

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ АНТРОПОЛОГИЯ



СТАНИСЛАВА ДРОБЫШЕВСКОГО



ТРИ ЭРЫ ПОД ОДНОЙ ОБЛОЖКОЙ



Подпишись на науку. Книги
российских популяризаторов науки

Станислав Дробышевский

**Палеонтология антрополога.
Три эры под одной обложкой**

«ЭКСМО»

2020-2022

УДК 56
ББК 28.1

Дробышевский С. В.

Палеонтология антрополога. Три эры под одной обложкой /
С. В. Дробышевский — «Эксмо», 2020-2022 — (Подпишись на
науку. Книги российских популяризаторов науки)

ISBN 978-5-04-197179-3

В комплект вошли три тома “Палеонтологии антрополога” Станислава Дробышевского, которые охватывают всю историю Земли – от докембрийского периода до современности. Автор увлекательно рассказывает о появлении первых живых организмов, их эволюции и взаимодействии друг с другом. Особое внимание уделено периоду возникновения и развития человека, а также изменениям окружающей среды и формированию современного мира. Погрузитесь в мир палеонтологии антрополога вместе с Бомборой! Книги снабжены иллюстрациями и написаны доступным языком и подходят для широкой аудитории читателей.

УДК 56
ББК 28.1

ISBN 978-5-04-197179-3

© Дробышевский С. В., 2020-2022
© Эксмо, 2020-2022

Содержание

Палеонтология антрополога. Книга 1. Докембрий и палеозой	5
Введение	6
Палеонтология	9
Часть I	28
Гадей, или Катархей	28
Архей	33
Протерозой	38
Криогений	50
Эдиакарий	51
Часть II	60
Кембрий	60
Ордовик	97
Силур	109
Девон	127
Карбон	155
Пермь	182
Конец ознакомительного фрагмента.	191

Станислав Дробышевский

Палеонтология антрополога: три эры под одной обложкой

Палеонтология антрополога. Книга 1. Докембрий и палеозой

Инге, Володе и Маше – моей любимой семье

* * *

Миллиарды лет вокруг Солнца вращается Земля. Примерно четыре миллиарда лет на ней копошится жизнь. Мы – лишь завершающий этап долгой и сложной истории, состоящей из мириадом странных созданий, изобретавших причудливые способы передать своё наследство дальше. Процесс этот долог и непрерывен. Но много раз планета сотрясалась катаклизмами. Метеориты и вулканы, оледенения и потопа, само развитие жизни регулярно приводили к массовым вымираниям и вслед за ними – всплескам разнообразия. Благодаря этому геологи и палеонтологи могут разделить всю историю на отрезки.

О первом из них – докембрии – мы знаем очень мало. Из мрака вселенской ночи выплыла планета, в сумраке первобытного океана шли странные химические реакции. Во тьме веков теряются важнейшие тайны бытия – зарождение жизни как таковой, появление ДНК, многоклеточности и полов. Это – ночь и рассвет планеты.

Второй из них – палеозой – освещён гораздо полнее. Встающая заря полноценной и понятной нам жизни представлена уже во всех своих ярких красках. За шесть периодов возникли все столпы нашей действительности, все главные группы организмов, все ключевые экосистемы.

Блистательный палеозой закончился крахом. Оставались ещё двести пятьдесят миллионов лет, полдень планеты – мезозой и наше время – кайнозой, в которые природа доводила полученное до логического – и даже разумного – конца.

Конца ли? Да уж, стоит разобраться в прошлом, чтобы настоящее не стало концом...

Введение

Кажется, что в вихре тысячелетий кружатся в безумном хороводе причудливые чудища, рвут друг друга на части, хаотично сменяют одно другого, пропадают и вновь возникают из ниоткуда. Но нет! Не так работает эволюция!

Чудищ, конечно, хватает. И они действительно иногда друг друга рвут, но их коловращение отнюдь не беспорядочно. Во всём есть определённая логика, и её постижение – суть палеонтологии.

Вообще, изложение прошлого в популярных книгах обычно строится тремя способами. Первый – описание истории палеонтологии, путешествия и приключения учёных, их поиски как полевые, так и интеллектуальные, споры и даже сражения, причём порой вполне буквальные. История науки поучительна и, бывает, мотивирует новых апологетов знания на продолжение подвигов. Идеальные примеры таких книг – «Жизнь охотника за ископаемыми» Ч. Штернберга (1936 г.), «На поиски динозавров в Гоби» А.К. Рождественского (1969 г.), «Тайны пылающих холмов» В.Г. Очева (1976 г.) и «Записки палеонтолога» Н.К. Верещагина (1981 г.). Конечно, у такого стиля есть и недостатки: кого выкрошил молотком из камня автор, про того и узнает читатель; цельную картину эволюции сложить из таких впечатлений невозможно.

Второй способ – описание ископаемых существ. Без фактов жить трудно, без них невозможно строить концепции и теории. Лучшие образцы – книги Й. Аугусты и З. Буриана «По путям развития жизни» (1966 г.), З.В. Шпинара и З. Буриана «История жизни на Земле» (1977 г.), Ю.А. Орлова «В мире древних животных» (1989 г.), а также М.Ф. Ивахненко и В.А. Корабельникова «Живое прошлое Земли» (1987 г.). Беда лишь в том, что зачастую книги, построенные по такому принципу, превращаются в занудные каталоги бесконечных и однотипных «завров».

Третий подход – изложение идей о том, почему шла эволюция, что её двигало, как влияли на живых существ астрономические и геологические события, как сами эти существа взаимодействовали между собой. Строго говоря, это – самая суть палеонтологии. Практически образцовые примеры – уникальные книги К.Ю. Еськова «Удивительная палеонтология» (2007 г.) и А.Ю. Журавлёва «Сотворение Земли» (2019 г.). Но и этот подход без богатого фактажа рискует скатиться в бесплодное теоретизирование и прикольные, но не слишком осмысленные «размышлялки».

Одна из великих проблем популяризации палеонтологии – прочный стереотип, что это «прикольные динозаврики для детишек». На лекции по палеонтологии, даже если они заявлены как довольно научные, родители гарантированно приводят трёх-пятилетних малышей. В 99 % случаях новейшие книги по палеонтологии – действительно книжки с картинками для дошкольников и школьников. Стандартный их вид – большие яркие иллюстрации (часто совершенно недостоверные) и минимум подписей (чаще всего довольно унылых и тоже не слишком отвечающих современному уровню науки). С одной стороны, понятно, что внешний вид ископаемых существ действительно часто впечатляет, а без картинок тяжело представить их. С другой же, всё изобразить невозможно, а в наш век интернета с минимальными усилиями легко найти изображение почти любой древней твари. Скучное же перечисление «жил там – тогда – метров в длину» должно быть лишь скелетом повествования, тогда как кровь и плоть книги должны бы составлять объяснения причин и закономерностей происшедшего и влияния прошлого на современность.

Можно ли совместить плюсы разных подходов и постараться избежать минусов? Что ж, попытаемся это сделать. Конечно, желающего приобщиться к чудесам палеонтологии ждёт немало испытаний. Одно из них – мудрёные и бесчисленные латинские названия. Без них никак не обойтись. Русских названий по понятным причинам для подавляющего большинства

древних существ нет; иногда в детских книгах латынь заменяют русской транскрипцией, но это – самый ужасный вариант, потому что заинтересовавшийся читатель потом не сможет найти подробностей и развития истории в других источниках. Впрочем, в нашей книге транскрипция будет иногда применяться для меньшей громоздкости и избежания повторений, но с обязательным озвучиванием нормального латинского имени, хотя бы и в другом разделе текста. Зато названия бывают поучительны, интересны и даже забавны. Лучше всего расслабиться, не пытаться запомнить все имена – их миллионы, всё равно не получится – и воспринимать латынь как музыку сфер; тогда постижение палеонтологии становится гораздо приятнее. В случаях, когда известно много видов какого-то рода, в нашей книге приводятся только родовые названия; если вид только один или конкретный вид чем-то особенно выдаётся, приводится и видовое наименование.

Между прочим, систематика многих и многих групп крайне запутана и спорна, так что, во избежание лишних споров, в большинстве случаев в книге не указывается ранг систематических групп – всё равно найдётся противоречащая точка зрения.

