*Палеопочвы и индикаторы континентального выветривания в истории биосферы. Серия «Гео-биологические системы в прошлом». М.: ПИН РАН, 2010. С. 120–131. http://www.paleo.ru/paleosoils_and_weathering/*

# ЗООИНДИКАЦИЯ ЭВОЛЮЦИИ ТРАВЯНЫХ БИОМОВ

**А.Г. Пономаренко**

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН*
aponom@paleo.ru

Травянистые растения, в том числе и злаковые, появляются уже в позднем мелу, но травяные биомы широко распространяются только в конце палеогена – начале неогена. Они характеризуются весьма высоким биотическим разнообразием, при этом разнообразие консументов растет особенно быстро. Часто об изменении разнообразия растений удобнее судить по разнообразию насекомых. Свидетельством обилия травоядных служит совпадающее с распространением травяных биомов появление и обилие ископаемых шаров навозников и других пастбищных насекомых – падальщиков, паразитов позвоночных, таких как слепни, мухи це-це и других. Пастбищные экосистемы характеризуются очень высоким уровнем продуктивности и совершенной способностью к саморегуляции, в первую очередь за счет очень высокого уровня переработки продукции растений, экскрементов и трупов.

*Ключевые слова:* травяные экосистемы, эволюция.

*All flesh is grass*

Важнейший процесс в эволюции экосистем это создание все более совершенного круговорота вещества и энергии, уменьшение их потерь за пределы экосистемы. Путей этих перестроек два – повышение разнообразия экосистемы, все более плотная упаковка экологических ниш, и повышение способностей экосистемы препятствовать внешним воздействиям, нарушающим круговорот. Однозначная связь разнообразия и устойчивости известна и общепринята со времен Уоллеса, второй путь повышения устойчивости – сокращение эрозии и стабилизация ландшафта экосистемами – привлекал меньше внимания. Важнейшим шагом в повышении противоэрозийных свойств растительности было появление и распространение вверх по катене травяных, особенно злаковых биомов.



Отсутствие растительного покрова ведет к усилению водной эрозии. Ныне эрозия тем меньше, чем богаче растительность, пустыни возникают при дефиците осадков по сравнению с радиационным индексом. В геологическом прошлом при отсутствии растений или существенно меньшей их противоэрозийной способности, эрозия и вероятность возникновения «бедлендов» была тем больше, чем больше был объем осадков. При этом обнаженность материнских пород увеличивалась, что усиливало физическое выветривание. Усиление эрозии увеличивает вероятность появления пейзажей, которые мы видим на китайских картинах.

Сильная эрозия препятствует возникновению постоянной озерно-речной сети, разгрузка континентального стока происходит на уровне моря, транспорт продуктов выветривания увеличивается, возникают обширные плоские образования, покрытые так называемым «равнинным пролювием». Усиление эрозии не увеличивает мощности осадков, возможно даже уменьшает интенсивность осадконакопления из-за «размазывания» осадков по большей площади. Равномерное распределение осадков осуществляется системой «блуждающих рек», вместо речных осадков можно видеть сплошные дельты, покрывающие значительную часть площади континентов. Сток был преимущественно плащевым, вода в водоемы поступает более мутной, чем ныне, растворы не отделяются от взвесей, мутность воды увеличивает нагрев поверхностных слоев и подтягивает термоклин к поверхности, сокращая глубину фотической зоны. Чем больше эрозия на континентах, тем больше вероятность существования аноксных бассейнов, захороненной дисперсной органики и черносланцевых формаций. Значительное количество мелкодисперсной взвеси в стоке способствует удельной продуктивности (на объем) за счет лучшего снабжения фосфором и железом для азотфиксаторов, но снижает общую продуктивность (на площадь) из-за снижения освещенности. Представляется, что обсуждая любые биоценотические перестройки мы обязательно должны уделять существенное внимание изменениям влияния биоты на процессы выветривания и эрозии.

Влияние изменения растительности на выветривание может отражаться на содержании атмосферного $CO_2$, которое было очень высоким в раннем палеозое, падает с распространением наземных растений в девоне, повышается в триасе и юре, затем падает до современного уровня (Berner, 1997). Экосистемы, особенно травяные, способны снижать содержание атмосферного $CO_2$. Было показано, что при повышении его содержания не столько нарастает биомасса, сколько увеличивается скорость оборота углерода и его накопление в почве (Hungate et al., 1997).

