

---

## ЭВОЛЮЦИЯ БИОСФЕРЫ И БИОРАЗНООБРАЗИЯ

### 4. ПАЛЕОЭКОЛОГИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ СООБЩЕСТВ

---

УДК 575.87:591.531.1

## Эволюция фитофагии

**А.Г. Пономаренко**

Палеонтологический институт РАН, Москва

E-mail: [aponom@paleo.ru](mailto:aponom@paleo.ru)

Эволюция взаимоотношений растений с фитофагами популярный ныне, но еще далеко не исследованный предмет. Большую часть истории Земли на ней существовала преимущественно прокариотная биосфера, состоявшая из продуцентов и редуцентов. Евкариоты существовали в качестве минорного компонента и распространялись сначала в планктонных экосистемах. На континентах сосудистые растения начали распространяться после того как беспозвоночные создали примитивные почвы, перерабатывая органику бактериальных матов. На суше детритные цепи преобладают над пастбищными. В палеозое сначала потреблялись генеративные органы сосудистых растений, затем начало увеличиваться потребление соков растений, потребление их зеленой массы сильно увеличивается в кайнозое.

*Ключевые слова:* эволюция, фитофагия.

Взаимоотношения растений и животных привлекают внимание с классических времен и число посвященных им публикаций неслучайно. Большая часть из них посвящено современным животным и растениям, но и взаимоотношения ископаемых форм не обойдены вниманием, особенно в последнее время. Достаточно упомянуть наиболее полный обзор Конрада Лабандейры (Labandeira, 2002), содержащий обширную библиографию. Настоящая работа не претендует на подобную полноту, она посвящена рассмотрению вопросов, относительно которых у меня возникли сомнения в принятой интерпретации. Приводится и наиболее общая картина эволюции фитофагии, поскольку русскоязычная литература по этому вопросу далеко не так богата, как англоязычная.

Прежде всего необходимо определить предмет рассмотрения, хотя на первый взгляд всё кажется однозначным. Однако более пристальное рассмотрение показывает, что это далеко не так. Прежде всего, сам термин «фитофагия» должен переводиться как «поедание растений», однако следует ли сюда относить поедание цианобактерий, являющихся прокариотами, и, тем самым, к растениям не принадлежащих? С другой стороны, вся мортмасса, в том числе и растительного происхождения, перерабатывается редуцентами, которые не считаются фитофагами. Кем же в этом случае являются грибы и насекомые, живущие за счет древесины живого дерева, которая в действительности живой практически не является, не участвуя в обмене веществ и ничем не отличаясь от древесины мертвого ствола? Эти грибы и насекомые фитофаги или редуценты? Палеозойские леса большую часть времени были залиты водой. Представим себе, что падает вайя крупного папоротника или птеридосперма. В воде она способна долгое время жить, следует ли ее относить к мортмассе или биомассе и, соответственно, кем считать поедающих ее

животных? Ведь она довольно долго способна к фотосинтезу и участвует в газообмене. Она может образовывать рубцовую ткань вокруг объединенных мест, поэтому такие повреждения на палеонтологических объектах будут восприниматься как прижизненные, ничем не отличающейся от поврежденных листьев на самом растении.

Представляется целесообразным считать **фитофагами** любые организмы, живущие за счет фотосинтетиков (продуцентов) и прокариотической и эукариотической природы, понимая, что встречаются некоторые особые случаи, вроде описанных выше или питания за счет бесхлорофилльных паразитических растений. Следует принимать во внимание, что разные фитофаги могут существенно отличаться по своим потребностям и разные растения существенно различны в качестве пищевого ресурса. Даже разные возрастные стадии одного и того же животного могут существенно отличаться по требованиям к пище. Малоподвижным и растущим организмам нужно больше пластических веществ, белков, из которых они строят свое тело. Животные с активным образом жизни нуждаются в повышенном содержании энергоресурсов — полисахаридов и жиров. Так, малоподвижные сосущие насекомые, питающиеся бедным белком и богатым сахарами соком растений, почти не используют сахара и выбрасывают их из кишечника. Наоборот, большинство активно летающих насекомых поглощает богатый сахарами нектар и часто не использует никакой другой пищи. Наземные растения с точки зрения их пищевой ценности резко отличаются от водных. Водные растения состоят преимущественно из белка протоплазмы, они могут быть весьма полно преобразованы в биомассу фитофагов. Совсем иное дело наземные растения. Основная часть их биомассы состоит из полисахаридов — лигнина и целлюлозы. Поэтому их использование фитофагами затруднено. Таким образом, фитофаги оказываются существенно разными и растения как пищевой ресурс также существенно различны.

Однако этим терминологические сложности не ограничиваются. В англоязычной литературе термин «herbivorous» применяется как синоним фитофага вообще, хотя питание травой достаточно сильно отличается от питания листьями деревьев. Этот термин употребляется даже для характеристик экосистем палеозоя и мезозоя, когда травы вовсе не было. Поэтому нужно определить отдельные виды фитофагии, но и здесь следует помнить, что границы между разными видами вряд ли удастся сделать абсолютными. Сначала следует отделить случаи, когда продуцент поглощается целиком. Это наиболее характерно для водных экосистем, где консумент, как правило, много крупнее продуцента. Изредка такие случаи встречаются и на суше, например при питании позвоночных травянистыми растениями, выдерживаемыми из почвы. Важной особенностью такого способа питания является то, что консумент выступает здесь как фактор эволюции и регулятор численности продуцента, препятствуя переэксплуатации ресурса. Такой способ питания можно назвать **голофагическим**. Далее следует выделить питание зелеными частями растений. Здесь консумент также влияет на плотность популяции и состояние экосистемы в целом, снижая продукционные возможности, что может привести к конкурентному вытеснению экосистемы соседней. Важны способность растения к восстановлению и состав фотосинтезирующего органа. У споровых и голосеменных листья содержат много целлюлозы, питание ими мало чем отличается от потребления мортмассы, и консументу нужно потребить значительный объем зеленой массы ради получения необходимого количества белка. Листья гнетовых и покрытосеменных гораздо богаче белком и быстрее восстанавливаются после объедания. Получение одного и того же количества белка принесет в среднем гораздо меньше вреда покрытосеменным по сравнению с голосеменными. Еще меньше страдают травянистые растения, особенно злаки. Способ питания фотосинтезирующими частями растений можно называть **филлофаги-**

