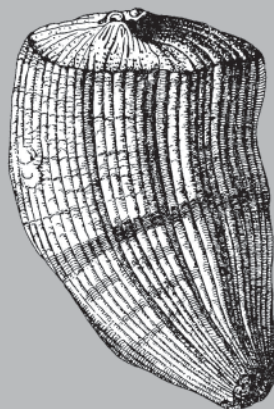
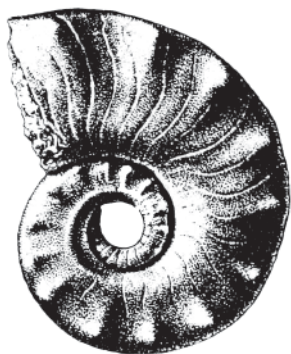


Часть

2

История
гидросферы
и жизни
в ней



*10. И назвал Бог сушу землею,
а собрание вод назвал морями.
И увидел Бог, что это хорошо.*

*Первая книга Моисеева.
Бытие. Глава 1*

Геологические данные свидетельствуют, что история возникновения, формирования гидросферы и жизни в ней была очень длительным процессом. Изменения и развитие происходит и в настоящее время. Почему история гидросферы, по сути своей проблема скорее геологическая, чем биологическая, так важна для гидробиологии? Прежде всего потому, что медленно, но последовательно и закономерно разворачивающаяся декорация условий жизни, становление гидросферы, является необходимым элементом длящегося многие миллионы лет жизненного действия всей планеты. Чтобы раскрыть закономерности современной жизни и спрогнозировать пути ее развития, необходимо знать условия её происхождения и становления. Гидросфера — сложная система с определенными закономерностями формирования в пространстве и времени. Развитие жизни в гидросфере, в свою очередь, наложило отпечаток на разнообразные абиотические процессы. История биосферы в целом — это в значительной мере история гидросферы, поскольку существование жизни на суше исчисляется сотнями миллионов лет, а в водной среде — миллиардами.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ГИДРОСФЕРЫ

Вода как химическое вещество не является сугубо земным образованием. Некоторые частицы космической пыли, так называемый космический лед, — тоже вода в твердом состоянии. Согласно современным представлениям, при формировании планеты из протопланетного облака все элементы будущей литосферы, атмосферы и гидросферы уже существовали в связанном состоянии: вода — в гидроксидах, азот — в нитридах, кислород — в оксидах металлов, углерод — в карбидах, графитах.

Существует немало гипотез возникновения гидросферы. По гипотезе А.П. Виноградова, происхождение гидросферы и атмосферы связано с дегазацией вулканических лав, изливавшихся из мантии Земли. Мысль о глубинном магматическом происхождении вод гидросферы в 1930-х годах высказывал и В.И. Вернадский. Согласно этой гипотезе, увеличение объема протоатмосферы (с элементами гидросферы в виде паров воды) произошло в течение довольно длительного времени в первые 0,5—1 млрд. лет существования Земли (Богданов и др., 1978; Монин, 1980).

«Дифференциация веществ мантии продолжается и в настоящее время при ее расплавлении и поднятии на поверхность. Эти процессы сопровождаются выделением паров воды и газов. При извержении андезитовых лав (температура плавления ниже 800—1000 °С) происходят сильные взрывы с образованием обломочной магматической породы — пирокластов. Объемы пирокластов при взрывных извержениях бывают очень большими. Так, вулкан Тамбора в Индонезии в 1815 г. изверг около 150 км³ пирокластов» (Апродов, 1982, с. 7).

Сократ: Что, видал ты хоть раз, чтобы без помощи туч Зевс устраивал дождь? **Отвечай мне!** А ведь мог бы он, кажется, хлынуть дождем из безоблачной ясной лазури.

Стрепсиад: Ты меня убедил. Соглашаюсь. А ведь раньше я думал, что Зевс сквозь небесное мочится сито.

Аристофан. Облака

В расплавленном базальте при колоссальном давлении в 5—10 тыс. атмосфер и высокой температуре около 1000 °С находится довольно много воды — до 7—8 %. В целом, в мантии Земли имеются запасы воды, почти на три порядка большие, чем в гидросфере.

Извержение одного только вулкана могло принести на поверхность Земли несколько кубических километров воды! На дне океанов и морей наблюдается довольно интенсивная вулканическая деятельность с теми же последствиями, что и на суше — дегазацией лав и появлением новой свободной воды.

Из глубин мантии Земли в рифтовых зонах океанического дна выходят потоки в виде так называемых ювенильных растворов. При исследовании термического режима глубинных зон неоднократно фиксировали такие гидротермы. Однако существует предположение, что выход глубинных горячих источников (в том числе и ставших основой жизни глубоководных гидротермальных экосистем) имеет другую природу (Лобье, 1990): вода океана под большим давлением проникает по трещинам и разломам на многие сотни метров вглубь пород в районах вулканической деятельности и возвращается обратно уже в виде гидротермального флюида. По некоторым подсчетам, за 8 млн. лет через гидротермальные сети проходит объем воды, равный объему мирового океана. Этот процесс может влиять на условия в океане, но количества воды не добавляет.

Следует признать, что гидросфера существовала на Земле во все геологические эпохи, быть может за исключением самых ранних, и при этом не оставалась неизменной. Возраст самых древних осадочных пород — железняков Гренландии — как свидетельства существования водного бассейна, в котором только и могло происходить их накопление, составляет $3,76 \pm 0,07$ млрд. лет. Имеются предположения, что это время метаморфизации пород, а возникли они в еще более ранний период в уже достаточно глубоком океане. Начало существования собственно океаносферы как оболочки Земли приходится, очевидно, на период 4,5—4,0 млрд. лет назад.

Для гидросферы в целом свойственно постоянное возрастание количественных характеристик, однако на ранних стадиях ее развития, в раннем протерозое, почти вся поступающая из мантии вода поглощалась корой океана и расходовалась на химические процессы, общий объем гидросферы изменялся мало. В целом же увеличение объема воды — постоянный планетарный процесс в гидросфере, на что указывает изменение уровня океана (рис. 2.1).

В эпохи оледенений происходило перераспределение твердой и жидкой фаз воды в гидросфере, уровень океана

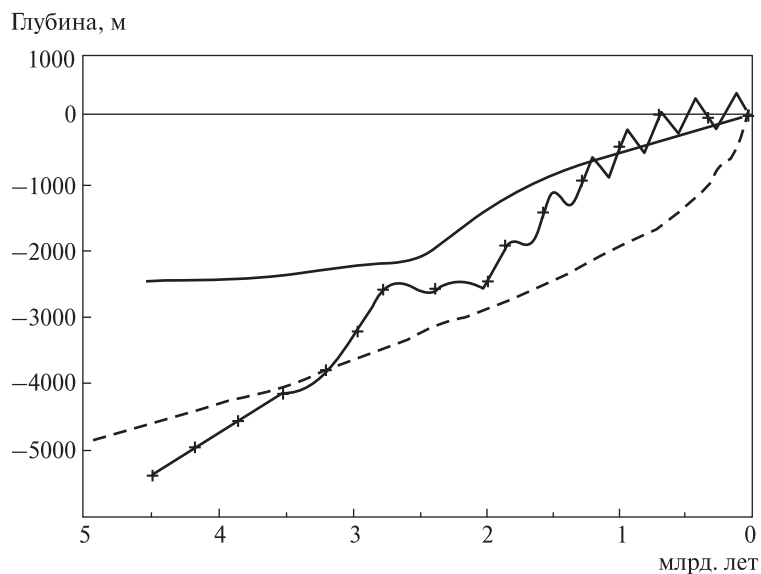


Рис. 2.1. Характер изменения уровня Мирового океана в геологическом времени, по данным разных авторов (по Мороз, 1996)

повышался или понижался в зависимости от таяния или появления ледников.

«...при продолжающемся росте объема гидросферы воды в жидкой фазе на Земле в настоящее время даже несколько меньше, чем, скажем, 40 млн. лет назад в олигоцене. Возникновение тогда ледяного покрова Антарктиды привело к извлечению из океана около 24 млн. км³ воды, а прирост гидросферы за это время составил менее 10 млн. км³» (Богданов и др., 1978, с. 31).

На первых этапах формирования гидросферы вода насыщалась кислотами вулканического происхождения — HCl, HF и др. и представляла собой смесь разбавленных кислот с преобладанием угольной кислоты и большим содержанием кремниевой. Кислоты реагировали с силикатами горных пород, извлекая из них эквивалентные количества щелочных, щелочноземельных и других элементов, при этом вода теряла кислую реакцию, в ней устанавливалось кислотно-щелочное равновесие и нейтральная реакция среды.

Очень важным процессом было изменение газового состава атмосферы с увеличением содержания кислорода. Свободный кислород образовывался химическим путем в первичной атмосфере при фотодиссоциации воды, разложении под действием света. Однако расчеты геохимиков (Г. Юри, Л. Маршалл и др.) показывают, что содержание кислорода, вырабатываемого при неорганической фотодиссоциации воды, не могло подняться выше 0,001 его современного содержания в атмосфере (Мороз, 1996). Малая концентрация кислорода в атмосфере также была причиной образования в атмосфере тонкого озонового слоя — защитного экрана от жесткого солнечного излучения. Воздействие этого излучения было одним из факторов, способствовавших возникно-

вению сложных органических соединений — предшественников жизни. Если чисто химическим путем кислородная атмосфера сформироваться не могла, то единственным вариантом было ее насыщение кислородом в процессе жизнедеятельности организмов. Геологические следы появления кислорода в атмосфере и гидросфере отмечаются в среднем афебии (1,8 млрд. лет назад).

Одним из значимых свидетельств геохимическим перемен в гидросфере было изменение поведения железа в морской воде: окисление закиси железа до оксида. При этом подвижность железа резко снизилась, что привело к массовому выпадению из воды гидроксидов железа в комплексах с соединениями кремния. Так образовались железистые кварциты Криворожского бассейна и Курской магнитной аномалии. Таким образом, появление биогенного кислорода в атмосфере и гидросфере сыграло решающую роль не только в развитии жизни, но и глобальных геологических и геохимических процессах.

Точка Пастера, т.е. содержание кислорода в атмосфере около 1 % от современного, по мнению разных авторов, была достигнута в позднем рифее или венде (680—600 млн. лет назад), что стало основой бурного развития жизни на границе протерозоя и фанерозоя. Однако следует учитывать масштабы процессов, связанных с кислородным режимом в атмосфере в целом и в конкретных местообитаниях гидробионтов.

«...локальные места обитания с постоянным источником кислорода днем возникли задолго в геологическом смысле, чуть ли не миллиард лет до появления красноцветов, оксидов железа как индикаторов окислительной атмосферы. Все рассуждения о «точке Пастера», «точке Юри» совершенно бессмысленны в приложении к бактериальному сообществу из-за гетерогенности условий в масштабе обитания микромира» (Заварзин, 2003, с. 331).

Несмотря на то, что Г.А.Заварзин (2006) называет рассуждения о точке Пастера как критической концентрации кислорода для возникновения аэробной микрофлоры «забавным заблуждением», следует признать, что локальные «сгущения» кислородных условий не могли стать основой развития оксифильной биоты в гидросфере в целом.

К началу палеозоя объем океана и его соленость стали близкими к современным и на смену периоду медленных поступательных изменений пришел период относительно устойчивого равновесия условий. Очевидно, что океан и континентальные водоемы как арена жизни — это не только вода, но и дно, и береговая линия материков и островов, которые также не были неизменными в истории Земли.

