

Жизнь представляет собой процесс существования нуклеопротеидных систем, способных к самовоспроизведению и размножению и осуществляющих обмен веществ и энергии с внешней средой, сохраняя свою организационную основу. Воспроизведение этих систем основано на механизме авторедупликации (самоудвоения) молекул дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК) и последующем синтезе белков по матрицам ДНК при посредстве молекул рибонуклеиновой кислоты (РНК). Поскольку устойчивость любой системы имеет свои пределы, в изменчивых внешних условиях эти процессы неизбежно сопровождаются возникновением ошибок (неточного молекулярного копирования), приводящих к появлению наследственных вариаций (мутаций). Наличие наследственных вариаций строения и функций организмов приводит к возникновению естественного отбора – преимущественного выживания и оставления потомства теми организмами, которые оказались лучше приспособленными к условиям существования. Результатом действия естественного отбора становится приспособительная эволюция организмов. Можно сказать, что эволюция представляет собой неизбежное следствие основных свойств живых существ – самовоспроизведения и размножения.

Происхождение жизни

Происхождение жизни является одной из главных проблем естествознания, ныне еще во многом остающейся дискуссионной. Эта проблема включает несколько взаимосвязанных аспектов, важнейшими из которых являются возникновение основных биополимеров (белков и нуклеиновых кислот), с которыми связаны проявления жизни, и формирование специфической структурной организации живых существ, обеспечивающей их обособление от внешней среды при обмене веществ с нею, контролируемом самими организмами. Гипотеза панспермии, предполагающая занесение жизни на Землю из космоса, просто обходит все эти вопросы и уже поэтому не может быть полезной для решения проблемы.

По современным представлениям, первичная атмосфера Земли состояла из H_2 , N_2 , CH_4 , NH_3 , паров H_2O , незначительных количеств CO и CO_2 и имела восстановительный характер. Свободного кислорода в ней практически не было. Экспериментально было показано, что составляющие части первичной атмосферы включали исходные материалы для синтеза всех важнейших биополимеров. В 1953 г. С. Миллер и Г. Юри, воздействуя электрическими разрядами на газовую смесь из метана, аммиака, водорода и паров воды, получили ряд низкомолекулярных органических веществ (цианистый водород, альдегиды, аминокислоты и др.). В 1957–1960 гг. С. Фокс и его сотрудники, подвергавшие смесь аминокислот действию высоких температур (до 170°), получили протеиноиды – искусственные вещества, вполне сходные с природными белками, обладающие каталитическими свойствами и включающие 18 из 23 аминокислот, встречающихся у современных живых существ. Позднее также было показано, что из тех же исходных компонентов и фосфатов могут быть синтезированы составные части нуклеиновых кислот (пуриновые и пиримидиновые азотистые основания, углеводы рибоза и дезоксирибоза). Имеются все основания полагать, что аналогичные процессы синтеза высокомолекулярных биополимеров могли происходить в естественных условиях первичной атмосферы и первичного океана

Земли, где имелись все необходимые исходные компоненты и различные источники энергии (ультрафиолетовое излучение Солнца, радиоактивный распад, электрические разряды, вулканические процессы и др.). Катализ процессов синтеза мог осуществляться в первичном океане при участии глинистых минералов в роли катализаторов.

Многие исследователи полагают, что уже на этапе предбиологической химической эволюции мог действовать своего рода естественный отбор, выбраковывавший менее устойчивые химические соединения. Однако, строго говоря, эти процессы не являются естественным отбором, который представляет собой статистический процесс преимущественного выживания и оставления потомства вариациями, лучше соответствующими данным условиям среды из множества особей. С. Фокс показал, что процессы предбиологического химического синтеза основаны на химических свойствах взаимодействующих компонентов и представляют собой своего рода направленную «самосборку» молекул биополимеров, происходящую при определенных условиях.

Возможный путь концентрации и обособления предбиологических систем от внешней среды был впервые намечен в 1924 г. А. И. Опариным в его концепции коацервации. В растворах различных гидрофильных коллоидов наблюдается коацервация: разделение раствора на слои богатого коллоидом коацервата и равновесной жидкости, разделенные коллоидной пленкой. Коацерват может быть представлен мелкими каплями, плавающими в равновесной жидкости; включение в них катализаторов превращает коацерватные капли в своего рода открытые системы, способные к обмену веществ с внешней средой.

С другой стороны, в экспериментах Фокса и его сотрудников синтезированные ими протеиноиды при контакте с водой формировали микросферы диаметром около 2 мкм, окруженные полупроницаемыми мембранными оболочками и также представляющие собой открытые системы, осуществляющие обмен веществ с внешней средой. Фокс полагает, что протеиноидные микросферы можно рассматривать как протоклетки.

В клетках современных организмов белки и нуклеиновые кислоты существуют в виде нуклеопротеидных комплексов, причем ДНК играет роль хранителя наследственной информации и матрицы для синтеза белков, РНК – роль промежуточной матрицы в этом синтезе, а белки – роль «строительных материалов» и ферментов, которые, в частности, катализируют и направляют процессы репликации и транскрипции молекул нуклеиновых кислот. Все эти компоненты взаимно необходимы. Проблема исторической последовательности возникновения этих биополимеров и их взаимодействий в процессах происхождения жизни ныне еще остается дискуссионной. В конце XX в. было показано, что РНК может осуществлять не только функции хранения и передачи (трансляции) генетической информации, но и ферментативные каталитические функции, что позволило обосновать гипотезу о первичности возникновения относительно более просто устроенной РНК по отношению к белкам и ДНК. Формирование белков могло координироваться матрицами РНК, а ДНК (обладающая более высокой стабильностью, чем РНК) могла возникнуть путем обратной транскрипции с РНК и позднее заместить ее в роли основного хранителя генетической информации (подробнее см.: Спириин 2001: 320–328). Однако С. Фокс на основании своих экспериментов по белковому синтезу полагает, что образование протеиноидов и протоклеток предшествовало принятию нуклеиновыми кислотами роли в процессах наследственности и белкового синтеза. С этой позиции проблема интеграции белков и нуклеиновых кислот в протоклетках с образованием нуклеопротеидных комплексов остается открытой.

Первые живые организмы были гетеротрофами, использовавшими для построения своего тела различные абиогенные органические молекулы, которые первоначально в изобилии содержались в окружающей среде (или «первичном бульоне», как ее иногда называют).

Обратимся теперь к палеонтологическим данным, иллюстрирующим реальный ход ранних этапов истории жизни на Земле.

По современным данным, возраст Земли оценивается в 4,6–4,8 млрд лет. Геологами, изучавшими абсолютный и относительный возраст горных пород в разных областях земного шара, история Земли разделена на крупные промежутки времени – геологические эры, которые, в свою очередь, разделены на геологические периоды, а те – на эпохи (см. Табл.). Границы между этими подразделениями соответствуют существенным изменениям геологического и биологического характера.

Таблица. Основные подразделения геологической истории Земли, их абсолютный возраст и продолжительность (в миллионах лет) (на основе Международной геохронологической шкалы 2009 г.)

Эра	Период	Эпоха	Абсолютный возраст (начало)	Продолжительность
1	2	3	4	5
Кайнозойская	Четвертичный	Голоцен (соврем.)	0,01	0,01
		Плейстоцен	2,6	2,6
	Неогеновый	Плиоцен	5,3	2,7
		Миоцен	23	18
	Палеогеновый	Олигоцен	34	11
		Эоцен	56	22
Палеоцен	66	10		
Мезозойская	Меловой	Поздне меловая	100 ± 1	34–35
		Ранне меловая	146 ± 4	45–50
	Юрский	Позднеюрская	161 ± 4	15–20
		Среднеюрская	176 ± 2	15–17
		Раннеюрская	200 ± 1	24–25
	Триасовый	Позднетриасовая	230 ± 1	29–30
		Среднетриасовая	246 ± 1	15–16
		Раннетриасовая	251 ± 1	5–6
Палеозойская	Пермский	Позднепермская	260 ± 1	9–10
		Раннепермская	299 ± 1	39–40
	Карбоновый	Позднекарбоновая	318 ± 1	19–20
		Раннекарбоновая	359 ± 3	40–45
	Девонский	Позднедевонская	385 ± 3	25–28
		Среднедевонская	398 ± 3	13–15
		Раннедевонская	416 ± 3	18–20
	Силурийский	Позднесилурийская	423 ± 3	7–10
		Раннесилурийская	444 ± 2	20–23
	Ордовикский	Позднеордовикская	461 ± 2	15–18
		Среднеордовикская	472 ± 2	10–12
		Раннеордовикская	488 ± 2	16–18
	Кембрийский	Позднекембрийская	510 ± 2	22–25
		Среднекембрийская	520 ± 2	10–12
		Раннекембрийская	542 ± 1	20–23

Окончание табл.

1	2	3	4	5
Криптозой				
Эоны	Эры			
Протерозойский	Неопротерозой	Венд (эдиакарий)	635	90
		Криогений	850	220
		Тоний	1000	150
	Мезопротерозой		1600	600
	Палеопротерозой		2500	900
Археозойский			4000	1500

Осадочные горные породы археозойского и протерозойского возраста содержат чрезвычайно мало ископаемых остатков организмов, поэтому эти эры нередко объединяют под названием «криптозой» («этап скрытой жизни»), противопоставляя их трем последующим эрам (палеозойской, мезозойской и кайнозойской), именуемым «фанерозоем» («этап явной жизни»). Продолжительность криптозоэ и его отделов намного превосходит продолжительность эр и периодов фанерозоя. Поэтому ныне принято повышение ранга протерозоя и археозоя до уровня еще более крупных этапов геологического времени, называемых зонами и подразделяемых далее на эры (см. Табл.). Более дробные подразделения позднего протерозоя (венд, криогений и тоний) также не соответствуют по своим масштабам периодам фанерозоя.

Развитие жизни в криптозоэ

Древнейшие ископаемые остатки организмов были обнаружены в археозойских осадочных горных породах с возрастом 3,1–3,5 млрд лет из разных областей земного шара. Это микроскопические структуры сферической или палочковидной формы, иногда образующие нити; их рассматривают как ископаемые остатки одноклеточных и нитчатых сине-зеленых водорослей и бактерий. В породах, содержащих эти остатки, методами геохимии было показано наличие ряда органических веществ (углеводородов и аминокислот), которые могут иметь биогенное происхождение. Вместе с остатками этих микроорганизмов были обнаружены так называемые строматолиты, представляющие собой отложения минеральных солей, извлеченных водорослями из морской воды. Эти находки свидетельствуют, что примерно 3,5 млрд лет назад на Земле уже существовали древнейшие автотрофные организмы. Очевидно, возникновение жизни на Земле должно было произойти раньше – может быть, 4–4,25 млрд лет назад. Как уже упоминалось, вероятно, протоорганизмы были гетеротрофами, питавшимися готовыми высокомолекулярными органическими соединениями, которые содержались в «первичном бульоне» и имели абиогенное происхождение. В археозойское время в бескислородной восстановительной атмосфере Земли еще не было озонового слоя, ныне защищающего земные организмы от губительного ультрафиолетового излучения Солнца, поэтому жизнь могла существовать лишь в морях на глубине 10–50 м: десятиметровый верхний слой воды защищал живые существа от ультрафиолетовой радиации.

Непосредственными потомками протоорганизмов стали прокариоты – наиболее примитивные одноклеточные организмы, не имеющие ограниченного мембраной ядра и других мембранных органоидов (центриолей, митохондрий, аппарата Гольджи, пластид). Основная часть генетического аппарата у прокариот заключена в кольцевой двухцепочной молекуле ДНК, связанной с наружной оболочкой клетки, которая образована единственной гигантской молекулой мукопептида (вещества, состоящего из

аминокислот, углеводов и липидов). Часть генетических элементов у прокариот рассеяна в цитоплазме.

Еще на ранних этапах эволюционной истории прокариот обособились друг от друга группы собственно бактерий (*Eobacteria*) и архебактерий, или архей (*Archaeobacteria*), существенно отличающихся друг от друга биохимическими особенностями. Большинство тех и других сохранило гетеротрофное питание. В промежутке времени между 3,5 и 3,8 млрд лет назад какие-то формы древних бактерий приобрели способность к фотосинтезу и дали начало группе автотрофных цианобактерий, традиционно называемых сине-зелеными водорослями (*Cyanophyta*).