Изобилие латыни позволяет бороться с важнейшим стереотипом, огромной бедой современного бытового мышления. Часто в книгах по палеонтологии в стремлении к упрощению всё богатство древних форм сводится к нескольким знаковым существам, дескать, «в палеозое жили трилобиты, в мезозое – динозавры, а кайнозой – время млекопитающих», поминается парочка переходных видов и парочка «живых ископаемых», причём примеры из книги в книгу приводятся одни и те же. У многих людей после чтения подобных книг складывается устойчивое впечатление, что «ничего-то и не известно, пару огрызков нашли – и насочиняли, вся эта наука – полная ерунда», за чем обычно следуют мутные рассуждения про творцов, инопланетян и прочий бред. В реальности наука располагает сведениями о сотнях тысяч древних видов! Уж чего-чего, а недостатка в данных у палеонтологов нет, только успевай изучать. Хоть немного отразить это великолепие, чтоб в глазах зарябило и в ушах зашумело, – одна из главных задач нашей книги. Для облегчения жизни читателя великие предки ключевых групп живых организмов так и названы «великими предками», а наши (наши-то нам интереснее всего!) даже «Великими Предками». Особо упорные могут попробовать их посчитать.

Тут мы плавно переходим к следующей сложности – обилию материала. Любитель прошлого должен быть готов помнить великое множество фактов и уметь ими интеллектуально жонглировать. Между прочим, это проблема и для автора: невозможно быть специалистом во всём. Именно поэтому многие крутые палеонтологи отказываются писать обобщающие труды. Специалист по брахиоподам может ничего не знать о звероящерах, палеоботаник мало мыслит в рыбах, знаток грызунов не отличит конфуциосорниса от энанциорниса. А куда деваться! Специализация – не повод не писать обобщающих книг. Я – автор труда, который Вы держите в руках – антрополог, то есть специалист по человеку. Но я же и биолог, то есть общая логика исследования в других биологических специальностях мне известна. И всегда надо помнить, что планета у нас не такая уж большая, биосфера на ней одна, взаимосвязи и взаимовлияния не случайны. Прошлое человека сложилось из нужд и сложностей наших предков, живших от докембрия до наших дней. На наше появление и особенности повлияли условия на первоземле и дрейф континентов, кометы и астероиды, солнечная активность и геологические процессы, конструкция раковины первых моллюсков и специфика корней примитивных растений, тип размножения подёнок и злоба хищных динозавров, симбионты в кишечнике термитов и красота цветов, несовершенство лап креодонтов и совершенство кошек... Всё это и многое другое – наше прошлое, без этого человек или вообще не появился бы, или был бы совсем иным. Так кому же, как не антропологу, писать обзор живого прошлого Земли?!

Прежде чем приступать к истории жизни, хотелось бы выразить глубочайшую признательность и высказать огромное спасибо всем, кто способствовал улучшению данной книги. Мелине Ананян координировала работу над книгой с самой идеи до выхода в свет.

Александр Борисович Соколов взял на себя тяжкий труд поиска редакторов и уговорил их на подвиг быстрее прочтения и комментирования немаленького текста. Павел Владимирович Селиванов высказал ценнейшие замечания по части датирования, геологии и палеогеографии; благодаря ему эта сторона книги стала чуточку правдивее. Павел Петрович Скучас выполнил едва ли не самую трудную задачу – проверил и разобрал почти всю зоологию, внёс важные правки и безжалостно раскритиковал многие мои пассажи. Сергей Владимирович Наугольных просмотрел ботаническую часть. Шурупова Яна Андреевна проконтролировала беспозвоночную часть книги. Михаил Сергеевич Гельфанд внимательно прочёл весь текст и сделал много концептуальных замечаний. От всей души благодарю всех научных редакторов за их усилия и потраченное время! И, конечно, заранее извиняюсь перед научными редакторами, что, идя на поводу популярной направленности книги, я учёл не все их желания, так что, если Уважаемый Читатель найдёт ещё какие-то упущения, вся вина лежит исключительно на авторе.

Отдельную благодарность выражаю редакторам Марии Шатулиной и Екатерине Семёновой, любезно взявшим на себя нелёгкую задачу внести мои правки в итоговый текст, без них я бы наверняка не уложился в сроки, а также Марише Яковлевой, чья энергия немало способствовала ускорению всего процесса.

Палеонтология

Для начала стоит определиться с понятиями. Как уже говорилось, многим представляется, что палеонтология – «наука о динозавриках». Но нет.

Палеонтология – наука об органическом мире прошлого и условиях его существования.

Палеонтология – наука об органическом мире прошлого и условиях его существования. В этом кратком определении важны обе составляющие. Во-первых, палеонтология изучает все жившие раньше организмы, а не только животных. Например, изучением царства животных занимается палеозоология, которая сама делится на много частей: насекомых изучает палеоэнтомология, рыб – палеоихтиология и так далее. Царство растений – вотчина палеоботаники, а для водорослей внутри неё предусмотрена палеоальгология. Не менее существенна и вторая часть определения палеонтологии: изучение условий существования древних живых существ – принципиальный раздел этой науки. **«Отчего и почему» бывает гораздо интереснее, чем «что и когда».**

Понятно, что в помощь палеонтологии и неразрывно с ней существуют смежные дисциплины, например, огромный комплекс методов датирования, палеоклиматология и палеогеография, а также прочие. Огромную важность для палеонтологии имеет геология в самом широком смысле этого слова. Профессиональному палеонтологу не мешает знать химию. Хорошо бы ещё уметь работать руками – как в поле геологическим молотком и кайлом, так и в лаборатории хитрыми растворами, препаровальной иглой и бинокляром, а нынче и более технологичными инструментами – электронным микроскопом, томографом, хромато-масс-спектрометром и секвенатором.

Собственно, труд палеонтолога состоит из трёх основных стадий.

Поиски и раскопки. Для начала надо найти место, где сохранились ископаемые остатки. Иногда это бывает итогом счастливой случайности: при работах в карьере или шахте, рытьё котлована или распашке земли, обрушении склонов или размывании оврагов на поверхность «всплывают» слои с окаменелостями. Если нашедший их достаточно грамотен, он сообщает о находке в институты и музеи, откуда специалисты спешат к месту, пока уникальные артефакты не уничтожены силами природы или усилиями людей. Но и сами палеонтологи предпринимают активные усилия для поисков: каждую весну и осень, когда земля свободна и от снега, и от травы, поисковики ползают по балкам и каменным стенам, пляжам и пустыням, тщательно осматривая все потенциально богатые места. Ясно, что не всегда этот энтузиазм понятен местным жителям. Каждому палеонтологу (кстати, и археологу) до боли знакомы фразы «что, золото-то уже нашли?» и «что, оружие ищите?» Переубедить вопрошающих иногда невозможно. Не может же взрослый человек всерьёз искать окаменевшие кораллы и кости?..

Но современные палеонтологи идут дальше. Геологи в XIX и особенно XX веке отлично поработали: практически для всех территорий давно составлены подробные геологические карты с указанием выходящих на поверхность пород, их возраста и особенностей формирования. Так что палеонтолог может фактически на заказ искать то, что его в данный момент интересует. Уже классический пример – поиски переходной фазы между рыбами и амфибиями: исследователи посмотрели по геологической карте, где залегают наиболее богатые выходы девонских мелководных и пресноводных отложений, поехали туда и спустя пару сезонов нашли-таки скелет тиктаалика.

Сами раскопки могут выглядеть очень по-разному. Въевшийся стереотип о помавании кисточкой – на 99 % миф. Даже само слово «раскопки» не слишком отражает реальность.

Порой «раскопки» – это промывка песка из какого-нибудь ручья ситом по методике золотоискателей прошлого; так, например, в среднерусских речках отлично находятся зубы мезозойских акул. Иногда это могут быть поверхностные сборы, если камни сами крошатся и их можно даже не особенно колоть молотком. Иногда, напротив, приходится изрядно попотеть и помахать киркой или задействовать экскаваторы и бульдозеры. Один большой скелет динозавра или слона учёные могут расчищать много лет подряд, особенно в высоких широтах, где полевой сезон короток. **В приполярных областях Сибири, Аляски, Канады и в Антарктиде сезон совсем махонький, туда трудно добраться, а порой ещё труднее оттуда выбраться. Тамошние раскопки – суровый экстрим.**

Бывают, конечно, и райские условия. Например, над уникальным местонахождением меловых птиц в Чаояне китайцы построили огромный купол-павильон, да ещё в виде скелета, так что учёные могут спокойно и комфортно работать там круглый год. Встречаются и совсем странные способы добычи ископаемых. Например, в Бирме местные жители вымывают бесконечное число мелового янтаря, который содержит уникальнейшие включения – от растений, пауков и насекомых до ящеров, энанциорнисов и частей динозавров. Исследователи сами не ищут янтарь, а покупают его на местных рынках; что ни год, выходит десяток сенсационных статей по материалам из бирманского янтаря. На юге США в пустынях роль бирманских крестьян выполняют муравьи: отчего-то им очень нравятся зубы мезозойских млекопитающих, которые они ташат в муравейники. Палеонтологи давно прочухали эту особенность трудолюбивых насекомых и нагло разоряют их жилища, добывая сразу готовую коллекцию (и учёных можно понять – попробуйте-ка на пятидесятиградусной жаре поползть по каменистой пустыне в поисках зубов, которые глазом-то трудно различить). В некоторый момент пришлось даже вводить ограничение на число раскапываемых муравейников, чтобы алчные исследователи не извели бедняг мурашек под корень.

