело стало расти по вертикали, появились механические ткани), расселение (спорофит стал формировать спорангии на длинной ножке, содержащие споры с толстой оболочкой и трехлучевой щелью для прорастания) и так далее.

Очень серьезная задача состояла также в перестройке жизненного цикла. У предполагаемых предков наземных растений — *харовых водорослей* — в жизненном цикле нет стадии спорофита (диплоида). Такой спорофит мог возникнуть в связи с необходимостью рассеивать споры на мелководьях, где ветер выступал в качестве

наиболее эффективного распространителя. Спорофит формировался из зиготы, не подвергающейся мейозу, а прорастающей прямо на теле гаметофита (как это, по-видимому, происходит с диплоидными спорами высших бурых водорослей, например, фукуса). Сначала спорофит служил только для хранения гаплоидных спор, затем — также и для расселения, а потом у большинства растений (кроме мохообразных) к нему перешло большинство функций гаметофита.

Важно отметить еще и то, что заселение растениями суши должно было произойти позже формирования почв (в этом процессе участвовали бактерии, грибы, почвенные беспозвоночные).

Кроме того, термин «выход на сушу» по меньшей мере не точен, так как собственно суши в привычном нам смысле в те времена не существовало — это были громадные, часто полностью заливаемые морем заболоченные пространства, перемежающиеся со скальными образованиями; не существовало никаких постоянных пресных водоемов. Можно сказать, что **животные и растения сами сформировали сушу**, остановив процессы эрозии, определявшие когда-то облик Земли. Суша привычного нам типа формировалась очень медленно — можно, например, предполагать, что до юрского периода водоразделы были совершенно лишены растительности.

## **Формирование первых наземных сообществ**

Эта эпоха началась более 440 миллионов лет назад и заняла около 70 миллионов лет. Климат на Земле постепенно теплел — начавшись с небольшого оледенения Гондваны (Южный полюс находился тогда в Бразилии) климатическая ситуация постепенно изменилась на противоположную: на протяжении девонского периода на Земле господствовали аномально высокие температуры. Эпоха сопровождалась так называемым Каледонским горообразованием, когда в результате столкновения материковых плит протоСеверной Америки и протоЕвропы возникли горы в Скандинавии, Шотландии, Гренландии, на востоке Северной Америки. В результате море сильно отступило, но в конце эпохи опять вернулось «в свои права».

На суше происходила **радиация** (то есть эволюция в различных направлениях) наземной растительности. Образовались болотные сообщества с участием *псилофитов* (ринии, куксонии и других), а также полуводные (типа современных литоральных) сообщества с участием «вернувшихся» в воду наземных растений (зостерофиллум, тениокрада) и очень своеобразных *нематофитов* (предпола-

гаются их связь с *бурыми водорослями*; из нематофита ореостовии, например, состоит немалая часть кузнецкого угля). Существовали также *мохообразные*, занимавшие наиболее сухие местообитания.

Как только растения «научились» вырабатывать вещества, обеспечивающие прочность механических тканей — лигнин и суберин — они смогли наконец «уйти вверх» от конкуренции за свет. Началось формирование первых лесных сообществ, и концу эпохи возникли первые леса из *папоротникообразных*. Появились *плауны, хвощи, мараттиевые* (длительное время это — основная группа *папоротников*), а в конце эпохи почти одновременно возникли *гинкговые* и *саговниковые* из *семенных растений*.

Возникновение семянности связано, скорее всего, именно с возникновением жизненной формы дерева. Предки семенных растений (возможно, что это были формы, близкие современным *ужовниковым*) одними из первых приобрели камбий, и, стало быть, способность ко вторичному утолщению ствола. Их рост в высоту был практически ничем не ограничен. Но возникла другая проблема, уже ощущавшаяся у древовидных папоротникообразных: отрыв гаметофита от спорофита резко снизил возможности контроля и защиты со стороны спорофита, что понижало жизнеспособность растений (см. аналогичную ситуацию с динозаврами в конце мела). Замечательным выходом явилось помещение гаметофита прямо на спорофите, которое стало возможным благодаря возникшей еще у папоротникообразных оптимизации жизненного цикла — **разноспоровости**. Однако такое размещение потребовало множество тонких согласований в цикле развития (например, **опыление**), которые на первых порах сводили почти на нет преимущества семенных растений.