На протяжении последующих 1,5–2 миллиардов лет (то есть большую часть криптозооя) происходила эволюция прокариот, в ходе которой возникли новые варианты их структуры и метаболизма. Разные группы прокариот приобрели чрезвычайно разнообразные особенности биохимии, строения, обмена веществ и питания. Появились нитчатые формы, образованные цепочками клеток, которые, однако, нельзя считать многоклеточными, поскольку клетки в цепочке связаны друг с другом лишь механически, не обнаруживая какой бы то ни было дифференциации и интеграции. При этом общий тип строения прокариот оставался в целом консервативным: основные их черты, характеризующие прокариотический уровень организации, сохранялись в целом неизменными. Своеобразие эволюции прокариот увеличивается относительной легкостью передачи генетической информации между их разными филогенетическими линиями посредством горизонтального переноса фрагментов генома от одного вида другому, что облегчается слабой защищенностью аппарата наследственности при отсутствии оформленного клеточного ядра.

Ранний протерозой нередко именуют «веком сине-зеленых водорослей», получивших в это время самое широкое распространение. Осуществлявшийся ими фотосинтез обуславливал постепенное повышение содержания кислорода, растворенного в морской воде и диффундировавшего из нее в атмосферу. Первоначально свободный кислород сразу использовался как окислитель в различных химических процессах (в частности, в отложении осадочных железных руд при участии ферробактерий; основная масса железорудных толщ на Земле образовалась 2,2–1,9 млрд лет назад). Затем кислород постепенно стал накапливаться в атмосфере во все возрастающих количествах.

Следующий важнейший рубеж в истории жизни документируется рядом находок остатков ископаемых организмов в протерозойских отложениях, имеющих возраст 0,9–1,3 млрд лет. Среди этих находок имеются остатки одноклеточных организмов размерами 8–12 мкм, внутри которых удалось различить структуру, похожую на клеточное ядро. При этом обнаружены также организмы на разных этапах деления, напоминающих стадии митоза – сложного упорядоченного клеточного деления, присущего более высокоразвитым организмам, называемым эукариотами.

Эукариоты обладают значительно более сложной и совершенной организацией клетки, чем прокариоты. Протоплазма эукариотической клетки сложно дифференцирована: в ней обособлены внутриклеточными мембранами ядро и другие органоиды (центриоли, митохондрии, пластиды, комплекс Гольджи и др.), выполняющие различные функции. Наружная и внутренние клеточные мембраны образуют единый мембранный комплекс и имеют сложное молекулярное строение (липидная «пленка», пронизанная белковыми «каналами»), обеспечивающее избирательное проникновение веществ. В ядре (интегрирующем центре клетки) локализован хромосомный аппарат, в котором сосредоточена основная часть наследственной информации. Упорядоченность генетического аппарата и сложность организации клетки требуют такой же упорядоченности в процессах клеточного деления, которое должно обеспечить точное и эквивалентное рас-

переделение наследственной информации между дочерними клетками. Это достигнуто у эукариот развитием сложного и совершенного механизма деления клеток (митоза).

Характерной чертой жизненного цикла эукариот является половой процесс (обычно в форме полового размножения), сущностью которого является обмен наследственной информацией между организмами, принадлежащими к одному виду. Половой процесс объединяет наследственную информацию разных особей в единый видовой генофонд, в результате чего образуется целостная система более высокого уровня – биологический вид, несравненно более устойчивый, чем составляющие его отдельные организмы (особи). В этом заключается важнейшее преимущество полового размножения по сравнению с бесполом. Кроме того, половой процесс перекомбинирует наследственные признаки в каждом следующем поколении, способствуя повышению изменчивости вида, представляющей собой материал для действия естественного отбора. Половой процесс известен и у бактерий, но у них он неупорядочен и не обеспечивает эквивалентного обмена разных особей наследственной информацией.

Вероятно, при развитии у эукариот упорядоченного и регулярного полового размножения у них возник также мейоз – другой способ клеточного деления, сопровождающегося двукратной редукцией числа гомологичных хромосом, удваивающихся при слиянии половых клеток. Формируется характерный для эукариот жизненный цикл с правильным чередованием диплоидного и гаплоидного поколений (при возможности разной степени развития того и другого). Мейоз также увеличивает комбинативную изменчивость, что способствует ускорению эволюции.

Вместе с тем клеточная организация и усовершенствование механизмов деления клеток у эукариот обеспечивают гораздо более эффективную защиту аппарата наследственности от горизонтального переноса генов, чем это характерно для прокариот. Горизонтальный перенос генов теряет для эукариот существенное значение как фактор эволюции.

Имеются две основные теории происхождения эукариот. Согласно так называемой аутогенной концепции, в эволюции какой-то группы протерозойских прокариот произошла дифференциация клеточной структуры, в ходе которой развился мембранный комплекс: сформировалась наружная клеточная мембрана, а затем ее локальные впячивания внутрь клетки образовали внутриклеточные мембраны. На основе этих мембранных образований структурно оформились клеточные органоиды.

С другой стороны, симбиогенная концепция предполагает, что эукариоты возникли на основе симбиоза разных прокариот, причем более мелкие прокариоты, поселившиеся в цитоплазме клеток более крупных форм, дали начало различным органоидам. Эта концепция основывается, в частности, на наличии в некоторых органоидах эукариотической клетки (митохондрии, пластиды) собственной ДНК, в которой нуклеотидные последовательности напоминают таковые у определенных прокариот (например, пластиды «производятся» от сине-зеленых водорослей). Однако также возможно (в соответствии с аутогенной теорией) возникновение собственной ДНК указанных органоидов путем обособления фрагментов первоначального генома.

Вероятно, еще в мезопротерозое или в начале неопротерозоя произошло разделение эволюционного ствола древнейших эукариот на ряд ветвей, давших начало разным типам водорослей: зеленым (*Chlorophyta*), бурым (*Phaeophyta*), красным (*Rhodophyta*) и др., а также грибам (*Fungi*).

Среди находок ископаемых организмов в археозойских и большей части протерозойских отложений отсутствуют остатки животных, которые появляются лишь в отложениях криогения и венда с возрастом 690–570 млн лет, где были обнаружены представители сразу нескольких групп животных, в том числе многоклеточных. Мож-

но полагать, что в действительности животные возникли много раньше (вероятно, в начале мезопротерозоя). Древнейшие одноклеточные животные, традиционно выделявшиеся в тип простейших (Protozoa), могли произойти от общего предкового ствола всех эукариот, или же обособиться от ранних представителей одной из групп растений (возможно, от одноклеточных Chlorophyta). При этом жгутиконосных одноклеточных (эвгленовых, вольвоксовых и др.), способных и к фотосинтезу, и к гетеротрофному питанию, ботаники традиционно рассматривали как представителей зелёных водорослей, а зоологи – как простейших животных. Формальное решение этой проблемы нашли в выделении всех одноклеточных эукариот (включая колониальных одноклеточных), обладающих как гетеротрофным, так и автотрофным питанием, в царство протистов (Protista), от которых независимыми корнями в промежутке между 700 и 900 млн лет назад возникли многоклеточные растения и животные.

Вероятно, в промежутке между 700 и 900 млн лет назад возникли многоклеточные организмы. У растений формирование многоклеточной организации могло произойти путем дифференциации лентообразных колоний, образовавшихся при боковом делении или срастании прикрепленных к субстрату нитчатых форм. В таких колониях выделялись клетки, непосредственно прикрепленные к субстрату (у них ослабли фотосинтез и способность к делению), и верхушечные клетки, интенсивно делившиеся и образующие своего рода «почку роста». При дальнейшей дифференциации колонии под воздействием естественного отбора формировались различные ткани (камбиальная, проводящая, механическая и др.) и многоклеточные органы, образованные клетками разных типов и выполняющие различные функции (фиксация на субстрате, фотосинтез, размножение). При этом между разными клетками растения складывалась определенная взаимозависимость, и колония преобразовывалась в целостный многоклеточный организм.

Вероятно, многоклеточные животные (*Metazoa*) также возникли от колониальных одноклеточных (простейших) животных. Э. Геккель обратил внимание на сходство сфероидных подвижных колоний жгутиковых простейших (*Flagellata*) из группы вольвоксовых (*Volvocales*) и некоторых стадий онтогенеза современных многоклеточных животных, в частности сфероидной однослойной бластулы. В онтогенезе некоторых многоклеточных один из участков стенки тела бластулы впячивается внутрь, и зародыш приобретает двуслойное строение. Бластула преобразуется в гастралу, стенка тела которой образована наружным и внутренним слоями клеток (экто- и энтодермой), а во внутреннюю полость (первичный кишечник) ведет единственное отверстие – бластопор, или первичный рот. Эта схема строения соответствует устройству тела таких низших многоклеточных животных, как кишечнополостные (*Coelenterata*). Геккель предположил, что в ходе филогенеза предков многоклеточных животных произошли аналогичные преобразования, и сфероидная колония жгутиковых простейших (бластия) преобразовалась в гастролоподобную гастрею – примитивное многоклеточное кишечнополостное животное (так называемая теория гастреи).

Позднее И. И. Мечников отметил, что у примитивных кишечнополостных гастралция происходит не путем впячивания внутрь одного полюса зародыша (бластулы), а посредством миграции клеток из однослойной стенки тела внутрь, где они образуют сначала рыхлое клеточное скопление (зачаток энтодермы), впоследствии преобразующееся в первичный кишечник с бластопором. Поэтому Мечников модифицировал геккелевскую теорию гастреи: в первичной сфероидной колонии жгутиконосцев клетки, фагоцитировавшие пищу, мигрировали для ее переваривания внутрь колонии, где образовали рыхлое скопление (фагоцитобласт), функцией которого стало обеспечение пищей всей колонии. Для захвата новых пищевых частиц этим клеткам не было

необходимости возвращаться в поверхностный слой: они могли это сделать, просто выдвинув наружу свои псевдоподии между раздвинутыми поверхностными клетками. Эту гипотетическую стадию филогенеза предков многоклеточных животных, устроенную подобно личинкам некоторых кишечнорастворимых и губок, Мечников назвал фагоцителлой. При повышении активности питания у потомков фагоцителлы фагоцитобласт преобразовался в первичный кишечник с образованием ротового отверстия на месте активной миграции клеток внутрь.

Позднее был обнаружен современный вид организмов – трихоплакс (*Trichoplax adhaerens*), строение которого оказалось очень близким к организации гипотетической фагоцителлы. Трихоплакс крайне просто устроен: имеет уплощенное тело, покрытое слоем мерцательного эпителия, внутри которого находится полость, заполненная жидкостью со взвешенными в ней клетками, соответствующими фагоцитобласту; ротовое отверстие отсутствует. В сущности, трихоплакс представляет собой живую фагоцителлу и является серьезным подтверждением гипотезы Мечникова. Трихоплаксы являются наиболее примитивными многоклеточными животными и были выделены в особый тип *Phagocitellozoa*. В качестве вероятных предков многоклеточных животных ныне рассматривают колониальных гетеротрофных жгутиковых из группы хоанофлагеллят.

Судя по современным палеонтологическим данным, в вендское время (635–570 млн лет назад) уже существовали разнообразные многоклеточные животные. Ископаемые отпечатки лишенных скелетов мягкотелых вендских животных известны из разных районов земного шара. Наиболее изучена богатая позднепротерозойская фауна, ископаемые остатки которой были найдены в центральной Австралии в районе Эдиакары. Большинство ее представителей принадлежит к кишечнорастворимым, среди которых были плавающие медузоподобные и прикрепленные к морскому дну полипоидные (одиночные и колониальные) формы. Были также червеобразные животные, которых сближают с плоскими (*Plathelminthes*) и кольчатыми (*Annelides*) червями, а также организмы неясной таксономической принадлежности, среди которых могли быть предки иглокожих и членистоногих. При значительном разнообразии строения организмов вендской фауны их объединяют некоторые общие особенности: отсутствие скелета, конечностей, вероятно также – органов дыхания и пищеварения. Предполагают, что эти животные могли питаться осмотически (через поверхность тела) или с помощью живших в их теле симбионтов – одноклеточных водорослей или бактерий, способных к фото- или хемосинтезу.