ПАЛЕОГЕОГРАФИЯ МИРОВОГО ОКЕАНА

Как видно из эпиграфа, уже в XVIII веке высказывались гипотезы о подвижности, казалось бы, самого постоянного и неизменного — земной тверди. На рубеже протерозоя и фанерозоя существовал Мировой океан, объем воды, соленость и другие характеристики которого были сходными с современными. Очертания же морей и океанов были, однако, иными.

Магнитные полюса в истории Земли многократно менялись местами, т.е. знак полярности менялся на противоположный, поэтому различные геологические слои имеют различные магнитные характеристики, запечатлевая «образ» магнитного поля Земли различных эпох. В соответствии с магнитными характеристиками можно датировать различные страты геологических пород. Установлено, что участки средней части дна океанов моложе приконтинентальных, что могло произойти только при определенной динамике земной коры, расширении межконтинентального пространства, расширении океанов. Подобные движения геологического масштаба были измерены и составили от 0,5 см в год в Северном Ледовитом до почти 20 см в Тихом океане (Богданов и др., 1978).

Литосфера Земли подвижна и состоит из литосферных плит — Евразийской, Африканской, Американской, Индо-Австралийской, Антарктической (их насчитывают до десяти). В местах контакта они могут погружаться одна под другую (явление субдукции). Гипотеза дрейфа континентальных плит получила всеобщее признание после работ немецкого геофизика А. Вегенера (его первая крупная работа «Происхождение континентов» вышла в свет в 1912 г.), хотя на удивительное совпадение береговых линий материков обращали внимание многие географы задолго до него (рис. 2.2).

В настоящее время наиболее вероятной считается следующая динамическая картина палеогеографии океанов и суши. В начале фанерозоя (560—600 млн. лет назад) существовало несколько материков: Гондвана, Сибирский, Американский, Китайский. Во второй половине палеозоя сформировались два гигантских материка — Лавразия и Гондвана. До конца палеозоя происходил процесс объединения континентов, приведший к формированию единого континента — Пангеи, окруженного океаном Панталасса с большим заливом на восточной части материка — морем Тетис. Распад Пангеи в середине мезозоя привел к началу образования Средиземного моря, северной Атлантики, южной части Индийского океана. Около 65 млн. лет назад Южная Америка уже отделилась от Африки и начал формироваться Атлантический океан; Австралия еще не отделилась от Антарктиды, Африканский континент разделил Средиземное

...поверхность Земли должна быть чем-то вроде скорлупы, которая может быть пробита и нарушена мощными подвижками жидкости, на которой зиждется эта скорлупа.

*Бенджамин Франклин,
1782 г.*

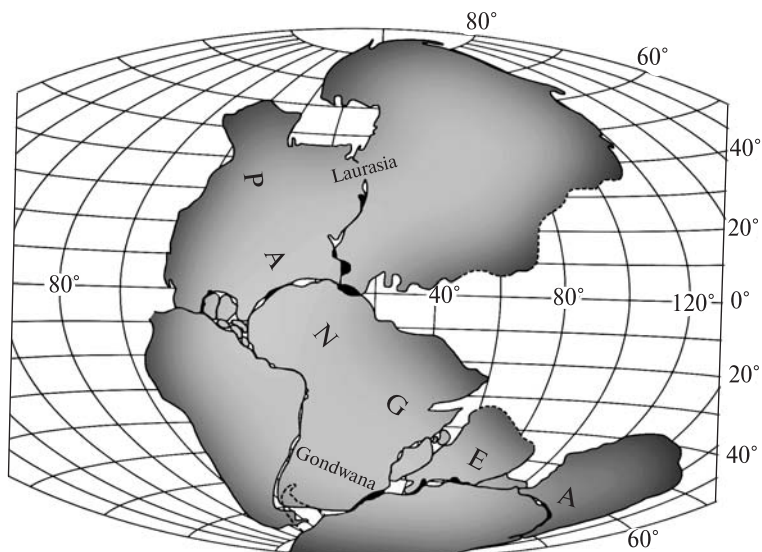


Рис. 2.2. Единый материк Пангея по Вегенеру (по Earth Systems, 2000)

море и море Тетис (Богданов и др., 1978; Монин, 1980; Коуэн, 1982; Мороз, 1996). Значительные изменения происходили и в последующие эпохи.

«Одновременно с открытием Гибралтарского пролива 5,32 млн. лет назад открылся Берингов пролив, впервые после того, как на протяжении 100 млн. лет (с середины мела) он был сушей. Вскоре Берингов пролив закрылся и открылся вторично лишь через 1,5–2 млн. лет» (Несис, 2004, с. 114).

В третичном периоде кайнозоя планета с ее океанами и континентами приобрела современный вид, однако еще несколько десятков тысячелетий назад существовала Берингийская суша, которая соединяла Евразию и Америку, закрывая связь между Тихим и Северным Ледовитым океанами. Неоднократная смена суши и пролива между Евразией и Америкой определила непостоянство связей Ледовитого и Тихого океанов.

Помимо глобальных перемещений литосферных плит, на изменение рисунка береговой линии и появление внутренних морей влияли трансгрессия (наступление моря), и регрессия (отступление моря).

Значительные события происходили во внутренних морях в геологически недавние времена. Обнаруженный в 1970-е годы на дне Средиземного моря слой эвапоритов свидетельствует о том, что 6,0–5,5 млн. лет назад море неоднократно полностью высыхало. (Эвапориты — от англ. evaporation — выпаривание — химические осадки, выпавшие из пересыщенных растворов). Подтверждением значительных колебаний Средиземного моря является и то, что у всех больших рек, таких как Нил, Рона, под современным руслом имеются гигантские каньоны, образовавшиеся при впадении рек в море при понижении его уровня. Около 5,3 млн. лет назад образовался Гибралтарский пролив с гигантским

Гибралтарским морским водопадом, вскоре Средиземное море восстановилось, но было заселено уже не тетисной, а атлантической фауной (Несис, 2004).

Другим остатком моря Тетис являются Черное, Азовское и Каспийское моря, значительные изменения в географии которых произошли в недавнем геологическом прошлом. Около 14 млн. лет назад Раннеэвксинское море охватывало территорию от Адриатики до Арала. Раннепонтийское море (6,5 млн. лет назад) охватывало часть Каспия, Черное море и Дунайскую низменность. Древнеэвксинское и Хазарское озера-моря 300 тыс. лет назад соединялись между собой, образуя единый бассейн. В современное Черное море вода из бассейна Средиземного моря стала поступать около 11—10 тыс. лет назад (Старобогатов, 1994). Сложный путь развития прошли моря северо-запада Европы (табл. 2.1). В их судьбе решающую роль сыграли процессы образования и таяния ледника, трансгрессии и регрессии моря.

Еще более динамична география рек, озер. История озер тектонического происхождения довольно длительна, напр. озеро Байкал образовалось 25—30 млн. лет назад, а современный вид приобрело несколько миллионов лет назад. Ледниковые озера в геологическом измерении времени совсем молодые — им всего несколько десятков тысяч лет. Характер континентальных водоемов как части гидросферы зависит от изменений рельефа местности, климата, а в настоящее время — все более от деятельности человека. Быстрое изменение объема и береговой линии Аральского моря в XX веке рассматривается как следствие деятельности человека, однако около 10 тыс. лет тому назад этот водный бассейн также был разделен на Большой и Малый Арал, а Амударья впадала в Каспийское море (Алимов и др., 2004).

Если поверхность нашей планеты представить в виде мультипликационного фильма со съемкой 1 кадр один раз в тысячу лет, то на фоне почти неподвижного океана на медленно перемещающихся материках с также медленно изменяющейся береговой линией, вся поверхность островов и материков была бы испещрена мелькающими линиями рек и пятнами озер. Таковы основные качества двух главных час-

Таблица 2.1. Основные этапы формирования Белого и Балтийского морей (по Кауфман, 2005, с сокр.)

Время, лет тому назад	Белое море	Балтийское море
15 000	Система приледниковых озер	Впадина моря заполнена льдом
11 000	Литториновое море (регрессия)	Ледниковое озеро-море
8 000	Море Тапес (трансгрессия)	Анциловое море
4 000	Море Острья (трансгрессия)	Море Лимнея

тей обитаемой гидросферы — относительная стабильность океана и динамичность поверхностных вод суши.

Жизнь, вероятно, не появилась бы при отсутствии жидкой воды. Наличие воды на планете зависит от тонкого равновесия между размером планеты и ее удаленностью от солнца.

Коуэн, 1982, с. 15

УСЛОВИЯ В ГИДРОСФЕРЕ, БЛАГОПРИЯТСТВОВАВШИЕ ВОЗНИКНОВЕНИЮ ЖИЗНИ

Жизнь на Земле — явление в космическом масштабе чрезвычайно малое. Если принять размер небольшой рыбы за величину первого порядка, т.е. 10^2 см, то площадь большого города составит 10^6 , величина нашей планеты — 10^9 (диаметр Земли в миллиард раз больше размера небольшого животного), Солнечной системы — 10^{14} , расстояние до самой далекой, наблюдаемой с Земли галактики, — 10^{23} см.

Если уменьшить размеры Солнечной системы в десять миллионов раз, Земля окажется шаром диаметром примерно в 1,3 условных метра с довольно гладкой поверхностью: самая высокая гора будет меньше одного условного миллиметра, а самая глубокая впадина в океане — всего 1,1 миллиметра. Большая часть поверхности Земли будет покрыта пленкой воды толщиной до 1 мм, а всю планету окутает газовая оболочка толщиной от 1 до 1,8 условных мм.

Масштаб масс следующий: масса человека около $7 \cdot 10^4$ г, масса солнца — 10^{23} г, что гораздо меньше соотношения масс одной капли и целого океана. Впечатляет и масштаб времени. Если за единицу принять год, то жизнь человека составит 10^1 — 10^2 , время существования европейской цивилизации — 10^3 , история человечества — 10^4 , история вида *Homo sapiens* — 10^5 , время от эпохи динозавров — 10^8 , возраст самых древних ископаемых остатков живых организмов — $3 \cdot 10^9$, время существования Земли — $4 \cdot 10^9$, галактики — $1,5 \cdot 10^{10}$ лет. Следовательно, и в пространственном и во временном масштабе существование, жизнь одной особи, популяции и всей биосферы — всего лишь маленькая точка, мгновение в масштабах Вселенной. Тем более невероятным представляется стечение обстоятельств, обусловивших возникновение жизни на нашей планете. Некоторые географы (Забелин, 1962) выделяют особую оболочку Земли — биогеносферу, совокупность биогенных элементов географической среды, которые способствовали возникновению и поддерживают существование жизни.

Каковы же особенности нашей планеты, ставшие предпосылками существования жизни? Во-первых, Земля расположена на таком расстоянии от Солнца, при котором достаточно внешней энергии и нет излишнего потока активного излучения. Планеты так называемой земной группы (Венера, Земля, Луна, Марс) отличаются значительной плот-

ностью и большим качественным разнообразием химического состава. Очень важно, что вещество на Земле существует во всех трех агрегатных состояниях — твердом, жидком, газообразном. Особое значение имеет присутствие на Земле воды в жидком состоянии, но следует отметить, что равновесие фазного состояния в планетарном масштабе довольно неустойчиво (Горшков и др., 1999; Gorshkov et al. 2004). Масса Земли достаточна для удержания значительной газовой атмосферы, но и не слишком велика для того, чтобы из нее диффундировали в межпланетное пространство только легкие газы — гелий, водород, поэтому атмосфера в конечном счете и сформировалась как азотно-кислородная, а не водородно-метановая.