Из наземных (точнее, почвенных) животных впервые появляются *поясковые* (типа современных малощетинковых червей). Так как в морях появляются хищные позвоночные — *панцирные* и *кистеперые рыбы*, доминировавшие до сих пор *хелицеровые* вытесняются на «сушу» — возникают первые наземные хищники: *скорпионы* и *пауки-тригонотарбы*. По всей видимости, среди наземной фауны доминировали *многоножки, энтогнаты* и *первичнобескрылые насекомые*, и появление наземных хелицеровых заставило последних мигрировать на деревья, где и возникли в следующую эпоху первые летающие насекомые.

В мелководных сообществах господствующее положение занимают к середине эпохи *кистеперые рыбы*. Эти хищные животные, для того чтобы «догнать» отступающую воду (а приливы и отливы в ту эпоху, по-видимому, простирались на десятки километров вглубь

«суши»), а затем и в поисках пищи, начинают осваивать наземную среду, и концу эпохи возникают организмы, во многом сходные с современными *земноводными* — *лабиринтодонты*: ихтиостега, тулерпетон (известны также отпечатки пятипалых конечностей из раннего девона, но совершенно неизвестно, кому они могли бы принадлежать). Надо сказать, что на суше они проводили скорее всего очень мало времени, поскольку их основная добыча — рыбы и крупные беспозвоночные — были водными животными.

В морских сообществах с этого времени происходит только перегруппировка — уменьшение или увеличение относительной роли каких-либо групп, изредка появление новых. В описываемую эпоху начался расцвет *кораллов* как основных строителей биогерма, роль *трилобитов* уменьшилась, среди моллюсков преобладали *аммоноидеи* и *наутилоидеи* (класс *Головоногие*). Позвоночные были представлены *бесчелюстными* (почти вымершими к концу эпохи) и различными (*панцирными*, *акантодиевыми*, *кистеперыми*, *настоящими хрящевыми*) *рыбами* — эту эпоху часто называют «**веком рыб**».

## Расцвет влажных лесов

Этот этап занимает около 60 миллионов лет и подробно описан в различной литературе, например, в учебниках ботаники. Нужно, однако, иметь в виду, что описания могут содержать ошибки. Так, например, говорится о теплом и влажном климате по всей Земле, об избытке  $\text{CO}_2$  в атмосфере, о преобладании папоротникообразных в карбоновых лесах и т. д. На самом деле на Земле в то время климат был довольно разнообразный. Например, в арктической зоне находился целый материк — Ангарида, климат которого был весьма холодным и сухим. Евроамерика же располагалась на экваторе, поэтому и климат там был соответствующим. Углекислого газа в атмосфере было мало (хотя бы потому, что в это же время встречались гигантские *насекомые* — *палеодиктиоптеры* (а вовсе не стрекозы!) с размахом крыльев более 1 метра; трахейная же система не обслуживает такой большой организм при избытке углекислоты).

В лесах того времени доминировали примитивные *семенные растения* — *гинкговые* и *саговниковые* (называемые условно *семенными папоротниками*), широко были представлены ранние *хвойные* (*кордаиты*) и *плауновые* (древовидные формы — лепидодендроны, сигиллярии). Эти леса были очень своеобразны, так что лучше назы-

вать их мангровыми. Они систематически заливались приливами и прибойными волнами, при этом возникали «моря грязи», а разложение органических веществ на суше шло очень медленно (не было ни совершенных насекомых-фитофагов, ни сколько-нибудь развитой флоры грибов), деревья же держались в почве весьма непрочны. Древовидные плауновые имели довольно несовершенные механизмы утолщения (камбий откладывал флоэму попеременно с ксилемой, и только в одну сторону), и поэтому рано или поздно падали (как падают от старости, например, современные пальмы). Кроме того, древесные папоротникообразные, как уже было сказано, не имели совершенного контроля за гаметофитами, и поэтому им постоянно угрожали резкие всплески численности, приводившие затем к массовой гибели одновозрастных растений. Все это приводило к тому, что нижние ярусы леса были буквально завалены крупноразмерным древесным опадом.