Реставрация и препаровка. Принесённые в лабораторию образцы обычно ещё надо долго чистить, этим занимаются специалисты-препараторы. Между той трухой, что найдена, и той красотой, что предстаёт в витринах музеев, на страницах статей и книг – огромная дистанция. Препарирование – отдельный вид искусства, для него нужен талант, невероятное терпение, надёжные руки и много знаний. Крутые препараторы уникальны и идут нарасхват. Иногда очистка сложного образца занимает не то что год, а годы. Бывает, что вмещающая порода прочнее самой окаменелости, тогда приходится задействовать не только специальные препаративные машинки, но и кислоты и прочие химикаты. Иногда образец даже намеренно разрушают, например пилят и зашлифовывают, чтобы получить ценную информацию. Классикой стали работы по кровеносной и нервной системам панцирных рыб, когда их черепа шлифовались с маленьким интервалом, каждый шлиф подробнее зарисовывался, а в итоге получалась стопка рисунков – трёхмерная модель черепа со всеми мельчайшими каналцами. Нынче, напротив, проще бывает вообще не доставать образец из камня, а просветить его томографом; полученная информация может оказаться богаче, чем при очистке. Понятно, широко используется микроскопирование. Один из впечатляющих методов – золотое напыление на особо мелкие образцы для повышения контрастности. Золотые зубы силурийских рыб – это не только научно, но и красиво-богато.

Реконструкция, интерпретация, публикация и обсуждение. Главное в работе палеонтолога, конечно, – понять, что, собственно, попало в его руки, и почему оно когда-то было таким, а не иным. Обычно окаменелость не целая, тогда надо попытаться реконструировать недостающие части; тут исследователя ждут коварные ловушки, примеры которых ещё будут приведены в книге. Важнейшая часть исследования – подробное описание; в скучном варианте на нём всё и заканчивается. Но хорошо бы продвинуться дальше и объяснить, что довело древнее создание до жизни такой, а зачастую и до вымирания. Тут важно, с одной стороны, включить воображение, а с другой, – держать его в узде и разумных рамках. Совсем без интерпре-

тации пропадает смысл науки, но и безграничное фантазирование бессмысленно. Придумать можно что угодно, а доказать – только реальность. Нам надо не придумать, как могло бы быть, а выяснить, как было на самом деле. Конечно, сплошь и рядом встречаются трудные случаи, так что споры учёных не затихают порой годами и десятилетиями.

Чрезвычайно важный момент исследования – публикация результатов, дабы они были доступны как можно большему числу людей. Это – принципиальнейшее условие науки. Именно поэтому не является наукой частное коллекционирование. Бывает, что супер-ценные образцы лежат у любителей в шкафах на полочках, но рано или поздно оказываются в помойке и пропадают, так и не будучи описаны. Случается, что и в музейной коллекции окаменелость покоится много лет, пока до неё дойдут руки, ведь число находок на порядок больше, чем число учёных. Но музейная коллекция по крайней мере никуда не денется, к ней прилагается документация, специальные условия гарантируют сохранность, так что будущие исследователи могут поработать с экспонатами, возможно, применив новые методы. Конечно, иногда и любители могут публиковать статьи, но таких грамотных специалистов, не являющихся профессиональными палеонтологами, во всём мире пара человек. Всё же палеонтология – это серьёзная профессия, требующая полной отдачи, времени, специальных навыков и знаний, заниматься ей «в свободное от работы время» как хобби почти нереально.

Мораль, думается, ясна: если волею случая вам в руки попал ценный образец, подавите в себе плюшкинизм, отнесите находку палеонтологам, тогда о ней узнаете не только вы, а и весь мир. Для частного же коллекционирования есть миллионы массовых находок, не представляющих эксклюзивного значения для науки.

В своей работе палеонтологи руководствуются несколькими сравнительно простыми принципами, облегчающими жизнь.

Принцип актуализма. «Настоящее – ключ к познанию прошлого»: признаки современных организмов позволяют реконструировать черты древних существ, то есть это – изучение прошлого с помощью настоящего. Например, если мы знаем, что панцирь современных черепах нужен им для защиты, то легко догадаться, что той же цели служил панцирь панцирных рыб, некоторых текодонт, панцирных динозавров, ископаемых броненосцев и прочих подобных тварей. Если огромные клыки современных львов и леопардов нужны для убивания и разрывания добычи, то логично, что так же применялись клыки звероящеров.

Принцип историзма. «Прошлое – ключ к познанию настоящего»: выявление исторических предпосылок современности, то есть изучение настоящего с помощью прошлого. Всё произошло на какой-то основе с исходно другим предназначением. Например, существование и строение жабр у наших предков-рыб объясняют примерно половину нашего строения и поведения. Не зная эволюции жаберного аппарата, затруднительно объяснить анатомию наших челюстей, жёлёз, многих мышц, а также, скажем, зевоту. Одно из ключевых понятий тут – преадаптация, то есть ситуация, когда некая черта возникла для одной какой-то надобности, но в новых условиях пригодилась совсем для другой. Например, исходные плавниковые складки первых рыбообразных были нужны для того, чтобы держать равновесие и не слишком кувыряться в воде, потом в ордовике они начали ундулировать – волнообразно изгибаться – и стали дополнительным двигателем, после в силуре разделились на плавники, затем в кистепёром виде они оказались удобны для переползания через брёвна, заваливавшие дно мелких девонских водоёмов, преобразовались в передние и задние конечности наземных амфибий и рептилий, у млекопитающих пригодились для лазания по ветвям, а в конце миоцена задние стали у нас ногами, а передние – руками, которыми я сейчас пишу эти строки. Каждая стадия была необходима для последующей, а её особенности определяли странности конструкции нового органа у потомков. Эволюция ничего не создаёт на пустом месте, а смена назначения органов бывает весьма неожиданной. **«Я тебя слепила из того, что было» – главный девиз процесса.**

Принцип историзма более чем срабатывает и в концептуальных моментах. Например, слияние всех кусков суши в Пангею в перми стало причиной похолодания и поводом для возникновения теплокровности у зверозубых рептилий, а вымирание динозавров в конце мела явилось достаточной причиной последовавшего всплеска разнообразия млекопитающих.

Морфофункциональный анализ – изучение древнего организма в связи с его образом жизни. Признаки «заточены» под конкретные условия, а смена условий вызывает смену признаков. Классический пример – описанная В.О. Ковалевским эволюция лошадей. Древнейшие палеоценовые и эоценовые предки жили в лесах, у них были низкие бугристые коронки зубов, приспособленные для пережёвывания плодов и листьев, и много растопыренных пальцев на коротеньких ножках, чтобы не слишком вязнуть в сырой и рыхлой почве, усыпанной прелыми листьями. Далее леса постепенно сменялись кустарниковыми зарослями и степями, в пище увеличивалась доля злаков, отчего зубы стали высококоронковыми и гребнистыми, а ноги менялись под более сухую землю равнин – стройнели и прочнели, а число пальцев сокращалось вплоть до одного.

Другой пример, вокруг которого до сих пор бушуют споры, – образ жизни тираннозавридов. Всякий знает, что огромные тероподы были ужасными хищниками, не дававшими проходу травоядным динозаврам. Однако исследование пропорций слепков их мозга – эндокранов – показывает, что тираннозавриды имели очень плохое зрение и слух – пупырышки этих центров еле возвышаются; ассоциативные, то есть мыслительные, центры развиты слабо, зато обонятельные луковицы велики. Их челюсти были слабы на боковые нагрузки, зубы еле-еле держались в челюстях, так что сопротивляющаяся добыча, тем более крупная, просто переломала бы им весь рот. Ноги не были приспособлены для быстрого бега и маневрирования, так что убежать от них было не так уж сложно, вопреки сцене из «Парка Юрского периода», где тираннозавр без особого труда догоняет машину на скользкой от дождя дороге. По итогу, весь комплекс – подслеповатый, глуховатый и туповатый, медленный и непрочный, зато отлично нюхающий и способный раскусить что угодно, главное, чтоб оно не дрыгалось – скорее типичен для падальщиков, а не активных охотников. Впрочем, надо учитывать, что добыча-то тоже была чрезвычайно медленной, огромной, то есть очень заметной даже издали, и довольно вялой, так что при таком раскладе тираннозавриды вполне могли быть хищниками. Только вот эпичные битвы с рыком и прыжками, столь любимые мультипликаторами – чистой воды фантазия. **Тормозность битвы тираннозавра и какого-нибудь травоядного динозавра трудно себе представить**; для первого приближения можно посмотреть на сражения каймана и анаконды, крокодила и черепахи, ужа и лягушки.