ей, независимо от того, являются ли такие части растений листьями. С филлофагией наиболее сходна **ризофагия** т.е. питание корнями, но здесь мы почти не имеем каких-либо палеонтологических свидетельств, так что ниже ризофагия не рассматривается. Особым видом фитофагии является **лимфофагия** — высасывание жидкостей с помощью разнообразных сосущих аппаратов. Может высасываться содержимое клеток, когда консумент получает все ее содержимое, оставляя трудно усваиваемую стенку, соки из сосудов, флоэмы и ксилемы, последние гораздо беднее; часто потребитель извлекает почти исключительно белок, выбрасывая остальное вместе с сахарами; в палеозое весьма распространенным было высасывание незрелых семезачатков; наконец, в позднем мезозое и кайнозое весьма распространенным стало высасывание нектара, специально производимого растениями для привлечения опылителей. Затраты на производство нектара могут достигать 10% всех затрат на размножение. При этом способе питания растения, как правило, повреждаются намного меньше. Наконец, возможно преимущественное или полное питание генеративными органами растений, которое можно назвать **гименофагией**. Этот способ питания очень выгоден для консумента, поскольку эмбриональные ткани этих органов гораздо ближе по составу к клеткам животных. Растения довольно легко мирятся с таким способом потребления, получая услуги опылителей и разносчиков спор. У насекомых такой способ питания был особенно распространенным в палеозое и мезозое, у позвоночных — в кайнозое.

На суше однако главными потребителями растений выступают **детритофаги**, потребители мортмассы (Shurin et al, 2006). Сюда следует относить и потребителей древесины живых деревьев, ведь деревья состоят в основном из так называемой «не дышащей биомассы», ничем в сущности от мортмассы не отличающейся. Экосистема заинтересована в возможно более быстрой переработке мортмассы и возвращении биогеоценоза в круговорот. В современных водных экосистемах переработка мортмассы осуществляется в основном голофагами, в древних акваториях преимущественно в основном работали сульфаторедукторы. Ныне моря и многие континентальные водоемы олиготрофны, в палеозое и мезозое часто были евтрофными и аноксигенными. Переработка мортмассы на суше затруднена тем, что лигнин и целлюлоза имеют дефицит азота. В ее переработке весьма важна роль деструкторов, измельчающих растительные остатки и многократно увеличивающих площадь, доступную воздействию грибов и бактерий, в том числе и азотофиксирующих.

Далее следует рассмотреть вопрос о том, для чего вообще экосистеме нужны растительноядные животные, почему она позволяет изъятие биомассы консументами, не ограничиваясь продуцентами, создающими биомассу, и редуцентами, ее перерабатывающими. Ведь уже в глубоком докембрии возникает весьма совершенное образование - водорослево-бактериальный мат, состоящий из тесно взаимодействующих продуцентов и редуцентов и вроде бы вполне обходящийся без консументов. Полезность и даже необходимость в экосистеме редуцентов несомненна, но полезность для экосистемы потребления зеленой фотосинтезирующей массы требует специального объяснения. Тем не менее, эволюция пошла в сторону все большей и большей роли в экосистемах консументов, выстроенных в несколько порядков. Следует полагать, что консументы биомассы имеют в экосистемах весьма важную роль, за что экосистема их и содержит. Экосистемы с потребителями живого вещества оказываются лучше, устойчивее, чем без них. И это несмотря на то, что потребители живого вещества обходятся экосистеме недешево. Особенно это касается высших трофических уровней. Поскольку биомасса на каждом трофическом уровне меняется примерно на порядок (Odum, 1971), существование даже незначительного по биомассе высшего трофического уровня с неизбежностью требует

на несколько порядков большей биомассы продуцентов, обеспечивающих их существование. Ролей, которые играют в экосистеме потребители живого вещества, в первую очередь две: они увеличивают устойчивость экосистемы за счет разделения центров продукции и центров дыхания и осуществляют регуляцию плотности популяции. Первое есть один из важнейших способов поддержания устойчивости биогеохимических круговоротов (Маргалеф, 1992), второй также снижает безвозвратные потери органики в ходе круговорота.

Огромное значение прокариотических организмов в функционировании биосферы Земли общеизвестно и не требует специального рассмотрения. Далекое не столь однозначно наши знания об эволюции этой роли. Из более простого строения прокариот обычно делается вывод об их первичности, о происхождении от них эукариот путем симбиогенеза и, следовательно, о существовании первичной чисто прокариотической биосферы. Однако, первичность далеко не однозначно следует из примитивности. Существуют же еще более примитивные организмы — вирусы, но паразитический образ жизни доказывает вторичность их простоты. Надо же было им на ком-то паразитировать! Конечно, происхождение прокариот от эукариот маловероятно, слишком разнообразна биохимия прокариот, но гипотеза об их независимом возникновении от протобионтов должна быть принята к рассмотрению. Действительно, с симбиогенетическим происхождением эукариот далеко не все благополучно. Органеллы эукариот обычно производят из «захваченных» прокариот, но захватить могут только эукариоты, способные к голозойному питанию. Прокариоты этого сделать не могут. Симбиотический путь усложнения организации, тем самым, открыт только для эукариот. Вполне может оказаться, что какие-то первичные эукариоты, способные к голозойному питанию за счет манипулирования стенкой тела, существовали столь же давно, как и прокариоты современного типа. Во всяком случае, палеонтология дает все больше данных в пользу такого предположения (Bridgewater et al., 1981; Buick, 1991; Han, Runnegar, 1992; Brocks et al., 1999, Розанов, 2003; Сергеев В.Н., Ли Сень-джо, 2006).

