

4

Контрастность, мозаичность, динамизм среды и эволюция

А. М. Буровский

Жизнь – это работа специальным образом организованной системы по понижению собственной энтропии за счет повышения энтропии окружающей среды.

Э. Шредингер

Ведущая гипотеза

Гипотеза автора, которую он развивал в статье ««Запад» эпохи плейстоцена» (Буровский 2012), состоит в том, что особую роль в эволюции сыграл «запад» Евразии – территории, центральной частью которой являются Западная, Южная и Центральная Европа, юг Восточной Европы, Кавказ и Передний Восток до современного Ирана. Африка к северу от озера Ньяса и Северная Америка играли роль основного поля эволюции (ОПЭ) по мере того, как были территориями, сопряженными с этим ОПЭ.

Подход автора к этому феномену был не историческим, а географическим. Я исходил из того, что культурная эволюция на «западе» Евразии шла убыстренными темпами в силу особой контрастности, мозаичности и вариативности природной среды (Там же).

Что особенного в «западе» Евразии?

Очевидно, что чем крупнее и значительнее проходящие через регион границы, тем регион «контрастнее». Граница между литосферными плитами важнее, чем граница между горстом и грабеном. Граница между флористическими областями (например, европейской и африканской) важнее, чем границы ареалов отдельных подвидов (скажем, изюбра и марала).

Чем больше территорий с разными характеристиками включает данный географический контур, чем многообразнее условия внутри него, тем плотнее его пространственно-временная структура, тем выше его емкость.

Чем мозаичнее территория, тем напряженнее в ней жизнь, тем больше факторов приходится учитывать. Мозаичная территория отбирает особей

Эволюция 5 (2013) 38–85

и целые виды с большей пластичностью поведения, поисковой активностью, способностью к многовариантному поведению.

Чем выше гетерогенность среды обитания, то есть чем она контрастнее и мозаичнее, тем плотнее пространственно-временные характеристики среды и интенсивнее отбор.

«Запад» крупнейшего материка Евразии, включая и Европу, представляет собой уникальную на современном земном шаре среду – по степени своей гетерогенности, то есть по уровню контрастности, мозаичности, вариативности.

Это «потенциальное поле эволюции» являет собой множество разнородных и разнотипных «стыков».

«Запад» – место стыка Евразии (в геологическом прошлом бывшей частью Лавразии) и Африки (в геологическом прошлом – части Гондваны). То есть материков с разной геологической историей, с разной геохимией ландшафтов, разными тенденциями дальнейшего генезиса.

Это район внутриконтинентальных морей (система Средиземного – Черного – Азовского морей). Меридиональная и широтная протяженность этих морей такова, что разные их участки имеют весьма различные глубины, температурный и солевой режим, фауну и флору и т. д. А бассейн этих морей включает области от Тропической Африки до Субарктики (не говоря уже о температурном, геохимическом, биогенном воздействии стока огромных рек на разные участки акватории).

Соответственно, и различные территории этого географического контура в разной степени удалены/приближены к акваториям с разными параметрами.

Это – регион, где есть и широтная, и высотная поясность, со всеми неизбежно вытекающими климатическими, ландшафтными и биогеографическими «стыками».

Это – район стыка зоо- и фитогеографических областей.

Причины генезиса «запада» как предельно гетерогенного района коренятся в соединении здесь едва ли не всех возможных факторов, создающих контрастность.

Это – район постоянно идущего горообразования.

Это – район рифтовых разломов и движения литосферных плит.

Это – район активного вулканизма.

Это – район покровного оледенения.

Это – район внутриконтинентальных морей.

Каждый из этих факторов сам по себе способен создавать контрастность и мозаичность в определенном географическом контуре.

О потенциале развития контрастных и мозаичных территорий

В первой статье речь шла об эволюции культуры, но если исходная гипотеза справедлива, следует предположить: эволюция всех форм материи на разных территориях будет идти с разной скоростью. Происходить ускорение эволюции будет во все времена, в зависимости от контрастности и мозаичности данной территории.

Перепад потенциалов между соседними или близкими территориями становится источником ускоренного движения всех известных нам форм материи: как косного, так и живого и мыслящего вещества. Там, где контрастность и мозаичность среды выше, любое развитие происходит ускоренно.

За единицу астрономического времени (земной, солнечный, галактический год) на гетерогенных территориях по-другому протекает время, которое можно назвать «событийным». «Событийное» время определяется не безличным ходом светил, а числом и важностью происходящих событий и произошедших изменений. Очень многие науки, имеющие дело с его величеством временем, вынуждены вводить представления о каком-то «своем» времени, отличном от астрономического.

Историки прямо разводят периоды «емкие», со множеством событий за единицу астрономического времени (особенно показательны войны, восстания, крутые переломы и т. д.) – и периоды «спокойные», бедные событиями. Привычно говорить о «геологическом времени», определяемом ходом накопления осадков.

Менее привычно говорить об «эволюционном» времени, определяемом числом возникших макроэволюционных изменений. Но «геологическое время» – это только частный, более привычный случай «событийного» времени.

Другим частным случаем такого «событийного» времени будет и «историческое» время, и «ландшафтносферное» время, определяемое возникшими в ландшафтной оболочке осложнениями.

Чем гетерогеннее территория по своим природным условиям, тем быстрее идут в ней основные энергетические и геологические процессы. Пространственно-временная структура этих территорий более «плотная», чем структура гомогенных территорий (Буровский 1993).

Нет ничего нового в «эффекте краевых границ», на которых концентрируется биомасса, встречаются разнообразные животные, чаще возникают эволюционные изменения (Гептнер 1936; Лопатин 1989; Морозова 2008).

Лев Гумилев дал великолепное название местам, где возникают новые (по его собственной терминологии) «этнотсы»: месторазвития (Гумилев 1989).

Места, в которых идет видо-, родо- и прочее таксонообразование, тоже можно назвать «месторазвитиями». Только для уточнения понятий пришлось вводить уточнение: в жизни человеческих обществ бывают «месторазвития культуры» (Буровский 1993; 2003). Если же на территории ускоренно идет биологическая эволюция, логично говорить о «биологических месторазвитиях» или о «месторазвитиях эволюции».

Родины видов и более крупных таксонов

Нет ничего нового в том, что биологические виды и более крупные таксоны имеют родину. Согласно современной теории синтетической эволюции виды возникают там, где популяция оказывается в изоляции или где популяция начинает осваивать новую экологическую нишу. Эта популяция может включать буквально несколько сотен особей, а процесс видообразования может идти на площади в несколько сотен квадратных километров (Кэрролл 1992, т. 1).

Это же касается и появления более крупных таксонов, включая отряды и классы. Ареалы возникновения крупных таксонов обычно больше ареалов вида, но не обязательно намного.

О конфигурациях суши и движениях континентов

Сложность в том, что в геологическом прошлом трудно выявить регионы контрастных ландшафтов, и чем они древнее, тем меньше для этого необходимой информации. К тому же чем древнее геологическая история, тем сильнее отличается от современной сама конфигурация материков и всех вообще массивов суши (Вегенер 1984).

В наши дни «новая глобальная тектоника» и ее механизмы не только исследуются во множестве специальных работ (Добрецов, Кирдяшкин 1994; Кокс, Харт 1989; Лобковский и др. 2004), но и вошла в учебники (Короновский и др. 2006).

Для нашей же темы принципиально важно, что история планеты Земля – это история соединяющихся и раскалывающихся континентов, рождения и угасания вулканических цепей, появления и закрытия океанов и морей. Соответственно, и «запад» Евразии существовал не всегда.

Циклы существования суперматериков

По современным представлениям, существуют громадные циклы, по 400–600 млн лет каждый, на протяжении которых суша собирается в огромный материк, суперконтинент, содержащий в себе почти всю континентальную кору, а потом опять расходуется на континенты меньшего размера.

Мы живем в эпоху почти максимального расхождения материков, но даже в данный момент на земле есть несколько суперконтинентов: Америка, возникшая примерно 15 млн лет назад, и Афроевразия, возникшая примерно 6 млн лет назад, когда Евразия (тоже суперматерик) соедини-

лась с Африкой. Конечно, в сравнении с Пангеей, собравшей почти все континенты в единое целое, все это суперконтиненты «второго порядка».

Суперконтинентом же «первого порядка», помимо Пангеи (300–180 млн лет назад), можно считать Родинию, существовавшую в период примерно с 1,2–1,1 млрд до 800–750 млн лет назад. Этот суперконтинент, то есть всю земную сушу, окружал единственный на Земле суперокеан Мировия.

До Родинии как минимум дважды возникали суперконтиненты: Коламбия, или Нуна, достигший точки максимальной сборки 1,8–1,5 млрд лет назад, и Кенорланд, собравшийся порядка 2,7 млрд лет назад. Иногда выделяют еще более древние суперконтиненты – Ур (3 млрд лет назад), Ваальбара (3,6 млрд лет назад), но их размеры и границы установлены очень приблизительно, а сроки существования определяются с допусками в десятки миллионов лет (Розен и др. 2008).

Тем более невозможно сколько-нибудь определенно установить границы складчатости, равнин, гор, внутренних морей и так далее.

Это вдвойне обидно, так как в геологические эпохи «до Родинии» произошли по крайней мере два важнейших эволюционных события: возникновение жизни и возникновение кислородных организмов.

Первые проявления жизни

Первые следы органической жизни прослеживаются в формации Исуа (Гренландия), где присутствуют древнейшие на Земле осадочные породы возрастом 3,8 млрд лет. В Гренландии же в породах возрастом 3,1 млрд лет содержатся остатки хлорофилла, фитан и пристан. Примерно того же возраста джеспилиты, то есть полосчатые железные руды, состоящие главным образом из гематита Fe_2O_3 и магнетита $FeO \cdot Fe_2O_3$.

В отличие от других атмосферных газов кислород не может быть получен путем дегазации магмы и потому отсутствовал в восстановительной первичной атмосфере Земли. Образование джеспилитовых руд означает появление на Земле достаточно мощного источника молекулярного кислорода, каковым могут быть только фотосинтезирующие организмы.

Объяснить появление таких руд на бескислородной Земле можно только одним способом – тем, что появляются, по определению П. Клауда, своего рода «кислородные оазисы»: сообщества фотоавтотрофов не в силах изменить состав атмосферы на всей планете, но в силах создавать окислительные обстановки (и осаждение железа в окисной форме) в своем непосредственном окружении (Соколов 1976).

«Другие отложения раннего и среднего докембрия, содержащие микроскопаемые, – это железосодержащая формация Соуден (Миннесота, более 2,7 млрд лет). Еще старше – отложения формации Фиг-Три (3,2 млрд лет), средний слой системы Свазиленд в Южной Африке» (Брода 1978: 231). Но эти «кислородные оазисы» моложе Исуа.

Гипотеза «кислородного оазиса» сразу же заставляет задать вопрос: на каких именно территориях могли возникать такие оазисы, что в этих местах было особенного и как они изменились после появления в них фотосинтезирующих организмов? В данный момент это вопросы без ответов. Отметим только, что сама жизнь на Земле долгое время существует в виде «оазисов» в абиотичном и безводном пространстве. Первые достоверные следы жизни появляются на Земле одновременно с первыми достоверными следами воды, и один из таких «оазисов жизни» и «островов фотосинтеза» оказался именно на территории будущей Гренландии.

В канадской формации Ганфлинт (провинция Онтарио) 1,9 млрд лет назад появились звездчатые образования, идентичные тем, что образуют ныне облигатноаэробные марганцевоосаждающие бактерии. Без кислорода окисление железа и марганца не идет, и образуемые этой бактерией металлические кристаллы в виде характерных «паучков» возникают только в сильно окислительной обстановке. Это должно означать, что в тот момент содержание кислорода в атмосфере уже достигло величины как минимум в 1 % от современного (точка Пастера).

С этого времени становится энергетически оправдано кислородное дыхание: при нем из каждой молекулы глюкозы можно будет получать 38 энергетических единиц (молекул АТФ) вместо двух, образующихся при бескислородном брожении.

Большинство ученых считают, что примерно к середине протерозоя, 1,8–1,7 млрд лет назад, завершается первый грандиозный экологический кризис на Земле – «кислородная революция». Это событие заложило основу для современной жизни на планете, мир стал аэробным. Но для анаэробных организмов тогдашней биосферы это была грандиозная катастрофа. Своего рода «глобальное отравление кислородом атмосферы планеты» (Соколов 1976).

По-видимому, «отравление атмосферы кислородом» тоже начинается в определенных точках тогдашней поверхности Земли. По какой-то причине это происходит именно на территории, которая спустя миллиарды лет станет частью Северной Америки (Трофимов и др. 2008), а не любого из южных материков. Отметим это пока без комментариев.

Между Родинией и Пангеей

Время раскола сверхконтинента Родиния определяют от 750 до 550 млн лет тому назад. Крайняя неопределенность и ненадежность датировок не позволяет уверенно говорить о том, где именно начался фанерозой: еще на мелководных окраинах единого сверхконтинента или в мелководных морях между различными новыми континентами.

Один из «осколков» Родинии, южный суперконтинент Гондвана, оказывается исключительно геологически стабильным. Гондвана включала в себя практически всю сушу, в наше время расположенную в южном по-

лушарии – южные материка Африку, Южную Америку, Антарктиду, Австралию. Тектонические блоки Индостана и Аравии только очень поздно (в геологическом смысле) стали частью северного материка Евразии. Точно так же Африка стала располагаться в Северном полушарии очень поздно.

Большую часть своей геологической истории Гондвана составляла единое целое. Время ее возникновения определяют обычно в 750–530 млн лет назад. Короткое (по геологическим меркам) время существовали самостоятельный Бразильский материк (Западная Гондвана, Южная Америка) и Восточная Гондвана, включающая Африку, Мадагаскар, Аравию, Антарктиду и Индию. Вскоре они соединились, а раскалываться суперматерик начал примерно 140–170 млн лет назад.

Очень продолжительный период, определяемый обычно в 360–180 млн лет назад, Гондвана образовывала одно целое с североамериканско-скандинавским материком Лавруссией. До полного схождения и после расхождения Гондваны и северного суперматерика существовало сужающееся, а потом расширяющееся внутриконтинентальное море. Но что очень интересно, на границах столкновения этих суперматериков не возникло мощных горных систем.

Геологическая же история северной части Родинии намного более динамична.

Суперконтинент Паннотия возник на геологически короткий период (порядка 60–80 млн лет) и распался на Гондвану и северные небольшие континенты: Балтию (Русский материк, Восточноевропейский материк), Сибирь, или Ангария (Ангарида), и крупный материк Лаврентию (Северную Америку вместе с Гренландией). Огромный остров или небольшой материк Авалония неподалеку от побережья Гондваны включал часть Ньюфаундленда, Новой Англии и Новой Шотландии. Флорида и часть Центральной Америки тоже были отделены от Лаврентии и располагались у берегов Гондваны.

Западная часть острова Ньюфаундленд входила в Авалонию, восточная – в Балтию.