Конечно, всегда стоит помнить, что ископаемые существа – не копии современных, иногда они бывают оригинальны и на первый взгляд противоречивы. Скажем, халикотерии – представители непарнокопытных, имели на пальцах когти, причём раздвоенные. Если бы были найдены только обломки этих когтей, можно было бы подумать, что они принадлежат хищному зверю. Но нет, зубы и все прочие признаки, без всякого сомнения, относят халикотериев к растительноядным. Когти эти странные животные использовали для пригибания ветвей деревьев. Если же вникнуть в детали строения халикотериевых когтей, то не так сложно понять, что они были всё же ближе к копытам. Прямо противоположный пример: мезонихии имели на пальцах копыта, хотя по всем остальным признакам – особенно по строению челюстей и зубов – они, несомненно, относятся к хищникам.

Вывод прост: чем больше данных, тем лучше. Не стоит делать далеко идущих выводов по единичным фрагментарным находкам, на таком не раз попадались даже лучшие умы прошлого, не надо наступать на те же грабли. Благо, сейчас информации у нас просто гигантское количество, и она продолжает поступать невероятными темпами.

«Взятие в скобки». Изучение древнего организма в сравнении с более и менее примитивными формами. Современная наука уже более-менее разобралась с порядком возникнове-

ния разных существ, к тому же, что приятно, многие из них имеют современных потомков. Логично предположить, что промежуточные вымершие формы должны иметь промежуточные черты. Например, среди архозавров крокодилы – очень примитивные, отделились от общего ствола текодонтов весьма рано, птицы – самые продвинутые, обособились последними, а динозавры находятся на филогенетическом древе примерно посередине, хотя они и не потомки крокодилов и не факт, что предки птиц. Ещё есть птерозавры, чья ветка ответвляется после крокодилов, но до динозавров. Зная особенности крокодилов и птиц, можно строить гипотезы об особенностях птерозавров и динозавров. Конечно, такой подход должен учитывать, что современные примитивные формы (те же крокодилы) совсем не копии ископаемых прототипов, а имели свою долгую эволюцию; и уж подавно сильно изменились продвинутые группы.

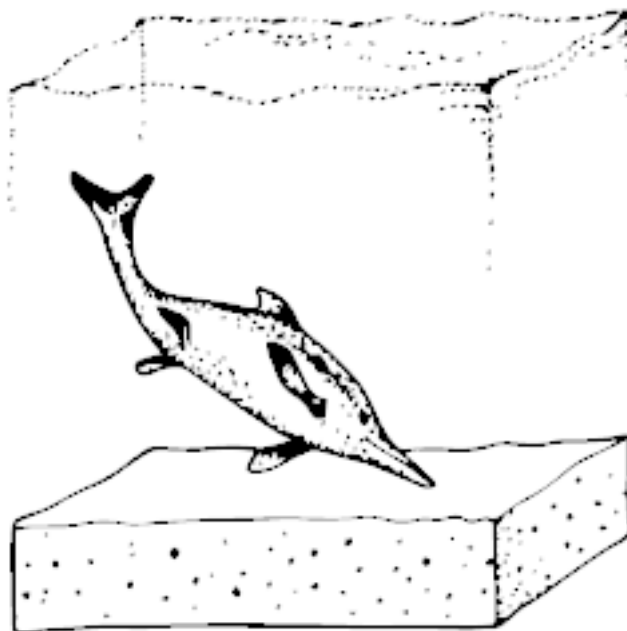
* * *

Тафономия – раздел палеонтологии, изучающий пути образования ископаемых – фоссилий. Термин введён советским палеонтологом И.А. Ефремовым.

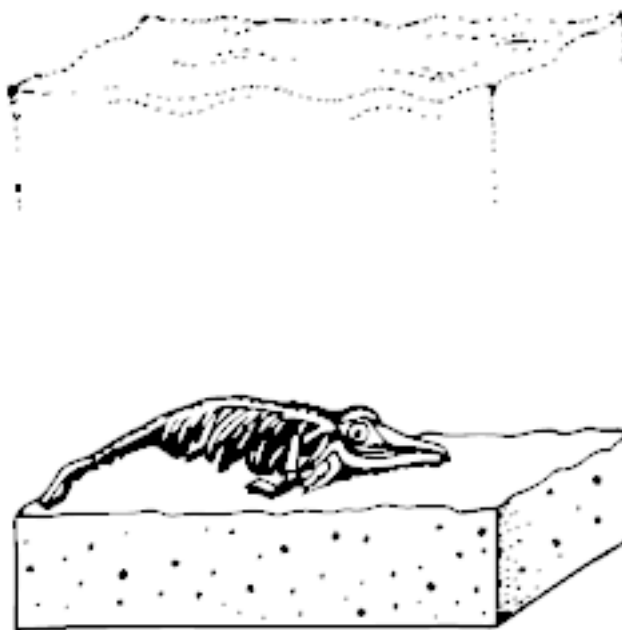
Ископаемые достаются учёным в разном виде.

Окаменение (петрификация) и замещение: в этом случае органика разрушается, а вода, содержащая минеральные компоненты, заполняет все полости и поры, где минералы отлагаются, создавая каменные фоссилии. Понятно, что обычно окаменевают только самые прочные части, например кости, но изредка, при хорошей концентрации минерального раствора, петрифицируются мышцы и даже такие эфемерные части, как язык, нервы и глаза. Иногда по пути окаменевающие элементы заметно деформируются, искажаются и сплющиваются самым причудливым образом. Качество окаменения бывает разным – от слабооформленных чурок, лишь в общих чертах напоминающих исходный объект, до клеточной точности, что позволяет оценить уровень обмена веществ и даже прикинуть размер генетического аппарата. Чрезвычайно ценный вариант окаменелостей – микрофоссилии: одноклеточные водоросли, микроскопические раковинки простейших, споры и пыльца растений. По ним идеальным образом восстанавливаются климатические колебания; по большому счёту, по ним проводятся и границы геологических периодов.

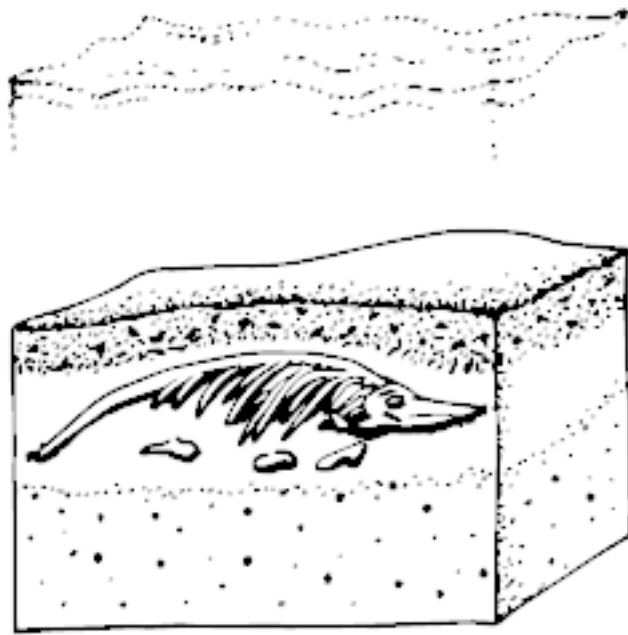
Фоссилизация



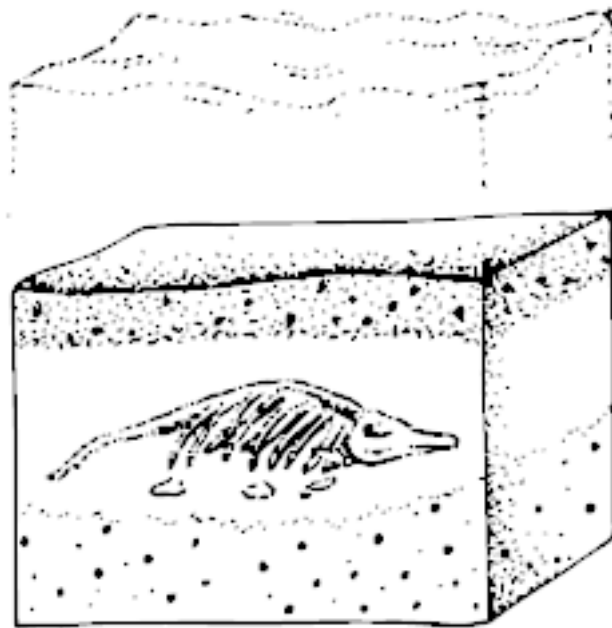
1. Мертвое животное опускается на морское дно.