Разнообразие и уровень организации вендских животных указывают на то, что до их возникновения эволюция *Metazoa* продолжалась уже достаточно долго (как уже упоминалось ранее, многоклеточные животные, возможно, в промежутке 700–900 млн лет назад). Докембрийский филогенез многоклеточных животных можно представить следующим образом. От колониальных жгутиковых в результате миграции внутрь колонии клеток фагоцитобласта и последующей дифференциации и интеграции колонии возникли первые многоклеточные животные, организация которых соответствовала фагоцителле. Их прямыми мало изменившимися потомками являются современные *Phagocitellozoa* (трихоплаксы). Примитивные многоклеточные были свободноплавающими (с помощью снабженных жгутиками клеток мерцательного эпителия) животными, питавшимися различными микроорганизмами (простейшими и одноклеточными водорослями). При развитии активного питания рыхлое скопление клеток фагоцитобласта постепенно (начиная с области первичного рта) преобразовалось в организованный клеточный пласт – энтодермальный кишечник. Организм приобрел целостность, что проявлялось в дифференциации некоторых общих систем: органов питания, передвижения, примитивных органов чувств и интегрирующего цен-

тра – нервного сплетения. Эту филогенетическую стадию можно назвать «стомофагоцителлой» (подчеркивая эпителизацию лишь ротового отдела фагоцитобласта). На этой стадии филогенеза эволюционный ствол низших многоклеточных разделился на несколько ветвей, что было связано с освоением некоторыми группами животных жизни на морском дне, тогда как другие продолжали совершенствоваться приспособления к активному плаванию.

Современные низшие плоские черви – бескишечные турбеллярии (*Acoela*) – сохранили уровень организации, который был характерен для древнейших многоклеточных, перешедших к освоению подвижного образа жизни на дне водоемов. От вендских представителей этих турбеллярий могли возникнуть другие группы плоских червей, а также предки нитчатых (*Nemathelminthes*) и кольчатых (*Annelides*) червей. От последних обособились предки моллюсков (*Mollusca*) и членистоногих (*Arthropoda*). У всех этих групп произошла дальнейшая дифференциация фагоцитобласта. У низших червей она затронула лишь его центральную часть, что привело у плоских червей к образованию разветвленного кишечника с единственным отверстием («ртом»), ведущим во внешнюю среду, а у нитчатых червей – к развитию сквозного кишечника с ротовым и анальным отверстиями. У кольчатых червей, моллюсков и членистоногих дифференцировался весь фагоцитобласт: его центральная часть образовала энтодермальный кишечник, а периферическая – мезодерму (средний пласт клеток) и ее производные. При этом сформировалась вторичная полость тела (целом), стенки которой образовались из мезодермы.

У тех потомков стомофагоцителлы, которые продолжали вести плавающий образ жизни, также дифференцировался фагоцитобласт: из него возникла гастральная полость (первичный кишечник) и ее периферические ветви (гастроваскулярные каналы). К этому уровню организации среди современных животных ближе всего находятся гребневики (тип *Stenophora*), сохранившие примитивный образ жизни в толще воды. От их позднепротерозойских предков («проктенофор») с переходом к прикрепленной жизни на морском дне возникли кишечнополостные (тип *Coelenterata*).

От проктенофор возникли также некоторые группы, освоившие подвижную жизнь на морском дне (подобно турбелляриям, но на другом уровне организации). У этих групп также дифференцировался весь фагоцитобласт и образовалась вторичная полость тела (целом), но иным путем, чем у кольчатых червей и их потомков. В онтогенезе животных, происходящих от проктенофор, целом с мезодермальными стенками образуется в виде боковых карманообразных выпячиваний первичного кишечника («целомических карманов»), которые затем отделяются от стенок кишечника. Этот способ развития целома получил название энтероцельного – в отличие от схизоцельного способа, характерного для кольчатых червей и их потомков, у которых целом возникает в виде полостей внутри скопления клеток мезодермы без связи с первичным кишечником. Предполагают, что энтероцельный целом возник из гастроваскулярных каналов проктенофорных предков. Энтероцельный целом характерен для ряда типов животных, в том числе для группы вторичноротых (*Deuterostomia*), объединяющей типы хордовых (*Chordata*), полухордовых (*Hemichordata*) и иглокожих (*Echinodermata*). У вторичноротых ротовое отверстие взрослых животных возникает на полюсе тела, противоположном эмбриональному первичному рту (бластопору), сохраняющемуся у взрослых представителей других групп (первичноротых). На месте бластопора у вторичноротых образуется анальное отверстие. Вторичноротые животные, несомненно, имеют общее происхождение; их предками считают так называемых олигомерных червей (возникших от проктенофор), тело которых было разделено на 3 отдела, имелся вторичный рот и энтероцельный целом. Среди современных вторичноротых к олигомерным червям по типу и уровню организации ближе всего стоят полухордовые.

Среди многоклеточных животных особое положение занимают губки (тип Porifera), сохраняющие очень примитивную организацию (не имеют упорядоченного внутреннего строения, нервной системы, настоящего кишечника) и характеризующиеся особым онтогенезом, в ходе которого экто- и энтодерма меняются местами. Губки представляют собой очень раннюю боковую ветвь многоклеточных животных, обособившуюся на уровне фагоцителлы. Древнейшие ископаемые остатки губок известны из вендских (эдиакарских) отложений.

Развитие жизни в палеозое

Граница между неопротерозойской и палеозойской эрами отмечена резким изменением в составе и обилии ископаемых организмов. В осадочных породах кембрийского периода сразу появляется огромное количество ископаемых остатков разнообразных живых существ, среди которых наряду с низшими группами многоклеточных встречаются представители высоко развитых типов. Например, в состав канадской ископаемой фауны Бёрджес среднекембрийского возраста входит около 120 родов, среди которых представители губок, кишечнорастных, кольчатых червей, моллюсков, членистоногих, плеченогих (*Brachiopoda*), иглокожих, полухордовых, хордовых и других групп. Это «взрывное» появление множества новых групп организмов на границе протерозоя и палеозоя – одно из самых загадочных событий в истории жизни.

Л. Беркнер и Л. Маршалл обосновали гипотезу (1965), связывающую «взрыв формообразования» в начале кембрия, а также ряд других важных событий в ходе до- и послекембрийского развития жизни с изменениями содержания свободного кислорода в земной атмосфере.

В современной атмосфере Земли содержится около 21 % кислорода. Свободный кислород необходим большинству организмов как окислитель в процессах дыхания. Водные организмы дышат кислородом, растворенным в воде и образующим единую равновесную систему с кислородом атмосферы. Как было отмечено выше, первоначальная атмосфера Земли имела восстановительный характер, и свободный кислород в ней практически отсутствовал, поскольку из-за своей высокой химической активности он быстро становится связанным в виде окислов и других соединений. Обилие кислорода в атмосфере современной Земли – результат фотосинтеза, осуществляемого в течение 3 млрд лет растениями.

После появления фотосинтезирующих организмов (первоначально это были сине-зеленые водоросли, в неопротерозое к ним прибавились различные группы эукариотических водорослей) в атмосфере Земли медленно, но неуклонно происходило повышение содержания свободного кислорода.

На протяжении большей части криптозоя для освобождения энергии, необходимой в процессах жизнедеятельности, организмы использовали анаэробную диссимиляцию (брожение): $C_6H_{12}O_6 \rightarrow 2 CH_3CH_2OH + 2 CO_2 + 0,218 \cdot 10^6$ Дж/моль. Когда содержание кислорода в атмосфере достигло 0,01 от современного (так называемая точка Пастера), появилась возможность использовать для удовлетворения энергетических потребностей организмов аэробную диссимиляцию (дыхание), энергетически свыше чем в 13 раз более эффективную, чем брожение: $C_6H_{12}O_6 + 6 O_2 \rightarrow 6 CO_2 + 6 H_2O + 2,87 \cdot 10^6$ Дж/моль. Это был важнейший переломный момент в истории жизни. Виды организмов, приобретшие способность к дыханию (с развитием соответствующих ферментных систем), получили огромный энергетический выигрыш, способствующий резкой интенсификации метаболизма и всех жизненных процессов. Это стало предпосылкой дальнейшей прогрессивной эволюции и способствовало ускорению эволюционных преобразований.

Кроме того, повышение содержания в атмосфере свободного кислорода способствует увеличению озонового экрана, защищающего живые существа от жесткой ультрафиолетовой солнечной радиации. При содержании в атмосфере кислорода в количестве 0,01 от современного озоновый экран может защитить живые существа в верхних слоях воды в водоемах, которые становятся доступными для организмов. Поскольку эти слои воды наиболее богаты солнечной энергией, их освоение водными растениями позволяет значительно усилить интенсивность фотосинтеза, что приводит к увеличению биопродукции и выделения свободного кислорода. Возрастает разнообразие доступных для жизни местообитаний, что неминуемо должно привести к соответствующему повышению разнообразия жизненных форм.

По расчетам Беркнера и Маршалла, в эволюции земной атмосферы точка Пастера могла быть пройдена примерно 620 млн лет назад, незадолго (в геологическом смысле слова!) до начала кембрийского периода. Они предположили, что этим объясняется раннекембрийский «взрыв формообразования» в эволюции организмов, последовавший за достижением точки Пастера в атмосфере и логически вытекающие из последствий этого события: интенсификация метаболизма, освоение новых местообитаний, усиление фотосинтеза и биопродукции, убыстрение эволюции. Однако по мнению ряда других исследователей точка Пастера в эволюции земной атмосферы могла быть пройдена много раньше – уже около 2 млрд лет назад, после чего до начала неопротерозоя содержание кислорода в атмосфере незначительно колебалось около этого уровня.

После достижения содержания кислорода в атмосфере, равного одной десятой от современного, озоновый экран уже может полностью защитить живые существа от жесткой ультрафиолетовой радиации. Организмы могут начать освоение суши как новой среды обитания. По различным расчетам это могло произойти в диапазоне 420–550 млн лет назад (то есть незадолго до начала кембрия или уже в первой половине палеозойской эры), когда действительно появились первые наземные организмы. Современное содержание кислорода в атмосфере было достигнуто в конце пермского периода.

В первой половине палеозойской эры основной средой жизни оставались моря, где организмы заселили все возможные местообитания, включая прибрежное мелководье; проникла жизнь и в пресные водоемы. На морском дне жили различные прикрепленные животные: губки, кишечнополостные, археоциаты (*Archaeocyatha* – группа организмов, широко распространенных в кембрии, но полностью вымерших уже к концу силура), стебельчатые иглокожие (*Pelmatozoa*, представленные в палеозое семью классами, из которых дожили до наших дней лишь морские лилии), мшанки, плеченогие (*Brachiopoda* – раковинные животные, внешне напоминающие двустворчатых моллюсков, но их раковина имеет не пару боковых, а брюшную и спинную створки). Интересно, что род плеченогих *Lingula* просуществовал с кембрийского периода до наших дней и является одним из ярких примеров так называемых «живых ископаемых» организмов, обнаруживающих удивительный эволюционный консерватизм.

Среди водорослей и неподвижно прикрепленных животных по морскому дну медленно передвигались представители различных групп червей (некоторые из них закапывались в грунт, как, например, кишечнодышащие (*Enteropneusta*), принадлежащие к типу полухордовых, а также свободноживущие иглокожие и моллюски, основные группы которых известны с кембрия. Свободноживущие иглокожие (*Eleutherozoa* – морские звезды, офиуры, голотурии и др.) возникли, вероятно, от прикрепленных предков, унаследовав от них внешнюю радиальную симметрию тела. Организация же моллюсков сложилась в процессе приспособления их червеобразных предков к питанию разными донными обрастаниями и органическими остатками. Питание этой обильной и легко доступной пищей не требовало большой подвижности, а для защиты тела образовалась прочная и тяжелая известковистая раковина.

Однако головоногие моллюски (*Cephalopoda*), вопреки общей эволюционной тенденции своего типа к развитию малоподвижных донных форм, уже в кембрии перешли к освоению свободного плавания. У древнейших головоногих (наутилоидей, или корабликов) раковина преобразовалась в гидростатический аппарат, позволяющий изменять плавучесть тела, заполняя камеры раковины жидкостью или выводя ее наружу, и совершать вертикальные перемещения в толще воды без мышечных усилий. Выталкивая воду из своей мантийной полости через особую воронку, эти моллюски могут плыть реактивным способом. Один род корабликов (*Nautilus*) дожил до нашего времени. Позднее появились и другие группы головоногих: в девоне возникли аммониты (*Ammonoidea*), имевшие, как и кораблики, спирально закрученную раковину, а в нижнем карбоне – белемниты (*Belemnitida*), у которых прямая удлинненно-коническая раковина была снаружи скрыта мантийной складкой. Аммониты и белемниты играли важную роль в морской фауне палеозоя и мезозоя.