В таких условиях возникли *летающие насекомые* и *пресмыкающиеся*. Первые «научились» летать, видимо, для того, чтобы избежать хищных *хелицеровых*, переселившихся в ту пору на деревья. В начале своей эволюции насекомые были растительноядными формами, питавшимися содержимым семезачатков семенных растений. Затем возникли первые летающие хищники — стрекозы, спасаясь от которых часть насекомых переселилась в опад, дав начало *тараканам* и им подобным формам (инфракласс *Сверчковые*).

Некоторые высшие *земноводные* целиком перешли на питание насекомыми и другими наземными беспозвоночными (*многоножками, легочными брюхоногими моллюсками*). Это потребовало значительной перестройки организации, в частности, усовершенствования дыхательной системы — развития грудного дыхания, которое явилось **ключевым ароморфозом**. Так возникли примитивные *пресмыкающиеся* — *капториниды*, которым более или менее близки современные *черепахи*.

В морях господствовали примитивные *ракообразные, хрящевые* и *кистеперые рыбы*. На суше среди беспозвоночных доминировали *насекомые, многоножки-диплоподы* и различные *хелицеровые*.

## Великое оледенение

В конце каменноугольного периода (так называемый пенсильванский) произошло несколько важнейших событий. Во-первых, все материки, столкнувшись друг с другом, составили единственный ма-

терик — Пангею. Во-вторых, началось активное горообразование — образовались Урал, Алтай, Кавказ, Атлас, Арденны. В-третьих, часть Пангеи (а именно Австралия) «наехала» на Южный полюс, и на Земле началось Великое оледенение. Температуры на Земле были при этом ниже, чем сейчас (то есть в эпоху другого, кайнозойского Великого оледенения).

Любопытно, что эти процессы не сильно отразились на эволюции биосферы. Конечно, возникли новые типы сообществ — леса из появившихся в то время настоящих *хвойных* растений (*древовидные папоротникообразные* почти угасли, появились первые высшие *саговники*). Но фауна принципиально не изменилась. Роль пресмыкающихся сильно возросла, появились насекомоядные *капторинорморфы* проколофоны, а предки млекопитающих (*синапсиды*, среди которых имелись как хищные, так и травоядные формы) пережили расцвет; остались и процветали *земноводные* — *стегоцефалы*. Появились насекомые с полным превращением, близкие к современным *перепончатокрылым* и жившие на хвойных растениях (и сыгравшие немалую роль в дальнейшей эволюции семенных), а в подстилке — хищные *гриллоблаттиды*. В пресных водоемах были очень разнообразны редкие сейчас *веснянки*.

Некоторые пресмыкающиеся успели к тому времени возвратиться в водную среду — в морях обитали рыбаодные *мезозавры*, а в пресных водоемах — бегемотоподобные *парарептилии парейазавры*.

В конце пермского периода, приблизительно 270 миллионов лет назад, оледенение прекратилось. Началось так называемое **великое вымирание морской фауны** — вымерли последние трилобиты, 40% всех *головоногих*, 50% *иглокожих*, 90% *плеченогих*, почти все *мшанки* и *кораллы* и так далее. Более или менее счастливо отделались только *губки* и *двустворчатые моллюски*, занявшие освободившиеся ниши. Причина этого вымирания остается неизвестной до сих пор. Кое-какие группы впервые появились в это время, например, *костистые рыбы* и *десятиногие ракообразные*, но таких событий совсем немного.