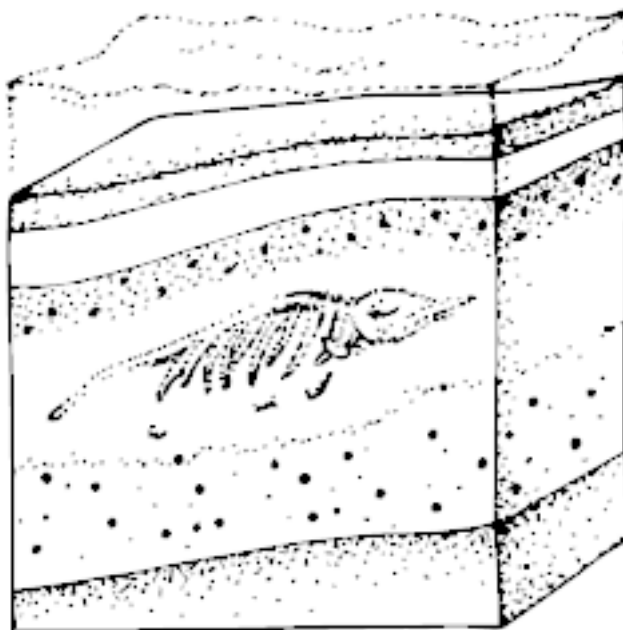
2. Трупоеды и бактерии вскоре очищают его скелет от плоти.



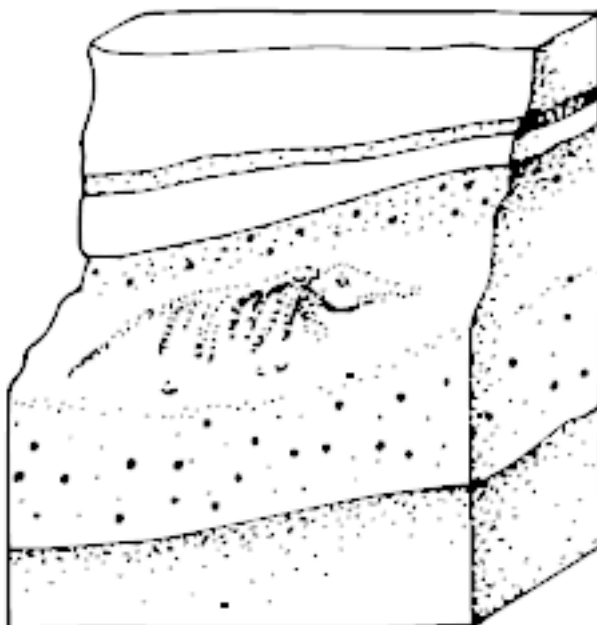
3. Сверху образуется осадочный слой.



4. Растворенные в воде минеральные вещества просачиваются в горную породу и останки животного.



5. *Вода вытесняется из породы. Минеральные вещества замещают костное вещество в костях.*



6. *Миллионы лет спустя горная порода становится сухой. Стихия разрушает её, обнажая скрытые в ней окаменелости.*

Замещающие породы тоже бывают разными. Особенно впечатляют окаменелости, выполненные пиритом – выглядят они, как золотые. В Австралии знамениты переливающиеся всеми цветами радуги кости динозавров, замещённые опалом. В канадской Альберте перламутр аммонитов стал аммолитом – зелёно-жёлто-оранжевым минералом невероятной красоты.

Копролиты – окаменевшие экскременты, то есть какашки – не самый привлекательный, но богатый информацией вид фоссилий. По ним можно проследить детали диеты и иногда поведения древних животных. Часто внутри копролитов сохраняются косточки, чешуя и даже окаменевшие шерстинки, а изотопный анализ позволяет уточнить содержание разных типов органики в пище. Угадать, кто же нагадил миллионы лет назад, бывает непросто. Хорошо с акулами: благодаря спиральному клапану в прямой кишке их завитые копролиты крайне характерны. А вот кому принадлежат копролиты в виде звёздочек из пермских отложений Пермской области – до сих пор неизвестно; зато как красиво можно назвать это таинственное существо – «Астрофекалис мирабилис».



Окаменелый скелет динозавра

Обугливание – довольно частый вариант фоссилизации, при котором нестойкие органические компоненты исчезают, но углеродная, то есть углистая составляющая остаётся. Понятно, что чаще и легче это происходит с растениями: в гигантских залежах бурого и каменного угля регулярно встречаются обугленные стволы, корни и листья деревьев.

Отпечатки образуются, когда организм падает на песок или впечатывается в него; последующие отложения покрывают его, так что, когда палеонтолог раскалывает плитку песчаника, получается отпечаток и противоотпечаток. В зависимости от грубости породы разрешение будет разным. Если осадок был очень мелкий, сохраняются детали строения ножек и крыльев насекомых, мельчайшие прожилки листьев растений, семена и чешуя рыб в желудках животных. На отпечатке мезозойской птицы *Archaeorhynchus spathula* удалось проследить даже тонкости строения лёгких. Различаются и размеры отпечатков: чаще это не очень большие фрагменты тонких объектов, например, бесскелетных организмов, листьев и кожи, но встречаются и огромные отпечатки листьев, целых ихтиозавров, птерозавров, птиц и зверей. Иногда внутри отпечатка консервируются органические вещества, которые, позволяя, например, определить родство эдиакарских загадочных тварей или цвет кожи и перьев мезозойских реп-

тилий и птиц. Самые знаменитые местонахождения самых впечатляющих отпечатков – Золенгофен и Мессель в Германии и Джехол в Китае.



Отпечаток вендского организма

Полости, слепки и ядра получаются, когда остатки живых существ погружаются в полужидкий осадок, после чего органика сгнивает или растворяется, оставляя полости. Эти пустоты могут сохраниться, а могут заполниться новым плотным осадком. Иногда в последующем разрушается уже окружающая порода, так что нам достаются объёмные слепки древних организмов. Обычно это происходит с раковинами и частями деревьев, но известны прецеденты слепков даже носорогов. Особый вариант слепков – эндокраны – отливки мозговой полости, которые могут образовываться сами собой, а при надобности изготавливаются уже самими палеонтологами. К сожалению, эндокраны не отражают всех деталей строения мозга, на них обычно не видно борозд и извилин, но общую форму и пропорции они передают.



Эндокран древнего человека из Гановце

Следы, ходы и норы изучаются особым разделом – ихнологией. Эта область весьма специфична и очень важна, так как позволяет наглядно увидеть поведение древних животных, например, взаимодействие хищников и их добычи. К сожалению, довольно редко можно соотнести следы ног и отпечатки и кости тех, кто их оставил, так что для следов существует отдельная номенклатура – выделяются ихнотаксоны (кстати, такая же ситуация существует с яйцами – их называют своими именами, которые редко прямо увязываются с теми, кто яйца отложил).

Полости в янтаре – один из самых красивых вариантов фоссилизации. В смоле, вытекшей из деревьев, вязли древние насекомые, пауки, частички растений, ящерицы, перья птиц и прочие мелкие штуки. Смола затвердела и становилась янтарём, внутри которого все эти чудеса застыли как пустоты с минимумом высохшей органики. Благодаря идеальному обтеканию смолой в янтаре видны наимельчайшие детали строения. К сожалению, надежды на то, чтобы там сохранилась ДНК, как это показано в фильме «Парк Юрского периода», не оправдались.

Битумизация – консервация в естественном парафине, асфальте и озокерите. Самые известные жертвы асфальта – мамонты, смилодоны, волки и гигантские грифы из Ранчо ла Бреа в Калифорнии. Самые впечатляющие находки – куски туш мамонта и шерстистых носорогов из Старуни на Западной Украине. Правда, они же – и самые несчастные: части мамонта и первого носорога были выброшены на свалку, а из шкур незамысловатые добычки озокерита, принявшие их за волов, пытались шить обувь. Чуть больше повезло второй туше носорога, почти идеальной сохранности, чучело с которой до сих пор хранится в музее, хотя нормального исследования находки так никогда и не было сделано.



Насекомое в янтаре

Замораживание, высушивание (мумификация), засаливание – почти идеальные варианты. Все слышали про замороженных мамонтов из Сибири, на телах которых сохранились мышцы, кожа и шерсть, в коже – личинки оводов, внутри рта и желудка – трава. Как ни странно, единственное, что так и не сохранилось – это клетки. В процессе заморозки кристаллы льда порвали все мембраны, так что до сих пор ни одной целой клетки так и не было найдено. А это важно, так как цитоплазма столь же необходима для клонирования, как и ДНК, которая для мамонтов уже полностью расшифрована. Конечно, замороженными находят не только мамонтов, но и шерстистых носорогов, бизонов, лошадей, росомх, пещерных львят и прочих существ – в настоящее время таких находок сотни. Просто на мамонтов обращают гораздо больше внимания. Кого привлечёт мороженный суслик? А голая амёба, актиномицет или гигантский вирус? А меж тем все они найдены в плейстоценовых льдах. Самые удивительные находки с Колымы – семена растения смолёвки узколистной *Silene stenophylla* и нематоды *Panagrolaimus aff. detritophagus* и *Plectus aff. parvus*; их удалось оживить спустя, соответственно, 31,8 и 41,7 тысяч лет! Замороженные растения и тела животных найдены и на Аляске, хотя в меньшем количестве (соответственно меньшему размеру самой Аляски).