500–440 млн лет назад Лаврентия и Балтия соединились в суперматерик Лавруссия, который 360 млн лет назад образовал с Гондваной Пангею, а потом отошел от нее.

В каменноугольном периоде (360–300 [299] млн лет назад) и в начале-середине пермского периода палеозоя по крайней мере пять громадных массивов суши, северные осколки Родинии, постепенно сближаются.

Между этими материками были разделявшие их моря шириной от 300 до нескольких тысяч километров. В ордовике и силуре, 440–400 млн лет назад, Лаврентия, Гренландия, Европа (Балтия), громадный вулканический остров Казахстана постепенно соединились в Лавразию. Долгое время они существовали как массивы суши с разделяющими их, все более

узкими внутренними морями. На востоке Северной Америки и на западе Европы формировались громадные горные системы – в масштабах современных Анд.

Внутренние моря все закрывались по мере того, как примерно 260–250 млн лет назад все материка Земли сложились в новый суперматерик Пангею. Это название дал ему еще Альфред Вегенер (1984).

Разумеется, все наши описания – только сверхкраткая схема, лишенная множества деталей. Тем более разные школы и даже отдельные ученые придерживаются разных взглядов относительно времени существования древних материков, их сопряженности, расстояния между ними и других важных факторов. Наверняка многие из высказанных здесь положений будут оспариваться. Тем не менее хотя бы некоторые закономерности очевидны.

В эпоху существования суперматериков самые контрастные ландшафты возникают, вероятно, на их побережьях. В эпоху существования и движения многих материков наиболее контрастны пространства на их стыках. Причем чем более различна геологическая история сопряженных материков, тем больше контрастов между ними. В местах наложения друг на друга материковых плит возникает складчатость, встают горные системы – появляется вертикальная поясность. В сочетании с системой внутренних морей с их мелководьями, изрезанной береговой линией, возникают территории не менее контрастные и мозаичные, чем «запад» Евразии.

К факторам формирования контрастности следует добавить и последствия древних, судя по всему, очень сильных оледенений.

Эпохи оледенений и ускорение эволюции

Исследователи чисто эмпирически вынуждены отмечать, что эволюция резко ускоряется во время катастроф, – например, оледенений.

Криозэры – эпохи, когда на Земле есть ледники, составляют не более 3 % времени всей известной истории Земли. Тем не менее на эти эпохи приходится наиболее важные события эволюции. Во время термоэры, в безледные эпохи, покровных ледников на уровне моря на Земле нет. Но и эволюция идет замедленными темпами.

Давно известно, что число родов и семейств во всех группах животных резко возрастает в экстремальные климатические периоды (Геккер 1957).

Ю. Г. Гор отмечал «...приуроченность эволюционных рубежей к тектоническим и климатическим перестройкам, которые в значительной степени определяют скорость эволюции» (Гор 1983: 104).

Л. И. Салоп весьма справедливо указывал, что такой важный скачок в развитии органического мира, как смена прокариот эукариотами

2500 млн лет назад, коррелируется по времени с мезопротерозойским оледенением (Салоп 1977: 9–10).

М. М. Москвин подчеркивал, что «глобальные вымирения в конце мела связаны с изменением конфигурации океанов и материков, трансгрессиями моря, изменениями химизма среды в целом» (Москвин 1979: 87–124).

В. Н. Шиманский отмечал, что «перестройка биосферы на грани палеозоя и мезозоя связана с рядом фаз орогенеза, охвативших большой промежуток времени» (Шиманский 1987: 23).

Как будто удалось даже «нащупать» механизм этого явления: по мнению А. П. Расницына и В. В. Жерихина, в «некогерентные» периоды развития биосферы открывается возможность быстрых несогласованных изменений отдельных видов и других элементов системы (Жерихин, Расницын 1980: 77–81). «Эволюционное значение имеет попадание популяции в необычные условия» (Там же: 57).

Новая растущая группа вряд ли встанет на место уже существующей, скорее она займет нишу, обитатель которой вымер, или создаст новую. Разнообразие возрастет.

Получается, что в спокойные теплые периоды виды слишком связаны друг с другом, слишком зависят друг от друга и в результате им становится буквально «некуда» развиваться.

В ледниковые же периоды виды и популяции оказываются не связаны друг с другом. Соответственно, каждый элемент системы получает возможность развиваться вне сдерживающих воздействий остальных элементов. А одновременно перед каждым видом и популяцией открываются перспективы занятия новых экологических ниш.

«На отрезке времени, для которого характерно ароморфное изменение, в ряде групп происходит как бы “проба сил”, когда возникают группы, которые окажутся достаточно жизнеспособными и в будущем, и много “экзотичных” групп, просуществовавших незначительное время» (Друщиц и др. 1983: 85).

Роберт Кэрролл убедительно показывает, что даже крупные таксоны возникают из популяций и даже из частей популяции, оказавшихся в нестандартной ситуации и «использовавших» эту ситуацию для собственного развития (Кэрролл 1992).

В ледниковые эпохи эволюция протекает ускоренно. В ледниковые эпохи словно уплотняется само время. За единицу стандартного астрономического времени протекает больше важных для эволюции событий, чем когда-либо. Возникают новые варианты... впрочем, я повторяюсь.

Но отметим – оледенения оказываются жизненно необходимыми для развития любых систем любой степени сложности. Эволюционно выигрывают те виды и все таксоны живых существ, которые подвергаются непосредственному воздействию ледника.

Протерозойское оледенение

Существуют многочисленные доказательства того, что 650–620 млн лет назад Земля подвергалась глобальному оледенению, в ходе которого большая ее часть была покрыта льдом, океан сковывали льды даже в низких широтах, а температура поверхности была близка к точке замерзания даже на экваторе.

Масштаб Лапландского оледенения (а скорее всего, нескольких оледенений) в раннем кембрии таков, что появилась теория «Земли-снежка»: полного оледенения нашего планетного тела, при котором свободная вода находилась только вдали от берегов Родины, в полыньях открытого океана, а жизнь сохранялась исключительно в этих полыньях, озерах-проталинах на скалах, и у геотермальных источников (Harland 1964).

Теория «Земли-снежка» малореальна: уже давно М. И. Будыко показал, что после полного оледенения Земли вернуться к прежнему состоянию было бы невозможно.

Но сам факт грандиозного оледенения налицо. Так как большие материковые массы находились вокруг полюсов, предполагается, что масштабы материкового оледенения в эпоху Паннотии были максимальными за всю геологическую историю Земли (Федонкин 2000).

Некоторые ученые связывают оледенение с началом Кембрийского взрыва жизни (Hoffman *et al.* 1998: 1342–1346).

Современные данные, как палеонтологические, так и молекулярно-биологические, свидетельствуют: большинство групп эукариотических организмов появилось еще до Лапландского оледенения. Российский ученый М. Федонкин считает это свидетельством против гипотезы «Земли-снежка», но убежден в том, что холодные воды сыграли важную роль в эукариотизации биосферы и появлении многоклеточных животных (Fedorin 2003).

Построены даже вероятные модели влияния оледенения на жизнь: низкие температуры увеличивали концентрацию кислорода в океане – его растворимость в морской воде возрастает почти вдвое при падении температуры с 30 °С до 0 °С (Marshall 2006).

То, что холодные воды богаты кислородом и потому обильнее жизнью, – очевидный и широко известный факт.

К сожалению, сроки и Лапландского оледенения, и событий фанерозоя установлены так приблизительно, что можно констатировать только факт примерного совпадения ледниковой эпохи и этих событий. Некоторые сторонники гипотезы «Земли-снежка» также указывают на тот факт, что последнее значительное оледенение могло закончиться за несколько миллионов лет до начала Кембрийского взрыва.

Контрастные мелководья и фанерозой

Начало фанерозоя (от древнегреческого φανερός – явный, и ζωή – жизнь), «эры явной жизни», относят к периоду от 800 млн до 540 млн лет назад,

в зависимости от того, с какого этапа отсчитывать массовое появление сложных, легко обнаруживаемых в геологической летописи форм.

Биогенные («рожденные жизнью») породы криптозоэ – строматолитовые известняки, углистые сланцы, осадочные руды – содержат многочисленные остатки и продукты жизнедеятельности древних бактерий, но тела организмов (то есть сами бактериальные клетки) в этих горных породах, естественно, не видны невооруженным глазом, отсюда и название криптозоэ.

Долгое время фанерозоэ считали время появления скелетных организмов. Последние 30 лет некоторые ученые считают фанерозоэ время появления многоклеточных мягкотелых животных.

В любом случае события фанерозоэ происходили не на суше. Суша без растительности, с чудовищным уровнем эрозии, не была биологическим месторазвитием. Таковым сделали ее сами живые организмы (Еськов 2010).

Но и неопределенные указания о том, что «жизнь возникла в воде», не дают представления о месте действия. Километровые глубины, толща пелагических вод, далеких от берегов, – очень сложная область обитания живых существ. Контрастность вод пелагиали связана разве что с увеличением давления, понижением температуры и уменьшением количества света с глубиной.

Пелагиальные воды, и особенно толща глубоководья – бедные жизнью области. Богатство фауны на мелководьях многократно превосходит богатство открытого моря. Все древнейшие водные фауны до выхода жизни на сушу – фауны мелководий (Соколов 1976).

Судя по всему, в начале кембрия очень обширные площади представляли собой или мелководные внутриконтинентальные зоны с очень пологими берегами, или переходные площади, постоянно заливаемые приливами на очень большие расстояния: ни суша, ни море.

Оледенение же сделало мелководья, во-первых, холодными, насыщенными кислородом, во-вторых – более динамичными и контрастными – за счет суточных и сезонных изменений, появления льда и мозаики областей, расположенных рядом, но различных по климату.

Эти холодные мелководья вокруг Родинии либо мелководные внутренние моря материков, на которые она разошлась, и есть самые контрастные и мозаичные области тогдашнего земного шара. В них и произошел переход к фанерозоэ (Федонкин 2006).

Первые многоклеточные

Не является новостью, что неродственные и непреемственные по отношению друг к другу фауны многоклеточных животных возникали по крайней мере трижды.

Эдиакарская фауна названа так потому, что с 1940-х гг. в Эдиакарских холмах (Австралия) начали находить отпечатки форм, внешне очень похожих на кишечнополостных и червей.

Вскоре таких же животных нашли в Англии, в Нортумберленде. Оказалось, что находили их и в Намибии (Африка), еще в 1908 г. Немецкий палеонтолог Г. Пфлюг впоследствии назвал их «петалонамы» – листья из Намибии. Тогда возраст находок был определен как кембрийский, поскольку было «заранее известно», что самые древние органические остатки в палеонтологической летописи появляются только начиная с нижнего кембрия.

На территории бывшего СССР вендские окаменелости известны на Украине, в Архангельской области, на Урале и в Сибири (Малаховская, Иванцов 2004). В 1952 г. академик АН СССР Б. С. Соколов установил существование венда – особого периода, предшествовавшего кембрийскому, где «впервые заняла свое истинное геохронологическое положение и так называемая эдиакарская фауна бесскелетных Metazoa, первоначально считавшаяся кембрийской. Вендский период (венд) назван по имени древнейшего славянского племени вендов (или венедов), обитавших к югу от Балтийского моря» (Соколов 1997).

Возраст всех вендских или эдиакарских фаун – порядка 640–600 млн лет назад, что на десятки миллионов лет раньше Кембрийского взрыва, но называют цифры и в 700 миллионов. В любом случае эдиакарские фауны – современники Лапландского оледенения.

Судя по всему, вендобионты исчезли, не оставив прямых потомков. Они – не предки кембрийской фауны, поскольку имеют совершенно другой план строения (Федонкин 2006). Они настолько отличаются от всех остальных живых существ, что немецкий палеонтолог Адольф Зейлахер выделил эти существа в отдельное царство «вендобионтов».

Такова же и хайнаньская фауна – еще более древняя, порядка 840 млн лет назад: эта фауна многоклеточных организмов найдена и на Таманском полуострове в России. Ее возраст определяли даже в 1 млрд лет (Гниловская и др. 2000).

В 1998 г. такие же организмы найдены в Доушаньто, в провинции Гуйчжоу. Они значительно моложе – от 590 млн лет до 565 млн лет назад (Xiao *et al.* 1998).

Судя по всему, хайнаньская фауна не имела ничего общего ни с вендобионтами, ни с кембрийскими организмами; она исчезла без следа, не оставив потомков. Если же принимать во внимание даты, то получается, что она существовала сотни миллионов лет.

Мы – потомки живых существ Кембрийского взрыва, который начался то ли 540, то ли 570 млн лет назад, то ли даже немного раньше. Мы потомки уже как минимум третьей «попытки» создать многоклеточные организмы.

Мы потомки существ, возникших или во время, или после распада Родинии, во время величайшего оледенения в геологической истории. Наши предки сформировались в ледяных мелководных морях вокруг древних материков: на самых контрастных и мозаичных акваториях тогдашней Земли.

Предки до предков

Долгое время считалось, что в кембрии жизнь вспыхнула внезапно. И в Англии, и в Северной Америке буквально на протяжении 10 млн лет все современные типы животного царства возникают как будто внезапно, не являясь потомками ранее существовавших фаун. Эту идею в самом конце XX в. вновь поднял английский палеонтолог С. Гулд, книга которого, к сожалению, не переведена на русский язык (Gould 1989).

Но, конечно же, более вдумчивые исследования показывают, что сложные животные, сходные с современными видами, возникли задолго до начала кембрия (McNamara 1996; Fedonkin, Waggoner 1997). Вопрос, когда именно и где?

Возможно, большая часть кембрийской фауны вообще не представлена в виде окаменелостей: известные местонахождения формировались при оползнях или извержениях вулканов, когда мягкие бесскелетные организмы захоранивались очень быстро (Butterfield 2001).

Существует множество противоречащих друг другу предположений о том, каков может быть возраст предков кембрийского многообразия, вспыхнувшего 570–540 млн лет назад (Signor 1982; Blair, Hedges 2004).

По разным данным молекулярной филогенетики, первичноротые (моллюсков, членистоногих, кольчатых червей) отделились от предков вторичноротых (предков хордовых и иглокожих) то ли 900 млн – 1 млрд лет (Aris-Brosou, Yang 2003), то ли 582 ± 112 млн лет назад (Peterson *et al.* 2004). Есть данные молекулярной генетики о том, что последний общий предок билатеральных животных возник в интервале от 656 до 573 млн лет назад (Основы... 1964).

На самом деле эти «пляшущие» цифры доказывают только две истины:

1. Молекулярная филогенетика несколько не точнее геологии и палеонтологии.

2. Говоря о геологической истории и об эволюции палеозоя, приходится оперировать такими громадными и примерными цифрами, что разные события могут быть и разделенными, и сопряженными во времени.

И 10, и 30 млн лет Кембрийского взрыва – колоссальный срок, за который могли начинаться и заканчиваться оледенения и целые ледниковые эпохи. Животные разных фаун могли сосуществовать в одно время на разных территориях. Возможно, одни «черновики Господа Бога» уже распространялись повсеместно или почти повсеместно по мелководьям вокруг Родинии, а в это время в таинственном эпицентре возникал новый,

никак не связанный с первым, «черновик». И вытеснял животных из этого «первого черновика».