Близкое время возникновения еще не означает, что роль про- и эукариот в функционировании экосистем сразу стала подобной современной. Действительно, большую часть истории Земли экосистемы были преимущественно прокариотическими, и роль прокариот становилась тем значительнее, чем глубже мы погружаемся в геологическую историю. При этом биосфера Земли достаточно долго оставалась преимущественно прокариотической и во времена, когда существование эукариот представляется доказанным. Возникает вопрос, почему эукариоты столь долго не ограничивали деятельность прокариот теми же рамками, что в современной биосфере? В первую очередь это относится к продуцентам и особенно к фотосинтетикам, эксплуатирующим неисчерпаемый ресурс энергии - солнечный свет. Эукариоты оставили современным фотосинтезирующим прокариотам, за исключением океанической микробной петли, одни лишь неудобья - пересольные лагуны и водоемы с неустойчивым режимом, в остальные биотопы прокариотические фотосинтетики не допускаются. В то же время известно, что в позднем протерозое, когда уже заведомо существовали эукариоты, строматолиты, постройки прокариотических водорослей, занимали гигантские площади в мелководной зоне, наиболее удобной для жизни фотосинтетиков. В фанерозое постройки цианобактерий сохраняются почти исключительно в континентальных водоемах, но и здесь их распространенность резко уменьшается в кайнозое. Таким образом, можно констатировать постепенное сокращение ценообразующей роли фотосинтезирующих прокариот и увеличение таковой эукариот. Происходит это потому, что прокариотические экосистемы имеют целый ряд свойств, не позволяющих им сводить балансы биогеохимических круговоротов без

весьма значительных потерь. В то же время общий объем производимой прокариотами экосистемной работы, по-видимому, даже увеличивается за счет редуцентов, разлагающих вместе с грибами огромные массы органики, производимой фотосинтезирующими эвкариотами и возвращающих биогены в биотический круговорот.

Пространственная организация про- и эвкариотических биосфер различна. Прокариотическая биосфера не поднимается над поверхностью лито- и гидросферы, образуя лишь одноклеточный слой или многоклеточный мат толщиной в несколько сантиметров, но глубоко проникает в литосферу. Эвкариотическая биосфера покрывает поверхность литосферы толстым слоем, совершенно осваивает гидросферу, но слабо простирается вглубь литосферы. Эта разница связана в первую очередь с существенно разными размерами про- и эвкариот. За счет непосредственного клеточного взаимодействия эвкариоты способны создавать макромерные многоклеточные организмы. Разница в пространственной организации приводит к существенно разной продукции фотосинтетиков в про- и эвкариотической биосферах, при практически равной удельной продукции прокариотических матов максимальная продукция на единицу площади территории у эвкариот несравненно выше. Подобные отношения существуют и в гидросфере. Прокариотические фотосинтетики здесь состоят из планктонных организмов, сосредоточенных в довольно тонком слое под поверхностью воды и в совсем тонком бентосном слое. Здесь также продукция не может быть очень высокой.

Средняя продукция в прокариотических системах не может быть высокой еще и потому, что при отсутствии регулирующей роли консументов, поддерживающих оптимальную плотность популяции, неизбежны резкие ее колебания, приводящие к катастрофическим снижениям биомассы и выводу части неокисленной органики за пределы экосистемы. Опасность таких колебаний и заставляет экосистему не ограничиваться продуцентами, создающими биомассу, и редуцентами, перерабатывающими мортмассу. В ходе эволюции увеличивалось значение в экосистемах консументов, выстроенных в несколько порядков.

Будучи осмотрофами, прокариоты не могут выступать в роли совершенного регулятора плотности популяции других прокариот из-за невозможности индивидуального выбора жертв. Они будут действовать на все окружение сразу, радиус воздействия невелик, и место действия мало изменчиво из-за ограниченности возможностей передвижения. Поэтому высока вероятность гибели и регулируемых и регулятора, устойчивость всей системы не повышается. Таким образом, лучше не называть хищными даже бактерий, нападающих на других живых прокариот. Недаром такой образ жизни остался мало распространенным. Как регулятор плотности прокариот могут выступать бактериофаги, но и они плохие регуляторы из-за отсутствия у них способности к активному движению. Эти же факторы — осмотрофное питание и ограниченность передвижения — не позволяют прокариотам организовать существенное разделение центров продукции и дыхания. Продуценты и редуценты прокариотических экосистем обязательно должны быть близко расположенными в пространстве. Недаром они так склонны организовывать водорослево-бактериальные маты, где продуценты и редуценты фактически соединены в симбионтный организм. Слаборегулируемые и низкоустойчивые прокариотические экосистемы, не умея предотвращать вредные воздействия, очень быстро восстанавливаются при наступлении благоприятных условий (экспелеренты, г-отобранные организмы). Поэтому прокариотические экосистемы должны препятствовать появлению или, во всяком случае, заметной деятельности макроорганизмов, которые могли бы выступать в качестве регуляторов. Прокариотический экосистеме просто незачем тратить на их содержание. Кроме того, при любой кризисной ситуации в преимущественно прока-

риотической экосистеме, где макроорганизмы будут присутствовать в виде минорного элемента, последние будут гибнуть в первую очередь. Сильные колебания плотности популяции «выметают» из такой системы макроскопические организмы. Это должно сильно растягивать время между появлением эвкариотических и метазойных организмов или, во всяком случае, приобретением последними существенной экологической роли, что мы и видим в геологической истории. В прокариотических экосистемах хищники не только не нужны, но и вредны. Недаром и ныне преимущественно прокариотические и преимущественно эвкариотические водорослевые маты существуют практически отдельно, и первые из них почти не заселяются животными, в том числе и столь вездесущими, как насекомые.

Ныне единственной экосистемой, включающей прокариотических фотосинтетиков - нано- и пикопланктон и протозойных консументов является так называемая микробная петля - сообщество, поддерживаемое совершенным выеданием в олиготрофном состоянии. В фотической зоне, по-видимому, вообще невозможно обеспечить хотя бы частичное закливание биогенов только за счет прокариот-редуцентов, без участия каких бы то ни было фильтраторов. Необходимо какое-то концентрирование мортмассы на дне или поверхностях раздела водных масс - слое скачка. До возникновения сообществ типа микробной петли существовали только такие экосистемы, основанные на планктонных фотосинтетиках. С их возникновением появляются экосистемы, способные осуществлять биогенный круговорот в фотической зоне и соответственно значительно повышать продуктивность и устойчивость экосистем. Представляется, что именно планктонные экосистемы оказались тем местом, где возможно взаимодействие между прокариотическими фотосинтетиками и эвкариотическими консументами, где эволюция эвкариотических организмов оказалась разрешенной.