Предмет настоящей работы – изменения биоразнообразия континентальных экосистем и характера и биогеохимических круговоротов в результате появления на Земле травянистых, преимущественно злаковых, биомов. Появление и ранние этапы развития злаковых биомов, учитывая их важнейшую роль в эволюции континентальной биоты и современной биоте Земли, привлекало весьма большое внимание палеоботаников и палеоэкологов, но особенно следует подчеркнуть значение работ В.В. Жерихина (1993, 1994). Однако эта проблема не может считаться окончательно исчерпанной. В настоящей работе предполагалось оценить изменение разнообразия по изменению конечных консументов, образующих вершину трофической пирамиды. Представляется, что такой подход позволяет получить более интегративное представление о биоразнообразии. Основное внимание в соответствии со специализацией автора будет уделено хищным и паразитическим наземным и пресноводным насекомым. Основные положения биоценологии в применении к эволюции травяных биомов достаточно подробно рассмотрены в цитированных работах Жерихина и ниже не рассматриваются, тем более что взгляды автора отличаются от них лишь несущественно.

Травянистые биомы – относительно позднее приобретение биосферы. Как травянистые растения часто рассматриваются позднепалеозойские и мезозойские папоротники, однако по биоценотической роли большинство из них это скорее небольшие деревья с необыкновенно коротким стволом. Их обширная крона занимает значительную площадь, но выходит, практически, из одной точки, так что эти растения создают очень мало препятствий поверхностному смыву. Слабая корневая система папоротников, кроме того, поставляет мало органики для почвообразования. Зеленая масса папоротников содержит мало белка и много скелетных элементов, она мало поедается и позвоночными и беспозвоночными. Как ни странно, даже первичные девонские «псилофитовые» сообщества по противоэрозийным и почвообразующим свойствам превосходили папоротниковые. Густые щетки стволиков «псилофитов» были действенным препятствием на пути поверхностного стока, и широкая плоская зона перехода от суши к воде, в которой «псилофиты» сменяли ранее распространенные здесь водорослево-бактериальные маты, была областью разгрузки потоков от твердого стока. Жизнь в зонах денудации была крайне скудна, потреблять биогены было некому, и продукты выветривания доходили до зон осадконакопления, сохраняя исходный состав и хорошо снабжая «псилофитовые» сообщества и микро- и макроэлементами. Крупнозернистые фракции твердого стока разгружались в первую очередь, образуя достаточно хорошо аэрированные осадки, благоприятные для корней «псилофитов», а глинистые частицы, осаждаясь в более глубоких зонах, благоприятных для строматолитов и водорослево-бактериальных матов, изолируют их от света и вызывают их гибель.



Зеленые органы позднепалеозойских и мезозойских растений относительно мало повреждались листогрызущими насекомыми. Насекомые предпочитали высасывать содержимое сосудов растений, в мезозое число семейств сосущих насекомых почти на порядок превышало число семейств листогрызущих. Ныне число тех и других практически одинаково. Немногочисленные мезозойские листогрызущие насекомые явно предпочитали проангиоспермы растения с отдельными признаками покрытосеменных, или питались генеративными органами. Они предпочитали пищу более богатую белком. Известно только два случая, когда пережеванные зеленые органы были найдены в пищеварительном тракте мезозойских насекомых, и оба раза это были остатки хейролепидиевых, которых В.А. Красилов (Расницын, Красилов, 2000) считает проангиоспермами близкими к гнетовым. Вероятно, по своим физиологическим свойствам вегетативные органы хейролепидиевых, внешне похожие на брахифильных хвойных, были, как и у гнетовых, ближе к покрытосеменным, чем к другим голосеменным. Состав насекомых-фитофагов юры и раннего мела хорошо подтверждает описанную закономерность. На фоне многочисленных сосущих насекомых, ксилофагов, палинофагов и спермафагов список филлофагов поражает немногочисленностью. В сущности это немногие бабочки-минеры и палочники. Даже жуки семейства листоедов в это время представлены лишь протосцелинами, ближайшие современные родственники которых не объедают листьев, а обитают в пахикаульных стволах саговников. Среди многочисленных в раннем мелу скарабеид почти нет настоящих навозников, по мнению изучавшего их энтомолога Г.В. Николаева, это почти исключительно обитатели гниющей древесины. Известно, что обилие навозников хорошо коррелирует с обилием позвоночных-фитофагов. Из повреждений листьев чаще всего встречались мины, тоннели проложенные личинками насекомых в толще листа. Обитавшие в них личинки могли выбирать наиболее богатые белком ткани и избегать попадания в пищу скелетных элементов. Позвоночные этого времени, вопреки широко распространенным мнениям, также не обнаруживают приспособлений к питанию зелеными частями растений. Например, динозавр игуанодон назван так за сходство в строении его зубов с зубами растительноядных ящериц игуан. Однако и игуанодон, и его зубы были громадными и, конечно, игуанодон не мог питаться подобно игуане, откусывая маленькие кусочки мягких листьев. Чтобы получить достаточно пищи, игуанодон должен был бы, подобно слону, объедать крупные ветки, причем должен был пережевывать их, для чего его зубы совершенно не были приспособлены. Еще менее были приспособлены для питания ветвями деревьев зубы завропод. Не годились они и для собирания и переработки жесткой папоротниковой листвы. Представляется, что и те, и другие все же питались водной растительностью.