Но вот очень важный вывод: и самые древние вендобионты, и самые древние «хайнаньские» организмы, и самые первые кембрийские найдены на территории Европы. Самые древние варианты всех трех «черновиков Господа Бога» появляются на мелководьях, которые впоследствии станут частью именно континентальных плит Северной Америки, Гренландии и Европы. И потом уже из этого эпицентра распространятся на мелководья, омывающие другие будущие континенты.

Первые позвоночные

Позвоночных известно «всего» около 50 тысяч видов. Из них рыб от 25 000 до 40 000, земноводных – 2100, пресмыкающихся – 6000, птиц – 8600, млекопитающих – 4500.

Но, во-первых, эти виды наиболее разнообразны: от крохотной землеройки весом в 20 граммов до бронтозавра в 40 тонн или синего кита до 100 тонн. От гепарда, мчащегося со скоростью 110 км в час, до малоподвижного ленивца.

Во-вторых, позвоночные – самые активные животные с самой интенсивной физиологией и биохимией. У них совершенные органы чувств, развитые кровеносная, пищеварительная, дыхательная, выделительная и половая системы.

В-третьих, и это главное, у позвоночных самая сложная нервная система. У них есть головной и спинной мозг, поэтому они способны к самым сложным формам поведения и психической деятельности.

Благодаря этим качествам позвоночные могут жить в самых разнообразных условиях. Они разделились на резко различающиеся систематические группы, и все эти группы замыкают пищевые цепочки; то есть именно они определяют, как функционирует и развивается биосфера в целом.

Позвоночные появились наверняка уже после раскола Родины, на рубеже ордовика и силура (около 470–450 млн лет назад). Остатки бесчелюстных рыбообразных – остракодерм (*Ostracodermi*) были обнаружены в нижнеордовикских породах Эстонии и в среднеордовикских отложениях США.

Эти так называемые щитковые – существа, отдаленно сходные с современными круглоротыми (миноги, миксины), но покрытые со спинной стороны мощно развитыми костными пластинами. Возможно, пластины защищали первых мелких, около 10 см длиной, позвоночных от огромных хищных ракообразных (Константинов 2000). Впрочем, скоро они достигли размеров до 2 метров (Войткевич 1988).

Древнейшие находки позвоночных отмечены в отложениях Шпицбергена, Северной Америки и Гренландии. Находки из Австралии и Китая – заметно моложе (Грецкая 1989).

Эту схему разрушает находка, сделанная в 1999 г. в китайской провинции Юньнань, где были найдены окаменелости рыбообразного существа *Haikouichthys* из группы бесчелюстных возрастом около 530 млн лет – то есть раннекембрийского возраста.

На мой взгляд, делать далекоидущие выводы на основании одной находки преждевременно. На данный момент серии находок подтверждают, что родиной позвоночных стали мелководья, окружающие Лаврентию и Балтию.

Континент красного песчаника

Трудно переоценить значение выхода жизни на сушу для всей истории биосферы. Биомасса организмов суши примерно в 800 раз превышает биомассу Мирового океана, число видов сухопутных животных составляет 93 % от общего числа, среди растений 92 % приходится на сухопутные формы. Уже отсюда видно, какие эволюционные возможности для прогрессивной и ускоренной эволюции открыл выход организмов на сушу.

Правда, на сушу вышли представители только шести классов животных из трех типов. В то же время 60 классов, относящихся к остальным типам, продолжали существовать в море (Цимбал 2009).

Основные эволюционные события начала палеозоя связаны с так называемым Континентом красного песчаника, или Древним красным континентом. Называли его так по причине красноватых латеральных отложений, – видимо, следствия разрушения гор, поднявшихся в ходе герцинской и каледонской складчатости (Chlupac *et al.* 1998). Подобное явление можно наблюдать и в некоторых современных пустынях.

Но Каледония, или Древний красный континент – это не Лаврентия и не Лавруссия. Это три расположенных рядом континента, геологическая и биологическая истории которых очень тесно связаны. Судя по тому, что нам известно на данный момент, во время выхода разных форм жизни на сушу, 440–400 млн лет назад, Лаврентия, Авалония и Балтия (Европа) постепенно объединялись, но еще не соединились в Лавруссию. Это были три разных материка, с мелкими морями между ними, причем на этих континентах шло активное горообразование, сопровождаемое вулканизмом, встают Аппалачи, Урал, горные системы Скандинавии. Каледонская по возрасту складчатость отмечена для части Гондваны и для Казахстана, но наиболее сложно построены каледониды Шотландии, Скандинавии, Восточной Гренландии и Ньюфаундленда (Пронин 1969).

В то же время северные континенты Ангария и Китай изолированы друг от друга и от будущей Лавруссии, а Гондвана остается отдельным от этих осколков Родинии сверхматериком.

По-видимому, по крайней мере до каменноугольного периода это самые контрастные и мозаичные территории Земли, с максимальной хронологической изменчивостью природной среды. Именно на континентах

красного песчаника и протекают основные эволюционные события палеозоя.

Палеозойские оледенения

Эволюция палеозоя тоже протекала в условиях серии (по крайней мере, 3–5) ледниковых эпох, разделенных межледниковьями. Разумеется, в научных кругах нет единства по поводу сроков и даже числа оледенений и ледниковых эпох палеозоя (Тезисы... 1998).

Твердо установлено, что глобальные похолодания и крупные материковые оледенения происходили в позднем ордовикском и раннем силурском (450–435 [или, по другим данным, 460–420] млн лет назад) периодах, а потом в верхнем девоне (370–355 млн лет назад).

Они по-разному проявлялись в Гондване и на северных материках.

И в наше время Антарктида – самый оледеневший материк Земли. Но сегодня Антарктида изолирована и ее ледники не могут сползать в низкие широты. В палеозойскую эру южное полушарие было преимущественно не морским, а материковым. В ордовике покровные ледники на Гондване простирались почти до сороковых широт. Ледовая ситуация и климат Гондванского оледенения на громадных территориях приближались к таковым в современных Антарктиде и Гренландии (Ершов 1996).

Ордовикское оледенение сказывается на Северном полушарии, там появляются покровные ледники, но масштаб их заметно меньше знакомого нам Великого оледенения кайнозоя.

Ледяное дыхание Гондванского оледенения сказывается и в Северном полушарии, но тоже сравнительно слабо. Для северных материков намного более выражено пермо-карбоновое оледенение 350–230 (300–280) млн лет назад. Возможно, речь идет о двух ледниковых эпохах, первая из которых охватила Гондвану и Лавразию, а вторая (в начале пермского периода) – единый суперматерик Пангею. Образование Пангеи сопровождалось мощным горообразованием, чрезвычайным усилением вулканической активности (Будыко 1980).

В пермо-карбоновое оледенение покровные ледники и в Северном полушарии спускались в низкие широты до 30–35°.

Развитие органического мира протекало между накатывающимися ледниками и теплыми межледниковьями. После окончания пика пермо-карбонового оледенения температура вод в низких широтах достигала 25–28 °С, что на 10 °С выше, чем на пике оледенения (Захаров и др. 2001).

Оледенения и вымирания

Из пяти крупнейших глобальных вымираний в истории Земли три приходятся на палеозой. Первые два массовых вымирания затронули в основном водную фауну. В период ордовикско-силурийского вымирания исчезло более 60 % видов морских беспозвоночных, включая две трети всех

семейств брахиопод и мшанок. Сильно пострадали также двустворчатые моллюски, иглокожие и кораллы.

Вымирает около 100 морских семейств, что составляет примерно 49 % от всех родов животного мира (более надежная оценка по сравнению с количеством видов). Помимо вышеупомянутых, очень сильно пострадали трилобиты (Rohde, Muller 2005). Исчезли почти все бесчелюстные рыбы.

Считается, что произошли два всплеска вымираний с промежутком примерно в 1 млн лет. Но в каком промежутке следует расположить этот «примерно миллион», неясно: существуют мнения, что в период между 450 и 440 млн лет назад, конкретно 443,7 млн лет назад, и в период между 440 и 420 млн лет назад (Sole, Newman 2002).

О причинах массовых вымираний мнения еще более разнятся. Конечно же, предполагают пагубные последствия вулканизма и падение астероида – то есть внешние катастрофы. Помимо них представляются гипотезы о продвижении Гондваны к южному полюсу. Оледенение сковало большие массы воды и привело к быстрому падению уровня Мирового океана, обсыханию мелководий.

Более прозаическая причина может быть связана не с началом, а с окончанием оледенения: теплые воды бедны кислородом. Это сразу же уничтожает все существа, неспособные довольствоваться более бедными водами для дыхания. Кроме того, резко уменьшается количество водных бактерий, а с ними и всех существ в каждом из звеньев пищевой цепочки. Для водной биоты похолодания приводят к компенсированным вымираниям отдельных видов, а потепления – к массовым некомпенсированным вымираниям значительной части морских жителей.

Следующее катастрофическое вымирание, Девонское, датируется от 280 до 260 млн лет назад. Одни предполагают, что вымирание было разовым, на протяжении не более чем 500 тысяч лет. Другие – что постепенное вымирание продолжалось порядка 15 млн лет. Третьи отмечают несколько «всплесков» вымираний (Algeo 1998).

Вымирания опять затронули в основном морских жителей. Вымерло 19 % семейств беспозвоночных (по другим сведениям, 22 % семейств), в том числе все рифообразующие животные. Коралловые рифы возродились только в мезозое, с появлением тропических теплолюбивых кораллов современного типа.

Это вымирание так заметно совпадает по срокам с окончанием оледенения, что давно высказано предположение: вымирания вызваны обеднением кислородом теплой воды (Algeo *et al.* 2001).

Кроме этого, причиной вымирания могла стать деятельность наземных растений. Действительно, сосудистые растения создали первые леса, останавливая чудовищную по масштабам эрозию. Поверхность суши до появления лесов характеризуют иногда как «мокрые пустыни», в которых

дожди и талые снега смывали в моря колоссальное количество породы. Внезапные движения селевых масс таили опасность для морских жителей, но насыщали прибрежные мелководья множеством микроэлементов.

Закрепляя почву, высшие растения, по существу дела, создали береговую линию, отделяя сушу от моря. Смыв породы не прекратился, но уменьшился в десятки раз. Это и могло иметь катастрофические последствия для морской биоты.

Вероятно, здесь проявляется закон Седова (Седов 1988), или закон иерархических компенсаций, согласно которому в сложной иерархической системе рост разнообразия на верхнем уровне обеспечивается ограничением разнообразия на предыдущих уровнях, и наоборот, рост разнообразия на нижнем уровне иерархии разрушает верхний уровень организации (Назаретян 2004: 225).

Можно привести много примеров того, как более сложные организмы вызывают деградацию и вымирание более примитивных. Исчезновение анаэробных организмов после «кислородной революции» тоже можно отнести к действию закона Седова.

Массовые вымирания сухопутных животных в перми и триасе имеют другую причину, но о них следует упомянуть, так как они имеют прямое отношение к теме статьи.

Термоэра на суперконтиненте

Массовое пермское вымирание иногда неформально называют «Великим вымиранием». Это величайшее в истории Земли массовое вымирание. Считается, что оно разделяет такие геологические периоды, как пермский, последний период палеозойской эры, и трассовый – первый период мезозойской. В ходе этой чудовищной катастрофы вымерло 96 % всех морских видов и 70 % наземных видов позвоночных (Benton 2005).

Катастрофа стала единственным в истории Земли массовым вымиранием насекомых – погибло около 57 % родов и 83 % видов всего класса насекомых (Жерихин 1980).

Считается, что биосфера Земли настолько деградировала, что восстанавливалась после катастрофы от 5–7 до 30 млн лет. Сроки и механизм вымирания обсуждаются во множестве работ. Разные исследователи предполагают от одного до трех основных пиков вымирания (Yin *et al.* 1992; Retallack *et al.* 1998; Jin *et al.* 2000).

В качестве причин называют падение огромного метеорита диаметром в несколько десятков километров. Правда, предполагаемый метеорит-убийца, оставивший кратер диаметром 500 км под льдами Земли Уилкса в Антарктиде, упал по меньшей мере за 12 млн лет до пермско-триасового вымирания.

Вторая часто называемая причина – излияния траппов на севере современной Сибири. Это гипотеза вулканической зимы и парникового эффекта из-за выброса в атмосферу большого количества CO₂. Согласно последним данным, построенная «модель также показала, что выброс в атмосферу CO₂ и HCl, высвобожденных из расплавленных пород, был, во-первых, в несколько раз более масштабным, чем предполагалось ранее, во-вторых – не постепенным, а стремительным... Оценка времени этого события – около 252,4 млн лет назад – весьма точно совпадает с современными датировками момента массового вымирания» (Sobolev *et al.* 2011: 315).

И вообще: «Известно, что периоды формирования некоторых других трапповых провинций тоже совпадают во времени с крупными вымираниями» (*Ibid.*: 315). Верно. Совпадают. А другие периоды формирования трапповых провинций с крупными вымираниями не совпадают.

Называют еще внезапный выброс со дна океана огромного количества метана, изменение химического состава морской воды и атмосферы, изменения кольца океанских течений, нарастание сухости климата...

В сравнении с этими увлекательными гипотезами покажется невыразительным указание на то, что вымерли «почему-то» самые примитивные животные: парарептилии, кроме предков черепах, членистоногие (в том числе последние трилобиты), открывая дорогу архозаврам – предкам динозавров и птиц, и предкам млекопитающих.

Триасово-юрское вымирание 199,6 млн лет назад менее катастрофично. Тем не менее за короткое время катаклизма, буквально за десятки тысяч лет, вымерли 20 % семейств морских и 50 % видов сухопутных животных. Исчезли многие виды земноводных и многие группы архаичных пресмыкающихся, зверозубые пресмыкающиеся («почти млекопитающие») уступили место динозаврам.

Разумеется, в качестве объяснений опять привлекаются метеориты и вулканы, высвобождение метана и парниковый эффект. Одним словом, набор катастроф.

На их фоне кажется скучным статистический подсчет вымираний, приводящий к заключению: уменьшение разнообразия было связано «скорее со спадом в темпе видообразования, чем с ростом вымирания» (Vambach *et al.* 2004).

По не вполне понятной причине замедление темпов видообразования сказывалось сильнее всего на доминантных видах: наиболее крупных, замыкающих пищевые цепочки. Но причины замедления видообразования сравнительно понятны: это уменьшение контрастности, мозаичности, динамизма среды обитания.

Как раз 260–200 млн лет назад на колоссальной Пангее в ярко выраженную термозеру устанавливается низкий уровень мозаичности и динамичности среды – сравнительно и с предшествующими, и с последующими геологическими эпохами. Это не может не сказаться на замедлении таксонообразования.