## Обновление наземной биоты

На этом этапе (триас — ранняя юра) Пангея начинает распадаться, возникает Атлантический океан (который разрастается и по сей день). Климат вначале теплый, но очень сухой, а к концу эпохи

постепенно влажнеет.

Среди семенных растений появляются так называемые «высшие» формы — *кейтониевые* и *лептострбовые* из *гинкговых*, *диropалостахиевые* и *беннеттиты* из *саговниковых*, которые образуют редколесья саваннового типа (только без «травы», роль которой, по видимому, играли *настоящие папоротники*, *мхи* и *лишайники*). Их семезачатки были защищены мощными чешуями или почти замкнутой куполой. Видимо, таков был ответ семенных растений на появление многочисленных грызущих фитофагов — *прямокрылых* и *палочников*. Некоторые группы насекомых (группы с полным превращением, такие как *жуки*, *сетчатокрылые* и *скорпионницы*) начали приспосабливаться к опылению семенных растений. Это также дало толчок все нараставшей «покрытосемянности» семенных.

Господствовавшие на предыдущем этапе *зверозубые ящеры* (хищные и травоядные) и примитивные *диапсиды* постепенно вытесняются различными группами *архозавроморф* — наиболее совершенными к тому времени пресмыкающимися, чье основное преимущество состояло в способности к очень быстрому передвижению по суше.

Одновременно шли процессы «маммализации» терапсид и «авификации» архозавров. Вытесняемые пресмыкающимися, предки млекопитающих «ушли» в мелкий размерный класс и стали насекомоядными, поскольку травоядное мелкое пресмыкающееся просто не может существовать (поскольку мелкое травоядное животное теряет гораздо больше энергии, чем крупное вследствие большей относительной площади поверхности и необходимости спастись от хищников), а «холоднокровность» и слабо развитый зубной аппарат не в силах обеспечить эффективную переработку растительной пищи. Только черепахи являются исключением — вследствие их «суперзащиты», закрывшей им все дальнейшие пути к совершенствованию организации. Предки млекопитающих — животные размером с ежа и меньше продолжали совершенствовать зубной аппарат (появился прикус — соответствие зубов верхней и нижней челюсти при смыкании; дифференцированные зубы имелись уже у ранних синапсид), систему теплоизоляции (шерстный покров) и увеличивать размер головного мозга (его относительные размеры выросли в десятки раз). Результатом этого было появление в конце эпохи как первых *млекопитающих* (морганокудон), так и предков птиц — *динозавров* (таких, как хищные бегающие *манираптеры*, представителем которых является протоавис).



Кроме того, от *текодонтов* (очень распространенная в триасе группа архозавроморф) возникают *крокодилы* и *птерозавры*, доминировавшие в воздухе в течение последующих 70 миллионов лет. Последние группы земноводных-стегоцефалов — (*темоспондилы*), вымирая, производят *бесхвостых земноводных*.

В морях появляются *диатомовые водоросли*, стимулировавшие расцвет зоопланктона, и в свою очередь, расцвет *головоногих моллюсков*, господствовавших на протяжении всего мезозоя. Кроме того, на смену вымершим к этому времени *мезозаврам* приходят новые группы морских пресмыкающихся — хищные *нотозавры* и *хампсозавры*, а также моллюскоядные *плакодонты*.

## Расцвет архозавров

Климат на Земле в эту эпоху (средняя юра — ранний мел) приблизился к оптимуму — раскол материковых плит привел к его увлажнению. Начался новый расцвет фауны и флоры. Море решительно преобладало над сушей, залиты были даже такие высокие платформы, как Русская и СевероАфриканская.