В толще воды обитали многие группы животных. Среди них граптолиты (подтип *Graptolithina* типа полухордовых) использовали пассивное плавание, дрейфуя по течению и удерживаясь на плаву с помощью особых плавательных пузырей, заполненных газом. Граптолиты вымерли в раннем карбоне.

Уже в начале кембрия существовали и три подтипа членистоногих: жабродышащие, или ракообразные (*Branchiata*), хелицеровые (*Chelicerata*) и трилобиты (*Trilobita*). Последние пережили расцвет в раннем кембрии, когда они составляли до 60 % всех морских животных, но вымерли к середине пермского периода. Эти животные ползали по дну на членистых двуветвистых конечностях, но могли и плавать с их помощью; они были микрофагами, питавшимися планктоном и илом. Самыми крупными членистоногими, когда-либо существовавшими на Земле, были представители хелицеровых – эвриптериды (*Eurypterida*), достигавшие длины до 2 м. Эти хищные животные существовали с ордовика до ранней перми, пережив свой расцвет в силуре – начале девона. Вероятно, их вымирание связано с конкуренцией со стороны различных групп хищных рыб, принадлежащих к позвоночным животным.

Позвоночные (*Vertebrata*) представляют подтип типа хордовых (*Chordata*), включающего также подтипы бесчерепных (*Acrania*) и оболочников (*Tunicata*). Ископаемые остатки позвоночных известны начиная с нижнего ордовика. В нижнекембрийских отложениях южного Китая были обнаружены отпечатки структур тела древнейших хордовых животных *Yunnanozoon* и *Haikouella*. Они имели ланцетообразное тело длиной 35–40 мм со спинным, хвостовым и брюшным непарными плавниками; вдоль всего тела тянулся осевой скелет – хорда; мышцы вдоль тела разделены на сегменты; ротовое отверстие вело в объемистую глотку, стенки которой были пронизаны 6–7 парами жаберных щелей. Над хордой тянулся ствол центральной нервной системы, в голове образующий головной мозг с 3 отделами. Строение этих ископаемых форм в целом очень близко к вероятному типу организации общих предков позвоночных, бесчерепных и оболочников.

Древние хордовые развивали приспособления к активному плаванию в толще воды, которые стали предпосылками для дальнейшей прогрессивной эволюции. При активизации плавания естественный отбор благоприятствовал совершенствованию центральной нервной системы, органов чувств и аппарата передвижения. С этим связано развитие сегментированной мускулатуры тела и хорды – своеобразного осевого скелета, прочность которого основана на несжимаемости жидкого содержимого особых вакуолей (принцип гидроскелета). В хорде имеются также сократимые волокна, подобные мышечным; их сокращение повышает жесткость данного участка хорды и способствует быстрому выпрямлению соответствующего сегмента тела. По типу питания древние хордовые были фильтраторами, отцеживавшими из воды, прогоняемой мерцательным эпителием через глотку и жаберные щели, различные взвешенные в ней пищевые частицы.

Вероятно, филогенетические ветви, ведущие к разным подтипам хордовых, разошлись от общего предкового ствола примитивных хордовых в раннем кембрии. Оболочники перешли к неподвижной прикрепленной жизни на морском дне, бесчерепные – к рытью в донных осадках, а позвоночные продолжали совершенствоваться приспособления к активному плаванию. Древнейшие позвоночные – остракодермы, или панцирные бесчелюстные (*Ostracodermi*) были рыбообразными животными, еще не имевшими челюстей, с телом, защищенным прочным панцирем, который был образован крупными щитами и мелкими пластинками и состоял из примитивных костных тканей. Настоящих парных конечностей у остракодерм не было, но по бокам тела имелась пара широких плавниковых складок. Внутреннее строение остракодерм было во многом сходно с таковым современных миног и миксин, принадлежащих к классу круглоротых (*Cyclostomata*): у тех и других нет челюстей, жаберные мешки расположены внутри жаберной решетки, орган обоняния непарный, внутреннее ухо имеет не более 2 полукружных каналов, сходно устроен головной мозг и др. Круглоротые и остракодермы принадлежат к общей группе бесчелюстных позвоночных (*Agnatha*). Однако круглоротые, в отличие от остракодерм, совершенно лишены костной ткани (их скелет образован хордой и хрящами).

В филогенезе позвоночных происходила активизация образа жизни: переход от придонной жизни к нектонной, от питания илом и планктоном, оттеживаемым из морской воды, к хищничеству. В длительном процессе этой эволюции произошло облегчение тяжелого защитного костного панциря с его редукцией (вплоть до полной утраты у некоторых групп) или преобразованием в легкий и гибкий чешуйный покров.

К концу девонского периода остракодермы вымирают, вытесненные более прогрессивными группами позвоночных, принадлежащими к филогенетическому стволу челюстноротых (*Gnathostomata*). Первые представители последних (акантодии и плакодермы) появились в позднем силуре. Основные эволюционные достижения челюстноротых, обеспечившие им преобладание над бесчелюстными, включают усовершенствование жаберного аппарата, развитие челюстей и настоящих парных конечностей. В процессе интенсификации дыхания у челюстноротых жаберные дуги расчленились на подвижные отделы, так что каждая дуга может складываться, как гармошка, и вновь расправляться с помощью специальных мускулов. Так возник эффективный жаберный насос, позволивший значительно усилить поток воды, омывающей жабры. При этом также появились предпосылки для использования передних жаберных дуг при захвате и удерживании добычи, то есть в роли челюстей. У бесчелюстных также развился насос для вентиляции жабр, но устроен он иначе (и работает менее эффективно): хрящевые жаберные дуги соединены продольными тяжами в единую жаберную решетку, сжимаемую мышцами и затем расправляющуюся как целое. В такой конструкции нет предпосылок для развития челюстей. Вероятно, их отсутствие стало одной из главных причин, определивших вымирание остракодерм, которые не смогли противостоять активным хищникам – челюстноротым. В современной фауне бесчелюстные (круглоротые) насчитывают лишь около 50 видов против примерно 20 000 видов различных групп рыб.

Древнейшие челюстноротые имели, как и остракодермы, более или менее развитый костный панцирь. Он был особенно сильно развит у панцирных рыб из класса плакодерм (*Placodermi*), у которых он состоял из двух подвижно сочлененных частей, защищавших голову и переднюю часть туловища. По бокам тела имелась пара подвижных придатков (возможно, соответствующих передним парным конечностям). Настоящих зубов у плакодерм не было, их заменяли острые выступы челюстных костей. Среди плакодерм были мелкие придонные формы, конкурировавшие с остракодермами, и крупные хищники. Плакодермы вымерли в начале карбона.

Другой примитивной группой челюстноротых были акантодии (*Acanthodii*). Их тело покрывали костные пластинки и крупные чешуи. Акантодии уже имели настоящие зубы, строение которых было сходно с так называемыми плакоидными чешуями (или «кожными зубами»), покрывавшими тело (кнаружи от костных пластин и щитков). Предполагают, что настоящие зубы возникли из этих последних. У акантодий еще не установилось обычное для челюстноротых число пар конечностей: по бокам тела тянулся ряд плавников (до 7 пар), возникших, вероятно, в результате разделения первоначальных плавниковых складок. Позднее в ходе эволюции средние плавники, расположенные ближе к центру тяжести тела, редуцировались, и сохранились лишь передняя и задняя пары. Акантодии обитали в пресных и морских водоемах с позднего силура до середины пермского периода, когда эта древняя группа подверглась вымиранию.

Начиная со среднего девона известны ископаемые остатки, принадлежащие панцирным акулам – древним формам хрящевых рыб (*Chondrichthyes*), в современной фауне представленными пластинчатожаберными (*Elasmobranchia* – акулами и скатами) и цельноголовыми (*Holocephali*), или химерами. У пластинчатожаберных и химер внутренний скелет хрящевой, а наружный образован только плакоидными чешуями. Однако древние панцирные акулы еще сохраняли костные структуры, которые были утрачены уже у позднедевонских хрящевых рыб. Вероятно, редукция костей у этих рыб была связана с отбором на облегчение скелета при развитии приспособлений к повышению подвижности и активному хищничеству.

Уже в первой половине девона существовали представители трех подклассов костных рыб: лучеперых (*Actinopterygii*), кистеперых (*Crossopterygii*) и двоякодышащих (*Dipnoi*). Эволюция лучеперых была связана с освоением жизни в толще воды в пресных водоемах и морях; в палеозое эта группа была сравнительно немногочисленна. Напротив, оба других подкласса, объединяемых в группу хоановых рыб, пережили расцвет в палеозое. Их организация сформировалась в процессе освоения широко распространенных в это время обширных мелководных слабопроточных пресных водоемов (озер, лагун, эстуариев), хорошо прогреваемых солнцем, обильно заросших водными растениями и отчасти заболоченных. Из-за гниения растений в таких водоемах нередко возникал дефицит растворенного в воде кислорода. Важным приспособлением к жизни в них стали легкие, дополнительный орган дыхания, позволявший использовать кислород воздуха при его недостатке в воде.

Кистеперые рыбы были хищниками, подстерегавшими добычу в укрытиях, а двоякодышащие питались малоподвижными животными с твердыми панцирями – моллюсками и ракообразными. Для передвижения у дна мелких водоемов, в зарослях водорослей у хоановых рыб сформировались конечности особого типа (саркоптеригии) с редуцированной гребной плавниковой пластиной и сильно развитым внутренним скелетом, выдвинутым из тела наружу вместе с мышцами, образуя мясистую лопасть в основании плавника.

У рыб в каждый обонятельный мешок снаружи ведут два отверстия, переднее и заднее. У хоановых рыб задние отверстия перемещаются под верхнюю челюсть, в крышу ротовой полости, становясь внутренними ноздрями, или хоанами. Хоаны позволяют вентилировать органы обоняния при изменениях давления в ротоглоточной полости в процессе вентиляции жабр.

С хоановыми рыбами связывают происхождение наземных позвоночных. Но выход жизни из воды на сушу был длительным процессом, развивавшимся в течение нескольких десятков миллионов лет на протяжении ордовика, силура и девона, и освоение суши позвоночными произошло в конце этого периода.

Вероятно, начало этого длительного и сложного процесса было связано с появлением пленчатых обрастаний, образованных сине-зелеными водорослями на прибрежных камнях и скалах в приливо-отливной зоне. В водорослевых обрастаниях поселялись бактерии. Возникшие в этой переходной зоне между морем и сушей пленчатые бактериально-водорослевые обрастания (или «маты») часто перекрывались неорганическими материалами – продуктами выветривания горных пород, сносимыми с суши. Так происходило первичное почвообразование, которое сделало возможным освоение суши растениями. Этому способствовало накопление в почве органических веществ.

Древнейшими растениями, освоившими пограничную зону между водой и сушей и влажные местообитания в низменных прибрежных районах, где образовался почвенный слой, были псилофиты (*Psilophyta*) – невысокие травянистые или кустарниковые растения, еще не имевшие настоящих корней и листьев; органы бесполого размножения (спорангии) располагались на концах побегов. В их стволиках уже имелись примитивные сосудистые структуры – трахеиды. Вероятно, в жизненном цикле псилофитов происходило чередование поколений: диплоидного спорофита и более просто устроенного гаплоидного гаметофита. Псилофиты могли возникнуть от каких-то высших водорослей еще в ордовике, но достоверно известны, начиная со среднего силура, и достигли расцвета в первой половине девона.

В верхнесилурийских отложениях встречаются также ископаемые остатки спор и гиф, которые рассматривают как древнейшие известные остатки наземных грибов – аскомицетов. Вероятно, грибы принимали важное участие в почвообразовании.

В раннем девоне (или в позднем силуре) от самых примитивных псилофитов могли возникнуть мохообразные (*Bryophyta*)¹, а от высших псилофитов произошли различные группы высших растений, у которых сформировались корневая система, листья и более совершенные способы наземного размножения: плаунообразные (*Lycopsidea*), хвощевые или клинолистные (*Sphenopsida*) и папоротникообразные (*Pteropsida*). Эти группы растений, лучше приспособленные к жизни на суше, в позднем девоне вытеснили псилофитов и сформировали первую настоящую наземную флору, включавшую и древесные растения. К этому времени относится и появление первых голосеменных – (*Gymnospermae*), происходящих от разноспоровых папоротников и внешне сходных с последними (так называемые семенные папоротники – *Pteridospermae*).