Как только в конце раннего мела распространились покрытосеменные, процент поврежденных насекомыми листьев резко возрос, хотя все это были листья древесных растений. Большинство повреждений по-прежнему составляли мины, краевых объеданий было относительно немного. Разнообразие листогрызущих насекомых увеличивалось очень медленно и, по-прежнему, его рост сильно отставал и от роста доли поврежденных листьев и от разнообразия сосущих насекомых. Положение меняется во второй половине позднего мела. В ориктоценозах местонахождений насекомых в значительном количестве появляются настоящие листоеды. Это, в первую очередь, листоеды-донациины, современные представители которых обитают на водной прибрежной растительности – тростниках и камышах. Одновременно, судя по изменению строения зубов, меняется и пищевой режим части динозавров. Они обзаводятся мощными зубными батареями, которые хорошо могли сопротивляться истиранию и измельчать пищу. 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, фоссилизованным навозным кучам, приписываемые утконосым динозаврам (Chin, Gill, 1996). Они состоят из измельченных кусочков древесины болотных кипарисов. Однако было бы преждевременным думать, что это и была основная пища гадрозавров. Клеточная структура древесины практически не изменена, то есть она не переваривалась. 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 в пищеварительный тракт динозавров. Характерно, что в копролитах нет остатков древесины покрытосеменных. Если бы гадрозавры питались в основном ветвями деревьев, они бы, конечно, не пренебрегали и покрытосеменными. Если допустить, что гадрозавры питались гелофитами, то неизбежно часть из них выдергивалась с корнями, с которыми в рот попадали высокабразивные частицы грунта. Мягкая водная растительность истирала зубы сильнее, чем ветки деревьев. Под копролитами этих динозавров найдены норки навозников, заполненные более мелкими кусочками древесины, чем в основной массе копролита. Интересно, взрослые навозники отбирали для своих личинок более мелкие кусочки или дожевывали их? Ни то, ни другое не делают современные жуки-навозники.

Разнообразие консументов постоянно повышалось и скорость оборота фауны была весьма высокой. Это особенно заметно среди динозавров. Из местонахождений верхнего мела известно больше видов динозавров, чем за всю их предшествующую историю, хотя поздний мел составляет



лишь ее пятую часть. Увеличение шло в первую очередь за счет форм, которых предлагается считать травоядными. В то же время и динозавры, сохранившие прежний образ жизни, такие как завроподы, сохраняются в той мере, в которой сохраняются их местообитания. Среди насекомых мы также видим увеличение разнообразия за счет групп современного типа. Это можно видеть среди жужелиц, где распространяются представители Carabinae и Harpalinae, среди Scarabaeidea, где на фоне сохраняющихся детритофагов распространяются настоящие навозники и хрущи, в Северной Америке описаны первые ископаемые остатки навозных шаров (Roselli, 1939), частью описанных в ихнороде Coprinisphaera Sauer, 1956, частью оставшихся неназванными (Genise et al., 2000), появляются многие подсемейства листоедов, а Rhynchophora представлены почти исключительно Curculionidae, ныне самым большим по числу видов семейством на Земле.