Ситуация в планктонных экосистемах оказывается существенно отличной. В отличие от матов и даже плавающих агрегатов, они практически не могут быть организованы на чисто прокариотической основе из-за сложности организации осмотрофного питания в достаточно дисперсной экосистеме. Неизбежными становятся резкие колебания плотности популяции, перепотребление биогенов, массовая гибель, значительная потеря органики из-за высокого отношения поверхности к объему, расходу кислорода на ее окисление, причем эти процессы шли с положительной обратной связью. Здесь необходимо включение эвкариотических консументов с голозойным питанием, способных осуществлять регуляцию плотности популяции. Действительно, из геологической истории мы знаем, что в планктонных экосистемах организмы, принимаемые за эвкариот, появляются раньше и в большем числе. Создается новое экологическое образование — микробная петля. Ранняя история взаимоотношений фитопланктона и зоопланктона была рассмотрена М.Б. Бурзиным (1994) и Н. Баттерфилдом (Butterfield, 1997, 2001). В кембрии возникшие членистоногие фильтраторы начинают довольно активно потреблять планктон и регулировать плотность популяции. Артроподизация пелагиали вела к увеличению объема фотической зоны, увеличению продукции и значительно большей равномерности ее потребления за счет пеллетного транспорта (Пономаренко, 2004). В связи с повышением устойчивости морских экосистем разнообразие организмов увеличилось не менее чем на порядок. В ордовике главными пелагическими фильтраторами стали граптолиты, и повышение устойчивости экосистем увеличило разнообразие в несколько раз. Неясно, кто был основным фильтратором после вымирания граптолитов, но, судя по распространенности аноксических явлений в позднем палеозое и мезозое, они вряд ли были совершенными. Ныне роль главных фильтраторов перешла к ракообразным, в первую очередь к копеподам и евфаузидам. Эта палеосукцессия сопровождалась увеличением

объема пригодного для обитания объема воды как за счет увеличения глубины фотической зоны, так и за счет увеличения возможности донного обитания, в том числе и для инфавны.

Регулирование плотности популяции происходит благодаря сложной иерархической системе воздействий, но все они объединяются одной общей чертой - регулирование осуществляется за счет изъятия части биомассы экосистемы или препятствием ее появлению, что мало отличается от первого, так как в обоих случаях результатом будет снижение числа размножающихся особей и уменьшение темпа нарастания биомассы. Это уменьшение будет тем большим, чем больше сам темп нарастания биомассы, чем больше плотность популяции. Никаких иных способов регулирования не существует. Безудержно размножаясь в геометрической прогрессии, компоненты экосистемы могут произвести больше мортмассы, чем в состоянии переработать редуценты. Особенно большим избыток мортмассы может быть в случае массовой гибели при катастрофической переэксплуатации ресурсов. Экосистема старается уменьшить мортмассу, так как при невозможности ее переработки редуцентами значительная часть биогенов и свободной энергии в виде восстановленного углерода неизбежно уйдет за пределы экосистемы. Еще вреднее избыток мортмассы в экосистемах с ограниченным притоком кислорода. Здесь избыток мортмассы оттапливает ее переработку, и наиболее совершенные оксифильные редуценты перестают работать, пока избыточная мортмасса не будет захоронена в осадках. Если же совершенных конкурентов близко не окажется, то и весьма несовершенная система сможет существовать как угодно долго. Возможно, что именно в этом может содержаться объяснение известного противоречия между ранним появлением эвкариот и длительным сохранением прокариотической биосферы, где эвкариоты присутствовали только в виде минорного компонента главным образом в планктоне (Розанов, 2003). Весьма показательным, что и в бентических сообществах, существовавших в фотической зоне обширных мелководий, не происходит вытеснение прокариотических экосистем эвкариотическими, хотя, кажется, ничто не препятствует макроводорослям вытеснять маты, перехватывая весьма дефицитный в водных экосистемах свет. На то, с какой скоростью может происходить такой процесс, указывает быстрое распространение морских трав после возникновения в середине мела покрытосеменных растений. Эта смена происходила уже внутри эвкариотического мира. Преимущественно прокариотический мир продолжает существовать вплоть до «Великой Агрономической Революции», положившей ему предел за счет деятельности более совершенных фильтрационных систем (Butterfield, 1997, 2001; Пономаренко, 2004). В дальнейшем характер биотических отношений зависел не столько от совершенства самой биотической организации, сколько от возможностей, предоставляемых биоте строением водной массы мирового океана, зависящей от термогалинной циркуляционной системы. При «теплой биосфере», когда доминировал галинный компонент и широко распространялась аноксия, экосистема океана в известной степени частично возвращалась к дофанерозойской организации. При «холодной биосфере» с возникновением психросферы океан становился в большей степени олиготрофным с совершенным выеданием и большим развитием донной, в том числе и глубоководной, биоты. Подобным образом действовали и биотические кризисы. В кризисной ситуации появлялась низкоразнообразная, в значительной степени микробная, биота, с окончанием кризиса восстанавливались более разнообразные олиготрофные экосистемы. На эти колебания накладывалось воздействие поступательного процесса изменения условий выветривания, эрозии и седиментации на континентах, связанного с эволюцией наземной флоры, поскольку морская биота по образному выражению Хелен Таппан, «сидит за солью» (Тарпан, 1968), завися от поступления биогенов с континентальным стоком.

Рассмотрим теперь эволюцию биотического круговорота на континентах. Если обратиться к учебникам, то можно подумать, что выход жизни на сушу произошел в девоне с появлением сосудистых растений и четвероногих позвоночных. В действительности жизнь на суше существовала столько же, сколько существовала суша, то есть с ядер микроконтинентов в глубоком архее. По большей части это были биопленки на твердых субстратах и водорослево-бактериальные маты на плоских, заливаемых водой поверхностях. По-видимому, довольно рано появились эвкариотические одноклеточные водоросли и грибы, но основную биомассу суши, как и в море, долгое время составляли прокариоты.