На суше для растений серьезной проблемой стало осуществление полового процесса: в водной среде подвижные мужские гаметы легко достигали яйцеклеток, тогда как в воздушной среде при неподвижности растений становится необходимым развитие специальных приспособлений, обеспечивающих перенос гамет между растениями. У высших растений такие приспособления сформировались из гаплоидного поколения (гаметофита), редуцировавшегося до одной-нескольких клеток (пыльца семенных растений). Диплоидное поколение (спорофит) становится основным в жизненном цикле. Противоположные соотношения (с преобладанием гаметофита) имеют место у мхов, что сильно ограничило возможности этой группы в освоении суши.

В теплом и влажном климате первой половины каменноугольного периода широкое распространение на суше получили густые влажные тропические леса. Среди древовидных растений выделялись плаунообразные: лепидодендроны, достигавшие 40 м высоты и до 2 м в диаметре у основания, и сигиллярии 30 м высоты. У взрослых деревьев листья сохранялись лишь в высокой кроне, а стволы были покрыты рельефным узором – следами опавших листьев. Несколько меньшие размеры имели хвощеобразные каламиты с членистым стеблем и мутовками мелких жестких листьев. Вто-

¹ Из отложений ордовика известны ископаемые остатки спор, интерпретируемые некоторыми учеными как принадлежащие первым наземным мохообразным растениям.

рой ярус лесной растительности составляли древовидные папоротникообразные, а голосеменные были представлены птеридоспермами и кордаитами (*Cordaitales*), высокие кроны которых были образованы метровыми ланцетообразными листьями. В ископаемой древесине этих растений не выражены годовые кольца, что говорит об отсутствии четкой сезонности климата. Густые тропические леса, тянувшиеся вдоль морских побережий, изрезанных лагунами, пересеченных дельтами рек и часто заболоченных, стали базой для образования мощных толщ каменных углей, которые дали название каменноугольному периоду.

Заселение суши растениями создало предпосылки для освоения наземной среды обитания животными. Приспособление животных к жизни на суше требовало перестройки локомоторного аппарата (для передвижения в условиях возросшей по сравнению с водой силы тяжести), развития органов воздушного дыхания и приспособлений, защищающих организм от обезвоживания. Для многих групп беспозвоночных освоение суши началось с использования почвы как промежуточной среды обитания, в которой некоторые условия были в какой-то степени близки к показателям водной среды (высокая влажность, плотность субстрата). Вероятно, в середине силура на суше появились какие-то мелкие беспозвоночные, питавшиеся органическими остатками в почве; это могли быть различные группы червей (которые в основном и остались почвенными обитателями) и членистоногих. Древнейшие известные наземные членистоногие – мелкие многоножки со сдвоенными сегментами тела (как у современных двупарноногих – кивсяков) – были обнаружены в позднесилурийских и раннедевонских отложениях. Из девона известны ископаемые останки панцирных пауков, клещей и низших первичнобескрылых насекомых – аптеригот.

Во второй половине раннекарбоновой эпохи появились наделенные крыльями высшие насекомые, принадлежащие к подклассу *Pterygota*. Вероятно, их предки освоили жизнь на стволах и ветвях деревьев. Планирование при падениях и прыжках облегчалось у них развитием по бокам грудных сегментов тела плоских парных выступов. После приобретения этими придатками подвижности отбор способствовал их преобразованию в крылья. Первоначально крылья имелись на всех 3 сегментах груди (передняя пара сохраняла примитивное строение в виде неподвижных плоских выростов и была позднее утрачена большинством насекомых). К концу карбона уже существовали разнообразие группы летающих насекомых, некоторые из них дожили до современности (поденки, стрекозы, тараканы, прямокрылые, равнокрылые, скорпионницы). У позднекарбоновых и раннепермских стрекоз *Meganeura* длина тела достигала 30 см при размахе крыльев 65 см.

Разнообразие наземных беспозвоночных в карбоне было дополнено появлением легочных брюхоногих моллюсков (*Pulmonata*), также освоивших воздушное дыхание.

В водоемах палеозоя позвоночные были крупными хищниками, и освоение ими наземной среды обитания могло стать возможным только после появления на суше соответствующей кормовой базы в виде обильной фауны наземных беспозвоночных. Кроме того, эти крупные животные не могли использовать почву как промежуточную среду обитания. Поэтому выход на сушу для позвоночных был возможен только в благоприятных условиях теплого и влажного климата.

Предками наземных позвоночных (тетрапод) стали кистеперые рыбы, обладавшие легкими и парными конечностями – саркоптеригиями, позволявшими этим рыбам передвигаться по дну водоемов среди густых зарослей и переползать по мелким протокам из одного водоема в другой. Возникшие от кистеперых рыб земноводные, или амфибии (*Amphibia*) стали первыми крупными хищниками на суше. Впрочем, древнейшие известные земноводные – позднедевонские ихтиостеги (*Ichthyostega*) и их ближайшие

родственники – были еще своего рода «четвероногими рыбами», значительную часть жизни проводившими в водоемах. Это были довольно крупные животные (более 80 см длины) с хорошо развитыми пятипальцами (у некоторых девонских земноводных было по 7–8 пальцев) конечностями, с помощью которых они могли передвигаться по суше. Но у них еще сохранялся хвостовой плавник и органы боковой линии (характерные для рыб органы чувств), возможно, были и жабры, а тело покрыто мелкими костными чешуйками. В позднедевонское время первые земноводные занимали местообитания, промежуточные между водой и сушей (мелкие прибрежные участки водоемов, заболоченные районы, области с избыточной влажностью на суше).

Земноводные постепенно осваивали наземную среду обитания, но сохранили и тесную связь с водой. В водоемах они откладывают икру, там же происходит развитие их личинок, сохраняющих, в сущности, рыбий тип организации. В конце личиночного развития происходит метаморфоз, и личинка преобразуется во взрослое животное. Но и во взрослом состоянии амфибии могут жить лишь в местообитаниях с высокой влажностью. Для вентиляции легких земноводные использовали тот же подъязычно-жаберный аппарат, который у рыб служит для обмена воды в жаберной области. Этот аппарат расположен впереди легких и нагнетает в них воздух; он не может обеспечить эффективное выведение из легких накапливающегося там углекислого газа. Для его удаления из организма земноводные используют дополнительное кожное дыхание. Чтобы оно было возможно, кожа земноводных должна быть постоянно влажной. Поэтому амфибии не могут сколько-нибудь длительное время пребывать в сухих местообитаниях без доступа к водоемам.

В карбоне начался расцвет древних амфибий, представленных большим разнообразием форм, которых условно объединяют под названием «стегоцефалы» («покрыто-головой»). Этот термин отмечает характерную особенность этих животных, голова которых была защищена сплошным костным панцирем, пронизанным лишь отверстиями для глаз, ноздрей и непарного «теменного глаза» (светочувствительного придатка головного мозга, регулирующего физиологию и поведение животных в соответствии с освещенностью и фотопериодом). Наиболее известной группой стегоцефалов являются лабиринтодонты (*Labyrinthodontia*), к числу которых принадлежат и ихтиостеги. Их название связано с особенностью строения зубов, унаследованной от кистеперых рыб: эмаль и дентин образуют многочисленные складки, на срезе напоминающие лабиринт. В верхнем палеозое лабиринтодонты были многочисленны и разнообразны, к ним принадлежали и мелкие, и крупные (до 1,5 м) формы. В карбоне преобладали виды со слабыми конечностями и длинным телом, обитавшие, вероятно, в многочисленных болотах. В пермское время появились крупные крокодилообразные стегоцефалы и мелкие виды с лучше развитыми конечностями, укороченным туловищем и хвостом. От примитивных лабиринтодонтов уже в девоне обособилась группа антракозавров (*Anthracosauria*), среди которых наметилась тенденция к освоению наземных местообитаний с формированием особенностей строения, получающих полное развитие у представителей класса пресмыкающихся, или рептилий (*Reptilia*).

Рептилии возникли от одной из групп антракозавров в раннем карбоне. У них сформировался комплекс приспособлений, которые позволили им стать первой настоящей наземной группой позвоночных. Одним из важнейших среди этих приспособлений было развитие эффективного механизма вентиляции легких посредством движений грудной клетки, который сделал ненужным кожное дыхание (как было отмечено, у земноводных кожное дыхание является необходимым дополнением легочного). Поэтому стало возможным усиление ороговения эпидермиса в коже рептилий, защитившего организм от постоянной потери влаги через покровы (неизбежной при

кожном дыхании) и риска гибели от обезвоживания. После этого пресмыкающиеся получили возможность заселить практически любые местообитания на суше. Одновременно у древнейших рептилий сформировался второй комплекс приспособлений, освободивших от связи с водоемами все процессы, связанные с размножением. Этот комплекс включал формирование крупных яиц, снабженных большим запасом питательных веществ (желтком) и прочными яйцевыми оболочками, а также возникновение особых зародышевых оболочек (амниона, серозы и аллантоиса), обеспечивающих благоприятную среду для развития зародышей и газообмен с внешней средой. По признаку наличия этих зародышевых оболочек высшие классы наземных позвоночных объединяют в группу амниот, противопоставляемую низшим позвоночным – анамниям.

Наиболее древние и примитивные рептилии относятся к подклассу котилозавров (*Cotylosauria*), обладавших, подобно стегоцефалам, покрывавшим голову сплошным костным панцирем. Центральной группой котилозавров являются капториноморфы (*Captorhinomorpha*), ранние представители которых были небольшими насекомоядными животными. Уже во второй половине карбона возникло большое разнообразие форм пресмыкающихся, среди которых появились растительноядные (диадектиды) и хищные (поздние капториноморфы) группы.

Во второй половине палеозойской эры разные материка Земли сблизилась и образовали гигантский суперконтинент, называемый Пангеей. В его составе выделяются южный (Гондвана) и северный (Лавразия) комплексы. Гондвана включала современные Южную Америку, Африку, Австралию, Индостан и Антарктиду, Лавразия – Северную Америку, Европу и основную часть Азии. Начиная с позднего карбона, в южном полушарии усилились процессы оледенения, и в Гондване установился прохладный и влажный климат. Лесная флора Гондваны включала виды различных групп голосеменных растений (кордаитов, гинкговых, хвойных), птеридоспермов и папоротников. Однако в пермском периоде климат стал более жарким и засушливым, особенно в большинстве районов Лавразии; лишь на востоке климат и флора оставались близкими к таковым каменноугольного времени.

Во второй половине пермского периода произошли драматические изменения в морской фауне. Вымирают последние трилобиты и эвриптериды, многие виды и группы иглокожих, головоногих моллюсков, ракообразных, кишечнорастных, мшанок, брахиопод и губок. Подобные массовые вымирания бывают вызваны какими-то общими начальными причинами. Но при этом совсем не обязательно, чтобы изменения какого-то одного важного внешнего фактора прямо влияли на все подвергающиеся вымиранию виды организмов. В естественных природных сообществах разных организмов (биоценозах) различные виды тесно взаимосвязаны, и нарушения сложных систем их взаимоотношений прямо или косвенно сказываются на многих видах. Биоценотические кризисы могут быть вызваны самыми различными причинами (изменения климата, рельефа, появление и расселение новых групп организмов и др.). Пермское массовое вымирание видов морской фауны связывают с уменьшением площади мелководных бассейнов в области континентального шельфа, произошедшим при образовании Пангеи, а также с завершением оледенения Гондваны, вызванным потеплением климата, соответствующим таянием ледников и поступлением в океан огромного объема пресной воды, вызвавшим существенное понижение солености морской воды в области континентального шельфа (наиболее богатой жизнью зоне моря).

Для наземных животных изменения физических условий во второй половине пермского времени не имели столь катастрофических последствий. Пермский период ознаменовался расцветом древних пресмыкающихся, быстро осваивавших новые местообитания, вытесняя хуже приспособленных конкурентов из числа стегоцефалов.

Котилозавры разделились на несколько эволюционных стволов, представители которых осваивали разные способы питания. Самыми крупными из них были растительноядные парейзавры, достигавшие 3 м в длину и имевшие массивное тело и крупный тяжелый череп с удивительно маленькой полостью для головного мозга. Напротив, насекомоядные котилозавры – проколофоны – были небольшими и проворными ящерицеобразными животными.