Маленькая тонкость

Всегда возникает вопрос: если найдены мороженые мамонты, то где мороженые люди? Самый известный и самый древний «ледяной человек» из Альп – Этци – жил 5,3 тыс.л.н. Наверняка живущие и работающие в тайге и тундре люди иногда находят и более древние тела, может быть, даже неандертальцев и денисовцев, но, думается, в этом случае их либо хоронят, не разобравшись, либо стараются никому не сообщать, боясь судебного преследования.

Несколько реже встречаются высушенные мумии – такие известны из пустынь Центральной Америки (куски шкур гигантских ленивцев), а также пещер Новой Зеландии (ноги

и головы птиц моа). Засаливание идёт параллельно с высушиванием в пустынях Австралии (части тел дипротодонов) и Центральной Азии (человеческие мумии из Тарима в Китае и Чехрабада в Иране). Такие находки имеют совсем небольшой возраст, обычно уже голоценовый. Впрочем, соляным растворам принадлежит и абсолютный рекорд по консервации древних организмов – галофильных архей *Halococcus salifodinae* из Австрии, существовавших 250 млн л. н.!



Halococcus salifodinae

Фоссилизация может происходить быстро и медленно, но обычно – быстро, так как иначе бактерии успеют разложить органику на неорганические составляющие. Скорость зависит от специфики вмещающих пород и концентрации минеральных веществ в воде. С одной стороны, отдельные белки могут сохраняться миллионы лет, молекулы ДНК выделены из костей *Homo heidelbergensis* из Сима де лос Уэсос с древностью 427 тыс.л.н. С другой стороны, порой минерализация занимает считанные дни. Например, в московской канализации в XX веке находились окаменевшие тапочки и кошки того же XX века производства, причём окаменевала даже шерсть бедных животных.

Кроме отдельных фоссилий, тафономия изучает и целые захоронения, особенности их формирования и структуру. Для образования палеонтологического местонахождения необходимы четыре этапа. Во-первых, остатки организмов должны сконцентрироваться в каком-то месте; иногда это происходит во время массовой гибели, иногда остатки просто сносятся водой в какую-нибудь заводь или скапливаются в ямах, оврагах, пещерах, даже пнях. Во-вторых, аккумулярованные остатки должны быть достаточно быстро захоронены в осадке. В-третьих, должна произойти фоссилизация – превращение в окаменелости. В-четвёртых, уже в современности вышележащие отложения должны быть так или иначе разрушены, чтобы мы могли добраться до окаменелостей. Все эти этапы обязательны и должны сменять друг друга строго последовательно; выпадение хотя бы одного ведёт к нарушению всего цикла. Например, если организмы не будут быстро захоронены в осадке, то они разрушатся; если они не фоссилизуются, то тоже исчезнут без следа; если разрушение отложений произойдёт до фоссилизации, то мы ничего не найдём.

Ясно, что столь счастливое стечение обстоятельств – чтобы и организм попал куда надо, и никто его не съел, и концентрация минеральных веществ в воде была оптимальной, и всё это пролежало до современности и не развалилось, и оказалось в доступном человеку месте, и мы ещё это нашли, да ещё чтоб нашёл не кто-нибудь, а нормальный палеонтолог – всё это

крайне маловероятно. **99,99 % организмов без следа разрушаются, а их вещество возвращается в общий круговорот.** Отсюда неизбежно вытекает неполнота палеонтологической летописи. Иначе и быть не может, а то бы мы ходили по скелетам, да и из какого такого вещества состоял бы у нас организм, если бы все предыдущие сохранились?

Так что, как ни прискорбно, палеонтологам никогда не светит найти представителей всех ископаемых организмов. От большинства видов не сохранилось вовсе ничего, от многих – единичные и притом фрагментарные находки. Впрочем, есть и счастливые исключения, когда обнаруживаются просто грандиозные слои древесины, раковин, скелетов, отпечатков и прочих фоссилий. Некоторые даже добываются промышленным способом. Каждый год в печах сгорают миллионы отпечатков в каменном угле. Известняки, из которых построено огромное количество сооружений по всему миру, не что иное, как концентрат фоссилий. В стенах многих зданий и метро не так сложно найти членики морских лилий, а иногда и раковины аммонитов. Даже банальный писчий мел, изводимый в школах тоннами, – прессованные ископаемые, хотя бы и одноклеточные. Но и крупнокалиберные, вполне коллекционные фоссилии бывают бесчисленны: тысячами на продажу добываются мадагаскарские аммониты, марокканские трилобиты, китайские нотозавры и вайомингские рыбки.

Для обозначения разных фаз и вариантов местонахождения придуманы умные слова.

Танатоценоз – скопление мёртвых организмов или их частей. Танатоценозы могут быть автохтонными – захороненными в месте их гибели, или аллохтонными – перемещёнными к месту захоронения.

Тафоценоз – древний танатоценоз, претерпевший захоронение в породе.

Ориктоценоз – совокупность остатков организмов, изучаемая исследователями. Часто этим же словом обозначают просто список определённых таксонов из конкретного местонахождения. Тонкость в том, что часто какая-то часть тафоценоза до поры до времени ускользает от внимания учёных, в последующем же, с применением новых методик и подходов, ориктоценоз может неожиданно увеличиться, даже без дополнительных раскопок. А может и уменьшиться, если дополнительные исследования покажут, что множество ранее выделявшихся видов на самом деле представляют собой одно и то же. Такое происходит сплошь и рядом.

Геохронологическая, или стратиграфическая шкала – великое расписание времён, последовательность эпох от появления Земли до современности. Всё время существования планеты для удобства делится на отрезки, внутри разделённые на более дробные подразделения.

Маленькая тонкость

Почти любой отрезок делится на «нижний», «средний» и «верхний» или «ранний», «средний» и «поздний». Тонкость заключается в том, что «нижний – верхний» относится к стратиграфии, геологическому расположению в ненарушенных отложениях, а «ранний – поздний» – ко времени. Обычно слова «нижний – ранний» и «верхний – поздний» используются как синонимы, но разницу лучше в уме держать. Аналогично отличаются пары понятий «эратема – эра», «система – период», «отдел – эпоха» и «ярус – век»: первые термины в парах относятся к геологии, вторые – к хронологии. В ярусе окаменелости залегают, в веке существа жили.

Акротемы, или акроны – самые длинные отрезки, выделяющиеся далеко не всегда, актуальные лишь для дремучих докембрийских времён, где их обычно насчитывают два-три: гадей (катархей), архей и протерозой; иногда они не отличаются от эонов.

Эонотемы, или эоны – тоже грандиозные этапы. Иногда их выделяют всего два – докембрий и фанерозой. Впрочем, подразделения докембрия – гадей, архей и протерозой – тоже порой считаются эонами, а иногда за таковые идут внутренние подразделения архея и протерозоя.

розоя (если их считать акронами) – ранне- и позднеархейский, а также ранне- и позднепротерозойский.

Эратемы, или **эры** – гораздо более стабильное понятие. Правда, для докембрия по-прежнему есть разнობой в разных схемах, но внутри фанерозоя всеми выделяется три эры – палеозойская, мезозойская и кайнозойская.

Системы, или **периоды** – самые ходовые отрезки с наибольшей стабильностью в разных схемах. Иногда внутри них выделяются ещё и подсистемы, но тут согласия меньше. Внутри палеозоя шесть периодов: кембрийский, ордовикский, силурийский, девонский, каменноугольный (карбоновый) и пермский. В мезозое три периода: триасовый, юрский и меловой. В кайнозое тоже три: палеогеновый, неогеновый и четвертичный (антропогеновый).

Отделы, или **эпохи** – ещё более мелкие и на практике не всегда хорошо определимые отрезки. Большинство периодов разделяются на нижнюю, среднюю и верхнюю эпохи; у некоторых нет средней, у некоторых названия оригинальнее; кайнозойские иногда дополнительно делятся на подотделы.

Ярусы, или **века** – самое мелкое подразделение, длиной от двух – пяти до десяти миллионов лет, редко больше. К тому же они иногда подразделяются на подъярусы, значимые, правда, уже только для региональных шкал. Теоретически ярусы должны быть самыми актуальными измерителями времени, но в реальной работе далеко не всегда возможно установить, к какому ярусу относится конкретный слой или, подавно, отдельная окаменелость. Особенно обидно, что часто возникают сложности соотнесения ярусов, установленных в разных странах по разным критериям.