Наша гипотеза объясняет, почему вымирания коснулись абсолютно всех классов живых существ – по крайней мере, наземных, – и позволяет предположить, почему примитивные формы оказались в худшем положении. Ведь чем примитивнее таксон, тем он требовательнее к параметрам внешней среды. Упрощенно говоря, для эволюции примитивных животных необходима более мозаичная и динамичная среда. А в условиях одного и того же уровня мозаичности и динамичности ими «воспользуется» более сложное животное, в большей степени независимое от внешних условий.

Параллельная эволюция

Итак, важнейшие события выхода жизни на сушу происходили на континентах красного песчаника; на территории, превращенной в эволюционное месторазвитие движением континентов и оледенениями.

Но для понимания того, как действовало месторазвитие, необходимо учитывать: большая часть принципиально значимых эволюционных событий происходила по многу раз.

В образной форме эту закономерность выразил К. Еськов применительно к появлению наземных животных: «Как обычно, “заказ” на создание четвероногого позвоночного, способного жить (или, по крайней мере, выживать) на суше, был дан биосферой не одному, а нескольким “конструкторским бюро”; “выиграла конкурс” в конечном итоге та группа кистеперых, которая “создала” известных нам тетрапод современного типа». (Еськов 2001: 143).

Но и после того как появились «настоящие» земноводные, лабиринтодонты, параллельно с ними существовало несколько групп экологически сходных кистеперых рыб, сочетавших в себе черты рыб и земноводных. Например, пандерихтиды без спинного и анального плавников (не «рыбий» признак), с «крокодильей» головой, ноздрями, открывавшимися в пасть, у которых голова гнулась относительно тела.

Известно до десятка групп таких полурыв. Это родственники по экологической нише, но не по происхождению.

Такие же «черновики Господа Бога» (Он же 2001), появления «параллельных организмов» известны и во всей остальной палеонтологической летописи. Примеров можно приводить очень много; рассматривая отдельные события, мы постоянно будем сталкиваться с этим.

Клада и града

В классической палеонтологической схеме конца XIX – середины XX в. все выглядело сравнительно просто: рыбы породили земноводных, земноводные породили пресмыкающихся, пресмыкающиеся породили птиц и млекопитающих.

В эпоху молекулярной генетики эту схему пришлось существенно изменить и дополнить, вводя понятия «клады» и «грады».

Клада (от греческого κλάδος и английского *clade*) – это группа организмов, которые являются потомками единственного общего предка и всех потомков этого предка (Павлинов 1990).

Града же (от греческого γράδος) – совокупность организмов, находящихся на одном уровне структурной сложности.

У палеонтологов и биологов XIX в. не было особых сомнений: животные принципиально одного структурного уровня происходят от одного предка. Эволюционные древа, прямо происходящие от родословных деревьев дворян, исходили именно из этого.

Мы же, во-первых, будем учитывать многократность и многовариантность возникновения на Земле любой группы существ, находящейся на одном уровне сложности. В каждой граде – разные клады. В каждой кладе – разные грады.

Ни рыбы, ни земноводные, ни пресмыкающиеся, ни птицы, ни млекопитающие – не потомки одной популяции предков. Это уровни эволюции, к которым может вести не какая-то одна ветвь, а разные эволюционные стволы.

Во-вторых, рассматривая все события эволюции, мы будем отмечать, на каких именно территориях происходили эти события. В том числе события повторяющиеся, – иногда многократно.

Направление эволюции

Согласно всем имеющимся у нас данным, эволюция имеет вектор в виде появления все более сложных существ, все более независимых от природной среды, со все более многовариантным поведением, все совершеннее работающих с информацией. Проявление и иллюстрация этого вектора – вся известная нам палеонтологическая летопись.

Важнейшая сторона эволюции – цефализация (от греческого κεφαλή – голова), «оголовление» живых организмов. В биологии этим термином чаще всего называют усиленное развитие головного отдела тела у животных. Ведь передняя часть туловища снабжена ротовым отверстием и первым встречается с новыми объектами среды. Поэтому в передней части тела концентрируются органы чувств и отделы нервной системы, регулирующие функционирование всех этих органов, составляющие головной мозг.

Иной смысл придавал термину американский геолог Джеймс Дана (1813–1895). Дарвин утверждал, что в природе господствуют случайность и естественный отбор. Но на том же самом материале Дана сделал совершенно другие выводы: он выявил единую для всего живого мира законо-

мерность, которую назвал «цефализация», – развитие животных в направлении усложнения нервной системы от низших организмов к высшим.

Утверждения Дана о цефализации были основательно забыты, когда В. И. Вернадский напомнил о них: «Правильность принципа Дана легко может быть проверена теми, кто захочет это сделать, по любому современному курсу палеонтологии. Он охватывает не только все животное царство, но ярко проявляется и в отдельных типах животных. Дана указал, что в ходе геологического времени, говоря современным языком, то есть на протяжении двух миллиардов лет по крайней мере, а наверное много больше, наблюдается (скачками) усовершенствование – рост – центральной нервной системы (мозга), начиная от ракообразных, на которых эмпирически и установил свой принцип Дана, и от моллюсков (головоногих), кончая человеком. Это явление и названо им цефализацией. Раз достигнутый уровень мозга (центральной нервной системы) в достигнутой эволюции не идет уже вспять» (Вернадский 1991: 29).

Итак, цефализация – непрерывный рост центральной нервной системы – обеспечивала все более разнообразные и сложные формы общения организмов с окружающей и живой, и косной средой. Навыки наследовались, – следовательно, усложнение центральной нервной системы влекло за собой усложнение генетического аппарата. Конечно, именно генетический код определял уровень «стартовой площадки» поведения вида и его активности, но организмы приобретали новые качества, которые меняли генетический код.

При этом отметим: векторность эволюции и цефализация объясняются самыми простыми и очевидными причинами.

Эволюция всех групп животных имеет одно направление – именно поэтому и возникает феномен «параллельной эволюции». Палеонтолог Н. Н. Каландадзе (б. г.) назвал свою статью «Все хотят стать Людьюми, но не все могут» (имея в виду, что очеловечиваются все линии приматов). С тем же успехом можно сказать, что все рыбы «хотят» стать земноводными, все земноводные – пресмыкающимися и так далее.

Эволюция – отнюдь не движение по заранее намеченному маршруту, в котором лидеры уже кем-то выделены и отмечены. Это скорее осторожная прокладка пути методом проб и ошибок, во время которого многие пробуют идти в нужном для всех направлении, но проходят разные отрезки пути.

При обсуждении некоторых положений этой статьи один уважаемый коллега недовольно заметил:

– У тебя эволюция похожа на десятиколесный велосипед!

Автор статьи назвал бы эволюцию скорее «велосипедом с произвольным количеством колес».

Выход на сушу растений

Вполне вероятно, что некоторые растения (лишайники, грибы) начали проникать во внутренние районы суши еще в протерозое, так как нередко отложения этого времени содержат значительные количества необходимых растениям питательных веществ. Но это лишь недоказанное предположение. Ненадежны и находки споров в отложениях конца протерозоя.

На континентах красного песчаника начиная с середины кембрия (примерно 510–490 млн лет назад) возникли и развивались примитивные наземные растения. В ордовикском периоде в Лавруссии появились сначала огромные тропические болота из мхов.

Событие привязано к 15 % тогдашней суши.

Появление сосудистых растений

В отложениях позднесилурийских морей Центральной Чехии, а также позднего силура Уэльса, Подолии, США встречаются хорошо сохранившиеся остатки древнейших сосудистых растений – псилофитов, и древнейшее из них – куксония («псилофиты» в переводе с греческого означает «лишенные листьев»).

Появление высших наземных сосудистых растений – одно из ключевых событий в истории биосферы. Оно произошло на материке, площадь которого составляла порядка 15 % всей территории суши.

Именно сосудистые растения в какой-то степени и создали сушу. По крайней мере, в приморских областях континентов красного песчаника это сделали экосистемы из растительных и животных сообществ, препятствовавшие чудовищной эрозии. Эти экосистемы создали береговую линию, четко отделенную от моря (Фентон К., Фентон М. 1997).

То есть в геологической истории был период протяженностью по крайней мере в миллионы лет, когда на континентах красного песчаника **уже** была четкая береговая линия и прекратились процессы чудовищной эрозии, а всей остальной суши в современном смысле еще не существовало.

В среднедевонское время псилофиты появляются и на Гондване, и в Ангарии, но в отложениях континентов красного песчаника уже в нижних слоях девона в изобилии встречаются остатки новых групп растений с развитой сосудопроводящей системой, размножающихся спорами, как и псилофиты. Среди них преобладают плауны, хвощи и – с середины девонского периода – папоротники (Тахтаджян, Федоров 1974). Возраст куксонии – порядка 415 млн лет (Там же: 258).

Дальнейшая эволюция растений тоже происходит на территории Лаврентии (Северной Америки) – здесь примерно 370 млн лет назад появляются первые голосеменные растения (Там же).

Признаки покрытосеменных постепенно формировались в нескольких параллельно развивающихся эволюционных линиях древних голосемен-

ных (проангиоспермы). Граница между голосеменными и покрытосеменными в свете этих данных выглядит менее отчетливой, а происхождение последних представляется закономерным результатом процесса ангиоспермизации. Первые достоверные покрытосеменные появились в начале мелового периода, около 130 млн лет назад.

По разным данным, это происходит в тех или иных местах Лавразии (Мейен 1987; Тахтаджян 1978). Площадь, на которой происходит генезис цветковых растений, составляет порядка 30 % территории колоссальной Пангеи.

Выход на сушу беспозвоночных животных

С ордовика известны наземные формы ракообразных и пауков. Судя по самым последним данным, среди них были растительноядные формы. Все они первоначально появляются на континентах красного песчаника.

Насекомые возникают в раннем девоне на территории Лаврентии около 410 млн лет назад (Glennier 2006). В Лаврентии же появляются столь значимые таксоны, как стрекозы и бабочки (Бей-Биенко 1980).

Выход на сушу позвоночных

Параллельная эволюция приводит к возникновению и двоякоддышащих рыб Гондваны, и земноводных Континента красного песчаника. Эволюционный потенциал этих групп очень уж неодинаковый; земноводные стали предками всех наземных животных, включая человека. Двоякоддышащие рыбы решали ту же задачу – жить и в водной, и в воздушной среде, но двигаться дальше оказались не в состоянии. Популярная в XIX в. теория, согласно которой двоякоддышащие рыбы – предки наземных позвоночных, давно отвергнута.

Но и земноводные тоже не клада, а града. В девонском периоде палеозоя практически одновременно появляются не родственные между собой параллельные группы примитивных земноводных, способных хотя бы короткое время жить на суше. Все они – потомки разных кистеперых рыб (Воробьева 1992).

Выход двоякоддышащих рыб на сушу и появление земноводных приурочены к территории континентов красного песчаника: древнейшие (верхнедевонские) останки земноводных, строение скелета которых является исходным для всех наземных позвоночных, найдены в Гренландии. Остатки таких животных, истиостег (греч. «рыба скрытая»), датская экспедиция обнаружила в 1930-е гг. на острове Имер, к востоку от Гренландии.

Находки древнейших земноводных в Китае и Монголии – юрские, в Австралии и Средней Азии – нижнемеловые, а девонские, позже гренландские – единичны.

Параллельно с ихтиостегами обитали кистеперые – пандерихтиды. У них был такой же, как у древнейших земноводных, уплощенный череп со смещенными назад и обращенными вверх глазницами, плечевой пояс, зубы и хоаны (внутренние ноздри, сообщавшиеся с ротовой полостью). Исчез анальный плавник. Но тело пандерихта покрывала чешуя, крупная голова не двигалась относительно тела, зато шевелился хвостовой плавник. В грудных плавниках не было пальцев.

По современным представлениям, ихтиостеги и их родственники акантостеги были промежуточной формой между рыбами и земноводными. Сейчас известно около десятка групп подобных четвероногих рыб. Любая из них могла положить начало истории сухопутных позвоночных.

Все эти группы ископаемых земноводных, которых традиционно рассматривают как первых обитателей суши, в наше время обычно определяются как водные существа, которые потенциально могли ненадолго покинуть водную среду, но в основном обитали в прибрежной полосе, а частично – в эстуариях рек, болотах и озерах.

По образу жизни они больше напоминали рыб, чем наземных зверей. Конечности у первых полуамфибий были очень слабые и маленькие, располагались по бокам от тела и просто не могли поддерживать его на суше. У этих групп сохранились рыбьи органы боковой линии, заключенные в каналы и открывавшиеся порами. По-видимому, они могли дышать не только в воде, накачивая воздух вертикальными движениями дна ротовой полости, как земноводные.

А как раз в это время сходились три громадных участка суши: Лаврентия, Авалония и Балтия (Европа). Между ними оставались все более узкие и мелкие проливы.

Вероятно, тетраподный комплекс возник не как приспособление к жизни на суше, а как приспособление к жизни на этих мелководьях. Потом этот комплекс пригодился и для обитания на суше, но не сразу. Долгое время девонская суша представляла собой еще очень нестабильное образование. Чудовищная эрозия, только формирующийся растительный покров, быстрые переходы от обводненности к засухам являлись мало-подходящей средой для амфибий.

Многообразие земноводных

Судя по многим признакам, современные земноводные и пресмыкающиеся происходят от разных групп древних земноводных. Потомки ихтиостег, лабиринтодонты – вероятные предки лягушек. Они имели то 5, то 8 пальцев на конечностях, многие виды – органы боковой линии и жабры.

В конце раннекаменноугольного периода появились чисто водные земноводные антракозавры, с недоразвитыми конечностями и даже с хвостовым плавником. Но некоторые признаки антракозавров указывают на то, что они самостоятельно развивались в пресмыкающихся.

В середине каменноугольного периода возникли лепоспондильные земноводные. Их потомки – безногие червяги и, скорее всего, современные хвостатые саламандры и тритоны.

Как видно, у древних земноводных четко прослеживается как минимум три независимых направления развития. А очень может быть, что и больше. Все эти группы земноводных первоначально распространены исключительно на континентах красного песчаника.

Три ветви развития

Традиционная палеонтология считала, что амфибии породили пресмыкающихся: первых по-настоящему сухопутных зверей, которые откладывают покрытые кожистой оболочкой яйца. Наиболее вероятным предком пресмыкающихся считалась сеймурия – существо из нижнепермских отложений Северной Америки, которое дышало как пресмыкающееся («реберное дыхание»), но размножалось личинками-«головастиками» с жабрами.

А уже от пресмыкающихся произошли и птицы, и млекопитающие.

Но еще Т. Гексли пришел к выводу, что кровеносная система млекопитающих принципиально не может быть выведена из кровеносной системы пресмыкающихся. Соответственно, млекопитающие произошли непосредственно от амфибий.

С середины XX в. считается, что завроморфная ветвь развития амфибий породила несколько не связанных между собой групп высших пресмыкающихся и птиц (Фентон К., Фентон М. 1997).

Другая же, тераморфная эволюционная ветвь привела к возникновению по меньшей мере трех разных групп млекопитающих (Татаринов 1987).