От примитивных котилозавров рано обособился филогенетический ствол зверообразных или синапсидных рептилий (*Theromorpha*, или *Synapsida*), у которых в височной области черепа для его облегчения и предоставления пространства для сокращения сильно развитых челюстных мышц возникла одна пара широких отверстий, или височных окон (синапсидный тип черепа). Обособление этой группы было связано с переходом ее ранних представителей к плотоядности; это были первые крупные хищники среди пресмыкающихся. Первые зверообразные рептилии, пеликозавры (*Pelycosauria*), появились уже в позднем карбоне. Во второй половине пермского периода пеликозавров вытеснили представители возникшей от них более прогрессивной группы зверообразных рептилий – терапсид (*Therapsida*). Эволюционному успеху терапсид способствовал целый ряд приобретенных ими важных приспособлений. Среди них было усовершенствование локомоторного аппарата (с расположением конечностей в вертикальной плоскости под туловищем вместо примитивного «пресмыкательного» – с горизонтальным положением плечевого и бедренного отделов). Высшие терапсиды (териодонты) приобрели также способность эффективно перерабатывать (пережевывать) пищу в ротовой полости, в связи с чем их зубы дифференцировались на резцы, клыки и коренные со сложной структурой коронки. Пережевывание пищи требует ее задержки в ротовой полости, что затрудняет дыхание; для преодоления этого затруднения у териодонтов образовалось вторичное костное небо, отделившее от ротовой полости носовой ход. Терапсиды были очень разнообразны: среди них были и хищники разных размеров, вплоть до трехметровых иностранцевий с клыками более 10 см длиной, и растительноядные формы.

Во второй половине пермского периода существовали также примитивные группы пресмыкающихся, давшие начало двум крупным эволюционным стволам этого класса – лепидозаврам (*Lepidosauria*) и архозаврам (*Archosauria*). Это были мелкие насекомоядные рептилии, у которых развились удлинённые челюсти, удобные для схватывания мелкой подвижной добычи, и 2 пары височных окон, расположенных друг над другом и разделенных тонким костным мостиком – верхней височной дугой. Такой череп, называемый диапсидным, был у эозухий (*Eosuchia*), мелких ящерицеобразных пресмыкающихся позднепермского возраста, которые стали предками различных групп лепидозавров (в том числе – клювоголовых и ящериц) и псевдозухий (*Pseudosuchia*) – корневой группы архозавров. Обособление предков архозавров от ранних насекомоядных лепидозавров было связано с переходом первых к плотоядности, с чем связана более массивная конструкция их черепа и развитие крупных зубов, сидящих в отдельных ячейках.

Развитие жизни в мезозое

В течение мезозойской эры на Земле преобладали теплые климаты с относительно слабо выраженной климатической зональностью; в отложениях мезозоя не обнаружено следов оледенений. По расчетам, температуры воздуха и воды в океане были значительно выше современных: на экваторе на 3–5°, в средних широтах на 10°, а в полярных – на 20–40°. Суперконтинент Пангея распался на Гондвану и Лавразию, а затем произошло обособление современных материков и раскрытие Атлантического и Индийского океанов.

Глобальное потепление климата в начале мезозоя привело к значительным изменениям характера растительности. Вымерли древовидные плаунообразные, птеридоспермы (семенные папоротники) и кордаиты. Их место заняли другие группы голосеменных растений: саговниковые (*Cycadophyta*), гинкговые (*Ginkgoales*) и хвойные (*Coniferales*), которые и формировали общий облик лесов в первой половине мезозоя. Были многочисленны также древовидные хвощи и папоротники.

Существенно изменилась фауна наземных позвоночных. Из числа котилозавров в триас перешли лишь проколофоны (вымирающие к концу этого периода), а из зверообразных – немногие группы терапсид. Зато неуклонно возрастают обилие и разнообразие диапсидных рептилий. Эти фаунистические изменения могут быть связаны с особенностями физиологии соответствующих групп пресмыкающихся и глобальными тенденциями климатических изменений. Диапсидные рептилии лучше приспособлены к жизни в условиях жарких и сухих климатов (выдерживают более высокие температуры окружающей среды, используют обогрев в лучах солнца для оптимизации собственной температуры, тратят меньшие количества воды на выведение из организма продуктов метаболизма), чем потомки терапсид (млекопитающие). Терапсиды, организация которых сложилась в условиях более прохладного и влажного климата Гондваны, преобладали на суше в пермское время, но после завершения палеозойского оледенения при нарастающем потеплении и аридизации климата в начале мезозоя оказались менее приспособленными, чем диапсидные рептилии.

При этом в нескольких сохранившихся в триасе филогенетических стволах высших терапсид (териодонтов) продолжали развиваться тенденции эволюционных изменений, наметившиеся еще в пермское время – развитие признаков, характерных для млекопитающих: увеличение больших полушарий переднего мозга, развитие волосяного покрова, мягких губ (делающих возможным сосание), дифференциация кожных желез (в ее процессе некоторые потовые железы преобразовались в млечные, секрет которых первоначально использовался, вероятно, для питья детенышей), совершенствование механизма пережевывания пищи. В ходе этого последнего преобразования возникло новое сочленение нижней челюсти с черепом – вторичный челюстной сустав, а кости первичного челюстного сустава образовали две наружные косточки среднего уха (молоточек и наковальню) – специфические признаки млекопитающих. Наиболее древние ископаемые остатки млекопитающих (*Mammalia*) известны из верхнетриасовых отложений. Это были небольшие зверьки, питавшиеся различными мелкими позвоночными и беспозвоночными. В конце триаса млекопитающие уже были довольно разнообразны и принадлежали к нескольким обособленным группам. В начале мелового периода произошло расхождение филогенетических стволов плацентарных (*Placentalia*) и сумчатых (*Marsupialia*) млекопитающих. Несмотря на ряд прогрессивных особенностей (некоторое увеличение размеров головного мозга, забота о потомстве и выкармливание детенышей молоком, волосяной покров, расположение конечностей под туловищем, обеспечивающее более совершенное наземное передвижение), млекопитающие в мезозое не достигли успехов в конкуренции с пресмыкающимися. Они оставались относительно немногочисленными мелкими животными и, вероятно, вели скрытный ночной или сумеречный образ жизни. Возможно, это было связано с особенностями их систем терморегуляции и выделения, унаследованных от зверообразных рептилий и приспособленных к условиям относительно низких температур и высокой влажности.

Доминирующими наземными позвоночными в мезозое становятся рептилии. Особенно многочисленными были лепидозавры и архозавры. В триасе уже существовали клювоголовые (современным представителем которых является новозеландская гатте-

рия) и разнообразные ящерицы, конкуренция с которыми могла способствовать вымиранию в конце триаса последних котилозавров – проколофонов. Впрочем, прямыми потомками котилозавров являются черепахи (*Chelonia*), также появившиеся в триасе.

Многочисленны и разнообразны в триасе были представители архозавров. Их корневая группа – псевдозухии – возникла в поздней перми, но ее расцвет пришелся на триасовое время. Большинство псевдозухий были хищниками мелких и средних (до 3,5 м длины) размеров. У них проявилась характерная тенденция к удлинению задних конечностей, связанная с развитием быстрого бега на двух ногах. Среди потомков псевдозухий появились настоящие двуногие формы. Некоторые псевдозухии приспособились к лазанию по деревьям, другие перешли к полуводному образу жизни. В позднем триасе от псевдозухий произошли крокодилы (*Crocodylia*), конкурировавшие с последними стегоцефалами – лабиринтодонтами. Среди последних в триасе появились огромные животные с черепом длиной до 125 см. Однако и эти гиганты не выдержали конкуренции с крокодилами и вымерли в раннемеловое время.

В триасе рептилии освоили не только пресные водоемы, но и моря, где после пермского вымирания вновь восстановилась богатая фауна, как донная, так и нектонная: в юрском периоде возникли современные группы пластинчатожабренных – акулы и скаты, а также лучеперые костистые рыбы (*Teleostei*), ставшие с мелового времени доминирующей группой рыб; вновь стали обильны аммониты и белемниты.

Морские рептилии были широко распространены и очень разнообразны. Одни из них жили на мелководье в прибрежной зоне, другие же стали обитателями открытого моря. Среди первых наиболее известны плезиозавры, принадлежавшие к подклассу завроптеригий (*Sauropterygia*) – животные странного облика: зубастая голова была связана длинной и тонкой шеей с массивным туловищем, заканчивавшимся позади длинным веслообразным хвостом; конечности преобразованы в ласты, которые могли использоваться и для плавания, и для неуклюжего передвижения по морским пляжам, куда, вероятно, выходили эти животные для откладки яиц (как современные морские черепахи). Некоторые виды плезиозавров достигали 12–15 м длины. Пищей этим морским ящерам служили рыбы, аммониты и белемниты.

Наиболее совершенными плывцами среди морских рептилий были ихтиозавры (*Ichthyopterygia*). Их название переводится как «рыбоящеры», подчеркивая внешнее сходство этих животных с рыбами. Тело ихтиозавров приобрело идеальную для быстрого плавания рыбообразную форму; череп напоминал череп дельфинов – с большими глазницами и длинными тонкими челюстями, усаженными многочисленными острыми зубами. Туловище позади заканчивалось вертикальным хвостовым плавником, похожим на рыбий, но его скелет был образован не косточками или хрящами, как у рыб, а плотной соединительной тканью. Парные конечности были преобразованы в ласты, в которых имелось до 10 длинных пальцев с многочисленными костными фалангами. Ихтиозавры, достигавшие 18 (чаще 3–5) м длины, уже не могли выходить на сушу и были живородящими животными. Вероятно, по своему образу жизни они напоминали современных дельфинов.

Во второй половине мезозоя в морях обитали также некоторые крокодилы и огромные (до 10 м) хищные морские ящерицы – мозазавры.

В средней части мезозойской эры в условиях ровного и очень теплого климата максимального расцвета достигли разные группы рептилий из подкласса архозавров, возникшие от упоминавшихся выше псевдозухий и получившие широкую известность как «страшные ящеры» – динозавры. От своих предков динозавры унаследовали тенденцию передвигаться на двух задних конечностях (бипедальность), хотя некоторые из них вновь вернулись к обычной четвероногой позе. В юрское и меловое

время динозавры доминировали среди наземных позвоночных, заселив всевозможные местообитания. Некоторые из них вели своего рода полуводный образ жизни, заходя в прибрежную зону различных водоемов. Это относится прежде всего к гигантским завроподам (*Sauropoda*), среди которых были самые крупные из когда-либо существовавших на Земле четвероногих животных (до 25–30 м длины при массе тела до 45–50 тонн). Огромное тело опиралось на четыре колонноподобные конечности, длинная шея поднимала очень маленькую голову на высоту 4–5 м, а позади тянулся длинный тяжелый хвост. Судя по строению мелких и тонких зубов, завроподы питались какими-то мягкими, сочными и обильными водными растениями.

Завроподы относились к отряду ящеротазовых динозавров (*Saurischia*), к которому принадлежали также самые крупные наземные хищники тероподы (*Theropoda*) – карнозавры. Это были двуногие ящеры, достигавшие 12–14 м длины и массы тела до 7 т, с полуметровым черепом, вооруженным кинжалообразными зубами размером до 10–15 см. Среди теропод были и мелкие двуногие хищники; возможно, некоторые из них приспособились к лазанию по деревьям.

Другой отряд динозавров, птицетазовые (*Ornithischia*), был представлен растительноядными рептилиями, многие из которых имели причудливый облик. Среди них имелись и двуногие орнитоподы (*Ornithopoda*), и четвероногие ящеры размерами от 1 до 15 м. Особенно странно выглядели четвероногие стегозавры (*Stegosauria*), имевшие уникальное защитное приспособление в виде двух рядов больших костных пластин и шипов, вертикально укрепленных вдоль спины над позвоночником (вероятно, этот прерывистый гребень защищал медлительное и неповоротливое животное от страшных укусов в спину огромных двуногих карнозавров). В позднемеловое время существовали рогатые динозавры цератопсы (*Ceratopsia*), также имевшие защитные приспособления в виде закрывавшего заднюю часть головы и шею толстого костного «воротника» и нескольких крепких и острых рогов.

Среди особенностей динозавров чаще всего обращают внимание на широкое распространение среди этих ящеров крупных (и даже гигантских) размеров тела. У крупных животных отношение поверхности тела к его массе существенно меньше, чем у мелких (при одинаковых пропорциях тела). Это приводит к снижению теплообмена организма через поверхность тела с внешней средой, уменьшая зависимость температуры тела от внешних температур и снижая риск перегрева или переохлаждения организма. Хотя динозавры, вероятно, были физиологически пойкилотермными животными, как и современные пресмыкающиеся (то есть не имели особых систем терморегуляции, обеспечивающих независимость температуры тела от таковой внешней среды), крупные виды этих рептилий могли обладать практически постоянной температурой тела благодаря своей высокой тепловой инерционности.