Всегда важно помнить, что все указанные подразделения в любом случае условны. Лучшее тому доказательство – сравнение хронологической протяжённости разных отрезков: чем период древнее, тем он в среднем длиннее. Например, кембрийский и юрский периоды тянулись по 56 миллионов лет, девонский и карбоновый – по 60, меловой – 79, а эдиакарский и вовсе 94! В то же время вся кайнозойская эра заняла 66 миллионов лет, а четвертичный период длится каких-то несчастных 2,58 миллиона – меньше большинства ярусов. Такая несурезица выросла из двух корней.

Во-первых, границы этапов часто имеют скорее историческую ценность. Геологи XIX века исследовали конкретные местонахождения, описывали их фауну, сравнивали и пытались расположить слои в закономерном порядке. С тех времён сохранились много странных названий, например «четвертичный период». Дело в том, что в некоторый момент история Земли делилась на четыре периода: первичному более-менее соответствует палеозойская эра, вторичному – мезозойская, третичному – первая половина кайнозоя, а четвертичному – антропоген. Первые три названия поменялись (хотя третичный иногда и поминают по старинке), а последнее упорно держится в стратиграфических шкалах, хотя антропологам, понятно, больше нравится новое название. Ясно, что геологи прошлого имели крайне смутное представление о протяжённости выделяемых этапов, считалось, что они укладываются в несколько тысяч или от силы сотен тысяч лет. Ни о какой эквидистантности – равной нарезке по времени – речи не шло.

Вторая причина – неодинаковая осведомлённость учёных о разных эпохах. Очевидно, что про более отдалённые времена известно гораздо меньше, про близкие к нам – больше. Разрешающая способность методов сильно неодинаковая. Разобраться, к какому конкретно отрезку, например, девона или силура относятся отложения, бывает очень непросто, тогда как для неогена и антропогена у нас есть огромное количество надёжных маркёров. Да и просто самих отложений более поздних времён несравнимо больше. Отсюда вырастает «логарифмическое мышление»: недавним событиям придаётся больше значения, а древние сливаются в неразборчивую серую массу. Другое следствие – представление об ускорении эволюции при приближении к современности. Детали событий старины глубокой ускользают, потребности

тогдашней жизни могут быть совершенно нам непонятны, тогда как мельчайшие события вчерашнего дня приобретают глубокий смысл и вселенскую важность. Кажется, что в палеозое сотни миллионов лет вяло суетились одинаковые трилобиты и росли одинаковые кораллы, а вот в последние-то сто тысяч лет вон сколько видов млекопитающих поменялось! А то, что трилобиты внутри себя и кораллы друг от друга отличаются порой гораздо больше, чем самые несхожие млекопитающие, понятно только специалистам по трилобитам и кораллам.

Важно понимать и сам принцип проведения границ между эпохами. В подавляющем большинстве случаев это делается по руководящим ископаемым – характерным для разных периодов живым организмам. Чаще всего в качестве таких руководящих выступает какая-нибудь многочисленная и быстро эволюционирующая мелочь типа фораминифер, радиолярий, трилобитов, брахиопод, аммонитов, двустворок, граптолитов, конодонтов и спор растений. Например, в касимовском ярусе карбона обнаруживается комплекс аммонитов *Dunbarites-Parashumardites*, а в гжельском – *Shumardites-Vidrioceras*; роудский ярус перми содержит зубчики конодонтов *Jinogondolella nankingensis*, а последующий вордский – *Jinogondolella aserrata*. Смена родов и видов морских животных чутко отражает изменения температуры воды, иногда её микроэлементного состава, освещённости и прочих показателей среды. Наземная флора и фауна обычно более стабильны, да и материалов по ним меньше, так что они гораздо реже выступают в роли руководящих ископаемых.

В идеале выбираются такие руководящие ископаемые, по которым есть богатые данные о промежуточных предшествующих формах, то есть те, время появления которых гарантировано (привет креационистам, вещающим об отсутствии переходных форм). Определяется только нижняя граница хронологического этапа, то есть время появления нового комплекса организмов (только начало олигоцена маркировано вымиранием фораминифер *Hantkeninidae*), так как в последующем отдельные виды могут вымереть и не дожить до конца эпохи, а другие, напротив, пережить её и продолжиться в следующей. Это же значит, что важнее присутствие руководящего ископаемого, чем отсутствие: если уж кто-то возник в определённое время, его не найти в более древних слоях; кроме того, руководящие ископаемые просто могут не сохраниться в этом конкретном слое, или мы их пока не нашли. Впрочем, ясно, что нижняя граница одного отрезка автоматически означает верхнюю для следующего.

Поскольку границы проводятся по появлению фауны, то не стоит удивляться, что почти каждый период заканчивался вымиранием. Многим это представляется просто каким-то проклятием: «Да что ж такое?! Только кончится период, как все вымирают!» На самом деле, логика проста: возникновение новых групп обычно вызвано сменой условий, да к тому же новичкам необходимы свободные экологические ниши, а освобождение таковых обычно происходит из-за вымирания, которое, конечно, вызвано той самой сменой условий.

Понятно, что живых существ сонмы, эволюционировали они не слишком синхронно, на чьи проблемы надо обращать больше внимания – вопрос философский. Проводились даже эксперименты, когда одни и те же образцы, скажем, границы мезозоя и кайнозоя, предоставлялись разным исследователям для анализа. Результат был забавен: учёные, обращая внимание на разные окаменелости, проводили границу эр в разных местах стратиграфической колонки. Конечно, разница была не слишком принципиальная, но всё же расхождение на сотни тысяч и даже миллионы лет не так уж мало. А речь, между прочим, про то самое знаменитое поздне-меловое вымирание, когда на планете исчезли динозавры, якобы из-за падения астероида.

Ясно, что в разных частях планеты фауна могла меняться неодновременно, руководящее ископаемое могло возникнуть в одном месте, а спустя миллионы лет мигрировать в другое, ставя под сомнение наши представления о синхронности отложений. Поэтому в настоящее время всё большее внимание уделяется физическим методам – палеомагнитным, хеостратиграфическим и палеоклиматическим.

Те же причины виной расхождению международной и региональных стратиграфических шкал. Планета велика, изменения климата сказывались в разных местах неодновременно и сильно неодинаково, флоры и фауны в разных местах не совпадают, так как в одних регионах могли вымирать, а в других – ещё долго сохраняться. Например, нижняя граница касимовского яруса по международной шкале проводится в основном по смене фораминифер и конодонтов, а в российской ещё и по аммонитам, отчего граница смещается в древность. Роудский ярус международной шкалы в российской называется казанским, а вордский – уржумским, причём в международном варианте выделяется по конодонтам, а в российском – по остракодам и конодонтам, но уже другим; дело ещё и в том, что международная шкала основана на морских отложениях, а в России для пермского периода преобладают континентальные.

Иногда целые ярусы кочуют из эпохи в эпоху: такое происходило, например, с датским, который из позднего мела отправился в палеоцен, приабонским, который из олигоцена уехал в эоцен, гелазским, который из плиоцена перекочевал в плейстоцен.

Иногда сказываются и патриотические настроения геологов и палеонтологов. Так, кептенский ярус международной шкалы у нас зовётся северодвинским, вучанский – вятским, гваделупская эпоха – биармийской, а лопинская – татарской. В США своя гордость: американские учёные упорно разделяют классический каменноугольный период на миссисипский и пенсильванский (обидно же, что почти все названия шкалы были даны в XIX веке по европейским областям с типовыми местонахождениями, и более того – о ужас! – российским, а Америка опоздала на раздачу красивых наименований). Долгое время во всём мире это игнорировалось, пока в 2000 году американские геологи не пропихнули миссисипий и пенсильваний в международную шкалу в качестве хотя бы подсистем. Совсем отдельная таксономия сложилась в Южной Америке – как в силу геологической и палеонтологической специфики, так и длительной изоляции местных учёных.

Особенно серьёзны расхождения международной и региональных шкал в части подразделения докембрия. Его неустаканенность вызвана малым количеством хороших местонахождений, крайней редкостью и спорностью ископаемых, да и немногочисленностью заинтересованных исследователей. Даже на уровне выделения эонов и эр тут до сих пор, как уже упоминалось, царит полный бардак. Международная шкала докембрия имеет более удобную и унифицированную номенклатуру, чем российская, но границы проведены гораздо формальнее – время просто нарезано на более-менее равные отрезки. Российская выглядит несколько кособокой (рифейский эон является частью позднепротерозойского эона, что само по себе странно; он делится на три эры без периодов и эпох, тогда как остаток позднего протерозоя – вендский период – не относится ни к какой эре, но делится на две эпохи), зато границы в ней гораздо более обоснованы стратиграфически, так как в нашей огромной стране полно отличных и прекрасно изученных разрезов. Китайцам же, понятно, больше нравятся термины «синийский период» и «синийская эра», хотя их границы достаточно неопределённые.