Обилие фито- и зоопланктона вызвало расцвет морской фауны, в том числе *губок*, *кораллов*, *двустворчатых моллюсков* (принимавших активное участие в строительстве биогерм), *иглокожих* и т. п. Появились *скаты* и *осетровые* рыбы. *Ихтиозавры* и *плезиозавры* были крупнейшими морскими хищниками. Интересно, что в ископаемых отложениях довольно часто находят беременных самок ихтиозавров. Стало быть, ихтиозавры были живородящими, и поскольку не могли рожать, как современные китообразные — хвостом вверх (этого не позволял вертикально (как у рыб, но не как у китообразных) расположенный хвостовой плавник), то, видимо, вынуждены были рожать на мелководьях, образуя большие скопления (как современные ластоногие). Отсюда и большое количество подобных находок.

На суше возникли лесные массивы умеренных широт — «тайга», сложенная в основном представителями класса *гинкговых* (лептостробусом, сфенобайерой, самим гинкго и другими). Многие из них также были «покрытосеменными», то есть семезачатки их были хорошо защищены дополнительными оболочками. Эти леса были населены, по-видимому, лишь *насекомыми* (особенно много было *сетчатокрылых*, *скорпионниц*, *прямокрылых* и *равнокрылых*) и охотившимися за ними примитивными (близкими к современным

однопроходным) *млекопитающими*.

На огромных открытых пространствах сохранялись редколесья, поддерживаемые (как современные степи и саванны существуют только благодаря постоянному выеданию копытными) гигантскими травоядными *динозаврами*, вытеснившими все остальные группы позвоночных своего (большого — размером с корову и больше) размерного класса после **юрского вымирания наземных четвероногих**. Там же обитали многочисленные хищные *динозавры* (как крупные, так и мелкие птицеподобные насекомоядные формы) и всеядные *клинозубы* (предки современной гаттерии).

Появились *птицы* (археоптерикс), полет которых был еще сильно несовершенен. По всей видимости, предкам птиц перья нужны были в основном для теплоизоляции — отсюда подтверждающееся последними находками предположение об оперенности мелких динозавров, полет же произошел от подскакивающих движений мелких насекомоядных бегающих предков птиц. Вообще-то, птицы гораздо ближе к современным пресмыкающимся, чем млекопитающие. По сути, полет — единственное радикальное отличие птиц.

Летающие архозавры — *птерозавры* господствовали у берегов водоемов. По-видимому, предки птерозавров были рыбоядными животными, и их полет возник как приспособление к ловле добычи из воды. В описываемую эпоху хвостатых птерозавров — *рамфоринхов* сменили лучше летающие бесхвостые *птеродактили*.

## Становление современных сообществ

Меловой и палеогеновый периоды обычно относят к разным эрам, но здесь мы объединяем их в один этап, поскольку развитие биосферы между мелом и палеогеном не меняло своего направления.

Климат на Земле в то время был благоприятный, в конце мелового периода наблюдался абсолютный максимум температур. Континенты постепенно приобретали современные очертания. Началось альпийское горообразование — возникли Анды и Кордильеры, а затем Гималаи.

Основное событие этой эпохи — так называемая **аптская революция**. В самом конце нижнего мела почти одновременно появились группы животных и растений, доминирующие по сей день — *цветковые растения, плацентарные млекопитающие, высшие (бесхвостые) птицы, общественные насекомые (пчелы, муравьи и термиты), бабочки, высшие костистые рыбы (карпообразные и*

*окунеобразные*).

**Происхождение цветковых растений** долгое время считали загадочным. Однако покрытосеменные не имеют принципиальных отличий от остальных семенных растений — ни двойное оплодотворение, ни защита семезачатков, ни тем более наличие цветка не являются уникальными признаками цветковых. С другой стороны, последние исследования как ископаемых, так и современных цветковых прямо указывают на то, что **первыми цветковыми были травянистые многолетние растения** — такие, как современный копытень, пролесник и т. п. или даже водные растения — такие как современный роголистник. Возможно, что на протяжении триасового и юрского периода *гнетовые* и *эфедровые* (ближайшие к цветковым группы семенных), существуя где-то на периферии сообществ, постепенно приобрели травянистый облик, способность к тотальному вегетативному размножению («парциальность») и короткий жизненный цикл (который обеспечен, в частности, двойным оплодотворением). Причем в этом же направлении эволюционировали и многие другие группы семенных («ангиоспермизация»), как бы подталкивая эволюцию друг друга, но предки цветковых «успели первыми». Гидрофитные цветковые довольно быстро дали начало *однодольным*, а мезофитные — *двудольным*.