Масса планеты больше, чем существующая, была бы фактором более сильного сжатия внутренних слоев и, как следствие, большего разогрева и повышения температуры всей планеты. С массой планеты связана мощность гравитационных сил, а с последними — характер рельефа. Рельеф планеты, как и рельеф дна океана, и система поверхностного стока на Земле довольно разнообразны, что также имеет значение для существования жизни в гидросфере. Кроме того, Земля обладает свойством, отсутствующим у соседних планет — магнитным полем, важным фактором образования защитных слоев атмосферы. Не последнее значение в возникновении и развитии жизни сыграло не только существование воды в жидком состоянии как таковой, но и ее количество, то есть возникновение и формирование не отдельных водных бассейнов как островов среди материков, а Мирового океана как единого планетарного явления.

ОБЩИЙ ВЗГЛЯД НА РАЗВИТИЕ ЖИЗНИ В ГИДРОСФЕРЕ. ЭПОХА СКРЫТОЙ ЖИЗНИ — КРИПТОЗОЙ

Первые палеонтологические сведения об организмах на нашей планете датируются 3,1—3,4 млрд. лет от наших дней. Именно таковым является возраст кремнистых сланцев серии Фигового дерева (англ. — *Fig-Tree*) системы Свазиленд в Трансваале, Южная Африка (Шиманский, 1987).

Если хронологию нашей планеты представить в виде 24-часового циферблата, то большая его часть придется именно на криптозой. Первые свидетельства «каменной летописи» биосферы придется на утренние часы — 5 час. 45 мин. Граница же между криптозоем и фанерозоем (570 млн. лет назад) придется на 21 час (Earth systems, 2000). Название эти геологические эпохи получили в соответствии с количеством имеющихся палеонтологических свидетельств: скрытой и явной

Общеизвестно, что зародившаяся в водной среде биосфера в дальнейшей своей эволюции постоянно зависела от закономерностей развития земной гидросферы, Мирового океана.

Мороз, 1996, кн. 2, с. 18

(гр. *χρυλτός* — скрытый, *φανερός* — явный) жизни, соответственно. Более трех миллиардов лет так называемой скрытой жизни были, вероятно, насыщены событиями, необходимыми для формирования первичной биосферы, однако свидетельств тому в виде ископаемых остатков очень мало. Основными событиями было появление первичных форм жизни, возникновение и эволюция организмов-прокариот, а затем эукариот. Каких-либо свидетельств существования жизни в архее и протерозое (криптозой) вне океана нет.

Атмосфера в то время была не такой мощной, как сейчас и поэтому излучение, доходившее до поверхности планеты, было гораздо интенсивнее. Отсутствие в практически бескислородной атмосфере озонового защитного слоя для гидробионтов могло компенсироваться водным экраном, который задерживал ультрафиолетовое и другое жесткое излучение Солнца. Первичные фотоавтотрофы могли получать достаточное количество солнечной энергии и на относительно больших глубинах.

С появлением самых первых организмов должны были возникнуть и простейшие экосистемы как системы, взаимно связывающие популяции сходных организмов и компоненты среды. Поскольку процесс фотосинтеза довольно сложен, более вероятно, что первичные экосистемы состояли из гетеротрофных организмов, получающих энергию из первичного органического вещества.

Дальнейшее развитие жизни могло происходить только по преодолении, как называет его Р. Коуэн (1982), первого энергетического кризиса. Живое более не могло развиваться их неживого и получать энергию из органического вещества, образовавшегося абиогенным путем. Протоэкосистема следующей ступени развития уже могла состоять из гетеротрофов и автотрофов, совместная жизнедеятельность которых поддерживала первичные циклические процессы преобразования веществ. Миллиарды лет единственными живыми существами были прокариотические организмы.

«Бактерии сформировали и продукционную фотосинтетическую цепь цикла углерода, и деструкционную, сопряженную с циклами других элементов. Эта система была первоначальной и обусловила устойчивое развитие биосферы, не исключая катастрофические сукцессионные перестройки. Последующие формы эволюционно вписывались в уже существующую систему и лишь затем трансформировали её» (Заварзин, 2003, с. 8).

С увеличением количества кислорода в биосфере планеты появились аэробные организмы, существование которых не исключало и существования анаэробов. Это был значительный шаг в повышении биотического разнообразия биосферы — биогидросферы.

В дальнейшем формировались экологически довольно эффективные комплексы организмов. Такие системы в виде

многослойного мата цианобактерий, где слои автотрофных организмов покрывают более глубокие слои аноксибионтов, и сейчас существуют в теплых заливах морей (напр., Абу-Даби в Персидском заливе, Шарк-Бей в Австралии), гиперсоленых озерах Крыма. С экологической точки зрения важно, что такие системы в архейском океане были значительными кислородными оазисами, вокруг которых могли концентрироваться различные организмы-оксибионты.

«...после формирования сульфатов океана и отложения железистых кварцитов биосфера вывернулась наизнанку: кислородные карманы в цианобактериальных матах, появившихся в бескислородной атмосфере, сменились в них анаэробными карманами, где использование кислорода аэробами приводит к истощению кислорода и созданию восстановительных условий» (Заварзин, 1999, с. 32).

Образование строматолитов (известковых построек — биогерм (греч. *γερμ* — холм) существенно повысило абиотическое и биотопическое разнообразие биосферы. В докембрии в гидробиосфере отмечалось чрезвычайное многообразие и развитие цианобактерий. Свидетельством тому, по мнению палеонтологов, является огромное число разнообразных строматолитов, при условии, что форма строматолитов, карбонатных образований, была видоспецифичной, а не являлась отражением условий среды. Накопление осадков в микробиотопе обитания цианобактериальных матов существенно влияло на пространственную структуру строматолитов. При тонком слое осадков, что могло определяться гидродинамическими факторами, формировались пластовые строматолиты, при среднем — куполообразные, при сильном — столбчатые. С докембрийских времен в мелководных зонах морей водоросли образовывали грандиозные карбонатные сооружения.

Благодаря действию биотических факторов появились условия для развития энергетически более совершенного типа обмена веществ — аэробного метаболизма, эффективность которого на 30—40 % выше. Именно такая кислородно-средовая и кислородно-физиологическая революции привели к появлению многоклеточных организмов. Имеются данные о находках вероятных многоклеточных организмов возрастом 1,85 млрд. лет. Древнейшая многоклеточная водоросль *Gripania* обнаружена в отложениях возрастом около 1,8 млрд. лет, древнейшее многоклеточное животное *Horodiskia* обнаружено в отложениях возрастом 1,4 млрд. лет (Fedonkin, 2003). Этап эволюции биосферы, когда многоклеточные стали играть весомую роль в биосфере (около 1 млрд. лет назад) можно назвать «метазоем»; многоклеточность также открыла дорогу увеличению размеров («гонка размеров» по Заварзину (2003). Увеличение размеров адсотрофных организмов неизбежно привело к

усложнению формы, фрактальному возрастанию относительной поверхности тела. У фаготрофных организмов — к морфологическому и функциональному усложнению всех систем «обслуживания» внутреннего адсотрофного элемента (гастральной полости, желудка), а также к усложнению поведенческих реакций. Пищеварительная система метазоа становится средой обитания симбиотических микроорганизмов. Биохимическое направление эволюции ведет к возникновению процессов биоминерализации и появлению минерально-органического скелета у метазоа¹. Следует подчеркнуть, что такое важное образование как минерально-органический скелет (внутренний или внешний) появился в кембрии одновременно у множества форм. Это явление имело большое значение для всей биосферы, существенно усилив гигантский планетарный (тогда — всегидросферный) биогеохимический механизм биогенного накопления кальция и других элементов. Внутренний скелет стал основой развития мышц как двигателя и залогом повышения эффективности многих движителей; более мощная защита (панцири, раковины) снижала выедание хищниками. В этой связи, по-видимому, с начала кембрия можно выделить этап эволюции «скелетоний».

Реконструкция палеобиосферы криптозоа была затруднена незначительным количеством сохранившихся органических остатков, микроскопическими размерами живых организмов, отсутствием твердых скелетных образований. Поэтому открытие вендской или эдиакарской фауны стало настоящей сенсацией в научном мире. Впервые представители этой фауны были найдены в 1946 г. геологом Р. Сприггом в Южной Австралии в районе рудника Эдиакара, по имени которого она и получила свое название. Сейчас известны десятки мест находок представителей вендской фауны — в Юго-Западной Африке, Ньюфаундленде, Приднестровье, на Белом море. В отложениях венда (680—570 млн. лет назад) найдено неожиданно большое разнообразие кишечнополостных, кольчатых червей, погонофор, петалонам (рис. 2.3).

Морфологической особенностью всех животных вендской фауны было отсутствие твердого минерального скелета, что вообще делает загадочной хорошую сохранность ископаемых остатков этих животных. Ранее существовавшие организмы, естественно, также не имели скелета, однако по каким-то геологическим причинам не сохранились и ве-

¹ Как полагает М.А. Федонкин (Fedonkin, 2003), органо-минеральный скелет мог сформироваться только в условиях значительного потепления океана в начале кембрия. Органический же скелет у многоклеточных был обнаружен уже у некоторых представителей фауны венда.

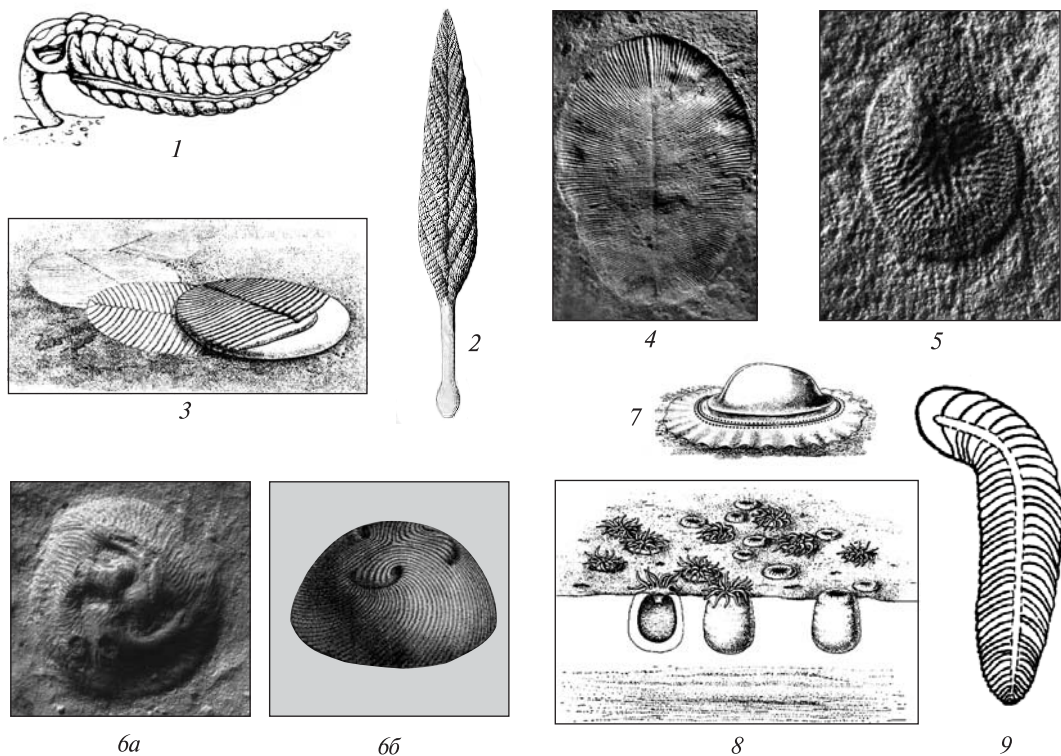


Рис. 2.3. Ископаемые организмы позднего криптозооя (по Друшиц, 1974; Малаховская, Иванцов, 2003; Fedonkin 2003).