Но и это еще не все. Давно уже сделан вывод о существовании промежуточных существ между амфибиями и пресмыкающимися, вплоть до выделения подкласса «лягушкоящеров» (Ефремов 1946).

Загадки происхождения черепах (Алифанов 2001) заставили в конце концов выделить особую линию развития амфибий – возникновение парарептилий, то есть черепах, котилозавров, связанных с ними форм (Ивахненко 1987; Ивахненко, Курочкин 2008).

Сегодня почти всеми признано, что земноводные палеозоя стали предками по крайней мере для двух, если не трех-четырех групп пресмыкающихся, которые не имеют между собой ничего общего (Ивахненко 2001).

А есть еще такое загадочное «живое ископаемое», как гаттерия, – вполне возможно, представитель отдельной линии развития амфибий и пресмыкающихся (Зенкевич 1969).

Но все наиболее древние представители этих линий появляются именно на континентах красного песчаника.

После Пангеи

Современные континенты начали формироваться 200–150 млн лет назад в результате раскола суперконтинента Пангеи. Геологическая история осколков Пангеи известна несравненно лучше, чем история осколков Родины: ведь мы непосредственно можем наблюдать эти осколки.

Первоначально Пангея распалась на два «суперматерика второго порядка», Гондвану и Лавразию, между ними образовался новый океан Тетис. Воды Тетиса омывали юг Северной Америки, юг Европы, юг Азии и север Гондваны. Гондвана сразу же после отделения от Лавразии начала распадаться и раздвигаться дальше. От нее отодвинулись Индия и Мадагаскар, отделенные от Африки Мозамбикским проливом, много мелких осколков континента. Последним отошел от Африки Аравийский полуостров.

Затем от Мадагаскара отделился Индостан и стал дрейфовать на север. Около 50 млн лет назад Индостанская плита столкнулась с южной частью материковой плиты Азии. В результате этого столкновения восточная часть Тетиса была смята Индостаном, а в месте столкновения начали вздыматься Гималаи. На месте расползавшихся – раздвигавшихся плит – осколков Гондваны начал формироваться Индийский океан.

Австралия обособилась от Африки, но составляла единое целое с Антарктидой и Южной Америкой. Только 150 млн лет назад Южная Америка начала отделяться от Африки, при этом началось формирование южной части Атлантического океана. Примерно 70 млн лет назад Южная Америка полностью обособилась от Африки, сформировались южная и центральная части Атлантического океана.

Составными частями Лавразии были современные Евразия и Северная Америка, которые в свою очередь начали откалываться друг от друга от 135 млн лет назад. Между ними начал формироваться Атлантический океан.

Такой ход событий, приведший к современному расположению материков, имеет палеомагнитное, палеоклиматическое, палеонтологическое, геологическое подтверждение. В частности, выявлено, что горы на западном побережье Африки и горы Сьерра в Южной Америке сложены из одних и тех же пород, имеют один и тот же порядок расположения геологических слоев и те же полезные ископаемые. На островах Южной Атлантики есть породы материкового происхождения (это было известно и Дарвину). Они свидетельствуют о том, что эти острова не что иное, как обломки суши. То же самое относится к Сейшельским и Маскаренским островам, острову Кергелену и многим другим.

Контрастные и мозаичные регионы после Пангеи

Нечто отдаленно похожее на нынешний «запад» Евразии появляется примерно 200 млн лет тому назад, при расколе Пангеи. Тогда между Лавразией и Гондваной находился узкий океанский проток, не шире современного Средиземного моря. Но этот пролив, будущий океан Тетис, раскрывается в океан, а не замыкается материком Азии.

Не очевидно, что тогда это побережье Лавразии и Гондваны являлось самым контрастным и мозаичным местом на Земле с максимальной разницей физико-географических потенциалов. Скорее, «запад» Евразии только формируется в этом качестве по мере того, как Африка и Аравийская плита замыкают Тетис, создавая систему внутренних морей (30–25 млн лет назад), а столкновение Африки и Европы порождает Альпийскую горную систему (25–20 млн лет назад). Окончательно же «запад» Евразии приобретает характеристики ценнейшего месторазвития, когда на нем начинает сказываться оледенение Северного полушария, то есть в конце третичного периода, 3–4 млн лет назад.

В более раннее геологическое время, до 30–25 млн лет назад, можно только очень условно говорить о «западе» Евразии как биологическом месторазвитии. Правда, после раскола Лавразии возникает система из двух узких океанов, разделяющих Европу и Северную Америку (пра-Атлантика), а также Европу и Африку (узкая западная часть Тетиса).

То есть в эпоху 70–30 млн лет назад на месте «запада» Евразии был скорее стык Европы, Северной Америки и Африки. Предположительно такая территория могла быть самой контрастной и мозаичной на тогдашней Земле: стык трех континентальных плит, разделенных молодыми морями, с молодым и активным вулканизмом.

Этот регион, предполагаемое биологическое месторазвитие, можно назвать Евсеваф – просто для того, чтобы отличать его от других геологических феноменов.

Но с 200 до 70 млн лет назад стык Лавразии и Западной Гондваны, Лавгонд, был местом содинения двух материковых плит, разделенных совсем узким проливом. Правда, это было (насколько мы знаем) единственное на тогдашней Земле внутреннее море.

Триасовый период мезозоя протекал еще на Пангее. Но юрский период (200, 199 или 190 млн лет назад – 145 млн лет назад) и меловой период (145–70, 67 или 65 млн лет назад) мезозоя – эпоха расхождения и раскола материков. Самым мозаичным регионом был Лавгонд.

Почти вся геологическая история «после Пангеи» приходится на период термоэры, оледенение начинает играть свою благотворную роль не ранее, чем 25–30 млн лет назад.

Попробуем проследить эволюционные события этого времени, по-прежнему привязывая каждое из них к территории.

Линия динозавров

В XIX и в начале XX в. всех динозавров считали чем-то вроде огромных ящеров – тупыми, нелепыми, вялыми. В массовом сознании до сих пор все пресмыкающиеся выглядят и ведут себя примерно как современные черепахи или в лучшем случае вараны.

К середине XX в. стало очевидно: пресмыкающиеся были представлены по меньшей мере тремя разными кладами и шестью очень разными градами.

Среди прочих были и существа типа диплодока, крестцовый мозг которого превосходил по размерам головной. Ученые и сами посмеивались над «интеллектом» «двудума». В рассказе академика Обручева диплодок сжирает шляпу путешественника во времени, приняв ее за корм (Обручев 1965). В раннем рассказе Стругацких двудум шагает по колону в воде, мерно опускает в воду голову, собирает водоросли и ест. Кто-то хищный откусывает ему голову, а «интеллектуал» диплодок еще долго так же мерно шагает, погружая «голову» в воду (Стругацкий А., Стругацкий Б. 1975).

Но одновременно с такими пресмыкающимися существовали группы птицеподобных двуногих динозавров. Если даже их можно назвать пресмыкающимися, то это особая группа. Их нижние конечности располагались уже не по сторонам тела, а были подведены под таз – почти как у птиц. Птицеподобные динозавры были почти или даже полностью теплокровными. Сегодня дискуссии палеонтологов и палеобиологов ведутся не о самом факте теплокровности; дискутируется, какие именно динозавры обладали постоянной температурой тела, а какие – нет.

Исследования интенсивности метаболизма динозавров привели к выводу, что двуногие динозавры массой 20 кг и более были теплокровными.

Рассчитано даже, что в начале жизни температура тела крупных динозавров составляла 25 °С, а по мере достижения массы в несколько сотен килограммов она значительно вырастала и у самых крупных экземпляров достигала 35 °С. В то же время у мелких динозавров с ростом температура тела не увеличивалась. Был сделан вывод, что по мере увеличения размеров возникает способность удерживать тепло (В Австралии... 2009).

О теплокровности хотя бы некоторых видов говорят находки динозавров в Австралии и Антарктиде, где была полярная ночь и температура регулярно опускалась ниже нуля.

Некоторые мелкие виды динозавров выкапывали норы, предполагается, что именно для спячки (Там же).

Часть таких активных животных со сравнительно большим мозгом была покрыта перьями. Количество форм, которые наверняка были оперены, уже превысило десяток. Некоторые из них были покрыты пуховыми перьями, другие – мелким пухом, а на хвосте и передних конечностях росли длинные жесткие перья (Chen 1998). Не исключено, что перьевой покров имели даже громадные тираннозавры (Прам, Браш 2003).

Самые же ранние из оперенных динозавров известны из слоев возрастом около 164–159 млн лет назад и 160–155 млн лет назад (Zhang *et al.* 2008).

Активные, со сравнительно большим мозгом динозавры, скорее всего, заботились о своем потомстве, охраняя яйца и воспитывая детенышей. Вероятно, эти подвижные виды жили стадами или небольшими семейными группами. Карл Саган предложил считать их скорее птицами, чем ящерицами, потому что птицы – это только продвинутая прогрессивная форма пресмыкающихся. В главном он был совершенно прав.

Пресмыкающиеся и вправду предки птиц. Причем птицы происходили от пресмыкающихся неоднократно.

Линия птиц

Происхождение птиц крайне полемично, потому что «предка птиц» находили много раз в разных местах. Еще в 1861 г. в тонкослоистых позднеюрских известняках возле Зольнхофена в Баварии была найдена «первоптица» – археоптерикс. Откровенное промежуточное звено между пресмыкающимися и птицами; сложение, напоминающее ящериц, клюв с коническими зубами, но крылья, перья, хвост с рулевым оперением... Жил он 150–160 млн лет назад.

С тех пор археоптериксов и их перья находят регулярно (Mäuser 1997).

В 1984 г. американский палеонтолог Шанкр Чаттерджи обнаружил ископаемые останки птиц возрастом 225–210 млн лет. «Протоависы» даже больше похожи на современных птиц, чем археоптериксы.

Не все признают, что это птицы. Ряд палеонтологов считают, что Чаттерджи нашел высокоорганизованных пресмыкающихся. Но если и так – важно, что уже 210 и 225 млн лет назад существовали создания, о которых трудно сказать, пресмыкающиеся это или птицы (Chatterjee 1991).

В отложениях верхнего мела Южной Америки, в Аргентине, были найдены птицы, которых Сирил Уокер назвал энантиорнисами (Enantiornithes), что означает «противоположные птицам» (Walker 1981)

Сразу после первого описания начался настоящий бум открытий энантиорнисов в разных регионах мира. Их нашли в нижнем мелу Китая, Монголии, Австралии и Испании, в верхнем мелу в Монголии, Узбекистане, на Мадагаскаре, в Южной и Северной Америке. Энантиорнисы были довольно разнообразны таксономически и экологически – большие и маленькие, с зубами и без зубов, водные, бегающие и древесные. Вымерли они в конце мелового периода (Chiappe 1995).

Из верхней юры или нижнего мела северо-восточного Китая известна необычная птица конфуциусорнис (*Confuciusornis sanctus* – святая птица

Конфуция) (Chiappe *et al.* 1999). Уже найдено несколько тысяч экземпляров, в том числе полных или почти полных скелетов вместе с отпечатавшимся оперением.

Вообще же число известных видов древнейших мезозойских птиц, существовавших в интервале между 145 и 65 млн лет назад, выросло за 20 лет с 40 до 100.

А ведь речь идет только о летающих птицах. Есть еще такие существа, как страусы. Давно выдвинута гипотеза, что и страусы, и громадные хищные птицы-фороракосы Южной Америки, и подобные фороракосам птицы Австралии – прямые потомки динозавров.

На первый взгляд совершенно невероятно, чтобы огромные птицы были прямыми потомками динозавров. Но ведь все их черты налицо: двуногие, с клювами, бессильными верхними конечностями... Таковы и страусы, в том числе австралийские эму, казуары Новой Гвинеи и нанду Южной Америки.

Предки страусов и тинаму были найдены в нижнем мелу в отложениях возрастом 120–140 млн лет в Англии, Румынии, Монголии и Китае (Kurochkin 1995).

А есть еще и нелетающие приморские птицы-пингвины. Появились они на континенте Гондваны, – в той ее части, которая оказалась слишком близко от Южного полюса и начала обледеневать (Кэрролл 1992, т. 2).

Долгое время уважаемые коллеги спорили в основном о том, кто же является «настоящим» предком всех птиц. Пока не стало очевидно: «авизация» пресмыкающихся – яркий пример параллельной эволюции сразу многих и разных групп. Сегодня спорят в основном о том, какие клады можно выделить внутри грады покрытых перьями теплокровных существ (Курзанов 1987; Курочкин 2001).

Очень интересная деталь, принципиально важная для темы нашей статьи: динозавры, при всех своих достоинствах, были все-таки скорее эволюционным тупиком. Их родина, как и у страусов и тинаму, как и у приморских нелетающих птиц – Гондвана.

Но все первоптицы, сочетающие в себе признаки птиц и пресмыкающихся, и все вероятные предки птиц, согласно существующим теориям, известны из отложений Европы и Северной Америки.

Эволюционно передовая града завроморфной линии развития складывается на территории северных материков.

Тероморфная линия

Появление зверозубых пресмыкающихся (териодонтов, тероморфов, предков млекопитающих) также связано с тремя материками, почти соединившимися в Лавразию 220 млн лет назад.

«Параллельная маммализация» этой группы с триасового периода мезозоя привела к возникновению по меньшей мере трех разных групп млекопитающих: однопроходных, сумчатых, плацентарных.

Наиболее вероятные предки сумчатых и плацентарных млекопитающих, панготерии, были распространены в Евразии, Северной Америке и Африке. В Африке обнаружены самые «молодые» панготерии.

Сумчатые сформировались в Северной Америке и Европе в нижнем мелу. Примерно в это же время на Земле обитало и первое плацентарное, *Eomaia*, – на территории нынешнего Китая (Татаринов 1976).

Только самая примитивная группа млекопитающих, однопроходные, скорее всего, сформировалась в Австралии, на территории только начавшей раскалываться Гондваны (Benton 1997).

Эволюция млекопитающих

Согласно данным молекулярной генетики, плацентарные млекопитающие – тоже града, а не клада. Сегодня специалисты спорят в основном о том, когда именно разошлись генетические линии – 80–95 млн лет назад или 140–150 млн лет назад? Во втором случае получается, что генетические линии плацентарных разошлись еще на стадии териоморфов и у них не было общего плацентарного предка.

В разное время различные исследователи выделяли от 17 до 31 отряда млекопитающих. Молекулярные биологи разделили плацентарных на четыре надотряда, которые определяются генетическим родством и общим историческим происхождением. Надотряды возникли на разных территориях.

Немногочисленные виды надотряда амфотериев происходят из Африки. Это трубкозубые, даманы, сирены, хоботные, прыгунчиковые, тенрекообразные, полностью вымершие демостилы.

Неполнозубые (муравьеды, ленивцы, броненосцы) – родом из Южной Америки.

Надотряды эуархонтоглиресов и лавразиотериев имели общих плацентарных предков еще в меловом периоде, на территории Запада Лавразии (Murphy *et al.* 2001; Раутиан и др. 2007).