Потребление листьев насекомыми еще более возросло в начале палеогена (Д. Василенко, личное сообщение), вопреки утверждению К. Лабандейры (Labandeira, 2000) о его резком падении в ходе мел-палеогенового биотического кризиса. На это же указывает и обилие донациин в раннепалеоценовых экосистемах Дальнего Востока. 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. Среди насекомых листогрызущие еще заметно отставали по семейственному обилию от сосущих. Млекопитающие, судя по уровню специализации их зубов, были скорее филлофагами, чем потребителями травянистых растений. Низкий уровень фитофагии можно почувствовать по низким обилию и разнообразию высших трофических уровней. Для позвоночных было сформулировано представление о «дефиците хищников», в качестве которых выступали неспециализированные млекопитающие 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. Насекомые большей части эоцена не дают свидетельств широкого развития открытых ландшафтов с травянистой растительностью, в том числе и прибрежно-водной. Так в гигантской среднеэоценовой экосистеме Грин-Ривер на западе Северной Америки мелководья занимали не тростниковые заросли, а водорослево-бактериальные маты. Однако уже к концу эоцена положение меняется. Достаточно подробно изученная экосистема местонахождения Бембридж на острове Уайт, Англия не дает возможности однозначного истолкования. С одной стороны, доминант ориктоценоза местонахождения – муравьи рода *Oecophilla*, современные представители

которого строят гнезда из листьев деревьев, с другой, во многих группах, например в жуках, почти совсем нет ксилофагов, даже столь обильных в эоцене златок, зато часто встречаются хортобионты. Среди прямокрылых необыкновенно обильны медведки, тяготеющие к луговым местообитаниям. Необыкновенно много в ориктоценозе остатков жуков из рода *Scirtes*, обитающих на болотной растительности, довольно обильны и донациины. Среди макроостатков растений доминируют остатки тростников.

Значительный подъем фитофагии произошел в конце палеогена-начале неогена с распространением открытых ландшафтов и злаковников на всех континентах, хотя это распространение проходило не одновременно и в основном независимо. При этом, в образовании коадаптационных комплексов пастбищных растений и их консументов могли участвовать, особенно среди последних, совершенно разные компоненты. Тем не менее, у этого этапа развития травяных экосистем везде были важнейшие общие черты. Во-первых, везде травяные экосистемы впервые вышли на плакор и стали основным компонентом ландшафта. До этого травяные экосистемы занимали начальные стадии гидросерии и существовали в виде зарослей водных прибрежных гелофитов или лугов. Во-вторых, везде, даже в тропической зоне, они занимали области с сезонным климатом, где травянистые растения имели определенные преимущества. В-третьих, основная организация экосистемы была одной и той же: основные продуценты злаки, консументы первого порядка – крупные травоядные (копытные), мелкие травоядные позвоночные (чаще всего грызуны) и листогрызущие насекомые (саранчевые, бабочки, термиты). Важно, что многие из них (копытные, саранчевые и особенно термиты) способны потреблять сухие растения и уничтожать ветошь. В переработке ветоши активно участвуют и жуки, например, чернотелки (Мордкович, 1982), антициды и многие другие.

Главное экологическое достоинство травянистых растений – способность их быстрого восстановления после любых неблагоприятных воздействий, как биотических, так и абиотических. Особенно устойчивы многолетние злаки: огромная корневая система, биомасса которой может в несколько раз превышать биомассу надземных частей растений. За счет запасенных в корнях питательных веществ они могут очень быстро восстанавливаться и после морозов, и после засухи, и после объедания надземной части растения фитофагами, и позвоночными и беспозвоночными. Однако, будучи хорошо приспособленными к существованию при смене благоприятных и неблагоприятных условий, в стабильных условиях они проигрывают конкурентную борьбу за свет древесным формам. Поэтому травянистые растения наиболее распространены в зонах сезонного климата, в стабильных условиях тропической зоны они редки, а в дождевом тропическом лесу вообще почти не встречаются. Тем самым, распространение



злаковых биомов может маркировать переход от эквабильной «теплой» биосферы к «холодной», зональной и сезонной.