1 — *Petalonama*, 2 — *Charnia masoni*, 3 — *Yorgia waggoneri*, 4 — *Dickensonia costata*, 5 — *Solsa margarita*, 6 — *Tribrachidium heraldicum*, а — фосс依лия, б — реконструкция, 7 — *Kimberella quadrata*, 8 — *Nemiana simplex*, 9 — *Spriggina*

роятно именно поэтому фауна венда выглядит как эволюционный взрыв. Некоторые палеонтологи признают реальность такого взрыва, потому что в конце рифея произошли значительные изменения экологических условий — Великое лапландское оледенение, резкое снижение уровня океана, повышение солености морской воды. В то же время, как полагает Р. Фарли (Farley, 2001), докембрийский период с постепенным увеличением разнообразия форм и видов продолжался около 700—1500 млн. лет и был продолжительнее самого кембрия. С этим, возможно, следует согласиться, поскольку взрывы в эволюции гораздо менее вероятны, чем длительное поступательное развитие.

Для гидробиологии этот период эволюции биосферы интересен и важен именно тем, что отмечены первые реальные следы гидроэкосистем почти современной общей «конструкции». Дело в том, что в венде уже были представлены донные и пелагические автотрофные микро- и макроформы, разнообразные прикрепленные и закапывающиеся в грунт организмы. Крупные седентарные существа, по-видимому, образовывали довольно развитые биогенные биотопы для других гидробионтов.

«Своеобразна флора Венда, которая отличалась широким распространением древнейших метафитов. Среди них выделяются так называемые вендотениевые растения (вендотениеиды), которые принадлежат к бентосным водорослям, имеют на слоевище спорангии. Они образовывали своеобразные маты, многослойные пленки. Большие скопления образовывали макрофитопланк-

тонные сфероидальные и вытянутые чуариморфиды, отдельные формы которых имели до 40 мм в диаметре. Достаточно систематически богатым и многочисленным был мелкий фитопланктон. Следует отметить существование актиномицетов и грибов» (Мороз, 1996, кн. 2, с. 86).

Таблица 2.2. Хронология криптозоя (по Друшиц, 1974)

Криптозой	Протерозой	Рифей	Время от наших дней, млн. лет	События в биосфере
			680—570	Вендская — эдиакарская фауна (кишечнополостные, кольчатые черви, погонофоры, петалонамы, водоросли-макрофиты)
			950—680	Развитие многоклеточных
			1350—950	Появление многоклеточных организмов
			1650—1350	Возрастание разнообразия строматолитов
		Афебий	1900—1650	Появление кислорода в атмосфере. Бактерии, водоросли в гидросфере
			2700—1900	Бескислородная атмосфера
	Архей		3500—2700	Первые ископаемые организмы из системы Свазиленд
			4500—3500	Добиотическая эволюция

Гетеротрофные организмы также были представлены различными донными прикрепленными и подвижными организмами, а также обитателями толщи воды. Существовали хищники (различные кишечнополостные), седиментаторы (петалонамы²) и другие трофические группы.

С точки зрения глобального эволюционного процесса в венде произошла экоморфная революция. В более близкие к нам эпохи мы можем наблюдать в гидросфере бесконечный ряд новых таксонов, которые, однако, уже только в деталях изменяли общее строение гидроэкосистем, поскольку значительное число экоморф гидробионтов уже существовало. Все основные группы и крупные таксоны многоклеточных сформировались, вероятно, еще в докембрии. По имеющимся данным, климат в этот период был довольно холодным, зонально контрастным, океан также был холодным, с довольно высоким содержанием кислорода. Именно в этот период оказалось возможным первичное заселение абиссали океана выходцами из охлажденных мелководий (Зенкевич, Бириштейн, 1961; Кузнецов, 2002). Хронологическая схема криптозоя, основные события в эволюции биосферы в этот период представлены в табл. 2.2.

² Петалонамы рассматриваются как один из морфологических типов вендских организмов, таких как *Charnia* (Малаховская, Иванцов, 2003), которые имели ресничный аппарат, т.е. действительно могли быть седиментаторами.

ОБЩИЙ ВЗГЛЯД НА РАЗВИТИЕ ЖИЗНИ В ГИДРОСФЕРЕ. ЭПОХА ЯВНОЙ ЖИЗНИ — ФАНЕРОЗОЙ

Фанерозой (в геологии эта категория называется эон) — стратиграфическое подразделение, включающее палеозойскую, мезозойскую и кайнозойскую эры. На протяжении фанерозоя (начало 570 ± 20 млн. лет назад) произошли важнейшие перестройки земной коры, изменился состав атмосферы, появились скелетные организмы (табл. 2.3). Палеозой включает шесть периодов: кембрийский, ордовикский, силурийский, девонский, карбоновый (каменноугольный) и пермский, охватывающие 330—340 млн. лет истории Земли. Мезозой делится на три периода: триасовый, юрский и меловой, охватывая время около 160 млн. лет. Кайнозой длится и в настоящее время.

Развитие биосферы было не только поступательным, но и периодичным. В климате планеты происходило потепление и похолодание, наблюдалась трансгрессия и регрессия Мирового океана.

«При усилении вулканической деятельности и трансгрессии моря возникал так называемый оранжерейный режим, при уменьшении вулканической деятельности и регрессии моря — ледниковый режим. В условиях оранжерейного климата, при резком снижении разницы температур между поверхностью и дном океана... океанические глубины не получали кислород и оказывались зараженными сероводородом, подобно глубинам современного Черного моря. Не только абиссальный, но даже нижнесублиторальный бентос в таких условиях существовать не могли.

При ледниковом режиме разница в температурах между экватором и высокими широтами в океане, между поверхностью и дном в тропиках достигает 15—20 °С. Климатическая зональность и сезонность климата резко выражены» (Кафанов, Кудряшов, 2000, с. 133—134).

Рубежом между палеозоем и мезозоем стала значительная смена состава как населения воды, так и суши. Динамика изменения числа семейств морской фауны в фанерозое характеризовалась резким возрастанием в начале палеозоя и относительной стабилизацией до конца перми. В дальнейшем значительно увеличивалось число семейств и таксонов более низкого ранга (Марков, Коротаев, 2008; рис. 2.4).

С появлением первых позвоночных — рыбообразных бесчелюстных (Agnatha) 450—400 млн. лет назад состав населения гидросферы на уровне самых крупных таксонов можно было считать сформировавшимся. Автотрофный блок экосистем составляли разнообразные водоросли: синезеленые, акритархи, зеленые, как донные так и планктонные. Животные — от микроскопических простейших до двух-трехметровых гигантострак с разным типом питания — занимали донные биотопы, водную толщу. Большинство животных кембрия питались, вероятно, детритом и донны-

Палеозойская эра, то есть эра древней жизни, начинается с кембрия... Суша в это время представляла собой еще пустыню.

Камшилов, 1974, с. 54

ми осадками (Коуэн 1982), что особенно касается трилобитов, доминирующих в палеонтологических сборах этого периода. В раннем палеозое биосфера на планете существовала собственно как гидробиосфера, поскольку вся жизнь была сконцентрирована только в водных биотопах. Глубины океана в тот период еще не были заселены и жизнь, богатая в качественном и количественном аспектах, концентрировалась на мелководьях морей.

В силурийском периоде (440—495 млн. лет назад) произошло очень важное событие в развитии жизни — выход первых беспозвоночных и растений (псилофитов) на сушу, точнее сначала на раздел вода—берег. Начали формироваться первые экосистемы суши; гидробиота пополнилась новыми водорослями и первыми настоящими рыбами. Большого разнообразия и, вероятно, большего обилия достигали

Таблица 2.3. Хронология фанерозоя (по Друшиц, 1974; Мороз, 1996; Пономаренко, 2007)

		Периоды	Время начала от наших дней млн. лет	События в биосфере
Фаанерозой	Кайнозой	Антропогенный	1,7	Развитие гоминид
		Неогеновый	25	Формирование современной биоты
		Палеогеновый	67	Вымирание мезозойской биоты. Появление китообразных
	Мезозой	Меловой	137,5	Разнообразие рептилий, появление цветковых растений
		Юрский	195	Большое разнообразие головоногих, появление диатомовых водорослей
		Триасовый	230	Распространение рифообразующих мшанок, кораллов, костистых рыб, появление млекопитающих
	Палеозой	Пермский	285	Вымирание трилобитов, тетракораллов, акантод. Сокращение разнообразия головоногих, иглокожих, мшанок. Единый материк — Пангея.
		Каменноугольный	350	Мощное развитие экотонных наземно-водных экосистем
		Девонский	405	Возрастание разнообразия рыб, развитие мелководных морских и пресноводных экосистем
		Силурийский	440	Появление рыб. Первые растения и членистоногие на суше.
		Ордовикский	500	Появление позвоночных — бесчелюстных рыбообразных
		Кембрийский	570	Появление скелетных беспозвоночных

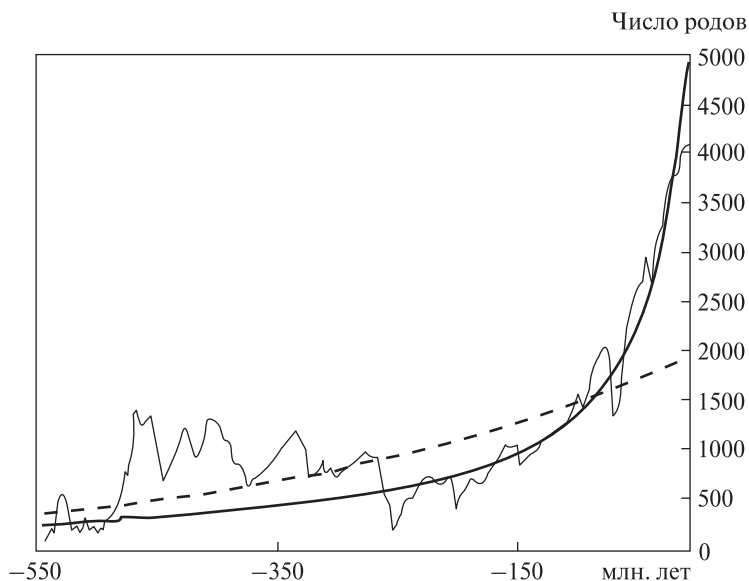


Рис. 2.4. Динамика числа родов морской биоты в фанерозое, (по Марков, Коротаев, 2008).

По оси абсцисс — миллион лет; тонкая линия — число таксонов; жирная — гиперболический тренд; пунктир — экспоненциальный тренд

организмы, питавшиеся взвешенными в воде веществами — мшанки, некоторые иглокожие и др. (рис. 2.5).

Если ордовик и силур были талассократическими эпохами, когда происходили значительные трансгрессии океана, формировались окраинные моря, мелководные заливы, то девон, напротив, был эпохой геократической. Это было одним из факторов развития атмобионтной части биосферы. Появились первые насекомые, что было значительным событием для будущего возрастания биотического разнообразия всей биосферы. Вышли на сушу первые позвоночные (стегоцефалы). Первичная продукция биоценозов суши в то время вряд ли могла обеспечить потребности довольно крупных древних земноводных, поэтому трофически они в большей степени были связаны с водой, чем с сушей.