В надотряд эуархонтоглиресов (*Euarchantoglires*) входят грызуны (*Rodentia*), зайцеобразные (*Lagomorpha*), приматы (*Primates*), тупайеобразные (*Scandentia*), шерстокрылы (*Dermoptera*).

Из всех этих отрядов наиболее важную роль в дальнейшей эволюции сыграли приматы. Они происходят из Северной Африки, а человекообразные – частично из Африки, а частью из Европы. «В отложениях возрастом моложе 7 млн лет их (человекообразных обезьян. – А. Б.) останков в Европе не найдено. В Африке в рассматриваемый период времени (от 15 до 5 млн лет назад) также отмечается значительное сокращение числа известных видов гоминоидов, но, несмотря на это, именно она все же остается местом основных событий в их эволюции» (Вишняцкий 2005: 143).

Лавразиотериев так и называли, потому что их общий предок жил в Лавразии примерно 90 млн лет назад, в меловом периоде мезозоя. В эту группу входят насекомоядные (Insectivora), рукокрылые, (Chiroptera), панголины (Pholidota), хищные (Carnivora), непарнокопытные (Perissodactyla), китопарнокопытные, то есть близкие родственники – парнокопытные (Artiodactyla) и китообразные (Cetacea).

О родстве китообразных с копытными писали давно (Кэрролл 1992, т. 3), но установленное близкое родство китообразных то ли с бегемотами (во что легче поверить), то ли с оленями, – одно из невероятных, но увлекательных открытий молекулярной генетики.

Как видно, надотряды, сыгравшие ведущую роль в дальнейшей эволюции, представители которых наиболее важны для функционирования экосистем, появились в Лавразии. Два надотряда родом из Гондваны на много менее значимы.

Венцы эволюции

В кладу лавразиотериев входят отряды и семейства животных, которых смело можно назвать венцами эволюции. Из хищных это собаководные и кошачьи, – не случайно же сначала хищные вытесняют креодонтов, а потом кошачьи и псовые последовательно вытесняют более архаичных виверровых.

Интересно, что на материках – осколках Гондваны параллельная эволюция неоднократно создавала сумчатых и виверровых хищников, до неслепости внешне похожих на плацентарных. Таковы сумчатый волк и сумчатый леопард тилаколео в Австралии, сумчатый лев в Южной Америке. Виверровое животное фоссса на Мадагаскаре до такой степени похоже на небольшую пуму (она умеет ласкаться и мяукать, а котят фосссы мурлыкают), что ее долгое время считали кошкой. Ископаемый вид фосссы достигал размеров леопарда (Goodman *et al.* 2004).

Но все эти формы процветали ровно до того момента, когда на изолированные континенты проникали хищные из высших млекопитающих. Стоило этому произойти, как псовые и кошачьи вытесняли свои аналоги из ландшафтов, как, например, динго вытеснил сумчатого волка и сумчатого дьявола (Лоренц 1998).

Те же закономерности четко прослеживаются в эволюции парнокопытных и непарнокопытных. Для начала парнокопытные и непарнокопытные вытесняют более примитивных копытных, замещая их в экологических нишах северных материков. «Внутри» этих таксонов видно, как более совершенные животные вытесняют более примитивных сородичей. Полорогие вытесняют свинообразных, а лошади с однопальными конечностями (копытами) – трехпалых гиппарионов.

На изолированных от основного поля эволюции Южных материках развивается оригинальная фауна сумчатых травоядных – в Австралии

и, весьма возможно, – в Антарктиде. В Антарктиде местная фауна погибла в ходе формирования покровного ледника 30–25 млн лет назад. В Австралии она сохранилась вплоть до вторжения туда человека.

Сумчатые аналоги плацентарных млекопитающих – «сумчатые белки» и «сумчатые барсуки» – до смешного похожи друг на друга.

В Южной Америке сложилось шесть совершенно оригинальных отрядов копытных. При этом литоптерны поразительно похожи то на лошадей, то на верблюдов, у пиротериев много общего со слонами, нотоунгуляты очень напоминали то носорогов, то бегемотов, то кроликов.

Все эти существа были вытеснены своими аналогами из основного поля эволюции после того, как Северная Америка и Южная Америка соединились 7–6 млн лет назад (Симпсон 1982).

В сущности, много раз повторяется одна и та же схема: «черновики Господа Бога», возникшие на северных материках, оказываются совершеннее своих эволюционных аналогов, появившихся на южных.

Скелетные организмы после Кембрийского взрыва вытесняют ведобионтов и хайнаньские фауны.

Эволюция экосистем

Разные виды парнокопытных и непарнокопытных с миоцена замыкают пищевые цепочки и создают наиболее важные для эволюции экосистемы: ландшафты открытых пространств, от редкостойных лесов до открытых степей.

Более того, сама травяная растительность создана животными. Ведь сама по себе трава есть не что иное, как «недоросшие» деревья. Травоядные млекопитающие могли и хотели препятствовать подросту деревьев. Они мешали восстановлению древостоя, разреживая лес. Саванна, степь, остепненные леса – все эти ландшафты возникают там, где травоядные просто не дают лесу наступать на открытые пространства. В современных степях и саваннах животные поедают до 60 % всей биомассы трав. А трава, что характерно, не имеет эффективной защиты от поедания. У нее нет колючек, она не ядовита, вкусна, сочна... В то же время трава очень быстро растет! Чем больше ее объедают, тем быстрее отрастают ее наземные части. Если животные объедают траву меньше, она и растет меньше. Удивительное растение – оно «хочет, чтобы его ели».

В саваннах и степях – исключительно высокая продуктивность, очень быстрый оборот органического вещества и наличие легко мобилизуемого запаса этой органики в необычайно плодородных почвах (черноземы формируются именно в степях).

Древостой накапливает энергию в виде древесины, которую животные не могут потреблять. В умеренном климате животные за год могут употребить в пищу лишь очень незначительную часть съедобного вещества, вырабатываемого деревом: ведь на листопадных деревьях (которые

ежегодно сбрасывают листву) листья вообще растут всего шесть месяцев в году, а плоды и семена (за исключением орехов) появляются только на несколько недель.

Леса умеренного пояса могут прокормить намного меньше животных, чем степь.

В степи и насекомые особенные. «Возникновение стабильных травяных сообществ было бы просто невозможно без появления целого комплекса насекомых-копрофагов, перерабатывающих огромную массу экскрементов травоядных (когда в Австралию завезли домашних копытных, оказалось, что местные навозники не справляются с утилизацией их помета и накопление неразложившихся экскрементов на пастбищах останавливает возобновление трав; пришлось завозить туда европейских навозников – тогда все пришло в норму). Кроме того, необходимы «мясные мухи и жуки-мертвоеды, ответственные за эффективную переработку трупов травоядных млекопитающих» (Еськов 2010: 138; Родендорф 1970).

В этом случае экосистема повторила судьбу таксонов млекопитающих: более простая была вытеснена более жизнеспособной. А навозники Австралии повторили судьбу местных сумчатых.

Экосистемы открытых пространств во все времена создавались животными крупнейшего размерного класса, которые Э. Олсон метко определил как «доминантное сообщество» (Olson 1966). В «доминантное сообщество» входят как «гиганты», массой превышающие 1 тонну (по самке) и полугиганты – животные весом более 400 кг (Пучков 1991).

Млекопитающие и вышли в «доминантный» размерный класс именно как травоядные, на открытых пространствах.

По мнению крупного ученого В. В. Жерихина (1993), в разных областях земного шара ландшафты открытых пространств возникали неоднократно и независимо друг от друга.

«Динозавровые саванны»

В позднем меловом периоде существовали экосистемы, приближенные к саваннам: низкая травянисто-кустарниковая растительность с отдельными преимущественно покрытосеянными деревьями как живущих, так и вымерших семейств и порядков. «Динозавровые саванны» располагались тогда в низких и средних широтах, а высокие и часть средних широт были заняты своего рода «паратайгой» из хвойных и гинкговых деревьев. Впрочем, климат термозер предполагал не четкую географическую зональность, а скорее установление очень сходных климатов в высоких и низких широтах (Жерихин 1995; Еськов 2001).

После массового вымирания динозавров и, следовательно, исчезновения из экосистем животных доминантного класса саванны на Земле или вообще надолго исчезали, или по крайней мере их площадь чрезвычайно сократилась. Большая часть растений «динозавровых саванн» вымерла (Жерихин 2003).

Кайнозойские саванны

Поскольку материка разошлись еще до начала кайнозоя, это привело к формированию трех основных зоогеографических областей: Потогеи в Австралии, Неогей в Южной Америке и Арктогеи в сопряженных между собой Евразии, Африке и Северной Америке.

Во всех трех зоогеографических областях травоядные животные независимо друг от друга создали новые открытые пространства. Все реконструкции «динозавровых саванн» относятся к территории Лавразии. На Южных материках млекопитающие создавали открытые пространства там, где их ранее никогда не было. Во всех этих областях млекопитающие и стали животными крупного размерного класса: именно в травяных ландшафтах, на вкусной траве, которая «хочет, чтобы ее ели».

Смена доминантных сообществ

Смена доминантных сообществ происходила во всех экосистемах, во всех трех зоогеографических областях. В Арктогее открытые ландшафты возникли уже в конце эоцена; 30–20 млн лет назад основным представителем доминантного сообщества в них был род гигантских носорогообразных – индрикотериев. Считается, что два вида в этом роду, индрикотерий и белуджитерий – самые высокие (до 8 м высотой) и самые тяжелые (до 20, а по другим данным – до 30 тонн) из когда-либо существовавших сухопутных млекопитающих (Борисяк 1923).

Создано немало теорий гигантских природных катаклизмов, из-за которых природные условия изменились настолько, что индрикотерии вымерли (Громовой 1962). Лучше и полнее всего выразил эту мысль Э. Эндрюз: «Там и здесь возникали гигантские горные цепи. Тибет и Гималаи преградили путь влажным южным ветрам» (Эндрюз 1963: 36). Индрикотерии, по Эндрюсу, были животными «сверхспециализированными». А ведь «звери, которые не могли приспособиться к изменившимся условиям, очень быстро вымирали» (Там же: 38–39).

Но исчезновение индрикотериев можно объяснить без участия горообразовательных процессов и движения материков. Индрикотериев легко могли вытеснить представители конкурентного доминантного сообщества – мастодонты.

До миоцена в Африке не было саванн: непарнокопытные и парнокопытные проникли туда сравнительно поздно, а возникшие в Африке (примерно 35 млн лет назад) (Кэрролл 1992, т. 1) хоботные долгое время оставались листоядными животными мелкого и среднего размерного класса. Вероятно, они чисто физически не были способны удерживать сукцессию на безлесной стадии, и травяные открытые пространства не могли возникнуть. Африканская же саванна возникла после проникновения из Азии.

Тогда в уже появившейся саванне и начали развиваться крупные хоботные. Описано по меньшей мере 20 видов мастодонтов, причем примерно с периода 25–20 млн лет назад это все больше травоядные, а не листоядные виды (Громовой 1962).

Гигантский индрикотерий, «гибрид слона с жирафом», кормился, обедая листья на высоте 5 и более метров. Низкие мастодонты, «свиньи с хоботом», обедыли листву на гораздо меньшей высоте – не более 3 метров. Деревья в «мастодонтовой саванне» просто не вырастали до такой высоты, чтобы ими могли кормиться индрикотерии (Пучков, Кульчицкий 1995). А мастодонты кормились еще и травой.

Мастодонты попросту вытеснили индрикотериев из пищевых цепочек. «Мастодонтовая саванна» прошла (в разных территориях) различные стадии развития, но менялись в основном животные «субдоминантного класса» – полугиганты (400–1000 кг) и среднего размерного класса (100–400 кг).

Этот процесс В. В. Жерихин и называл «биоценотической регуляцией эволюции» (Жерихин 1986).

В порядке этой регуляции примерно 12 млн лет назад жирафы-палеотрагусы, носороги-хилотерии и трехпалые лошади-гиппарионы сменили гигантских свинообразных и архаичных носорогов (Иорданский 2001). Эта гиппарионовая фауна вытеснила предшествующую 12 млн лет назад и просуществовала до 2–2,5 млн лет назад. Обычно говорится, что из-за изменений климата лесная растительность исчезает с водоразделов. Плоские водоразделы местами заполняются лесостепями и саваннами, редколесьями, перемежающимися участками настоящих лесов, речных пойменных долин и степей.

Так же точно говорится, что «этот ландшафт заполняется новой... фауной – фауной гиппариона» (Неогеновый... б. г.)

Возразим: не ландшафт заполняется, а новая фауна создает более открытый ландшафт, в котором ее представители могут обитать, а представители прежней фауны – не могут.

«В настоящее время ареалы “свободного от человека” обитания диких животных очень сужены, часто до пределов заповедников, правда, в некоторых случаях огромных (Африка). Обширные степные пространства Азии, саванны Африки и Южной Америки уходят безвозвратно под земледелие и скотоводство; многие миллионы голов диких копытных (еще во второй половине прошлого века в США за несколько лет было перебито около 4 000 000 бизонов. По данным современных американских и французских журналов, в Африке ежегодно убивают около пяти тысяч слонов) погибли от огнестрельного оружия, а некоторые виды млекопитающих и многие птицы исчезли с лица земли, то есть истреблены человеком. Нам уже становится трудно представить себе массовость жизни, то есть многочисленность животных в прошлом. Еще сравнительно недавно некото-

рые газели в Азии, крупные антилопы, газели и зебры в Африке производили свои перекочевки на новые пастбища или сезонные откочевки десятками, а то и сотнями тысяч голов, так что за километр и более путешественник слышал запах этих гигантских диких гуртов, которым могли бы позавидовать все скотоводы мира. И мы можем лишь по аналогии с этой «вчерашней современностью» догадываться о той огромной «биомассе», которая была и «прошла» через территорию ныне Западной Сибири и Казахстана несколько миллионов лет тому назад, во времена фауны гиппариона» (Орлов 1989: 88–89).

Колоссальные стада диких животных не просто обитали в этом ландшафте, они буквально его формировали, непрерывно перерабатывая растительную массу, заставляя растения расти, удобряя саванну своим навозом, не допуская лес на открытые пространства.

Гигантами в гиппарионовой фауне были мастодонты. Со своими пропорциями тела, больше напоминавшими гигантских свиней, и короткими хоботами на слонов они были мало похожи... Судя по всему, жили они большими стадами. Причем лопаторьные мастодонты, питавшиеся мягкой приречной растительностью, исчезли, а вот род гомфотериев – мастодонтов, все больше переходивших с питания листьями на питание травой, – процветал.

Порядка 2–2,5 млн лет назад гиппарионовую фауну сменяет так называемая виллафранкская. В ней крупные, быстро передвигавшиеся слоны все больше вытесняют мастодонтов, а лошади с однопалой конечностью (копытом) и быки – хилотериев и гиппарионов. Животные, способные быстрее передвигаться и тем самым менее зависимые от засух, способные полнее использовать степь в разные времена года, вытеснили менее подвижных.