Легко восстанавливаясь при объедании, злаковники способны поддерживать высокую биомассу и высокое разнообразие фитофагов, их хищников и паразитов. Стабильность биомассы продуцентов и консументов первых порядков создает преимущество специалистам перед генералистами, нарезанию экологического пространства на многочисленные экологические ниши, увеличивает обилие К-отобранных форм и обеспечивает прогрессивный характер эволюции и ее высокую скорость. Известно, что каждый из многочисленных видов африканских антилоп предпочитает определенные виды травы. Однако речь действительно должна идти о предпочтении, в случае необходимости любой вид травоядных может потреблять значительный спектр трав. Злаки не вырабатывают специфических защитных свойств, ни колючек, ни ядовитых веществ, потребители могут и не становиться олигофагами для преодоления защитных барьеров растений. Злаки, способные быстро отрастать после засыхания надземной части в неблагоприятных условиях, особенно «подходят» для потребления и насекомыми и позвоночными, в данном случае млекопитающими. Более того, злаковники формируются под постоянным воздействием пастбищных консументов, и, в конце концов, делаются зависимыми от них. Давно известно, что именно стравливание стабилизирует злаковые биомы, иначе злаковники покрываются ветошью, превращаются в кочкарник и зарастают кустарником (Пачосский, 1917; Проханов, 1965; McNaughton, 1985; Knapp, Seastedt, 1986).

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 распространяются и окаменевшие навозные шары. Неоген – время достижения наземными позвоночными наибольшего разнообразия в истории Земли. Наиболее выражен этот процесс был на северных континентах. Здесь возникают главные компоненты пастбищных экосистем – Bovidae в Азии и Equidae в Северной Америке (Жегалло, 2009).

Древнейшие значительные массивы открытых пространств саванного типа появились уже в среднем эоцене Южной Америки, о чем свидетельствуют результаты палинологических исследований и изучения палеопочв (Andreis, 1972). Одновременно появляются и многочисленные ископаемые остатки шаров навозных жуков (Genize, 1993), что может свидетельство-

вать об обилии травоядных копытных. В эоцене среди млекопитающих уже известны формы, считающиеся травоядными – нотоунгуляты и неполнозубые – глиптодонты (Simpson, 1983). Позднее к ним присоединяются литоптерны и своеобразные крупные грызуны. Вместе с сумчатыми хищниками этот комплекс образовывал хорошо сбалансированное сообщество и был разрушен только вторжением из Северной Америки арктогейных млекопитающих по Панамскому мосту

На территории Арктогеи (Евразия, Северная Америка и Африка) первые травоядные млекопитающие зарегистрированы уже в олигоцене Северной Америки, в раннем олигоцене, а, возможно, в позднем эоцене здесь найдены такие типично пастбищные насекомые, как мухи це-це, впоследствии сохранившиеся только в Африке, найдены и такие индикаторы открытых пространств как сетчатокрылые-немоптериды, также не сохранившиеся в Америке. В миоцене за счет обмена через Берингию на колоссальных просторах Арктогеи формируется единая пастбищная биота. Основу ее создавали злаки, известные по находкам семян с олигоцена, но давшие обширные злаковники только в миоцене. Анализ морфологии злаков позволяет рассматривать некоторые черты их эволюции, как прямое приспособление к стравливанию копытными. Распространение злаковников маркируется по характерным почвам в Северной Америке (Retallack, 1997), Африке (Retallack, 1992) и Азии (Касимов, 1988). Блок первичных консументов состоял прежде всего из бовид и лошадиных, среди насекомых это были саранчевые, бабочки, термиты, некоторые жуки. Впервые биомасса копытных стала достаточно велика, чтобы поддерживать таких совершенных хищников как собаки и кошки, по большей части саблезубые. Интересно, что в Южной Америке на совсем другой основе были созданы аналоги арктогейных копытных и сумчатые хищники, сходные с собакам и кошками, в том числе и сумчатый саблезуб. Среди насекомых возникает мощный комплекс копробионтов и падальщиков, способных переработать массу экскрементов и трупов за считанные дни (Genise, 2005). Все эти насекомые имеют многочисленных специализированных хищников и паразитов. Кроме прямых членов пастбищного консорциума среди насекомых есть значительное число форм, связанных с открытыми ландшафтами, такие как мухи-ктыри, жужжала и неместриниды, жуки-нарывники, роющие и песчаные осы, мирмелеонтидные сетчатокрылые и многие другие. Распространение пастбищных биомов кульминирует к концу миоцена, в мессинии, когда одновременно распространяются более продуктивные травы, способные к фотосинтезу С4-типа и значительно возрастает гипсодонтность зубов лошадиных (Retallack, 1997).