Как и большинство современных рептилий, динозавры были яйцекладущими. Известны многочисленные находки целых кладок ископаемых яиц, принадлежащих различным видам динозавров. Возможно, по крайней мере некоторые виды охраняли свои гнезда и некоторое время заботились о потомстве, как это делают современные крокодилы.

В мезозое представители рептилий овладели не только сушей и морем, но и воздухом. Во второй половине триасового периода от псевдозухий произошли летающие ящеры – птерозавры (*Pterosauria*). Их крылья, как у летучих мышей, были образованы летательными перепонками, натянутыми между передними и задними конечностями и телом. Экспериментально на моделях, имитирующих летательный аппарат птерозавров, было показано, что летающие ящеры были способны к разным формам машущего и планирующего полета. Мелкие виды птерозавров были размером с воробья, самые же крупные были самыми большими летающими животными, когда-либо

существовавшими на Земле: в позднемеловое время существовали гигантские летающие ящеры, размах крыльев которых достигал 15–16 м, а масса тела 75 кг. Среди птерозавров были насекомоядные, рыбадные и хищные виды; возможно, некоторые из них питались падалью, как современные грифы.

В позднеюрское время у летающих ящеров появились конкуренты, которые в ходе дальнейшей эволюции оказались более совершенными летающими животными. Ими стали птицы (*Aves*). Среди древнейших представителей птиц наиболее известен археоптерикс (*Archaeopteryx lithographica*), в организации которого причудливо объединены особенности птиц и рептилий. Его тело было покрыто настоящими перьями, формировавшими несущие поверхности пары небольших крыльев. Имелся длинный хвост, а челюсти были снабжены хорошо развитыми зубами. На крыльях сохранялись по три длинных свободных пальца с когтями (как и у птерозавров). Вряд ли археоптериксы хорошо летали; скорее всего, они лишь перепархивали на небольшие расстояния среди ветвей деревьев и кустов.

Птицы, как и птерозавры, произошли от мелких двуногих архозавров, приспособившихся к лазанию по деревьям. При таком образе жизни полезны любые приспособления, позволяющие планировать при прыжках и падениях. У птерозавров таким приспособлением стали летательные перепонки, а у птиц – ряды крупных маховых перьев, образовавшихся из роговых чешуй и первоначально служивших для теплоизоляции. Непосредственными предками птиц считают либо какую-то позднюю группу псевдозухий (большинство этих «корневых архозавров» вымерли в конце триаса), либо мелких примитивных динозавров-теропод, существовавших в юрское время и имевших довольно много сходных с птичьими признаков скелета. Настоящие (веерохвостые) птицы, уже обладавшие всеми основными особенностями этого класса и хорошо летавшие, появились в начале мелового периода.

Из нижнемеловых отложений известны также первые ископаемые остатки покрытосеменных, или цветковых растений (*Angiospermae*). Древнейшие цветковые были мелколистными кустарниками или небольшими деревьями. Характерные особенности покрытосеменных (цветок; завязь, защищающая семечки; крайняя степень редукции полового поколения – гаметофита; семена, заключенные в плод; настоящие сосуды в древесине) развивались параллельно у нескольких групп голосеменных растений (так называемых проангиоспермов), существовавших в конце юры – начале мела. В начале позднего мела покрытосеменные приобретают очень широкое распространение и огромное разнообразие размеров и форм, постепенно занимая ведущее положение во флоре большинства наземных местообитаний. При этом постепенно вымирают предшественники покрытосеменных – беннеттиты и проангиоспермы, сильно сокращается распространение и разнообразие папоротников и саговников; из голосеменных сохраняют свои позиции только хвойные.

Последние века мезозойской эры стали временем драматических событий: за относительно короткие (в геологических масштабах!) сроки произошло вымирание очень многих групп животных. К началу кайнозоя вымерли динозавры, летающие ящеры, завроптеригии, ихтиозавры, 8 из 10 позднемеловых семейств крокодилов, ряд групп птиц. Среди беспозвоночных вымирание постигло аммонитов, белемнитов, многих наутилоидных головоногих и двустворчатых моллюсков. Это великое вымирание не сопровождалось повышением численности и разнообразия каких-либо других групп организмов – произошло общее обеднение фауны. Уже в кайнозойе начинается экспансия слабее затронутых вымиранием групп (млекопитающих, птиц, ящеров и возникших от них в раннемеловое время змей, бесхвостых земноводных и др.).

Процесс вымирания был кратким лишь в геологическом смысле: он продолжался в течение нескольких миллионов лет. Причины этого процесса до сих пор не вполне выяснены. Вымирание не носило характера всемирной катастрофы: физико-географические условия на рубеже мела и палеогена не претерпели внезапных и резких изменений. По палеоклиматологическим данным, в конце мелового периода произошло постепенное похолодание климата с итоговым понижением среднегодовых температур на 5–6°, особенно заметное в приполярных и средних широтах, где субтропическая растительность сменилась лесами, характерными для умеренного климата. Но в тропическом поясе значительных климатических изменений не произошло. Общая совокупность современных данных говорит против гипотез, пытавшихся объяснить массовое вымирание в конце мела какой-либо катастрофой мирового масштаба (например, столкновением Земли с астероидом или кометой).

В связи с проблемой позднемелового массового вымирания некоторые ученые обратили внимание на интенсивные процессы так называемого Альпийского горообразования и вулканизма, происходившие во второй половине мезозоя. Эти процессы не носили характера мировой катастрофы, но их последствия могли иметь важное значение для биоценозов. Мезозой был в целом эрой низкого стояния материков. Альпийская фаза горообразования, постепенно развивавшаяся в юре и мелу, сопровождалась значительным общим поднятием суши, в результате которого (а также снижения прозрачности воздуха вследствие вулканической деятельности) произошло постепенное снижение среднегодовых температур (см. выше). Еще более важно, что при этом значительно увеличилась неравномерность температурных условий в умеренном поясе с развитием резко выраженной сезонности климата и возрастанием перепада между максимальными и минимальными температурами. К такому изменению климата динозавры были приспособлены значительно хуже, чем млекопитающие и птицы, у которых уже сформировалась настоящая гомотермия, а также те рептилии, которые могли пережить неблагоприятное время года в неактивном состоянии в убежищах (ящерицы, змеи, черепахи). Последний путь адаптации был затруднен для динозавров в связи с их крупными размерами (которые были так выигрышны в энергетическом отношении прежде).

Поднятие материков к концу мезозоя сопровождалось понижением уровня и сокращением акватории эпиконтинентальных морей примерно в 50 раз. Мелкие и теплые эпиконтинентальные моря являются наиболее благоприятной для жизни зоной мирового океана, и столь значительное сокращение этой акватории не могло не сказаться на морских биоценозах.

Таким образом, массовое вымирание в конце мела могло быть в конечном итоге следствием горообразовательных процессов и поднятия континентов во второй половине мезозоя. Эти изменения условий происходили медленно, но неуклонно нарастали, приводя к изменениям морских течений и преобладающих направлений атмосферных потоков. Воздействие этих процессов на фауну и флору было сложным и многообразным, приводившим к нарушениям естественной регуляции природных сообществ организмов (биоценозов), из которых выпадали отдельные виды и нарушались сложившиеся прежде пути циркуляции органических веществ и энергии. Тогда подвергались вымиранию новые виды; этот процесс лавинообразно нарастал, пока тем или иным путем не устанавливалось новое равновесие в экологических системах. Можно сказать, что великое вымирание представляет собой результат сложных перестроек биоценозов и биосферы в целом, которые могли начаться задолго до рубежа мезозоя и кайнозоя и, постепенно нарастая, достигли к концу мела своей кульминации.

Изложенная здесь концепция объясняет общие механизмы массовых вымираний, но не дает достаточно полного объяснения выборочности ряда конкретных проявле-

ний поздне мелового вымирания и не решает некоторых важных конкретных вопросов (например, почему вымирание затронуло биоты не только умеренного пояса, но и тропиков и субтропиков, где соответствующие изменения условий существования были выражены сравнительно слабо). Проблема причин великого поздне мелового вымирания еще во многом остается дискуссионной.

Развитие жизни в кайнозое

В начале палеогена климат вновь стал теплым. Восстановились тропические и субтропические флоры в Европе, Северной и Южной Америке, Африке и Южной Азии, имевшие характер густых влажных лесов. Даже в Гренландии и на Шпицбергене была разнообразная растительность, соответствующая умеренно теплому климату (секвойи, болотные кипарисы, гинкго, буки, дубы, платаны, клены, магнолии и др.). А на обширных территориях Центральной Азии проявилась тенденция к постепенной аридизации, прогрессирующей в течение всего кайнозоя. Это привело к усыханию внутриконтинентальных водоемов и постепенному обезлесиванию ландшафта с развитием открытых пространств типа саванн, лесостепей и степей.

Во второй половине палеогена началось глобальное похолодание, усилившееся в неогене. Изменения климата были результатом сложного взаимодействия многих различных факторов, важную роль среди которых играли направления морских течений и преобладающих атмосферных потоков, зависящие от изменений рельефа и положения континентов. Этот процесс был очень медленным и постепенным; все более отчетливо проявлялась климатическая зональность. Похолодание завершилось развитием мощного оледенения. Первый обширный ледниковый щит образовался в Антарктиде в миоценовую эпоху неогена. Развитие этого щита вместе с постепенно расширявшейся зоной плавучих льдов в Северном Ледовитом океане значительно увеличили отражение солнечных лучей (альбедо) земной поверхностью, что еще более способствовало охлаждению климата. Наконец, в плейстоценовой эпохе четвертичного периода началось великое оледенение с развитием гигантских ледниковых щитов в Европе и Северной Америке. Оледенение несколько раз прерывалось эпохами потепления, вновь сменявшимися похолоданиями. Период этих изменений в среднем составлял около 100 тыс. лет. Объем льдов на суше достигал 55 млн км³. В результате накопления в ледниках такого количества воды уровень мирового океана в эпохи оледенений падал на 85–120 м, и устанавливались сухопутные связи между континентами и островами (например, Берингийская суша соединяла Аляску и Чукотку). Последнее оледенение закончилось около 10 000 лет назад.

В начале палеоценовой эпохи фауна млекопитающих оставалась, по существу, той же, что и в поздне меловое время. Но вскоре началась их интенсивная приспособительная эволюция, в ходе которой сформировались все основные отряды этого класса. Среди них были различные группы растительноядных (непарно- и парнокопытные, грызуны, зайцеобразные и др.) и хищных млекопитающих. В эоцене появились древнейшие представители хоботных (*Proboscidea*). Некоторые новые группы освоили жизнь в море, заняв экологические ниши, освобожденные после вымирания морских рептилий. Это были растительноядные сирены (*Sirenia*) и китообразные (*Cetacea*), приспособившиеся к рыбоядности (позднее возникли усатые киты-планктонофаги).

От примитивных насекомоядных плацентарных уже в палеоцене возникли первые приматы (*Primates*) – древние лемуры («полуобезьяны»), освоившие лазящий образ жизни на деревьях. Во второй половине эоцена от них произошли настоящие обезьяны – антропоиды. Их обособление от лемуридов было связано с переходом к дневной активности, сопровождавшимся увеличением размеров тела и усовершенствованием головного мозга, а также развитием стайного образа жизни.

Между птицами и млекопитающими в кайнозойе произошел своего рода «раздел сфер влияния»: птицы, потомки мезозойских архозавров, остались преимущественно дневными формами, а большинство видов млекопитающих, возникших от сумеречных и ночных мезозойских зверьков, сохранили и в кайнозойе предпочтение к ночной активности. В палеоцене появились наземные нелетающие птицы с редуцированными крыльями. Среди них были страусоподобные бескилевые птицы (*Ratitae*), а в эоцене возникли пингвины (*Impennes*). Утрата способности к полету происходила неоднократно у разных групп птиц и была связана, вероятно, с отсутствием опасных хищников в соответствующих местообитаниях. Не случайно нелетающие птицы, нередко достигавшие крупных размеров, часто появлялись на островах и обособленных материках (Австралия, Южная Америка). Некоторые виды таких птиц стали хищниками (южноамериканские фороракосы), напоминая двуногих хищных динозавров, но не выдержали конкуренции с хищными млекопитающими и относительно быстро вымерли.