С точки зрения большинства специалистов, виллафранк (2,7–1,1 млн лет назад) находится на границе последней эпохи третичного периода, плиоцена и четвертичного периода – плейстоцена (Azzaroli 1977).

Виллафранкские фауны – прямые предшественники всех фаун открытых пространств плиоцена.

Наследники виллафранкских экосистем – и приледниковые криогенные саванны ледникового периода («тундростепь»), и современные африканские саванны, и их азиатские аналоги, существовавшие до истребления человеком большей части азиатской мегафауны.

Смену некоторых фаун открытых пространств при желании можно трактовать как следствие «изменений климата» или «процессов горообразования», но в большинстве случаев внешние причины тут ни при чем. Объяснить смену всех этих фаун, от индрикотериевой до плейстоценовой, вполне можно «внутренними» причинами: эволюцией животного мира, появлением новых доминантных и субдоминантных сообществ.

Вопрос, – где именно, на какой территории происходили эти важнейшие события?

Территории эволюции высших (плацентарных) млекопитающих

Уже в конце мела Северная Америка и Гренландия начали отходить от Европы. Европа же оказалась отделена от Западной Гондваны (Африки, Индии, Мадагаскара и Аравийского полуострова) мелким морем. Европа то соединялась с раскалывающейся Западной Гондваной, то сухопутная перемычка исчезала.

Северная Америка отошла от Европы, но соединилась с другой оконечностью Евразии. А поскольку исчезло Тургайское море на месте Западной Сибири, образовался сплошной массив суши, охватывающий кольцо почти все Северное полушарие.

На громадном пространстве степей Арктогеи, охватывающем десятки миллионов километров площади трех крупнейших материков земного шара, за десятки миллионов лет конкурировали буквально несколько родов и несколько десятков биологических видов.

Это в первую очередь гиганты: хоботные и носороговые. Возможно, в Азии раньше, чем в Америке, возникли саванны, в которых господствовали носороговые («индрикотериевая саванна»). В Азии же индрикотериев вытеснили африканские уроженцы, мастодонты, которых потеснили другие выходцы из Африки, слоны.

И в биологии, и в истории человеческих сообществ хорошо известен феномен «процветания за пределом места возникновения». Если брать аналогии из истории человечества, то Карфаген сыграл в ней более заметную роль, чем основавшие его финикийцы. Античная цивилизация породила феномен Европы далеко за пределами Эллады. Переселение англосаксов в Новый Свет создало США – державу, намного более могучую и процветающую, чем Британия.

В истории живых организмов может быть приведено не меньше примеров, и один из самых ярких – это процветание форм жизни, возникших в Африке или в Северной Америке.

Обратим внимание на важную закономерность: доминантные таксоны открытых пространств кайнозоя возникают на северных материках. Причем не в глубине Азии, а на окраинах сформировавшегося сверхматерика: там, где ландшафты контрастнее.

Носороги – в Северной Америке. Хоботные – в контрастнейших ландшафтах раскалывающейся Восточной Африки.

То же самое происходит с таксонами полугигантов. Быки первоначально появляются в Северной Индии, где встающие Гималаи и близость моря создали мозаику ландшафтов. Лошади всех форм, и с цельным, и с трехпалым копытом, и мозолоногие происходят из Северной Америки. Олени – азиатского происхождения, но все их крупные формы – американского и европейского. Жирафы родом из Африки.

Животные всех этих таксонов сталкиваются на просторах Азии, но происходят они из других мест.

При этом очень похоже на то, что эволюционная «ценность» Северной Америки постепенно снижается. В палеогене Северная Америка и Евразия примерно на паритетных началах обмениваются формами жизни. В Северной Америке возникает основная часть новых, «прогрессивных» таксонов. Архаичные виды свойственны скорее Азии – именно на ее просторах доживают последние индрикотериевые, примитивные виверровые хищные.

А в неогене становится очень распространенной ситуация, когда реликтовые формы жизни, первоначально общие для Евразии и Северной Америки, сохраняются в Северной Америке и исчезают в Старом Свете. Таковы, например, ягуары, от которых произошли львы и тигры. После чего ягуары в Старом Свете исчезли, а в Северной Америке сохранились.

По-видимому, Северная Америка долгое время после отхода формирующегося «запада» Евразии какое-то время сохраняет свою эволюционную значимость, но наступает момент, когда она теряет лидерство по контрастности ландшафтов и почти полностью утрачивает свой накопленный ранее потенциал.

Начиная с миоцена частью основного поля эволюции становится Африка к северу от озера Виктория, ведь этот континент «причленяется» к исходному месторазвитию.

На юг Африки остается резерватом для архаичных таксонов. Там доживают последние архаичные мастодонты, гиппарионы, свинообразные.

Задолго до начала четвертичного периода основным полем биологической эволюции становится территория сложившегося «запада» Евразии: Евразия к западу от Урала и Индии и Африка к северу от озера Ньяса. Кстати, это основной регион распространения и гиппарионовой, и виллафранкской фаун.

С этой территорией связано появление большей части современных классов и семейств млекопитающих, приматов, человекообразных обезьян, многих важнейших таксонов.

Так, древнейший представитель однопалых лошадей (*Equus*), лошадь Стенона, впервые появляется в позднем плиоцене Европы. Останки лошади Стенона обнаруживали в Западной Европе, Причерноморье и Средней Азии (в Средней Азии они наиболее поздние).

Возникновение рода *Ното* выходит за пределы нашей статьи. Но отметим – гоминиды эволюционируют на Западе Евразии и в Восточной Африке. Это род существ, обитающих на открытых пространствах. С точки зрения эволюционной экологии этот род – типичная часть виллафранкских фаун и сменяющих их фаун открытых пространств.

Выводы

На наш взгляд, палеонтологические материалы подтверждают исходную гипотезу. Чтобы ее отвергнуть, придется предъявить другие материалы,

подтверждающие следующее: эволюционно значимые таксоны появились вовсе не в тех местах, о которых говорит автор статьи.

Эмпирическое обобщение после проведенного исследования сделать просто.

Первое. Всегда, во все геологические эпохи, существует некое основное поле эволюции. Это поле – регион наиболее контрастных и мозаичных ландшафтов. Его площадь в любом случае составляет незначительную часть земного шара.

Мелководья вокруг Родинии, вокруг и между материками красного песчаника составляют не более 5 % всей акватории тогдашнего Мирового океана.

Территории материков красного песчаника – не более 15–20 % всех территории тогдашней суши.

Тем не менее все важнейшие эволюционные события палеозоя происходят именно там. Это те события, которые и определяют ход эволюции в целом.

Ведь эти три сопряженных материка сделали самым контрастным мозаичным, вариативным пространством на Земле.

Понятно, почему Лаврентия – Северная Америка – стала важнейшей частью основного поля эволюции: будучи самым западным «выступом» громадной Лавразии, она занимала в географии такое же положение между Лавразией и Гондваной, какое позже займет Европа между Евразией и Африкой. А южная оконечность Лавразии вдоль Тетиса, Лавгонд, представляла собой аналог «запада» Евразии по уровню мозаичности ландшафтов.

Отходя от стыка Евразии и Африки, Северная Америка теряет часть мозаичности своих ландшафтов и к концу неогена утрачивает способность к быстрому порождению новых таксонов.

Второе. События, которые считаются скорее негативными для эволюции – интенсивный вулканизм и оледенения, – в действительности значительно способствуют появлению новых таксонов разного уровня. Динамизм природной среды делает ее контрастнее и мозаичнее. Основные эволюционные события приурочены к криозерам и периодам активного вулканизма.

Возможно, Лавгонд не сыграл роли, аналогичной роли «запада» Евразии, именно потому, что существовал в термоэру и в эпоху слабого вулканизма.

Третье. Животные и растения усиливают контрастность, мозаичность и динамизм среды своего обитания. Чем сложнее организмы, тем в большей степени это проявляется. Жизнь создала сушу; самые крупные, разумные и коммуникабельные животные создали среду обитания, идеально подходящую для дальнейшего развития.

Появление ландшафтов открытых пространств сделало биологическим месторазвитием огромные территории – до 60–70 % площади всей суши Северного полушария.

В качестве осторожного предположения следует допустить, что деятельность жизни увеличивает территорию основного поля эволюции.

Четвертое. На разных территориях возникают таксоны существ, находящихся принципиально на одном уровне структурной сложности. Но основное поле эволюции последовательно порождает существ, которые оказываются более качественными «черновиками Господа Бога».

Так, «кембрийские» животные вытеснили предшествующие фауны, потомки кистеперых рыб – двоякодышащих, плацентарные млекопитающие – более примитивные формы, а различные доминантные группы – проигрывающие им по каким-то параметрам.

Пятое. Существует преемственность основных полей эволюции. Упрощенно говоря, территории прежнего поля эволюции с большой степенью вероятности становятся частями нового.

У нас слишком мало сведений о том, почему первые живые организмы возникли именно в будущей Гренландии, а «кислородная революция» началась именно в Лаврентии. Для построения убедительных моделей нам просто не хватает данных. Но то, что эти материковые плиты постоянно оказываются в составе основного поля эволюции – факт.

Основными месторазвитиями эволюции никогда не были южные материка Гондваны. Ключевые события эволюции связаны с северными континентами, особенно с континентами красного песчаника и их наследниками. «Запад» Евразии – только исторически последнее из месторазвитий, в котором жизнь, пройдя ряд важнейших ароморфозов, достигла современного уровня сложности и на котором уже в эпоху существования человеческого общества совершаются принципиально те же самые процессы.

Автор не считает свои наблюдения истиной в последней инстанции, а пространственные закономерности хода эволюционного процесса – единственным важным фактором. Но и без игнорирования этих закономерностей наши представления об эволюции не полны.

Библиография

- Алифанов В. Р. 2001. Загадка происхождения черепах. *Природа* 8: 19–33.
- Бей-Биенко Г. Я. 1980. *Общая энтомология*. 3-е изд., доп. М.: Высшая школа.
- Борисяк А. А. 1923. О роде *Indricotherium* n. g. (см. *Rhinocerotidae*). *Записки Российской АН* 35(6).
- Брода Э. 1978. *Эволюция биоэнергетических процессов*. М.: Мир.
- Будыко М. И. 1980. *Климат в прошлом и будущем*. Л.: Гидрометеоздат.
- Буровский А. М. 1993. География культурогенеза. *Социогенез и культурогенез древних обществ Западной Сибири*. Тезисы докладов, с. 55–59. Томск: Изд-во ТомГУ.

- Буровский А. М. 2003.** *Санкт-Петербург как географический феномен.* СПб.: Алетейя.
- Буровский А. М. 2012.** «Запад» эпохи плейстоцена. *Эволюция: Аспекты современного эволюционизма* / Отв. ред. Л. Е. Гринин, А. В. Коротаев, А. В. Марков, с. 222–266. М.: ЛИБРОКОМ.
- В Австралии** обнаружены норы динозавров. **2009.** Палеонтологический портал Ammonit.ru. 14 июля. URL: <http://www.ammonit.ru/new/691.htm>
- Вегенер А. 1984.** *Происхождение материков и океанов.* Л.: Наука.
- Вернадский В. И. 1991.** *Научная мысль как планетное явление.* М.: Наука.
- Вишняцкий Л. Б. 2005.** *История одной случайности, или Происхождение человека.* М.: Инфра-М.
- Войткевич Г. В. 1988.** *Возникновение и развитие жизни на Земле.* М.: Наука.
- Воробьева Э. И. 1992.** *Проблема происхождения наземных позвоночных.* М.: Наука.
- Геккер Р. Ф. 1957.** *Введение в палеоэкологию.* М.: Госгеолтехиздат.
- Гептнер В. Г. 1936.** *Общая зоогеография.* М.: Био-медгиз.
- Гниловская М. Б., Вейс А. Ф., Беккер Ю. Р., Оловянишников В. Г., Раабен М. Е. 2000.** Доздиакарская фауна Тимана (аннелидоморфы верхнего рифея). *Стратиграфия. Геологическая корреляция* 8(4): 11–39.
- Гор Ю. Г. 1983.** Об особенностях и темпах эволюции позднепалеозойских флор и экосистем. *Палеонтология и эволюция биосферы* / Ред. Б. С. Соколов. М.: Наука.
- Грецкая Т. А. 1989.** *Горная энциклопедия.* М.: Академия.
- Громова В. И. (Ред.) 1962.** *Основы палеонтологии. Млекопитающие.* М.: Гос. науч.-техн. изд-во лит-ры по геологии и охране недр.
- Гумилев Л. Н. 1989.** *Этногенез и биосфера Земли.* Л.: Изд-во ЛГУ.
- Добрецов Н. Л., Кирдяшкин А. Г. 1994.** *Глубинная геодинамика.* Новосибирск: Наука.
- Друщиц В. В., Шиманский В. Н., Соловьев А. Н. 1983.** Особенности перестройки биосферы в фанерозое. *Палеонтология и эволюция биосферы* / Ред. Б. С. Соколов. М.: Наука.
- Ершов Э. Д. 1996.** Эволюция мерзлых толщ в истории земли. *Соросовский образовательный журнал* 1: 74–81.
- Еськов К. 2001.** Черновики Господа Бога. *Знание – Сила* 6: 56–61.
- Еськов К. Ю. 2010.** *Удивительная палеонтология.* М.: ЭНАС.
- Ефремов И. А. 1946.** О подклассе – группе форм, промежуточных между земноводными и пресмыкающимися. *Известия АН СССР. Серия биологическая* 6: 615–638.
- Жерихин В. В. 1980.** Насекомые в экосистемах суши. *Историческое развитие класса насекомых*, с. 189–224. М.: Наука.
- Жерихин В. В. 1986.** Биоценотическая регуляция эволюции. *Палеонтологический журнал* 1: 3–12.