Позднее всего сформировался травяной пастбищный комплекс в Австралии. Пастбищные млекопитающие, и травоядные и хищные здесь состояли из сумчатых. Этот комплекс также обладал отдельными чертами



предыдущих, но не был столь продуктивным, что было показано впоследствии, когда местные навозники не смогли справиться с переработкой навоза ввезенного в Австралию скота.

Присутствие огромной биомассы корней подстегнуло почвообразовательный процесс и резко усилило депонирование в почве биогенов при сокращении объема поверхностного стока и увеличении подземного. Биогены стали поступать в озера постепенно и равномерно, вероятность их ударного поступления с цветением воды и заморами уменьшилась. Озера стали макрофитными и более олиготрофными. Увеличилось разнообразие долгоживущих консументов, особенно это заметно на разнообразии хищных жуков-плавунцов.

Проведенный анализ показал, что:

1. Травянистые растения, в том числе и злаковые, появляются уже в позднем мелу, но сначала имели ограниченное распространение и травяные биомы широко распространяются только в конце палеогена – начале неогена не одновременно и за счет разных компонентов, но по принципиально единой схеме на разных континентах.

2. Травяные биомы характеризуются весьма высоким биотическим разнообразием. С распространением травяных биомов разнообразие насекомых возрастает в большей степени, чем разнообразие растений.

3. Группы, процветающие на травяных биомах, появляются ранее как немногочисленные лесные формы. Так ведут себя млекопитающие, хищные жуки жужелицы и паразитические наездники.

4. У насекомых таксоны группы семейства дифференцируются в гораздо меньшей степени, чем таксоны группы вида (тысячи видов на род и десятки тысяч на семейство).

5. Хотя биомасса падает на порядок с каждой ступенью трофической пирамиды, разнообразие консументов растет.

6. Часто об изменении разнообразия травоядных насекомых удобнее судить по росту разнообразия их специализированных паразитов. Так остатки бабочек остаются весьма редкими и в неогеновых ориктоценозах, но сильное возрастание обилия их паразитов наездников свидетельствует о гораздо большей роли бабочек в экосистемах, чем может показаться на основе изучения их ископаемых остатков.

7. Свидетельством обилия травоядных служит совпадающее с распространением травяных биомов появление и обилие ископаемых шаров навозников и других пастбищных насекомых – падальщиков, паразитов позвоночных, таких как слепни, мухи це-це и других.

8. Пастбищные экосистемы характеризуются очень высоким уровнем продуктивности и совершенной способностью к саморегуляции, в первую очередь за счет очень высокого уровня переработки продукции растений, экскрементов и трупов. Навозники и падальщики – важнейший компонент

травяных экосистем, минимизирующий потери биогенов, особенно азота, в круговороте. Животные, охотно поглощающие веточный корм, способны препятствовать зарастанию пастбищ кустарником.

9. В озерных экосистемах сильнее всего возрастает разнообразие макрофитов и, в еще большей степени, консументов высших порядков, что может объясняться ростом степени олиготрофикации водоемов и ростом устойчивости их экосистем.

10. Если действительно в настоящее время имеет место перераспределение тепла по поверхности Земли, называемое «глобальным потеплением», имеет смысл переходить в зонах недостаточного и нерегулярного осадконакопления от распашки к пастбищному скотоводству с перенесением производства зерна в зоны регулярных осадков. Низкое качество зерна, производимого в этих зонах, может, компенсироваться добавлением белковых присадок, а экономическая неэффективность покрываться за счет высоких цен на экологически чистые продукты пастбищного животноводства.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ


*Абатуров Б.Д.* 1979. Особенности трофических взаимодействий типа «фитофаги-растения» в экосистемах пастбищ. Фитофаги в растительных сообществах. М.: Наука. С. 31–42.