В неогене в связи с повышением материков и распространением открытых и относительно сухих местообитаний получают преобладание виды, приспособившиеся к жизни в лесостепях, степях и саваннах. Широко распространились различные парнокопытные (*Artiodactyla*) и хоботные (*Proboscidea*); из непарнокопытных (*Perissodactyla*) многочисленными оставались лишь лошади и носороги. Лошади приспособились к быстрому бегу по относительно плотной почве, с чем связана редукция боковых пальцев и развитие копыт.

В олигоценовой и миоценовой эпохах среди непарнокопытных и хоботных проявилась тенденция к увеличению размеров тела, особенно ярко представленная в это время у гигантских индрикотериевых носорогов, достигавших в длину 7–8 м при высоте в холке до 5,5 м. Эти огромные животные, обитавшие в лесостепях и саваннах; вероятно, питались листвой встречающихся там деревьев с высокими кронами. Своего максимального расцвета достигли хоботные, представленные разнообразными видами из группы мастодонтов. В миоцене появились и настоящие слоны.

Обилию растительноядных млекопитающих в открытых ландшафтах неогена соответствует и разнообразие хищников (*Carnivora*). Среди ископаемых кошачьих интересна группа так называемых саблезубов, обладавших огромными (до 15 см) клыками, с помощью которых эти звери, вероятно, добывали крупных толстокожих растительноядных животных (хоботные, носороги и др.), на которых нападали из засады.

В неогене водные млекопитающие пополнились ластоногими (*Pinnipedia*), возникшими от представителей разных семейств хищных.

На огромных пространствах Евразии, Африки и Северной Америки, занятых лесостепями и степями, в позднем миоцене и плиоцене получила широкое распространение фауна, которую называют «гиппарионовой» – по одному из ее характерных представителей, трехпалой лошади гиппариону. Многотысячные табуны гиппарионов паслись на остепненных участках, перемежавшихся с рощами широколиственных деревьев, кустарников и разреженными лесами. Вместе с гиппарионами обитали разнообразные антилопы, олени, жирафы, хоботные, носороги и страусы. В состав гиппарионовой фауны входили также хищники (саблезубы, различные псовые, гиены, куны, виверры и др.), грызуны, зайцеобразные и обезьяны.

Вероятно, в конце олигоцена – начале миоцена возникли высшие (антропоморфные) приматы, обитавшие в разреженных лесах на границе с лесостепью. В этих пограничных местообитаниях предковый филогенетический ствол этих приматов в позднем миоцене (12–15 млн лет назад) разделился на ветви человекообразных обезьян (*Pongidae*) и людей (*Hominidae*). Первые остались лесными обитателями, тогда как предки вторых перешли к освоению все более открытых ландшафтов. Это было

связано с переходом предков людей к наземному образу жизни и использованием различных орудий для защиты и нападения, что требовало освобождения рук от участия в передвижении и усовершенствования двуногой локомоции.

В позднем плиоцене существовали австралопитеки («протоантропы» – предшественники настоящих людей), общим обликом во многом более напоминавшие человекообразных обезьян, чем людей. Но австралопитеки в основном ходили на двух ногах и систематически использовали примитивные орудия, изготовленные из камня и костей животных.

В течение палеогена и значительной части неогена Австралия, Южная Америка и Антарктида были обособлены от других континентов широкими морскими проливами и морями. За этот длительный период животный мир на этих изолированных материках приобрел своеобразный характер. Там сохранились и эволюционировали примитивные группы млекопитающих: однопроходные (*Monotremata*), возникшие, вероятно, еще в первой половине мезозойской эры, сумчатые (*Marsupialia*) и некоторые архаичные плацентарные (*Placentalia*). В ходе их эволюции возникли разнообразные виды, составившие уникальные фауны. При этом некоторые виды независимым путем (конвергентно) приобрели черты удивительного сходства с видами млекопитающих, сформировавшимися на остальной части суши. Например, тоатерий (*Thoatherium*), представитель южноамериканских копытных из группы литоптерн, был сходен с лошадьми и полностью утратил боковые пальцы (став в этом отношении даже более специализированным, чем настоящие лошади, сохраняющие рудименты боковых пальцев в виде грифельных косточек); сумчатый саблезуб (*Thylacostylus*) по строению челюстного аппарата с огромными изогнутыми клыками имел удивительное сходство с плацентарными саблезубыми хищниками из группы кошачьих и т. п. Другие южноамериканские группы млекопитающих были совершенно своеобразны – например, неполнозубые (*Edentata*: ленивцы, броненосцы, муравьеды). Среди вымерших неполнозубых были родственные броненосцам глиптодонты – покрытые панцирем звери пятиметровой длины. Гигантские наземные ленивцы – мегатерии достигали размеров слона (меньшие виды имели длину тела 2–3 м).

В плиоцене Южная Америка соединилась с Северной, и между этими двумя материками произошел частичный фаунистический обмен, в результате которого вымерло большинство южноамериканских видов млекопитающих. В Северную Америку из Южной проникли и длительное время существовали там мегатерии и глиптодонты.

В плейстоцене произошло дальнейшее похолодание, сопровождавшееся постепенным отступлением теплолюбивой флоры и фауны в Евразии и Северной Америке к югу. Широкое распространение получили листопадные и хвойные леса. Состав фауны уже приближался к современному, хотя в эту эпоху появился ряд новых видов, наиболее яркими представителями которых были двухметровый гигантский бобр трогонтерий (*Trogontherium*) и большерогий олень мегалоцерос (*Megaloceros*), размах рогов которого достигал 4 м. Как уже было отмечено, прогрессирувавшее плейстоценовое похолодание завершилось развитием великого оледенения.

В эту эпоху в относительной близости к границам зоны ледников образовался своеобразный приледниковый пояс со специфическими физико-географическими условиями: резко континентальный климат с низким уровнем средних температур и сухим воздухом при значительном обводнении территории летом в результате таяния ледников, с образованием в низинах озер и болот. В этой приледниковой зоне возник особый биоценоз – тундростепь, существовавшая в течение всего ледникового периода. Флора тундростепи состояла из различных травянистых растений, мхов, а также низкорослых де-

ревьев и кустарников, произраставших по берегам рек и озер. Общая биомасса растительности в тундростепи была значительной (за счет обилия трав), что позволило существовать в обширном приледниковом поясе своеобразной богатой фауне, называемой мамонтовой. Эта фауна включала мамонтов, шерстистых носорогов, бизонов, овцебыков, яков, северных оленей, антилоп – сайгаков и дзеренов, лошадей, куланов, различных грызунов и зайцеобразных, пещерных львов и медведей, волков, гиен и других хищников. Состав мамонтовой фауны говорит о том, что она произошла от гиппарионовой фауны, являясь ее северным приледниковым вариантом (тогда как современная африканская фауна представляет собой ее южный тропический вариант).

К югу от обширного приледникового пояса тундростепей в обычной последовательности сменяли друг друга умеренноклиматическая, субтропическая и тропическая зоны, биоценозы которых были близки к современным.

В плейстоценовую эпоху длительное время продолжали существовать протоантропы, но, возможно, уже в позднем плиоцене от каких-либо австралопитековых на территории Восточной Африки произошли настоящие люди, принадлежащие к роду *Номо*. Древнейших их представителей объединяют в группу архантропов, включающую многочисленные подвидовые формы (питекантроп, синантроп и др.) вида человек прямоходящий (*Homo erectus*). Архантропы широко расселились по Земле и отсутствовали лишь в Америке и Антарктиде. Они изготавливали каменные и костяные орудия и уже использовали огонь. В их строении еще сохранялись многие примитивные признаки (покатый лоб, низкий черепной свод, надглазничный валик и др.). Вымерли архантропы около 200 тысяч лет назад, вытесненные новыми более совершенными видами людей (палеоантропами, или неандертальцами, существовавшими 300–335 тыс. лет назад), которые обладали значительно большим объемом головного мозга, более тонкой координацией движений конечностей и более сложной социальной организацией. Вскоре появился и современный человек (неоантроп), принадлежащий к виду *Homo sapiens* (человек разумный)².

Последнее оледенение завершилось 10–12 тыс. лет назад. Потепление климата и таяние ледников резко изменили природную обстановку в области прежней тундростепи: значительно возросли общая влажность воздуха и выпадение осадков, на больших территориях развилась заболоченность почвы, зимой увеличилась высота снежного покрова. Все эти факторы были крайне неблагоприятны для большинства видов животных, входивших в состав мамонтовой фауны, которые были приспособлены к жизни в условиях сухого прохладного климата и малоснежья и оказались перед лицом резких изменений среды обитания. В результате этих изменений мамонтовая фауна как целое прекратила свое существование; из ее состава лишь отдельные виды сумели приспособиться к жизни в современных условиях.

После завершения последнего оледенения Земля вступила в голоценовую эпоху четвертичного периода, когда установился современный облик фауны и флоры. Ныне условия жизни на Земле значительно более суровы, чем на протяжении мезозоя, палеогена и первой половины неогена. В голоцене все сильнее проявляется воздействие человека на всю среду обитания земных организмов. С развитием технической цивилизации деятельность людей стала важнейшим глобальным фактором, активно (но до настоящего времени, к сожалению, в большинстве случаев непродуманно и губительно) преобразующим биосферу Земли.

² О возникновении этого вида см. статью А. В. Маркова в данной хрестоматии. – *Прим. отв. ред.*

Библиография

- Беркнер Л., Маршалл Л. 1966.** Кислород и эволюция. *Земля и вселенная* / Ред. Д. Мартынов и др. М.: Знание.
- Опарин А. И. 1966.** *Возникновение и начальное развитие жизни*. М.: Медицина.
- Спирин А. С. 2001.** Биосинтез белков, мир РНК и происхождение жизни. *Вестник РАН* 71(4): 320–328.

Список рекомендуемой литературы

- Алексеев В. П. 1978.** *Палеоантропология земного шара и формирование человеческих рас*. М.: Наука.
- Афанасьев С. Л. 1987.** *Геохронологическая шкала фанерозоя и проблема геологического времени*. М.: Недра.
- Бернал Д. 1969.** *Возникновение жизни*. М.: Мир.
- Бунак В. В. 1980.** *Род Ното, его возникновение и последующая эволюция*. М.: Наука.
- Друщизн В. В. 1974.** *Палеонтология беспозвоночных*. М.: Изд-во МГУ.
- Жерихин В. В. 1978.** *Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов*. М.: Наука.
- Иванов А. В. 1968.** *Происхождение многоклеточных*. Л.: Наука.
- Иорданский Н. Н. 2001.** *Эволюция жизни*. М.: Academia.
- Кальвин М. 1971.** *Химическая эволюция. Молекулярная эволюция, ведущая к возникновению живых систем на Земле и на других планетах*. М.: Мир.
- Красилов В. А. 1989.** *Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений*. М.: Наука.
- Кэррол Р. 1992.** *Палеонтология и эволюция позвоночных: в 3 т.* М.: Наука.
- Марков А. В. 2011.** *Эволюция человека: в 2 кн.* М.: Астрель.
- Мейен С. В. 1987.** *Основы палеоботаники*. М.: Недра.
- Монин А. С. 1977.** *История Земли*. Л.: Наука.
- Пономаренко А. Г. 2004.** Артроподизация и ее экологические последствия. *Экосистемные перестройки и эволюция биосферы*. Вып. 6, с. 7–22. М.: ПИН.
- Рогинский Я. Я. 1977.** *Проблемы антропогенеза*. 2-е изд. М.: Высшая школа.
- Рутген М. 1973.** *Происхождение жизни*. М.: Мир.
- Симпсон Д. 1983.** *Великолепная изоляция*. М.: Мир.
- Соколов Б. С. 1975.** *Органический мир Земли на пути к фанерозойской дифференциации*. М.
- Татарнинов Л. П. 2006.** *Очерки по эволюции рептилий*. М.: ГЕОС.
- Тахтаджян А. Л. 1970.** *Происхождение и расселение цветковых растений*. Л.: Наука.
- Фокс С., Дозе К. 1975.** *Молекулярная эволюция и возникновение жизни*. М.: Мир.
- Шиманский В. Н., Соловьев А. Н. 1982.** *Рубеж мезозоя и кайнозоя в развитии органического мира*. М.: Наука.