Водные экосистемы играли важнейшую роль в формировании первичных наземных экосистем, которые изначально могли быть только прибрежными, с очень малыми сгущениями жизни. Если биогеохимические циклы углерода обеспечивались за счет диоксида углерода атмосферы, то такие биогенные вещества, как азот, могли включаться в метаболизм первичных наземных ценозов только при участии водных микроорганизмов. В дальнейшем эти функции стали выполнять почвенные бактерии. С появлением водных и наземных растений — макрофитов — в девоне начался процесс стабилизации водных экосистем вследствие уменьшения эрозии на суше и снижения поступления терригенного стока. Начали формироваться связи между водными и наземными экосистемами. Органическое вещество начало поступать в водоемы с суши.

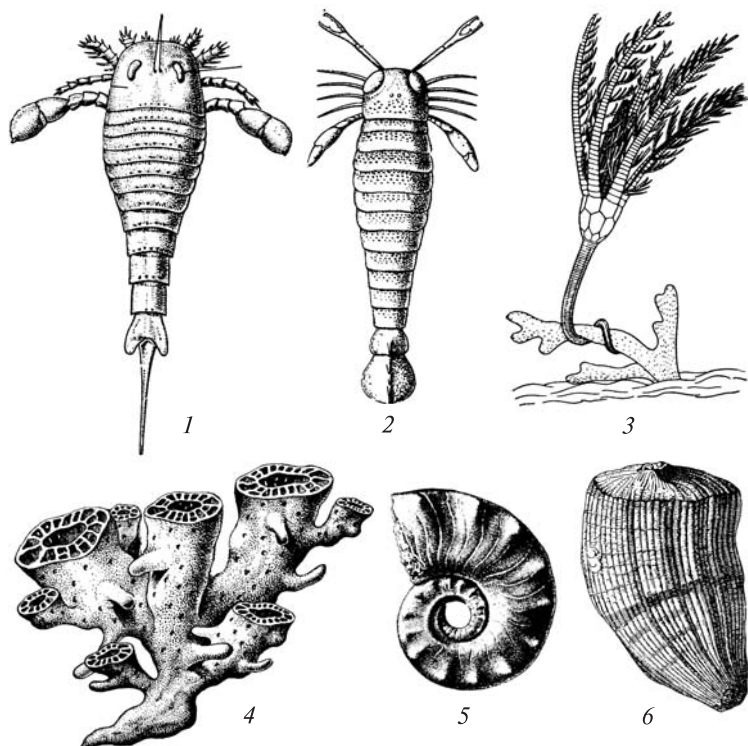


Рис. 2.5. Ископаемые палеозоя (по Друшиц, 1974; Богданов и др., 1978; Мороз, 1996):

Ракоскорпионы: 1 — *Eurypterus* из среднего силура Эстонии; 2 — *Pterygotus* из силура Сев. Америки (длина около 2 м), 3 — морская лилия *Eifelocrinus* из девона, 4 — *Verthocyathus* (археоциаты) из раннего кембрия, 5 — *Metacoceras* (наутилоидея, поздний карбон — пермь); 6 — двустворчатый моллюск *Hippurites* (поздний мел)

В наземных биоценозах все большую роль стали играть крупные древовидные растения и это было важной предпосылкой формирования пространственно сложных лесных биоценозов. Для биосферы это означало создание большего количества первичной продукции, выделение большего количества кислорода в атмосферу с единицы площади, большее число топических и трофических экологических ниш для других организмов. Гидросфера, в особенности континентальная ее часть, стала обогащаться органическим веществом не только автохтонного (местного водного происхождения), но и аллохтонного (внешнего) за счет первичной продукции наземных фитоценозов. Это направление развития палеоэкосистем достигло значительного развития в каменноугольном периоде. Первичная продукция наземных, а точнее экотонных, промежуточных, пограничных между водой и сушией биоценозов — лесов из каламитов, сигиллярий, лепидодендронов — значительно превышала деструкционные возможности экосистем, в том числе и водных, куда попадали остатки растений. Поэтому сейчас есть возможность использовать в ископаемом топливе — каменном угле — энергию солнца, накопленную благодаря фотосинтезу сотни миллионов лет назад. Заканчивается палеозойская эра древней жизни геократическим пермским периодом.

«Реконструкция мира пермского периода показывает, в восточной части суперматерика Пангеи, в тропических широтах, был огромный океанический залив — Тетис. В отложениях пермского периода этого залива обнаружены самые богатые на Земле находки окаменелостей фауны, населявшей рифы, представленные сотнями видов. В других морях Земли пермская фауна была довольно бедной, что указывает на существовавшие в то время значительные различия условий среды обитания» (Коуэн, 1982, с. 78—79).

Переход к мезозою отмечен вымиранием огромного количества видов (до 90 %) морской фауны. Полностью исчезли трилобиты, которые на протяжении почти 300 млн. лет были одним из важнейших элементов морских экосистем. В конце периода значительно уменьшилось разнообразие характерных для палеозоя фораминифер — фузулинид, породообразующих организмов. Резко снижается роль иглокожих, табулят, ругоз, замковых брахиопод. Вымирают акантоды (колючкозубые челюстные рыбы), рипидистеи (кистекрылые рыбы), многие виды палеозойских амфибий.

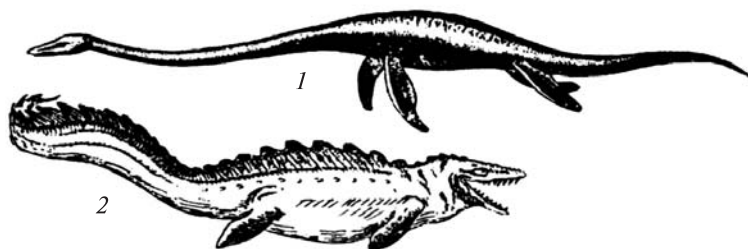
Вымирание в континентальных водоемах по времени совпадало с вымиранием морских организмов, однако снижение таксономического богатства континентальных водоемов происходило раньше и при этом не было таким значительным и массовым, как в море (Пономаренко, 2007).

Срединное положение мезозоя в геологической летописи фанерозоя определяло то, что состав биосферы во многом нес признаки палеозойской эры, но также все более проявлялись черты современной биосферы. До среднего триаса (около 200 млн. лет назад) сохранялось сходство с позднепалеозойской биотой, а начиная с мелового периода (130 млн. лет назад) все более четко проступают черты кайнозойской биосферы. В начале мезозоя произошло весьма значительное событие — распространение вторичноводных животных (рептилий, личиночных стадий некоторых насекомых), что было важно для объединения и усиления связей гидро- и атмозкосистем, формирования и поддержания потоков вещества между гидробионтными и атмобионтными биотическими сообществами. В триасовых морях сменился состав фауны фораминифер (доминировали роталииды), заметно увеличилось количество видов правильных морских ежей. Распространены шестилучевые кораллы и мшанки, образывавшие рифы.

В юрском периоде чрезвычайного распространения в морской среде достигли головоногие моллюски аммоноидея, начался расцвет белемнитов. Юрский и меловой периоды считаются эпохой рептилий. Следует отметить не только их разнообразие, но, судя по обилию ископаемых остатков, и значительное количество этих животных, что было свидетельством мощного продукционного потенциала биосферы того времени. Эволюция рептилий привела к появлению

Рис. 2.6. Водные рептилии мезозоя (по Мороз, 1996)

1 — *Mesosaurus*; 2 — *Tylosaurus*



высокоспециализированных гидробионтных форм: *Ichtyosaurus*, *Plesiosaurus*, *Leptopterygius*, *Tylosaurus*, *Mesosaurus* (рис. 2.6). В конце триаса появились первые млекопитающие. В юре появились и самые молодые из водорослей — диатомовые, что ознаменовало завершение качественного формирования альгофлоры водоемов.

В начале кайнозоя (эра новейшей жизни, 67 млн. лет назад) в гидросфере уже не было аммонитов, больших групп моллюсков (иноцерамов, рудистов), почти исчезли белемниты. Полностью исчезли динозавры, в том числе и гидробионты. Произошло мезозойское вымирание. В палеогене достигли расцвета нуммулиты (*Fogaminifera*), остатками которых образованы мощные слои геологических пород. Пороодообразующими также были губки, из скелетов которых сформированы породы спонгилиты, и мшанки. Остатки микроскопических фораминифер глобигерин образовали на дне океанов мощные слои так называемых глобигериновых илов. В среднем палеогене появились первые китообразные, что было важным этапом формирования гидробиосферы — пополнения фауны гидробионтов представителями высоко развитых животных — млекопитающих. Самые древние ископаемые находки предковых форм китообразных датируют 47 млн. лет (Gingerich et al. 2001). Найденные в Пакистане остатки скелета позволили восстановить облик родоцетуса (*Rodhocetus kasrani*), рис. 2.7.

В геократическом неогене (25—1,7 млн. лет назад) были периоды значительного похолодания и оледенения. Фауна беспозвоночных изменялась мало, приобретая современные черты. Группа позвоночных-гидробионтов пополнилась дельфинами, ластоногими, сиренами.

И, наконец, период современной жизни — четвертичный или антропоген, названный по главному эволюционному событию — появлению человека. Все более интенсивное использование человеком природных ресурсов становится биосферным явлением.

Пути эволюции морских и континентальных гидроэкосистем были различными. Основным путем возникновения биоты материковых водоемов были «солёностные пульсации», когда окраинные моря в результате тектонической

деятельности обособлялись от океана и опреснялись водами рек и тающих ледников (Кауфман, 2005). Справедливость этой гипотезы подтверждает существование центров формирования древней солоноватоводной и пресноводной фауны Евразии — Сарматско-Понто-Каспийского и Сибирского (Мордухай-Болтовской, 1960; Зенкевич, 1963).

В опресненных зонах большая часть морских гидробионтов вымирала, но некоторые, в основном ракообразные и рыбы, достаточно хорошо защищенные покровами, в гипотонической среде выживали и адаптировались к новым условиям. Энергетической основой таких первичных олигогалинных и пресноводных биоценозов мог служить детрит морского происхождения, поэтому представления о чрезвычайной ультраолиготрофии континентальноводных протоэкосистем (табл. 2.4) наверняка излишне категоричны, хотя автохтонная продукция, безусловно, была на низком уровне. Совершенно очевидно, что сообщества пресноводных организмов прошли собственный путь развития, а не перешли из моря в готовом виде.