*Жегалло В.И.* 2009. Исследования неогеновой биоты Монголии: некоторые результаты. Палеонтология Центральной Азии. Международная конференция к 40-летию Совместной российско-монгольской палеонтологической экспедиции (СРМПЭ). М.: Палеонтологический ин-т. С. 43–45.

*Касимов Н.С.* 1988. Геохимия степных и пустынных ландшафтов. М.: изд-во МГУ, 254 с.

*Мордкович В.Г.* 1982. Роль жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) в степных экосистемах // Изв. СО АН СССР, сер. биол. Вып. 15. № 3. С. 103–109.

*Жерихин В.В.* 1993. Природа и история травяных биомов / З.В. Карамышева (ред). Степи Евразии: проблемы сохранения и восстановления. СПб-М.: Ин-т Географии РАН, Ботанический ин-т РАН, Российское Ботаническое об-во. С. 29–49.

*Жерихин В.В.* 1994. Генезис травяных биомов / А.Ю. Розанов, М.А. Семихатов (ред.). Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 1. М.: Недра. С. 132–137.

*Пачосский И.К.* 1917. Описание растительности Херсонской губернии. 2. Степи // Мат-лы по исследованию почв и грунтов Херсонской губ. Вып. 13. С. 1–278.

*Проханов Я.И.* 1965. Травяные равнины и новейшие пустыни, их природа и происхождение // Проблемы филогении растений. Тр. Моск. об-ва испыт. природы. Т. 13. С. 124–154.

*Расницын А.П., Красилов В.А.* 2000. Первое подтверждение филлофагии домеловых насекомых: листовые ткани в кишечнике верхнеюрских насекомых из Каратау (Казахстан) // Палеонтол. журн. № 3. С. 73–81.





*Andreils R.R.* 1972. Paleosuelos de la formacion Musters (Eoceno medio), Laguna del MateProv. Dr Chubut, Rep, Argentina // Rev. Asoc. Mineral., Petrol., Sedementol. Argentina. V. 3. P. 91–97.

*Archer M.A.* 1981. A review of the origin and radiation of Australian mammals // Ecol. biogeogr. Australia. V. 3. P. 14365–1488.

*Berner R.A.* 1997. The Rise of Plants and their effect on weathering and atmospheric $CO_2$ // Science. V. 276. P. 544–545.

*Chin K., Gill B.D.* 1996. Dinosaurs, dung beetles, and conifers: Participants in a Cretaceous food web // Palaios. V. 11. № 3. P. 280–285.

*Hungate B.A., Holland E.A., Jackson R.B.* et al. 1997. The fate of carbon in grasslands under carbon dioxide enrichment // Nature. V. 388. P. 517–518.

*Hairston N.G., Smith F.E., Slobodkin L.B.* 1960. Community structure, population control, and competition // Amer. Naturalist. V. 94. P. 421–425.

*Harper J.L.* 1969. The role of predation in vegetational diversity // Brookhaven Symp. Biol. V. 22. P. 48–62.

*Genize J.F.* 1993. Paleoicnologia de insectos // Rev. Soc. Entomol. Argentina. V. 58. P. 104–116.

*Genise J.F.* 2005. The palaeontological significance of insect trace fossils in palaeosols. 3 Intern. Congress of Palaeoentomology / Programme and Abstracts. 7 - 11 February. 2005. Pretoria, 18.

*Genize J.F., Mangano M.G., Buatois L.A.* et al. 2000. Insect Trace fossil association in Paleosols: the Coprinisphaera Ichnofacies // Palaios. V. 15. P. 49–64.

*McNaughton S.J.* 1985. Ecology of a grazing ecosystem: Serengety // Ecol. Monogr. V. 55. № 3. P. 259–294.

*Knapp A.K., Seastedt T.R.* 1986. Detritus accumulation limits productivity of tallgrass prairie // Bio Science. V. 36. № 10. P. 662–668.

*Retallack G.J.* 1992. Middle Miocene fossil plants from Fort Ternan (Kenya) and evolution of African grassland // Paleobiology. V. 18. P. 383–400.

*Retallack G.J.* 1997. Neogene expansion of the North American Prairie // Palaios. V. 12. P. 380№390.

*Simpson G.G.* 1983. Splendid Isolation: Curious History of South American Mammals // Yale Univ. Press. 275 p.