Цветковые растения очень быстро колонизовали сушу — сначала травяной ярус, где папоротникообразные и мхи не могли с ними конкурировать (а других семенных растений в этом ярусе не было). Затем, по-видимому, они стали мешать возобновлению древесных «голосеменных», образовались древесные цветковые (одной из первых попыток создать древесное цветковое было, возможно, появление пальм), постепенно занимавшие верхние ярусы растительных сообществ. К концу эпохи покрытосеменные вытеснили все остальные растения (кроме *хвойных*) на периферию сообществ. Редколесья постепенно прекратили свое существование, а, поскольку климат постепенно дифференцировался (делался холоднее в высоких широтах и теплее в низких), возникли **тропические леса** (их не было с каменноугольного периода).

Важным событием середины верхнего мела следует считать появление корневищных ветроопыляемых трав «граминоидного» типа (*злаков*, *осоковых* и др. — представителей пор. *Мятликовые*). Способные к прочному удержанию захваченной территории, эти растения начинают играть все большую роль в сообществах.

Листовой опад цветковых, значительно лучше перегнивающий, чем у других семенных растений, резко изменил углеродный ре-

жим пресных водоемов — большинство из олиготрофных (как современные сфагновые болота) превратились в эвтрофные, богатые органическими веществами. С этим связаны сильные изменения в фауне *насекомых* (появление высших форм *двукрылых* и *жуков*), связанное с предыдущим событием появление многочисленных *насекомоядных ящериц*, а также радиация *хвостатых земноводных*. Другое следствие — резкое увеличение сноса органических веществ в море, возможно, оказавшее сильное влияние на дальнейшее развитие морских сообществ.

В морях доминировали различные *крокодилы*, *хампсозавры* и громадные *ящерицы-мозазавры* — группы, вымершие, по-видимому, вследствие быстрой радиации быстроплавающих высших костистых рыб. В конце эпохи появились *китообразные*. *Головоногие моллюски* стали клониться к упадку, зато резко возросла роль *брюхоногих* и *двустворчатых*. Начался расцвет *морских звезд* и *ежей*.

**Вымирание динозавров** обычно называют главным событием этой эпохи. Надо сказать, однако, что многие группы динозавров вымерли значительно раньше конца мелового периода, а многие угасали постепенно, и меловое вымирание было лишь «последним штрихом» их эволюции. С другой стороны, часто называемые **экзогенные** причины вымирания (метеорит и т. п.) объясняют далеко не все его особенности — например, почему оно коснулось практически только динозавров, мало отразившись на эволюции других четвероногих и почти никак на эволюции насекомых и растений. Против экзогенного объяснения говорит и недавнее обнаружение раннекайнозойских фаун динозавров в Канаде. Видимая привлекательность экзогенных объяснений оборачивается тем, что такие теории оказываются неспособными объяснить все встречающиеся в истории факты, а, кроме того, обязательно находятся такие свидетельства экзогенных воздействий, которые решительно нельзя привязать ни к одному эволюционному событию (так, время появления наиболее крупных метеоритных кратеров фанерозоя не удается четко связать ни с каким вымиранием).

По-видимому, одной из **эндогенных** причин вымирания было **появление хищника, способного питаться мелкой и средней по размеру добычей** (гипотеза А.С. Раутиана). Дело в том, что до мелового периода животные мелкого размерного класса были представлены лишь *насекомоядными* формами (объяснение см. выше). Но постепенно совершенствуя зубной аппарат, млекопитающие смогли наконец перейти к питанию растительной пищей (ископаемые *многобугорчатые*, широко распространенные в то время). Это привело к