Процесс поступательного возрастания трофности во всех континентальных водоемах в эволюции лимнических экосистем (Старобогатов, 1984) в свете современных палеонтологических данных выглядит несколько упрощенно. Прежде всего, следует отметить, что сам характер континентальных водоемов был не таким, как сейчас. В отличие от современной гидросферы, наиболее распространенными были эпиконтинентальные моря, крупные и достаточно динамичные в геологическом времени водоемы. Многие водое-

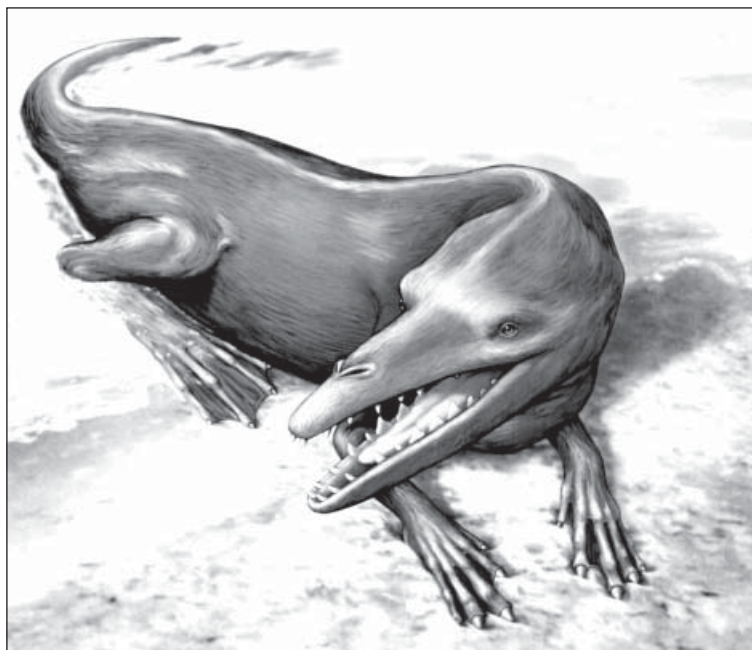


Рис. 2.7. *Rodhocetus* — один из предков современных китообразных (по Gingerich et al., 2001)

мы были конечными водоемами стока и вследствие испарения воды становились солеными. Многие сообщества в континентальных водоемах были совершенно не похожими на современные. Например, в триасе крупные растения плейромеи (плауны *Limnophyton*), обладая пневматофорами, образовывали своеобразные плавучие острова. По всей видимости, эти растения формировали настоящие консортивные сообщества, в которые входили водоросли, цианобактерии, беспозвоночные (Пономаренко, 2007).

Таблица 2.4. Этапы эволюции экосистем континентальных вод (по Старобогатов, 1984)

Период	Характеристика экосистем	Типы экосистем
Мел — Палеоген (130—25 млн. лет назад)	Вселение в континентальные водоемы покрытосеменных растений, что привело к снижению роли водорослей в общей продукции водоемов. Появляется важный элемент сообществ — личинки хирономид. Формируется современный облик экосистем в целом	Разнообразные по трофности водоемы, от олиго- до политрофных.
Юра (195 млн. лет назад)	Увеличение разнообразия вторичноводных гидробионтов (личинки стрекоз, водяные жуки, различные двукрылые)	Олиготрофный
Триас (230 млн. лет назад)	Появление пресноводных рыб, формирование верхнего трофического звена сообществ континентальных вод	Олиготрофный
Пермь (285 млн. лет назад)	Усиление деструкционных процессов на суше (широкое распространение грибов), снижение поступления аллохтонного органического вещества в водоемы. Появление харовых водорослей — мощного источника автохтонного органического вещества. Одновременно с бурным развитием насекомых на суше происходит заселение ими водных биотопов (поденки, веснянки, гриллоблаттиды)	Олиготрофный
Верхний девон (400 млн. лет назад)	Коренная перестройка экосистем в связи с развитием наземной растительности (сосудистые растения). Поступление в водоемы большого количества аллохтонного органического вещества. Гипоксия в лентических водоемах. Накопление органического вещества. Вселение из моря фильтраторов — двустворчатых моллюсков, а также детритофагов олигохет	Олиготрофный с признаками гумификации
Ранний палеозой (570 млн. лет назад)	Развитие Metazoa, увеличение активности гетеротрофного блока (появились Rotatoria, Crustacea)	Ультраолиготрофный
Поздний протерозой (600 млн. лет назад)	В продукционных процессах основную роль начинают играть эукариотические водоросли, гетеротрофный блок развит слабо	Ультраолиготрофный

В палеозое, в отсутствие наземной растительности, эрозия была значительной, терригенный сток был очень большим. Водоемы довольно быстро заполнялись осадками, большую площадь занимали мелководья. Во многих палеоозерах имелся сероводородный гипополимнион, который мог быть следствием накопления большого количества органического вещества и слабой его деструкции. В докембрии основу водных экосистем континентальных водоемов составляли цианобактериальные маты. Есть основания полагать, что и в континентальных водоемах, так же как в море, цианобактерии образовывали строматолиты. Уже в эту эпоху континентальные водные экосистемы имели одну важную черту сходства с современными: существовал довольно широкий спектр водоемов с различным уровнем продукции и характером накопления органического вещества. В мезозое были широко распространены озера с донными отложениями без следов биотурбации, бескислородным гипополимнионом, однако существовали и явно олиготрофные водоемы. Следовательно, даже в самые отдаленные эпохи экосистемы континентальных вод были разнообразными как по структуре, так и по трофическому статусу.

Трудами отца палеонтологии Ж. Кювье и основоположника учения об эволюции видов Ч. Дарвина, а также их многочисленных последователей была создана динамическая модель жизни на нашей планете. При этом доминировал взгляд на развитие жизни как на ряд сменяющих друг друга видов. Однако процесс смены видов — всего лишь один из нескольких основных трендов изменения и развития биосферы в целом: абиотического, физиолого-биохимического, видового, экоморфного, биоценотического и экосистемного. Эволюцию биосферы Земли как единого явления можно представить в виде взаимосвязанных, но все же параллельных, обособленных процессов.

Абиотический тренд выражается в формировании состава океаносферы, атмосферы, земной коры, дрейфе континентальных плит, изменении рельефа земной поверхности, шельфа и дна океана, процессах выветривания пород, формирования системы поверхностного материкового стока.

Физиолого-биохимический тренд представляет собой усложнение биохимического состава организмов, процессов функционирования молекулярно-биохимических, клеточных и организменных систем. Усложнялись системы биохимических и физиологических реакций, связанных с адаптациями к условиям среды и уменьшением зависимости организмов от этих условий. В процессе эволюции существенно менялись основные процессы метаболизма, например, освоение гидробионтами океанических глубин было неизбежно связано с биохимическими адаптациями к реакциям, протекающим под большим давлением.

Видовой тренд является поступательно-веерным процессом: между организмами во времени существовала не только непрерывная последовательная связь, но эти линии постоянно расходились, делились и дивергировали, что обуславливало сосуществование близкородственных видов, сходство между которыми со временем уменьшалось. Это один из важнейших трендов увеличения биотического разнообразия биосферы.

Экоморфный тренд был связан с формированием новых жизненных форм, экоморф. В основе этого процесса лежало освоение новых типов местообитаний, развитие принципиально новых адаптаций, появление в процессе физиолого-биохимической эволюции новых конструктивных возможностей, нового биологического «материала», например, появление опорных тканей, формирование внутреннего органа-минерального скелета (Алеев, 1988). В экоморфогенезе большую роль играла эволюционная тенденция увеличения размеров организмов.

Биоценотический тренд обусловлен формированием различных способов совместного использования ресурсов разными видами, жизненными формами. В ассоциациях организмов сосуществующие экоморфы и виды с разными типами метаболизма (напр. фотоавтотрофы и гетеротрофы) взаимно дополняли друг друга, простые трофические цепи соединялись в трофические сети, сообщества усложнялись и формировались системы трофических, топических отношений между ассоциациями организмов. В гидросфере изменения в сообществах происходили в экотопических группировках — планктоне, бентосе, перифитоне и нейстоне, состав и структура которых также менялись.

Экосистемный тренд связывал абиотические и биотические направления. Экосистемы и биомы формировались в соответствии с глобальной зональностью океаносферы, континентальных вод и их населения.

Основные биогеохимические циклы сформировались еще в протерозое, в кембрии началось образование основных форм жизни в гидросфере, а дальнейшая цепь смен таксонов мало что изменила в общем строении экосистем и биомов гидросферы. В силуре началось освоение суши и образовались новые источники органического вещества для водных экосистем, особенно для континентальных. Появление в водных экосистемах вторичноводных беспозвоночных, растений и позвоночных увеличило разнообразие биоценологических связей и трофических сетей, что, однако, не привело к появлению экосистем новых типов. В неогеновом периоде кайнозоя биота гидросферы приобретает современный облик: существуют не только современные отряды, семейства, но роды и виды организмов. С началом деятельности

человека все большее значение приобретает антропогенный фактор, влияющий не только на отдельные экосистемы, но и на глобальные биогеохимические процессы.

Степень развития, богатства крупных таксонов можно оценить условно, в баллах (табл. 2.5). Можно видеть, что общее количество групп с силура и девона практически не изменилось.

Таблица 2.5. Развитие крупных таксонов органического мира (по Рауп, Стенли, 1974; Мони, 1980; Водоросли..., 1989; Мороз, 1996)

Таксоны	Докембрий	Палеозой						Мезозой			Кайнозой		
		Кембрий	Ордовик	Силур	Девон	Карбон	Пермь	Триас	Юра	Мел	Палеоген	Неоген	Антропоген
Протисты	1	1	1	1	1	3	3	1	1	5	5	3	1
Археоциаты		5											
Граптолиты		1	5	5	2								
Трубчатые кораллы			1	2	5	5	2	1					
Кораллы 4-лучевые			1	2	5	5	2						
Кораллы 6-лучевые								1	3	5	5	5	5
Мшанки		1	2	2	5	5	2	1	3	5	2	2	2
Плеченогие		2	3	3	3	3	2	2	4	5	3	2	2
Наутилиты		1	5	5	3	4	2	2	2	2	2	1	1
Аммониты					2	5	5	5	5	5			
Двустворчатые моллюски		1	1	1	1	1		1	2	4	5	5	5
Гастроподы		1	1	1	2	4	4	3	3	4	5	5	5
Трилобиты		3	5	5	5	1	1						
Морские пузыри		1	5	5	2								
Морские лилии			1	1	2	5	4	1	5	5	2	2	2
Морские ежи			1	1	4	5	3	1	1	4	4	2	2
Насекомые					1	2	2	3	3	4	5	5	5
Рыбы				1	4	5	4	3	4	5	5	5	5
Амфибии					1	4	5	4	2	1	1	1	1
Рептилии							1	2	4	5	4	1	1
Млекопитающие								1	2	4	5	5	5
Цианобактерии-синезеленые водоросли	4	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
Зеленые водоросли	1	2	3	3	4	4	5	5	5	5	5	5	5
Диатомовые водоросли										1	3	5	5
Красные водоросли		1	1	2	4	4	4	5	5	5	5	5	5
Бурые водоросли		1	2	3	4	4	4	4	5	5	5	5	5
Харовые водоросли					2	2	3	3	4	5	5	5	5
Неопределенные таксоны	5	3	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1
Число групп	4	15	18	19	23	21	21	22	21	22	21	21	21
Сумма баллов	11	29	45	50	69	99	65	55	69	90	82	75	68

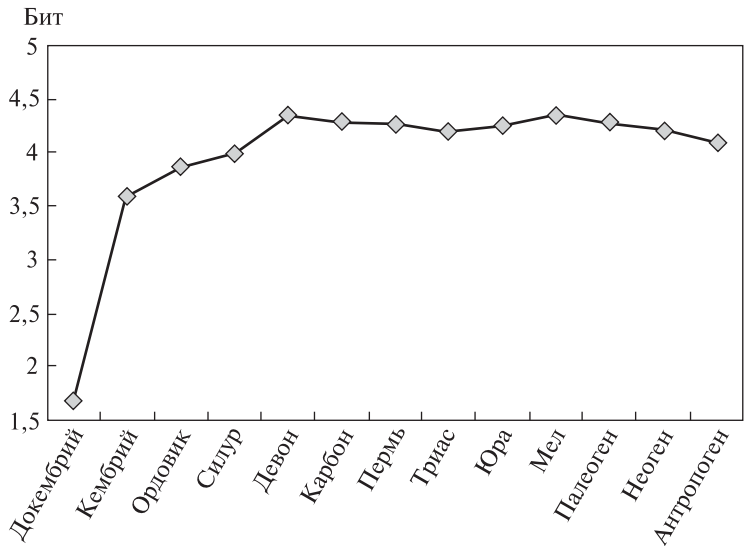


Рис. 2.8. Оценка разнообразия (таксономическое разнообразие, бит) жизни в гидросфере в докембрии и фанерозое

По баллам таблицы можно количественно оценить изменение разнообразия биоты, напр. по индексу Шеннона, вычислив таксономическое разнообразие (Протасов, 2002), только с учетом не количества таксонов, а их условного богатства. Из полученных значений (рис. 2.8.) можно сделать вывод о резком возрастании разнообразия в начале фанерозоя, его постепенном подъеме до середины палеозоя и относительно стабильном уровне до настоящего времени. Такой результат оценки разнообразия всей биоты объясняется тем, что общее количество групп (богатство элементов системы) с девона мало изменилось и, что важно, развитие групп происходило довольно равномерно. Подобно тому, как в современной биосфере невозможно выделить какой-либо один крупный таксон, который бы считался основным, центральным, так и в прежние эпохи для биосферы были характерны определенная сбалансированность, большое разнообразие. Этого нельзя сказать о ранних этапах эволюции, особенно когда явно преобладали цианобактерии. Таким образом, можно выделить еще один важный эволюционный тренд — диверсификационный. Биосфера развивалась в сторону сбалансированного и высокого разнообразия. Развитие происходило не только в направлении увеличения богатства, но и сбалансированности по компоненте выравненности³.