- Жерихин В. В. 1993.** Природа и история травяных биомов. *Степи Евразии: проблемы сохранения и восстановления* / Ред. Б. А. Юрцев. СПб.; М.: Ин-т географии РАН.
- Жерихин В. В. 1995.** Природа и история биома средиземноморского типа. *Экосистемные перестройки и эволюция биосферы*, с. 95–100. Вып. 2. М.: ПИН РАН.
- Жерихин В. В. 2003.** *Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике*. М.: Т-во научных изданий КМК.
- Жерихин В. В., Расницын А. П. 1980.** Биоценотическая регуляция макроэволюционных процессов. *Микро- и макроэволюция* / Ред. А. Г. Креславский, с. 77–81. Тарту: Изд-во Тарт. ун-та.
- Захаров Ю. Д., Борискина Н. Г., Попов А. М. 2001.** *Реконструкция условий морской среды позднего палеозоя и мезозоя по изотопным данным (на примере севера Евразии)*. Владивосток: Дальнаука.
- Зенкевич Л. А. (Общ. ред.) 1969.** *Жизнь животных. Энциклопедия: в 6 т. Т. 5. Земноводные. Пресмыкающиеся*. М.: Просвещение.
- Ивахненко М. Ф. 1987.** Пермские парарептилии СССР. *Труды ПИН* 223.
- Ивахненко М. Ф. 2001.** Тетраподы Восточно-Европейского плаката – позднепалеозойского территориально-природного комплекса. *Труды ПИН* 283.
- Ивахненко М. Ф., Курочкина Е. Н. (Ред.) 2008.** *Ископаемые рептилии и птицы*. Ч. 1, с. 76–83. М.: Геос.
- Иорданский Н. Н. 2001.** *Эволюция жизни*. М.: Академия.
- Каландадзе Н. Н. [Б. г.]** Все хотят стать Людьюми, но не все могут. *Проблемы эволюции*. URL: www.evolbiol.ru/kalandadze.htm.
- Кокс А., Харт Р. 1989.** *Тектоника плит*. М.: Мир.
- Константинов В. М., Наумов С. П., Шаталова С. П. 2000.** *Зоология позвоночных*. М.: Высшая школа.
- Короновский Н. В., Хаин В. Е., Ясаманов Н. А. 2006.** *Историческая геология: учеб.* М.: Академия.
- Курзанов С. М. 1987.** Авимимиды и проблема происхождения птиц. *Труды совместной советско-монгольской палеонтологической экспедиции*. Вып. 31. М.: Наука.
- Курочкин Е. Н. 2001.** Новые идеи о происхождении и ранней эволюции птиц. *Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков. Труды Международной конференции «Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии»*. Республика Татарстан, 29 января – 3 февраля 2001 г. / Ред. Е. Н. Курочкин, И. И. Рахимов, с. 68–96. Казань: МАГАРИФ.
- Кэрролл Р. 1992.** *Палеонтология и эволюция позвоночных: в 3 т.* М.: Мир.
- Лобковский Л. И., Никишин А. М., Хаин В. Е. 2004.** *Современные проблемы геотектоники и геодинамики*. М.: Научный мир.
- Лопатин И. К. 1989.** *Зоогеография*. Минск: Высшая школа.
- Лоренц К. 1998.** *Так называемое зло. К естественной теории агрессии*. М.: Республика.

- Малаховская Я. Е., Иванцов А. Ю. 2004.** Вендские жители Земли. *Химия и жизнь* 7: 8–13.
- Мейен С. В. 1987.** *Основы палеоботаники*. М.: Недра.
- Морозова О. В. 2008.** *Таксономическое богатство Восточной Европы: факторы пространственной дифференциации*. М.: Наука-М.
- Москвин М. М. 1979.** Биogeография позднего мела. *Итоги науки и техники. Стратиграфия, палеонтология*. Т. 9 / Ред. С. С. Кузнецова, с. 87–124. М.: ВИНТИ.
- Назаретян А. П. 2004.** *Цивилизационные кризисы в контексте универсальной истории*. М.: Мир.
- Неогеновый животный мир юга России (Мастодонты, носороги и страусы в Ростовской области и не только. Б. г. Степной следопыт.** URL: stepnoy-sledopyt.narod.ru/geologia/neogen/neogen.htm
- Обручев В. А. 1965.** Видение в Гоби. В: Обручев В. А., *Путешествие в прошлое и будущее*. М.: Наука.
- Орлов Ю. А. 1989.** *В мире древних животных*. М.: Наука.
- Основы палеонтологии. Бесчелюстные, рыбы. 1964.** М.: Наука.
- Павлинов И. Я. 1990.** *Кладистический анализ (методологические проблемы)*. М.: Изд-во МГУ.
- Прам Р., Браш А. 2003.** Эволюционное происхождение перьев (Динозавры или птицы: кто оперился первым?). *В мире науки* 7. URL: <http://macroevolution.narod.ru/peria/peria.html>
- Пронин А. А. 1969.** *Каледонский цикл тектонической истории Земли*. Л.: Наука.
- Пучков П. В. 1991.** Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщение 1. Крупнейшие растительные: эври- или стенобионты? *Вестник зоологии* 5: 45–53.
- Пучков П. В., Кульчицкий А. Г. 1995.** Раннемиоценовая драма: мастодонты против индрикотериев. *Вестник зоологии* 4: 54–62.
- Раутиан А. С., Раутиан Г. С., Николаев С. И., Антонараки С. Е. 2007.** Историческая география тетрапод и молекулярные датировки подтверждают неожиданно раннее расхождение основных стволов млекопитающих. *Current Evolutionary thinking international in biology, medicine and sociology*. International Conference Dedicated to 90th Anniversary of Prof. Dmitry Belyaev. 7–9 August 2007. Novosibirsk, Russia. Novosibirsk.
- Родендорф Б. Б. 1970.** Значение насекомых в историческом развитии наземных позвоночных. *Палеонтологический журнал* 1: 10–18.
- Розен О. М., Щипанский А. А., Туркина О. М. 2008.** *Геодинамика ранней Земли*. М.: Научный мир.
- Салоп Л. И. 1977.** О связи оледенений и этапов быстрых изменений органического мира с космическими явлениями. *Бюллетень МОИП (Московского общества испытателей природы). Отделение геологии* 52(1): 9–10.
- Седов Е. А. 1988.** Информационные критерии упорядоченности и сложности организации структуры систем. *Системная концепция информационных процессов*. Вып. 3. *Сборник трудов ВНИИ системных исследований* / Ред. М. И. Дубовский. М.: ВНИИСИ СССР.
- Симпсон Дж. 1982.** *Великолепная изоляция*. М.: Мир.

- Соколов Б. С. 1976. Органический мир Земли на пути к фанерозойской дифференциации. *Вестник АН СССР* 1: 126–143.
- Соколов Б. С. 1997. *Очерки становления венда*. М.: КМКЛТд.
- Стругацкий А., Стругацкий Б. 1975. *Полдень, XXII век*. М.: Просвещение.
- Татаринов Л. П. 1976. *Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики*. М.: Наука.
- Татаринов Л. П. 1987. *Очерки по теории эволюции*. М.: Наука.
- Тахтаджян А. Л. 1978. *Флористические области Земли*. Л.: Наука.
- Тахтаджян А. Л., Федоров А. А. (Ред.) 1974. *Жизнь растений*: в 6 т. Т. 4. Мхи, плауны, хвощи, папоротники, голосеменные растения. М.: Просвещение.
- Тезисы докладов международного симпозиума «Палеоклиматы и эволюция палеогеографических обстановок в геологической истории Земли», 27–31 августа 1998 г. 1998. Петрозаводск: Ин-т геологии Карельского НЦ РАН.
- Трофимов В. Т., Харькина М. А., Григорьева И. Ю. 2008. *Экологическая геодинамика*. М.: КДУ.
- Федонкин М. А. 2000. Холодная заря животной жизни. *Природа* 9: 3–11.
- Федонкин М. А. 2006. Две летописи жизни: опыт сопоставления (палеобиология и геномика о ранних этапах эволюции биосферы). *Проблемы геологии и минералогии. Сборник статей, посвященный 70-летию академика Н. П. Юшкина* / Отв. ред. А. М. Пыстин, с. 331–350. Сыктывкар: Геопринт.
- Фентон К. Л., Фентон М. А. 1997. *Каменная книга. Летопись доисторической жизни*. М.: Наука.
- Цимбал В. А. 2009. *Растения: параллельный мир*. Фрязино: Век 2.
- Шиманский В. Н. 1987. Историческое развитие биосферы. *Эволюция и биоэкологические кризисы* / Ред. Л. П. Татаринов, А. П. Расницын, с. 5–45. М.: Наука.
- Эндрюз Э. 1963. *Диковинные звери*. М.: Ин. лит-ра.
- Algeo T. J. 1998. Terrestrial-marine Teleconnections in the Devonian: Links between the Evolution of Land Plants, Weathering Processes, and Marine Anoxic Events. *Biological Sciences* 353(1365): 113–130.
- Algeo T. J., Scheckler S. E. 2001. Scheckler and J. B. Maynard Effects of the Middle to Late Devonian Spread of vascular land plants on weathering regimes, marine biota, and global climate. *Plants Invade the Land: Evolutionary and Environmental Approaches* / Eds. P. G. Gensel, D. Edwards, pp. 13–236. New York: Columbia University Press.
- Aris-Brosou S.; Yang Z. 2003. Bayesian Models of Episodic Evolution Support a Late Precambrian Explosive Diversification of the Metazoa. *Molecular Biology and Evolution* 20(12): 1947–1954.
- Azzaroli A. 1977. *The Villafranchian Stage in Italy and the Plio-Pleistocene Boundary*. Giorn: Geol.
- Bambach R. K., Knoll A. H., Wang S. C. 2004. Origination, Extinction, and Mass Depletions of Marine Diversity. *Paleobiology* 30(4): 522–542.

- Benton M. J. 2005.** *When Life Nearly Died: The Greatest Mass Extinction of All Time.* London: Thames & Hudson.
- Benton M. J. 1997.** *Vertebrate Palaeontology.* London: Chapman & Hall.
- Blair J. E., Hedges S. B. 2004.** Molecular Clocks do not Support the Cambrian Explosion. *Molecular Biology and Evolution* 11. Vol. 22(3): 387–390.
- Butterfield N. J. 2001.** *Ecology and Evolution of Cambrian Plankton.* New York: Columbia University Press.
- Chen P. 1998.** An Exceptionally Well-preserved Theropod Dinosaur from the Yixian Formation of China. *Nature* 391(8): 147–152.
- Chatterjee S. 1991.** Cranial Anatomy and Relationships of a New Triassic Bird from Texas. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 332: 277–342.
- Chiappe L. M. 1995.** First 85 Millions Years of Avian Evolution. *Nature* 378: 349–355.
- Chiappe L. M., Ji Shu'an, Ji Qiang, Norell M. A. 1999.** Anatomy and Systematics of the Confuciusornithidae (Theropoda: Aves) from the Late Mesozoic of Northeastern China. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 242: 1–89.
- Chlupac I., Havlicek V., Riz J. 1998.** *Palaeozoic of the Barrandian (Cambrian to Devonian).* Prague: Czech Geological Survey.
- Fedonkin M. A. 2003.** The Origin of the Metazoa in the Light of the Proterozoic Fossil Record. *Paleontological Research* 7(1): 44–47.
- Fedonkin M. A., Waggoner B. 1997.** The Late Precambrian Fossil Kimberella is a Mollusc-like Bilaterian Organism. *Nature* 388: 868–871.
- Glenner H. 2006.** The Origin of Insects. *Science* 314: 1883–1884.
- Gould S. J. 1989.** *Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History.* New York: W.W. Norton & Company.
- Goodman S. M., Rasoloarison R. M., Ganzhorn J. U. 2004.** On the Specific Identification of Subfossil Cryptoprocta (Mammalia, Carnivora) from Madagascar. *Zoosystema* 26(1): 129–143.
- Hoffman P. F., Kaufman A. J., Halverson G. P., Schrag D. P. 1998.** A Neoproterozoic Snowball Earth. *Science* 281(5381): 1342–1346.
- Harland W. B. 1964.** Critical Evidence for a Great Infra-Cambrian Glaciations. *International Journal of Earth Sciences* 54(1): 45–61.
- Jin Y. G., Wang Y., Wang W., Shang Q. H., Cao C. Q., Erwin D. H. 2000.** Pattern of Marine Mass Extinction Near the Permian-Triassic Boundary in South China. *Science* 289(5478): 432–436.
- Kurochkin E. N. 1995.** Morphological Differentiation of the Palaeognathous and the Neognathous Birds. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 181: 87–96.
- Marshal C. R. 2006.** Explaining the Cambrian “Explosion” of Animals. *Annual Review of Earth Planetary Sciences* 34: 355–384.
- Mäuser M. 1997.** Der achte Archaeopteryx. *Fossilien* 3: 156–157.
- McNamara K. J. 1996.** Dating the Origin of Animals. *Science* 274(5295): 1993–1997.
- Murphy W. J., Eizirik E., Springer M. S. 2001.** Resolution of the Early Placental Mammal Radiation Using Bayesian Phylogenetics. *Science* 294: 2348–2351.

- Olson E. C. 1966.** Community Evolution and the Origin of Mammals. *Ecology* 47(2): 291–302.
- Peterson K. J., Lyons J. B., Nowak K. S., Takacs C. M., Wargo M. J., McPeck M. J. 2004.** Estimating Metazoan Divergence Times with a Molecular Clock. *Proceeding of the National Academy of Sciences (of the USA)* 101(17): 6536–6541.
- Retallack G. J., Seyedolali A., Krull E. S., Holser W. T., Ambers C. P., Kyte F. T. 1998.** Search for Evidence of Impact at the Permian-Triassic Boundary in Antarctica and Australia. *Geology* 26(11): 979–982.
- Rohde L., Muller T. 2005.** Cycles in Fossil Diversity. *Nature* 434(7030): 208–210.
- Signor P. W. 1982.** Sampling Bias, Gradual Extinction Patterns and Catastrophes in the Fossil Record. *Geological Society of America Geological Implications of Impacts of Large Asteroids and Comets on the Earth* 8: 291–296.
- Sobolev S. V., Sobolev A. V., Kuzmin D. V., Krivolutskaya N. A., Petrunin A. G., Arndt N. T., Radko V. A., Vasiliev Y. R. 2011.** Linking Mantle Plumes, Large Igneous Provinces and Environmental Catastrophes. *Nature* 477: 312–316.
- Sole R. V., Newman M., 2002.** Extinctions and Biodiversity in the Fossil Record. Vol. 2. The Earth System: Biological and Ecological Dimensions of Global Environment Change. *Encyclopedia of Global Environmental Change*, pp. 297–391. Chichester: John Wiley & Sons.
- Walker C. A. 1981.** New Subclass of Birds from Cretaceous of South America. *Nature* 292: 51–53.
- Xiao S., Zhang Y. & Knoll A. H. 1998.** Three-dimensional Preservation of Algae and Animal Embryos in a Neoproterozoic Phosphorite. *Nature* 391: 553–558.
- Yin H. F., Sweets W. C., Yang Z. Y., Dickins J. M. 1992.** *Permo-Triassic Events in the Eastern Tethys*. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Zhang F., Zhou Z., Xu X., Wang X., Sullivan C. 2008.** A Bizarre Jurassic Maniraptoran from China with Elongate Ribbon-like Feathers. Supplementary Information. *Nature* 455: 46.

Аннотация

В статье показано, что важнейшие события эволюции происходят не в произвольных местах, а в максимально контрастных и мозаичных пространствах ландшафтной сферы. Качественные усложнения живых существ происходят в «месторазвитиях эволюции», площадь которых не превышает 15 % площади суши и 2–3 % акватории океана – мелководий.

Число «месторазвитий эволюции» и степень их воздействия на живое вещество резко возрастает в эпохи оледенений, они же динамичные эпохи горообразования: в эти эпохи ландшафты в охваченном и измененном оледенениями географическом пространстве становятся мозаичнее, и больше подвержены изменениям.

В геологической истории материка многократно сходились и расходились, но основным полем эволюции неизменно оставались плиты, впоследствии образовавшие Северную Америку и «запад» Евразии.

Ключевые слова: эволюция, месторазвитие, таксоны, движения материков, древние материи, контрастность, динамизм, мозаичность, макроэволюция.