появлению хищных форм, способных питаться растительноядными животными (насекомоядные животные мелкого размерного класса не могли быть пищевой базой для какого-либо хищника по закону экологической пирамиды). Поскольку такой хищник (ими могли быть мелкие хищные ящеры, появившиеся в эту эпоху *змеи*, птицы, другие млекопитающие) не мог быть специализирован лишь на одной какой-то добыче, постольку он мог **поедать детенышей крупных динозавров**. Тут дело в том, что средние размеры взрослых динозавров к концу мела сильно возросли, а детеныши просто не могли быть большими, поскольку яйца динозавров имеют верхний предел размера — иначе во время насиживания (а динозавры, по-видимому, насиживали яйца) яйцо нельзя хорошо прогреть, а его скорлупу вылупляющийся детеныш не может взломать. Так началось постепенное угасание травоядных, а за ними и хищных крупных динозавров. Мелкие же динозавры не имели никаких серьезных преимуществ перед млекопитающими и птицами, и поэтому проиграли в конкурентной борьбе.

Любопытно, что вымирание крупных хищных форм привело к своеобразному «вакууму» в наземных сообществах, и на роль хищников до появления настоящих хищных млекопитающих (в начале следующей эпохи) претендовали самые неожиданные группы — наземные *крокодилы*, бегающие птицы (*диатримообразные*, близкие к современным *журавлеобразным*) и копытные (*мезонихиды*, предки китообразных).

*Птерозавры* формировали все более и более крупные формы, а в конце эпохи, не выдержав конкуренции со все лучше летающими птицами, вымерли. Зато появились первые летающие млекопитающие — *летучие мыши*, чей полет возник, возможно, как средство для спасения от древолазающих хищников. Летучие мыши и птицы благополучно поделили среду обитания, почему и существуют вместе по сей день.

Группы-победители начали обширную радиацию. В описываемую эпоху появилось 90% отрядов млекопитающих и птиц, более 50% отрядов костистых рыб, большая часть семейств цветковых растений.

## Второе великое оледенение и современный мир

Движение материков в эту эпоху привело к весьма неблагоприятным последствиям. Закрылись Панамский и Суэцкий перешейки, Антарктида постепенно сместилась в район Южного полюса, а северные материки кольцом окружили арктический регион. Создались условия для начала нового **Великого оледенения**.

Жизнь в морях изменилась не сильно. Возникли различные группы *ластоногих* (в настоящее время считается, что последние произошли от разных групп хищных и поэтому не могут считаться единым отрядом). В пресных водоемах происходила радиация высших костистых рыб (*сомообразных, карпообразных*).

В начале эпохи вследствие иссушения климата и прогрессирующего развития травоядных млекопитающих возникли обширные пространства степного типа, то есть заселенные преимущественно *злаками* и другими «новыми» цветковыми — различными семействами спайнолепестных. Эти пространства были населены фауной, в которой доминировали различные *хоботные, копытные, грызуны* и *хищные* млекопитающие.

Одним из любопытных эпизодов этой эпохи был **Великий межамериканский обмен**, когда вследствие образования Панамского перешейка изолированная до тех пор от всех остальных материков Южная Америка испытала нашествие более высокоорганизованных североамериканских групп. Правда, южноамериканские сумчатые и неполнозубые сравнительно успешно выдержали этот натиск и даже продвинулись далеко к северу (опоссумы, броненосцы). Большая же часть южноамериканской фауны вымерла. После образования ледника вымерла также богатая антарктическая фауна и флора, последними остатками (**рефугиумами**) которой, по-видимому, является в настоящее время растительное и животное население островов Новая Зеландия, Лорд-Хау и Новая Каледония.

В настоящее время (то есть во время оледенения) не существует единого степного пояса, а только островки, разделенные лесами или пустынями. Наступление ледника привело к образованию еще одного типа сообществ — тундр, которые продвигались или отступали вместе со льдами.

Наконец, заключительным аккордом развития биосферы в эту эпоху стало появление (скорее всего, в Восточной Африке) представителей вида Человек разумный — *Homo sapiens* L.