Ландшафт первичной суши сильно отличался от современного. Даже если не принимать во внимание возможную меньшую высоту рельефа из-за меньшей толщины континентальной коры, рельеф должен был быть более плоским из-за сильной эрозии в отсутствие растительного покрова. По той же причине химическое выветривание должно было быть слабее, а физическое, наоборот, сильнее. Наклонные рыхлые субстраты отсутствовали, быстро смываемые плащевым стоком. Ныне сильная эрозия возникает только на пахотных землях, в природе она сдерживается растениями. Наиболее яркие примеры природных эродированных ландшафтов можно ныне видеть в пустынях, но и там эрозия намного слабее, так как пустыни возникают из-за дефицита осадков. В общем, ныне эрозия обратна пропорциональна количеству осадков. В древности эродированные ландшафты должны были возникать и при самом высоком уровне осадков, степень эрозии была прямо пропорциональна количеству осадков. Из-за того же отсутствия растительности постоянной речной сети не было, и доминировал плащевой сток. Реки не имели сформированных русел, преобладали «блуждающие реки». Разгрузка потоков, часто имевших характер селей, могла происходить практически в любом месте. В результате смыва наклонных рыхлых субстратов ландшафт становился корытообразным – широкие плоские равнины, занятые «равнинным пролювием», тянувшиеся на десятки и сотни километров от моря к горам, и почти вертикальные останцы голых коренных пород. Осадки перемывались стоком и приливными волнами, равномерно распределяясь на больших площадях, так что мощность осадков была невелика, несмотря на выветривание и эрозию. Именно эта почти горизонтальная поверхность и была занята водорослево-бактериальным матом.

Водорослево-бактериальные маты беззащитны против их захоронения пелитовым материалом, что неизбежно при высокой мутности воды из-за сильной эрозии. Мат в целом погибал, но легко восстанавливался за счет выхода на поверхность подвижных фотосинтетиков типа *Microcoleus* и самосборки, поскольку и другие его компоненты были легко расселяющимися и быстро размножающимися эксплорентами. Захороненное органическое вещество перерабатывалось бактериями-редуцентами и грибами или обугливалось и сохранялось в виде лигнитов. При этом не возникала почва как достаточно гомогенная биокосная система. Минеральные прослойки препятствовали доступу кислорода к органике и снижали возможность работы редуцентов. Положение изменилось с появлением олигохет, унираммийных членистоногих (эвтикарциноидов, архидесмид, кампекаррид, ногохвосток) и клещеобразных хелицероных. Они начали перерабатывать органику матов, перемешивая ее с продуктами выветривания, и придавали прапочве скважинность, снабжая ее кислородом. Древнейшие возникшие таким способом прапочвы с ходами известны из отложений верхнего ордовика (Retallack, Feakes, 1987). К позднему силуру уже складывается близкий к современному почвенный коадаптивный комплекс, включающий высокоспециализированных хищников — многоножек и хелицероных (Jeram et al., 1990). Быстрому развитию почвообитающих и почвообразующих животных спо-



собствовало то, что органика матов не включала столь большого количества труднорастворимых высокополимерных углеводов, как органическое вещество сосудистых растений и легко усваивалась животными.

Ранним этапам существования на суше растений посвящено несравненно больше работ, чем животным. Содержательный обзор знаний о ранних растениях был опубликован П. Кенриком и П. Крейном (Kenrick, Crane, 1997). Первыми (ордовик-ранний силур) появляются тетрады спор, принадлежавших, скорее всего, печеночникам. Наиболее вероятными их предками были колеохетовые харовые водоросли. Макроостатки этих растений неизвестны, скорее всего, они возникли на суше (Мейен, 1992). Можно предполагать, что сначала началось распространение высших растений на твердые субстраты и освоение растениями рыхлых наклонных, лишь потом проптеридофиты постепенно начали вытеснять маты с горизонтальных заливаемых поверхностей. Печеночники могут довольно успешно сдерживать эрозию, плотно прирастая ризоидами к субстрату по всему таллону. В конце силура начинается активное вытеснение водорослево-бактериальных матов с их прежних местообитаний в экологические неудобья. Массовое появление в захоронениях макроостатков проптеридофитов, тем самым, означает не «выход растений на сушу», а, наоборот, переселение их в водоемы. К этому времени почвенная биота, состоявшая из бактерий, протозоев (раковинные амебы), грибов и беспозвоночных (олигохеты, эвтикарциноиды, «многоножки», включая олигомерных, клещи и другие паукообразные), была уже практически сформирована. Почвообразовательный процесс заметно ускорился. Наконец, в раннем девоне сосудистые растения заняли практически все местообитания водорослево-бактериальных матов. С распространением сосудистых растений в экосистемах увеличилось производство трудно разложимого детрита — целлюлозы и лигнина, условия существования почвенной фауны стали более стабильными за счет их медленной переработки. Использование высокополимерных полисахаридов было очень важным, строя из них стенки клеток, в первую очередь сосудов, растения решали сразу две главные проблемы наземного существования — транспорт воды и биогенов к фотосинтезирующим органам и сохранение формы в мире с действием силы тяжести. Фотосинтезирующая часть экосистемы стала трехмерной, что резко увеличило ее продукционные возможности. Столь характерный для наземных экосистем круговорот вещества и энергии с сильным преобладанием детритных цепей над пастбищными (Shurin et al., 2006) начал складываться уже в это время.

С появлением сосудистых растений возникли значительные трудности и для фитофагов и для детритофагов — биомасса растений гораздо беднее белком, чем биомасса животных. Фитофагия на сосудистых растениях мало отличается от детритофагии ввиду сходства состава их биомассы и возникающей после смерти мортмассы. Фитофаги, а это достаточно долго были беспозвоночные, приспособились к питанию главным образом богатыми протеином эмбриональными тканями — спорофиллами, незрелыми спорами, а затем семязачатками. Споры и пыльца — почти единственное содержание кишечника, которое удается найти у насекомых палеофита и мезофита. Остатки спорофиллов встречаются реже. По-видимому, они быстрее перевариваются, а стойкие оболочки миоспор сохраняются гораздо лучше.