³ Огромное богатство видов насекомых формально снижает разнообразие наземной части современной биосферы, однако не влияет на оценку разнообразия в гидросфере.

СВЯЗЬ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА И ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ЯВЛЕНИЙ В ГИДРОСФЕРЕ

Изменчивость, непостоянство, движение чрезвычайно характерны для жизни как биологического, так и биосферного явления. Не остаются постоянными ни виды, ни их ассоциации, ни их биосферная совокупность — живое вещество. Живому свойственно не только изменение, но изменение направленное, связанное с увеличением числа элементов живых систем, с усложнением связей, развитием. Сам термин «эволюция» происходит от латинского *evolutio, evolvo* — развертывание, развертываю. Эволюция представляется как постепенное необратимое развитие основных качеств объекта в процессе накопления количественных изменений (в отличие от революции — лат. *revolutio* — поворот, изменение) относительно быстрого качественного скачка.

Одна из основных закономерностей жизни выглядит таким образом: относительная стабильность формы в определенный промежуток времени поддерживается за счет постоянных поступательных и циклических обменных процессов. Популяция некоторого вида остается таковой в течение продолжительного времени, хотя за этот период может смениться несколько поколений. Таким образом, сохраняется определенная и устойчивая форма одних и тех же биологических объектов, структура же их непрерывно обновляется. Смена элементов системы представляет собой естественный обменный процесс с точки зрения более высокого уровня организации. Жизнь особи в онтогенезе обеспечивается внутренними обменными процессами, смерть особи является одним из элементов процессов, поддерживающих существование популяции.

Дарвиновская концепция образования новых видов, представляющая собой один из трендов эволюции биосферы, более полутора веков является наиболее приемлемой для объяснения эволюционных процессов и стала одним из центральных положений современной биологии.

«Суть теории Дарвина сводится к учению о естественном отборе. В пределах любой разновидности живых организмов есть особи, лучше или хуже приспособленные к данной среде. Очевидно, что первые оставляют после себя более многочисленное потомство, которое унаследует свойства своих родителей. Шаг за шагом, от поколения к поколению изменяется общий облик разновидности и наступает время, когда степень ее отличия от других разновидностей того же вида достигает уровня, который характерен для самостоятельного вида. Так одна из разновидностей исходного вида преобразуется в новый вид. Эта схема кажется столь естественной, столь тривиальной, что нередко возникает вопрос: неужели это и есть одно из величайших открытий науки всех времен?» (Шварц, 1974, с. 9).

Сохранение жизни возможно лишь при постоянном изменении ее содержания.

Камшилов, 1970, с. 173

Эволюция происходит не на пустом месте, а в экосистемах, этих машинах эволюции.

Маргалев, 1992, с. 178

В основе эволюционного процесса по Дарвину лежит механизм элиминации организмов, не приспособленных к

условиям существования и наоборот — соответствия им, что обуславливает выживание и продолжение рода. Это положение, в сущности, невозможно ни опровергнуть, ни подтвердить. Оно имеет скорее объяснительное значение, нежели прогностическое, поскольку любой исчезнувший вид мы рассматриваем как малоприспособленный, а продолжающие существовать — как достаточно приспособленные к условиям прошлых эпох и к современным. (Некоторое «разнообразие» в эту ситуацию внес человек: появилась третья категория — виды, попросту им уничтоженные).

Однако эволюцию жизни нельзя рассматривать исключительно и единственно как «дарвиновское происхождение видов». Многообразие эволюционных явлений есть один из важнейших аспектов всеобщего биотического разнообразия. Эволюция — изменение биосистем, одно из направлений усиления экспансии живого вещества. Развитие, эволюционные изменения в биосфере подтверждены огромным материалом, однако существует и критика ставших классическими представлений о самих механизмах эволюции. Так, В.В. Горшков с соавторами (1999) высказывают сомнение, что в основе эволюционного процесса, имеющего определенную направленность, лежит «хаос случайных мутаций» и что последние подлежат отбору с основным условием — адаптацией организмов к постоянно изменяющейся среде. Это приводит к тому, что окружающая среда оказывается пригодной для жизни в силу уникальных физических условий на земной поверхности при огромных адаптационных возможностях живых организмов. Авторы этой работы полагают, что именно биологические системы в биосфере Земли поддерживают её существование, «биота Земли рассматривается как единственный механизм поддержания пригодных для жизни и условий в локальных и глобальных масштабах» (с. 106). Такая деятельность может осуществляться только в системах, где все элементы хорошо взаимодействуют между собой. Отбор действует таким образом, что «только те виды, которые обеспечивают необходимую работу по поддержанию окружающей среды, могут образовывать сообщества и составлять земную биоту». Особо подчеркивается, что виды сохраняют оптимальную численность, производят оптимальное, а не максимальное число потомков. Действительно, средообразующая роль живых организмов в биосфере очень велика, однако в любой системе среда не может находиться под полным контролем одного из элементов вмещающей системы, поэтому согласиться с изложенной концепцией трудно.

Эволюционный процесс представляет собой тесное переплетение динамических и относительно стационарных состояний. Прослеживается действие «закона баланса консер-

вативности и изменчивости» (Реймерс, 1992). В эволюционном процессе существуют не только моменты развития, изменения, но и стабилизации. Более того, сохранение во многих поколениях основных признаков своего вида является одной из основных наследственных установок живого организма. Быстро эволюционирующие виды, наряду с быстро вымирающими, не оставили заметных следов в истории биосферы и это может служить объяснением отсутствия переходных форм в современной биосфере и неполноты палеонтологической летописи (Щербаков, 2005, 2005а).

Таксономическое богатство морской биоты, согласно палеонтологическим данным, постоянно возрастало. Предполагается, что увеличение числа таксонов (родового, видового ранга) происходило благодаря регулирующей роли обратных связей между ростом числа таксонов и изменениями структуры сообществ. При этом богатство родов росло преимущественно за счет увеличения времени средней продолжительности существования родов и накопления относительно долгоживущих таксонов. Исторические периоды массовых вымираний выполняли функцию отбора: «неустойчивые таксоны отсеиваются, а устойчивые накапливаются» (Марков, Коротаев, 2008, с. 181). Таким образом, по мнению указанных авторов, в сообществах формировались все более устойчивые таксоны, что повышало устойчивость сообществ.

Конкурентные отношения, так же как и положительные симбиотические, связывают не виды (совокупности генетически сходных особей), а вполне конкретные популяции, субпопуляционные группы и отдельных особей. Это же необходимо отметить и при обсуждении вопроса о возможном отборе видов: вымирание видов — это согласованный, более или менее одновременный, негативный, ведущий к затуханию жизни ответ всех (!) популяций на внешние факторы и/или внутренние явления. Последние могут выглядеть как старение, «усталость», накопление неблагоприятных признаков, ослабление экологического иммунитета к негативному воздействию, в том числе давлению других видов.

Сообщества подвержены широкой экологической конвергенции: различные по составу, но сходные по другим структурным характеристикам сообщества могут состоять из различных видов, но близких экоморф, жизненных форм, трофических групп, и в данном аспекте могут рассматриваться как однотипные. Очевидно, что определённому отбору подвергаются сообщества различного типа и не только их внутренняя структура, но и виды связей со средой, целостная система сообщество-среда. Устойчивой может быть только система, имеющая необходимые внутренние и внешние связи, обеспечивающие её выживание при возмущающих

воздействиях. При этом несохранение системы может рассматриваться как естественный отбор, хотя отбор предполагает некоторый выбор, т. е. элиминирующий отбор неприспособленных также предполагает отбор более приспособленных. В развитии геосферно-биосферной системы имеет место не только конкуренция, но кооперация различных организмов при осуществлении комбинаторного формирования сообществ на основе принципа дополнителности (Заварзин, 1999, 2007).

Очевидно, что сложные эволюционные процессы нельзя полностью объяснить с позиций одной теории. Неизбежно накопление новых фактов, которые, вероятно, потребуют принципиально новых подходов к их объяснению. Тем не менее, можно сформулировать несколько положений, которые необходимо учитывать при любом подходе к изучению развития жизни на Земле.

Нельзя отрицать:

- поступательных изменений в составе живого населения планеты в геологическом и экологическом времени;
- адаптационных процессов как основы существования организмов в определенных условиях;
- потенциальной способности популяции организмов к неограниченному росту на фоне ограниченности ресурсов;
- широкой дивергенции, огромного разнообразия живого на фоне достаточно стабильных условий (в океане, а в некоторые эпохи и на суше), довольно ограниченного числа основных типов местообитаний;
- невозможности обособленного существования организмов вне специфических ассоциаций, вне взаимодействия организмов между собой и взаимодействия их ассоциаций;
- неизбежности взаимоотношений конкурентного, и необходимости кооперативного симбиотического, консортивного характера в любых сообществах;
- системного закона эмерджентности и невозможности построения представления об эволюции биосферы в целом только на основании закономерностей эволюции более низких уровней системы;
- взаимодействия частей и целого, взаимосвязи и взаимообусловленности микроэволюционных процессов на уровне популяций и макропроцессов на уровне биосферы и живого вещества биосферы.

На протяжении всей истории существования живых организмов не только одни поколения сменяли другие, на смену одним особям нарождались другие, но появлялись и исчезали виды вплоть до исчезновения всех видов, принадлежавших к какому-либо таксону высшего ранга. Таким образом исчезали целые типы организмов. В соответствии с принципом Реди (все живое — от живого) поток жизни дол-

жен обладать свойством абсолютной непрерывности. Любой ныне живущий организм имеет прямых предков в мезозойской или архейской биосфере. В этой связи М.М. Камшилов (1974) приводит слова французского физиолога Клода Бернара: «Это все одно и то же существо!». Существо, которое в разные периоды его эволюционной жизни принадлежало не только к разным видам, но и разным царствам органического мира. Поток жизни неоднороден на всем его пространстве. Неоднороден он по «ширине», его можно представить состоящим из миллиардов ламинарных струй последовательных поколений индивидов, а также по длине — в силу различных свойств живого в различные периоды времени. Элементарные потоки создают сложную картину эволюционного потока жизни на уровне биосферы, следовательно эволюционный процесс охватывает все уровни — от организма до биосферы. Эту связь М.М. Камшилов (1974) охарактеризовал так: «Новое появляется в особи, а его конечная судьба и значение определяются биосферой» (с. 183).