Зеленые части споровых и голосеменных растений должны были потребляться слабо, в них так много скелетных элементов, что фитофаг для получения заметного количества протеина должен был бы переработать огромный объем зеленой массы. Это приводит к очень сильному повреждению растительности, что мы и видим ныне, когда голосеменные растения гораздо быстрее гибнут от объедания растительноядными насекомыми, чем покрытосеменные. В позднем палеофите и мезофите мы довольно редко

видим объедание листьев, если сравнить частоту этого повреждения с другими, такими как, например, галлы. Уже на самых ранних ступенях развития наземной растительности можно видеть повреждения мезенхимы стволов, но не описано повреждений наружной фотосинтезирующей ткани. Лишь в фитоориктоценозах позднего карбона и ранней перми мы встречаемся с массовым объеданием листьев, главным образом птеридоспермов (Beck, Labandeira, 1998). Однако оно не сопровождается массовым распространением насекомых фитофагов с грызущим ротовым аппаратом. В позднем карбоне насекомые с сосущим ротовым аппаратом составляют половину всех насекомых, так что листогрызущие насекомые никак не могут иметь сравнимое с ними обилие, как это имеет место ныне. Зато в это время необыкновенно обильны «многоножки». В поздней перми обилие «многоножек» сокращается, и одновременно падает обилие поврежденных листьев. Есть основание предполагать, что эти «многоножки», включая и гигантских артроплевру, были амфибиотическими или даже водными формами (Hoffman, 1969). По-видимому, именно они объедали упавшие в воду вайи птеридоспермов, которые могли долго сохраняться живыми и даже образовывать каллус на месте объедания. Объедания листьев еще достаточно обильны в триасе (Scott et al, 2004), но становятся исключительно редкими в юре и раннем мелу. Так, в обширных палеоботанических коллекциях из известного верхнеюрского местонахождения Каратау, несмотря на специальные поиски, не удалось найти объеденных листьев беннеттитов и гирмерелловых (Д. Василенко, личное сообщение), хотя кусочки листьев последних были найдены в кишечнике двух насекомых. По-видимому, объедание, хотя и имело место, было весьма незначительным и не могло существенно повреждать растительности. Фитоценозы не могли позволить значительное объедание: если в них появлялся активный филлофаг, они погибали. Маловероятно и существенное потребление наземной растительности палеозойскими и мезозойскими позвоночными. Их зубы совершенно не приспособлены для откусывания, а тем более для пережевывания веток голосеменных, которые им пришлось бы поедать в огромном количестве и, чтобы получить значительную массу за разумное время, пришлось бы глотать их целиком. Пережевывание такой массы целлюлозы невозможно без участия симбионтов, но для них она должна быть мелко пережевана, чего не позволяют щечные зубы этих рептилий. Не следует надеяться и на гастролиты: соединение в одном и том же месте мельницы и ферментера вряд ли было бы целесообразным изобретением. Странным образом, специалисты по динозаврам не обращают внимания на эти несоответствия. Игуанодон назван так за сходство зубов с зубами ящерицы игуаны. Игуана откусывает маленькие кусочки мягких листьев, а что мог откусывать своими зубами громадный игуанодон? Представляется, что единственной доступной для них пищей были плавающие водные агрегаты из мягкой водяной растительности, насыщенные разнообразным населением из мелких рыб и беспозвоночных: моллюсков, ракообразных, насекомых. Копролиты этих динозавров фосфатизированы, а не обуглены, как копролиты растительных млекопитающих. Так что картины жизни динозавров, которые можно видеть при «Прогулках с динозаврами», представляются невозможными. Кстати, и навозники в это время отсутствовали; по свидетельству лучшего специалиста по мезозойским скарабеидам Г.В. Николаева (личное сообщение), все они были детритофагами.

С распространением покрытосеменных обилие объеденных листьев резко возрастает. Так, в туронском местонахождении Кзыл-Джар минировано большинство листьев платановых. Филлофагам теперь для развития нужно было меньшее количество более богатых протеином листьев, да и возобновлялась листва после объедания гораздо быстрее. Ныне покрытосеменные деревья не гибнут даже после неоднократных объеданий. В позднем мелу число семейств насекомых-филлофагов увеличивается и начинает догонять

число семейств лимфофагов. Изменяется и зубная система динозавров. Зубные батареи гадрозавров и рогатых динозавров состоят из сотен плотно пригнанных друг к другу зубов, их наружная эмаль образует гребешки, похожие на пластинки слоновьих зубов. Эти образования уже вполне пригодны для переработки высокоабразивной пищи, что мы и видим по копролитам гадрозавров (Chin, Gill, 1996). Они состоят из измельченных кусочков древесины болотных кипарисов. Однако было бы преждевременным думать, что это была основная пища гадрозавров. Клеточная структура древесины практически не изменена. Скорее, основной пищей этих динозавров были травянистые водные и приводные покрытосеменные, которые переварились, а сохранились попавшие вместе с ними ветки деревьев. Именно для болотных кипарисов весьма высока вероятность попадания вместе с другой болотной растительностью. Характерно, что нет древесины покрытосеменных. Если бы гадрозавры питались в основном ветвями деревьев, они бы, конечно, не пренебрегали и покрытосеменными. Под копролитами этих динозавров найдены норки навозников, заполненные более мелкими кусочками древесины, чем в основной массе копролита. Интересно, навозники отбирали для своих личинок более мелкие кусочки или дожевывали их? Ни то, ни другое не делают современные навозники. В конце мела значительно возрастает обилие жуков листоедов, особенно связанных с водно-болотной растительностью донации. Семейство листоедов существует с поздней юры, но, судя по экологии ближайших современных родственников, юрские «листоеды» не были филлофагами, а заселяли пахикаульные стволы саговников.

Процент поврежденных листьев еще более возрастает в начале палеогена (Д. Василенко, личное сообщение), вопреки утверждению К. Лабандейры (Labandeira, 2000) о его резком падении в ходе мел-палеогенового биотического кризиса. В течение палеогена и у насекомых и у позвоночных шло в основном «качественное» развитие фитофагии — появлялись все новые группы фитофагов, но их общее обилие росло относительно мало. У насекомых филлофагии еще заметно отставали по семейственному обилию от лимфофагов. Низкий уровень фитофагии можно почувствовать по обилию и разнообразию высших трофических уровней. Для позвоночных было сформулировано представление о «дефиците хищников», в качестве которых выступали неспециализированные млекопитающиеся и нелетающие птицы (Раутиан, Каландадзе, 1995). «Дефицит» связывался с трудностью создания совершенного хищника. Более вероятным представляется ситуация, когда доступная продукция растительности и, соответственно, консументов первого порядка просто недостаточна для поддержания существования специализированных высокопродвинутых хищников, для таких экосистем лучше подходят малоспециализированные формы.

Значительный подъем фитофагии произошел в конце палеогена-начале неогена с распространением открытых ландшафтов и злаковников. Злаки, способные быстро отрастать после засыхания надземной части в неблагоприятных условиях, особенно «подходят» для потребления и насекомыми и позвоночными, в данном случае млекопитающими. Распространение злаковников устанавливается по распространению семян злаков в семенных тафофлорах, а высокую продукцию можно оценить для насекомых по распространению саранчевых, бабочек и их хищников и паразитов. Среди позвоночных распространяются продвинутые копытные и лучшие за всю историю земли хищники — собаки и кошки. На то же указывают многочисленные находки навозников и их шаров. Интересно, что в Южной Америке, где, как считают, злаковники распространились раньше, существенно раньше появляются и окаменевшие навозные шары.

Питание жидким содержимым характерно, главным образом, для беспозвоночных. Высасывание клеток олигомерными многоножками-коллемболами и клещами началось,

скорее всего, еще до появления сосудистых растений и продолжалось далее на протяжении всей истории наземной биоты, когда к ним присоединились некоторые насекомые, роль его в дальнейшем сократилась. В позднем карбоне и ранней перми палеодиктиоптерные насекомые высасывали семязачатки и споры, оставляя следы проколов. В перми появляются потребители содержимого сосудов, число их семейств быстро достигает современного. Многие такие насекомые переходят к практически неподвижному образу жизни, когда энергетические вещества, сахара, почти не нужны. Они выбрасывают их, оставляя лишь белок. Сахар подбирают активные, нуждающиеся в источнике энергии муравьи, которые начинают охранять сосущих насекомых — тлей, псиллид и цикадок — от хищников. В результате сосущие размножаются безудержно, и наносимый ими растениям вред становится весьма существенным. Уже в перми некоторые растения становятся энтомофильными, привлекая насекомых к переносу пыльцы и, возможно, начиная выделять нектар, но массовый характер энтомофилия приобретает в конце юры — начале мела, значительно увеличиваясь в ходе эволюции цветковых растений. Нектар потребляется и некоторыми позвоночными, но их роль сильно уступает таковой насекомых.

Гименофагия возникает на самых ранних стадиях эволюции сосудистых растений. Уже в девоне известны копролиты со спорами риниофитов, в копролитах из карбона больше спорангиальных тканей, чем вегетативных (Labandeira, 2002), в перми пыльца была найдена в кишечном тракте разнообразных насекомых (Rasnitsyn, Krassilov, 1996). Считается, что генеративные органы растений были первичной диетой насекомых и сама их способность к полету возникла в ходе обеспечения такого способа питания. Оболочки спор и пыльцы весьма устойчивы, степень их сохранности мало отличается в передних и задних отделах кишечника, так что многие мiosпоры могли проходить через него неповрежденными, а насекомые оказывались их распространителями. Уже говорилось, что насекомым гораздо удобнее питаться тканями спорофиллов, чем стойкими пыльцевыми зернами, к тому же не слишком богатыми столь нужным белком. Такой способ питания оказался характерным для удивительно многих пермских и мезозойских насекомых (Rasnitsyn, Krassilov, 1996). Пыльца была найдена в кишечнике насекомых, которых ранее никому не приходило в голову считать палинофагами. Большинство из них не имели очевидных морфологических приспособлений к палинофагии. Специализированные палинофаги довольно редки в перми, но становятся гораздо чаще в конце юры. С перми насекомые начинают откладывать яйца в стробилы голосеменных, обеспеченная питанием личинка дезэмбрионируется, выходит на все более ранней стадии эмбриогенеза, появляются насекомые с полным превращением, к которым принадлежит подавляющее большинство видов современной биоты. Правда, реально стробилы со следами питания жуков известны только из мела, но можно не сомневаться в том, что такой тип питания возник намного раньше.

Роль детритофагов на ранних этапах развития жизни на Земле освещена ранее. Уже для нижнедевонских захоронений характерно значительное увеличение числа и разнообразия детритофагов, в первую очередь ногохвосток и клещей. С возникновением в начале перми жуков увеличивается роль насекомых в разложении древесины. Жуки действуют вместе с грибами и приобретают специальные органы для переноса грибницы. В конце концов они начинают заражать грибами и живые деревья. В конце юры появляются жуки-златки, способные жить на живых деревьях, переработка древесины и круговорот вещества ускоряются. К тому времени, когда дерево погибает, его древесина оказывается уже источенной ходами жуков, что сильно облегчает ее переработку грибами. Важнейшую роль играют черви, многоножки и насекомые в измельчении и переработке листового опада. Без них опад превращается в плотную массу, на которую

почти не могут воздействовать грибы и бактерии. Фактически фитодетритофагами являются и навозники, перерабатывающие недопереваренные позвоночными растительные остатки. Их важная роль хорошо была показана «экспериментом», поставленным в Австралии. Специализированные на сумчатых нативные навозники не смогли перерабатывать навоз европейского скота, навоз высохал и не удобрял пастбищ, пришлось привозить из Европы и навозников.