Аналогия потоков жизни с материальными потоками заставляет выделить три важных вопроса: каковы дискретности или квазидискретности, составляющие этот поток; какого рода связи между ними; каковы движущие силы потока и взаимосвязь с его окружением, т.е. средой? Динамика эволюционных потоков определяется давлением жизни, которое связано со свойством живого вещества бесконечно увеличивать себя, свою массу, свое количество. Еще Ч. Дарвин, проведя вычисления скорости неограниченного роста популяций, показал, что они могут быть очень большими. Размножающиеся бактерии делятся примерно каждые 20 минут, около 60 раз в сутки, потенциально такая бактерия могла бы покрыть поверхность Земли пленкой в течение полутора суток, распространяясь со скоростью 331 см/с. Скорость такой «передачи жизни» отражает геохимическую энергию жизни и характерна для каждого вида (Тимофеев-Ресовский и др., 1969).

Проявлениями жизни могут быть как дискретные (организм), так и квазидискретные (ассоциации организмов) образования. Эти частицы, «биокванты» (Пучковский, 1994), создают эволюционные потоки. Для гидросферы такими частицами можно принять организм, вид, экоморфу, экологическую группировку гидробионтов. Давление жизни определяет не только ее «всюдность», экспансию живого вещества в пространстве, но поддержание и увеличение потоков жизни в эволюционном пространстве-времени. Отмечено, что давление жизни как процесс количественный (увеличение численности популяций, в целом — количества живого вещества) должен обязательно сочетаться с качественными преобразованиями — как живых организмов в

новых для них условиях, так и самой среды под воздействием жизни. В эволюционном процессе наблюдается синтез этих двух видов изменений (Камшилов, 1974).

Эволюционный процесс нельзя рассматривать только как исторический, «вчерашний». Все современные, «сегодняшние» биоценотические отношения, связи организмов со средой являются не только экологическими, но так или иначе связаны с эволюционным процессом, т.е. они выступают и как эволюционные. Конкурентное вытеснение одной популяции другой может стать началом вымирания вида. Изоляция одной популяции может стать началом формирования нового вида. Эволюционное переходит в экологическое, а экологическое — в эволюционное (Депенчук, Крисаченко, 1987). Взаимодействие между организмами и популяциями (экологические процессы) происходят в историческом и биологическом масштабе времени и только такое взаимодействие реально, только здесь осуществляется взаимосвязь живого вещества и среды, и только эти процессы могут определять направление эволюции.

«Имеется достаточно оснований рассматривать эволюцию как процесс прогрессивной экспансии жизни на нашей планете, совершающейся на основе создания в ходе филогенеза отдельных групп новых экологических ниш» (Шварц, 1980, с. 253).

Согласно принципа Гаузе о конкурентном исключении видов, занимающих идентичные ниши, и принципа Тинемана-Раменского о соответствии условий обитания экологическим потребностям вида, расширение потока жизни, увеличение числа «элементарных» видовых потоков, т.е. веерная эволюция могла осуществляться только на основе освоения новых областей факториального поля, адаптивных зон. Таким образом, эволюция — это летопись формирования новых экологических ниш, «изобретения» организмами новых способов освоения пространства — времени — ресурсов. Некоторые авторы рассматривают прямые аналогии между увеличением таксономического богатства организмов и зависимостью роста народонаселения от возрастания числа изобретателей в человеческом обществе (Марков, Коротаев, 2008). Не только, и скорее не столько адаптации к изменениям среды (являющиеся довольно пассивным процессом), сколько успешный поиск новых (агрессивных) способов освоения ресурсов биосферы способствовали возрастанию богатства форм, качественному изменению и расширению эволюционного потока жизни: «Движущие силы эволюции заключены в основном в самой жизни!» (Камшилов, 1970, с. 172).

Эволюция разных групп организмов проходит с различной скоростью. Некоторые виды плеченогих (Brachiopoda) остаются практически неизменными по крайней мере в течение 200 млн. лет. Род *Limulus* (мечехвосты) известен с

верхней перми, около 200 млн. лет. Щитни (*Apis*) известны с триаса, более 150 млн. лет. Обобщенные данные средней продолжительности существования видов (Кафанов, 2004) показывают, что для морских беспозвоночных в целом она составляет от 5 до 12 млн. лет, для диатомовых водорослей 5—25 млн. лет, для морских гастропод — 8 млн. лет, а для пресноводных рыб — 3 млн. лет. Очень медленно разворачивалась эволюция иглокожих. Прикрепленные формы оказались наиболее консервативными, а подвижные (морские звезды и ежи) изменялись более быстрыми темпами. Неравномерным был процесс видообразования у рыб.

*«Рыбы появились в верхнем силуре. Уже в девоне они дали начало довольно богатой радиации форм, но затем развивались очень медленно. В девоне обособилась прогрессивная группа лучеперых рыб. Первые *Holostei* появились в карбоне и достигли расцвета в мезозое, к концу которого из них выделяются настоящие костистые рыбы (*Teleostei*). Эти последние дали в течение сравнительно короткого времени (третичный период) все разнообразие современных форм»* (Шмальгаузен, 1968, с. 399).

Говоря о темпах эволюционного процесса, И.И. Шмальгаузен (1968) отмечает, что прогрессивная эволюция высших животных идет в общем и в отдельных ветвях с возрастающей скоростью. Он также делает вывод, что «высокие темпы индивидуальной жизни высших организмов неразрывно связаны с высокими темпами их эволюции» (с. 402). В некоторых водоемах, в отдельных группах организмов происходят исключительные вспышки видообразования. Так, в оз. Виктория обитает более 300 видов цихлид, в подавляющем большинстве — эндемики (рис. 2.9). Известно, что 12000 лет назад озеро полностью высохло и все это разнообразие образовалось именно в этот период. Сходная картина с эндемичными видами наблюдается и в оз. Танганьика.

Еще один пример — оз. Ланао на одном из Филиппинских островов. Установлено, что это вулканическое озеро существует около 10000 лет. За этот период исходный вид *Barbus binotatus* дал начало не менее 18 эндемичным видам и 4 эндемичным родам (Шварц, 1980).

Логика, построенная на принципе выживания наиболее приспособленных, заставляет задуматься о том, почему эволюция имеет не поступательный, а веерный характер? Выглядит определенным противоречием то, что более древние виды существуют в биосфере одновременно с более развитыми. Еще Ч. Дарвин обратил внимание на этот вопрос и дал свое объяснение.

«Почему более высокоорганизованные формы не вытеснили и не истребили повсеместно форм низших? С точки зрения нашей теории, продолжительное существование низших организмов не представляет никакого затруднения, так как естественный отбор, или переживание наиболее приспособленного, не предполагает необходимо прогрессивного развития, — он только подхватывает проявляющиеся изменения, благоприятные для обладающего ими существа в сложных условиях его жизни» (Дарвин, 1907, с. 148).

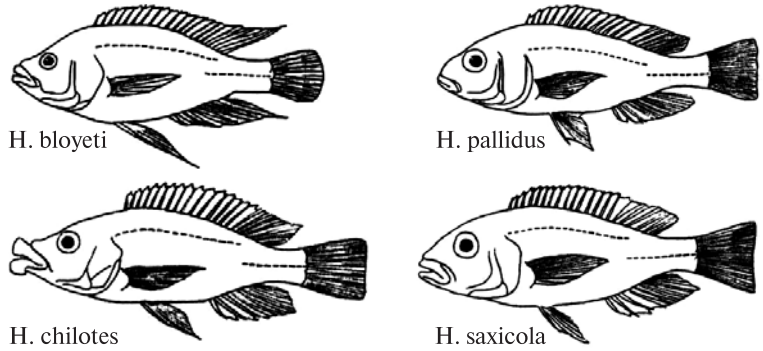


Рис. 2.9. Цихлидовые рыбы рода *Haplochromis* оз. Виктория (по Earth systems, 2000)

На большую сложность и многоплановость эволюционного процесса указывает существование огромного числа различных адаптаций, жизненных циклов, вариантов и способов не только конкурентной борьбы, но и сотрудничества. Образно говоря, попасть в число наиболее приспособленных можно многими способами и путями. Это приводит к гетеробатмии (понятие введено А.Л. Тахтаджяном (1959), цит. по Гиляров, 2007), что означает «разноступенчатость», сосуществование организмов, находящихся на разных уровнях эволюционного развития, и в целом — к формированию структуры биосферы по принципу аддитивности, накопления новых элементов без замены ими ранее существовавших. С точки зрения экологических и биосферных процессов эволюционная «древность» или «молодость» не имеют значения, важно место и роль организмов в системе взаимосвязей. Многие виды могут существовать только функционально «дополняя» друг друга в сообществах.

«Один из самых удивительных примеров — это пара видов бактерий, осуществляющих совместно реакцию образования метана из этанола. Первый вид, представитель зубактерий, разлагает этанол и производит ацетат и водород, а второй, представитель архебактерий, использует водород для синтеза метана. Первая реакция термодинамически невыгодна и может идти только при условии немедленного удаления образующегося водорода, что и делает второй микроорганизм. Два вида столь тесно взаимосвязаны, что долгое время фигурировали в научной литературе как один вид Methanobacillus omelianskii» (Гиляров, 2007, с. 513).

В силу того, что освоение ресурсов биосферы не может идти вне взаимодействия между популяциями, сообществами, помимо круговоротов вещества и потоков энергии, эволюцию нельзя рассматривать только сквозь призму потока, линии, истории одного вида, близких видов, даже филогенетического древа. Она должна рассматриваться как эволюция биосферы (Камшилов, 1974).

Следует отметить еще одну важную черту эволюционного процесса: не только возникновение новых форм, но их вымирание. Периодичность возрастания скорости вымирания обусловила возможность выделения геологических

действия, механизмов формирования потоков вещества и энергии.

Обзор развития жизни в гидросфере позволяет сделать следующие выводы:

- история жизни — это постоянный процесс усложнения, проходящий за счет увеличения разнообразия живых существ, усложнения их организации и взаимосвязей;
- жизнь, первоначально зародившаяся в морской среде, затем распространилась по всей планете;
- в результате жизнедеятельности организмов происходило значительное преобразование неживой части биосферы;
- наряду с появлением и развитием одних форм организмов шло вымирание других, по разным причинам не способных продолжать эстафету жизни; развитие жизни было не только длительным, но и чрезвычайно неравномерным во времени;
- биосфера и жизнь в целом оказались исключительно устойчивыми, в истории планеты происходили очень серьезные перестройки и катаклизмы, которые, однако, не повлияли коренным образом на общий ход развития жизни. Такие особенности жизни, как разнообразие, «всюдность» и определенная периодичность подъемов и спадов развития, огромный потенциал адаптаций к изменяющейся среде и разнообразным биотическим воздействиям, колоссальная средообразующая деятельность живых организмов и обеспечили устойчивость жизни;
- в истории развития жизни на планете гидросфера сыграла чрезвычайно важную роль, жизнь зародилась, существовала и существует в гидросфере, а на суше — развивалась в постоянной и тесной связи с гидросферой.