Предложенный краткий обзор эволюции взаимоотношений продуцентов, консументов и редуцентов в истории Земли показывает, что они регулируются экосистемой в целом. Можно согласиться с критикой В. Мердоха (Murdoch, 1966) в адрес предположения о том, что фитофаги регулируются хищниками, а хищники — их пищей (Hairston et al., 1960). Регуляция плотности популяции и уровня потребления определяется объемом ресурса, который может быть изъят без опасности гибели экосистемы. Именно объем доступного ресурса определяет характер морфо-физиологического совершенства потребителей, а не наоборот, как предполагалось (Kalandadze, Rautian, 1995). Обсуждение особенностей круговорота вещества и энергии, балансных отношений, следует проводить для всей экосистемы, не вырывая из нее отдельных таксоценов. Обсуждение взаимоотношений фитофагов и хищников должно начинаться с определения доступного для потребления объема первичной продукции. Фитофаги способны приспособиться к потреблению любой пищи, лишь бы ее было достаточно, при этом в зависимости от потребностей консумента наиболее важным компонентом оказывается или белок (пластический ресурс) или сахара (энергетический ресурс). В триасе Австралии одними из наиболее обьедаемых растений были гинкговые, Современные гинкго вовсе не повреждаются фитофагами, которые вымерли при резком сокращении гинкговых.

## Литература

- Бурзин М.Б. 1994. Основные тенденции в историческом развитии фитопланктона в позднем докембрии и раннем кембрии // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 1. М.: Недра. С. 51–62.
- Маргалес Р. 1992. Облик биосферы. М.: Наука. 213 с.
- Мейен С.В. 1992. Эволюция и систематика высших растений по данным палеоботаники. М.: Наука. 124 с.
- Пономаренко А.Г. 2004. Артроподизация и ее экологические последствия // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 6. М.: ГЕОС. С. 7–22.
- Раутиан А.С., Каландадзе Н.Н. 1995. Дефицит крупных хищников и эффект опережающей специализации фитофагов в палеогеновых и реликтовых фаунах млекопитающих // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 2. М.: ПИН РАН. С. 84–87.
- Розанов А.Ю. 2003. Ископаемые бактерии, седиментогенез и ранние стадии эволюции биосферы // Палеонтол. журн. № 6. С. 41–49.
- Сергеев В.Н., Ли Сень-джо. 2006. Первые находки несомненных эукариот и преципитатов в стратотипе среднего рифея, Южный Урал // Стратигр. Геол. Коррел. Т. 14. № 1. С. 3–21
- Beck A.L., Labandeira C.C. 1998. Early Permian insect folivory on a gigantopterid-dominated riparian flora from north-central Texas // *Palaeogeog., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* Vol. 142. P. 139–173.
- Bridgewater D., Allaart J.H., Schopf J.W. et al. 1981. Microfossil-like objects from Archaean of Greenland: A cautionary note // *Nature*. Vol. 289. P. 51–53.
- Brocks J.J., Lagan G.A., Buick R., Summons R.E. 1999. Archean molecular fossils and the early rise of eucaryotes // *Science*. Vol. 285. P. 1033–1036.
- Buick R. 1991. Microfossil recognition in Archean rocks: an appraisal of spheroids and filaments from 3.500 M.Y.-old chert-barite unite at North Pole, Western Australia // *Palaios*. Vol. 6. P. 441–459.

- Butterfield N.J. 1997. Plankton ecology and the Proterozoic-Phanerozoic transition // *Paleobiology*. Vol. 23. No. 2. P. 247–262.
- Butterfield N.J. 2001. Ecology and evolution of Cambrian plankton // *The ecology of the Cambrian radiation*. N. Y.: Columbia Univ. Press. P. 200–216.
- Chin K., Gill B.D. 1996. Dinosaurs, dung beetles, and conifers: Participants in a Cretaceous food web. *Palaios*. Vol.11. No. 3. P. 280–285.
- Han T.-M., Runnegar B. 1992. Megascopic eucaryotic algae from the 2.1-billion-year-old Negaunee Iron Formation, Michigan // *Science*. Vol. 257. P. 232–235.
- Hairton N.G., Smith F.E., Slobodkin L.B. 1960. Community structure, population control, and competition. *Amer. Naturalist*. Vol. 94. P. 421–425.
- Hoffman R.L. 1969. Myriapoda, exclusive of Insecta. *Treatise on invertebrate paleontology*. Pt. R. Vol. 2. Arthropoda 4. Lawrence: Univ Kansas Press. P. 572–606.
- Jeram J., Selden P.A., Edwards D. 1990. Land animals in the Silurian: arachnids and myriapods from Shropshire, England // *Science*. Vol. 250. P. 658–661.
- Kalandadze N.N., Rautian A.S. 1995. Physiology prerequisites for the utilization of plant resource by land vertebrates // *Paleontol. Journ.* Vol. 29. No. 4. P. 179–185.
- Kenrick P., Crane P.R. 1997. The origin and early evolution of plants on land. *Nature*. Vol. 389. P. 33–39.
- Labandeira C.C. 2000. Timing the radiations of leaf beetles: Hispines on gingers from Latest Cretaceous to recent // *Science*. Vol. 289. No. 5477. P. 291–294.
- Labandeira C.C. 2002. The history of associations between plant and animals // *Plant-animal interactions: An evolutionary approach*. L.: Blackwell Sci. P. 26–74, 248–261.
- Murdoch W.W. 1966. Community structure, population control, and competition – a critique // *Amer. Naturalist*. Vol. 100. P. 219–226.
- Odum E.P. 1971. *Fundamentals of Ecology*. 3 ed. Philadelphia. Saunders. 574 p.
- Rasnitsyn A.P., Krassilov V.A. 1996. Pollen in the gut contents of fossil insects as evidence of coevolution // *Palaeontol. Journ.* Vol. 30. No.6. P. 716–722.
- Retallack G, Feakes C. 1987. Trace fossil evidence for Late Ordovician animals on land // *Science*. Vol. 235. P. 61–63.
- Scott A.C., Anderson J.M., Anderson H.M. 2004. Evidence of plant-insect interactions in the Upper Triassic Molteno Formation of South Africa // *J. Geol. Soc. London*. Vol. 204. P. 401–410.
- Shurin J.B., Gruner D.S., Hillebrand H. 2006. All wet or dried up? Real differences between aquatic and terrestrial food webs // *Proc. Roy. Soc. London. B*. Vol. 273. P. 1–9.
- Tappan H. 1968. Primary production, isotopes, extinctions, and the atmosphere // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* Vol. 4. P. 187–210.