Всё же учёные разных стран пытаются договориться между собой. Созываются международные геологические конгрессы и симпозиумы, собираются комиссии, издаются решения. Ясно, что «международность» – понятие относительное, решения принимают конкретные люди, имевшие опыт исследования конкретных разрезов и специализирующиеся на конкретных группах организмов, но главное – работа идёт. Для взаимопонимания необходимо согласие и сотрудничество; важно, что палеонтологи стремятся к этому.

В нашей книге речь пойдёт про всю планету, так что повествование будет построено на основе международной шкалы.

Немало сложностей вызывает датирование границ эпох. Для некоторых моментов эти цифры определены достаточно точно, а некоторые находятся под сомнением. Например, до сих пор нет внятной границы между юрой и мелом, хотя, казалось бы, как такое может быть – самые известные периоды и до сих пор не разграничены?! В любом случае важно отметить, что

датировки расставляются от нашего времени. Классической ошибкой неспециалистов является автоматическое добавление к дате присказки «до нашей эры». «Наша эра» началась чуть больше двух тысяч лет назад (посмотрите на календарь), но в масштабах десятков и сотен миллионов эта пара тысяч – вообще ни о чём, гораздо меньше погрешности методики определения возраста.

* * *

Дрейф материков – мощнейший процесс, во все времена влиявший на эволюцию жизни на Земле. Сходство очертаний краёв Африки и Южной Америки замечали давно – ещё А. Гумбольдт и Е.В. Быханов, но эти мысли долго не получали развития. Лишь в начале XX века идею поднял А.Л. Вегенер, а чуть позже довёл до ума А. Холмс. В доказательстве реальности материкового дрейфа палеонтология сыграла немалую роль. Древние животные Южной Америки, Африки и Индии оказались необычайно схожи, несмотря на современное разделение этих областей. Более того, такие же чуть позже нашлись и в Австралии и даже в Антарктиде. Да и современные фауны южного полушария имеют ряд явно неслучайных соответствий. В северном полушарии есть свои сходства. За географией и биологией подтянулась и геология, так что в настоящее время известны не только последовательность и направления схождения-расхождения, но даже скорость движения материков.

Кора планеты состоит из множества отдельных литосферных плит, которые вплотную притёрты друг к другу, но скользят по полурасплавленной магме мантии, которая, оставаясь как бы твёрдой, конвектирует: нагреваясь в глубинах, поднимается, остывает и вновь опускается, приводя в движение исполинские массы породы. Иногда литосферные плиты подныривают под соседние или, напротив, наплзают сверху, проваливаются в магму, расплавляясь, или вздымаются к небесам грандиозными горными хребтами. На линии стыков недр могут сотрясаться землетрясениями и прорываться линиями вулканов, а в центральных областях плит сотни миллионов лет царит мир и покой. Понятно, что процесс этот крайне медленный, но и Земля существует четыре с половиной миллиарда лет, так что времени на самые разные комбинации хватало.

География менялась не только из-за движения земной коры. Вслед за солнечными и планетарными пертурбациями температура планеты колебалась, а вслед за этим закономерно увеличивалось или уменьшалось количество воды, свободной и скованной льдами. Уровень мирового океана гулял, огромные площади прибрежных низин то затапливались, то высвобождались из-под волн. Перенаправлялись течения и ветры, влажность внутренних областей росла и падала, а живые организмы добавляли преобразований, формируя, разрушая и закрепляя геологические породы, что вело к усилению или ослаблению поступления микроэлементов в океан, отчего фито- и зоопланктон преобразался и влиял на атмосферу.

И вот на этом грандиозном фоне жили и развивались наши предки, каждый раз отчаянно пытаясь не вымереть и обскатать конкурентов. И всё это – наша история, всё это изучает палеонтология.

Стратиграфическая шкала

ДОКЕМБРИЙ

КАТАРХЕЙ
4,6 – 4,0
млрд лет назад

АРХЕЙ
4,0 – 2,5
млрд лет назад

ПРОТЕРОЗОЙ
2,5 – 0,541
млрд лет назад

Криогений
720 – 635 млн
лет назад

Эдиакарий
635 – 541 млн
лет назад

ФАНЕРОЗОЙ

ПАЛЕОЗОЙ

Кембрий
541 – 485,4 млн
лет назад

Ордовик
485,4 – 443,8
млн лет назад

Силур
443,8 – 419,2
млн лет назад

Девон
419,2 – 358,9
млн лет назад

Карбон
358,9 – 298,9
млн лет назад

Пермь
298,9 – 251,902
млн лет назад

МЕЗОЗОЙ

Триас
251,902 – 201,3
млн лет назад

Юра
201,3 – 145
млн лет назад

Мел
145 – 66
млн лет назад

КАЙНОЗОЙ

Палеоген
66 – 23,03
млн лет назад

Неоген
23,03 – 2,58
млн лет назад

Антропоген
2,588 млн лет
назад – наше
время

Часть I Докембрий: ночь, рассвет

Гадей, или Катархей 4,6–4,0 миллиарда лет назад: *Появление жизни*



Гадей – первые полмиллиарда лет существования планеты, от которых до нас дошли только эфемерные флюиды. Свежая Земля не была похожа на ту планету, к виду которой мы привыкли: сутки по 10 часов, огромная кривая Луна на небе, ядовитая атмосфера и совсем иные горные породы. Тем не менее, именно условия молодой Земли задали все наши особенности, химический состав наших тел, потребности и границы возможностей.

Первые этапы существования планеты покрыты непроглядным астрономическим мраком. В нашей Солнечной системе нет формирующихся планет, а про инозвёздные мы пока знаем слишком мало. Общая космология гласит, что для нашего появления необходимо бытие первых звёзд, образование в недрах красных гигантов тяжёлых элементов, взрывы сверхновых и разлёт элементов по Вселенной, собирание их в новые туманности, звёзды и планетезимали, формирование протопланетных дисков и слипание разрозненных осмётков в планеты. **Нашей Солнечной системе повезло: само Солнце не слишком холодное и не слишком горячее, а огромные планеты-гиганты на периферии защищают своей гравитацией внут-**

рение области от астероидов и комет. Даже катастрофы были нам на пользу. Столкновение только что остывшей Протоземли с каким-то небесным телом размером с Марс оторвало огромный кусок, отлетевший в сторону и ставший Луной, которая с тех пор стала нашей дополнительной защитницей от астероидов. От удара ось Земли перекосилась, что стало залогом смены времён года. Вулканическая активность создала атмосферу, а вода из падающих комет и выделяющийся из мантии планеты водяной пар сконцентрировались в океанах.

Но это всё широкие мазки. Детали картины ускользают, ведь горные породы, из которых была сложена Первоземля, давно успели погрузиться в магму, расплавиться и преобразиться, снова застыв. За колоссальный срок даже элементный состав разных слоёв планеты успел поменяться. Нам только кажется, что планета твёрдая: в масштабе миллиардов лет она вполне жидкая. Тяжёлые элементы помаленьку погружаются в недра, а лёгкие, будучи вытеснены по закону Архимеда, всплывают наверх; самые лёгкие – свободный водород и инертные газы – не могут быть удержаны слабой гравитацией Земли и улетают в космос, в то же время космическая пыль притягивается и оседает на поверхность планеты. Древнейшие известные земные частицы – кристаллы циркона из Австралии с датировкой 4,404 миллиарда лет назад. Хитрые подсчёты возраста самых старых метеоритов показывают, что Земля сформировалась 4,567, 4,55 или 4,54 млрд л. н., то есть первые 150 миллионов лет напрочь выпадают из нашего знания. А ведь это – временной отрезок как от конца юрского периода до современности!

Тем не менее, что-то мы всё-таки знаем.

Судя по нынешним планетам-гигантам, первичная атмосфера Земли содержала много метана и аммиака, поменьше сероводорода, углекислого газа, простейших углеводов и водяных паров. Кислород, выделявшийся из мантии в процессе дегазации и из воды фотодиссоциацией под действием ультрафиолета, тоже не задерживался, но не улетучивался и не скапливался, а окислял всё, что могло быть окислено.

В таких чудесных условиях и возникла жизнь.

Возникновение жизни из неорганических составляющих называется абиогенезом. В школе поныне проходят абиогенез на примере теории А.И. Опарина – Дж. Холдейна: согласно ей, жизнь самозародилась в «первобытном бульоне» в виде коацерватных капель, на которые воздействовали электрические разряды и ионизирующее излучение. Многочисленные эксперименты показали, что, действительно, в смеси, более-менее соответствующей первичной атмосфере и воде Земли, если стучать туда током или облучать ультрафиолетом, сами собой возникают аминокислоты и нуклеотиды, а если добавить немного серы (которая на Первоземле выкидывалась вулканами), то органика собирается в достаточно длинные цепочки.

Современные представления о происхождении жизни гораздо более сложны. Мы не полезем в эти дебри, тем более, что это уже сделано гораздо лучшими специалистами: все желающие могут прочитать чудесные книги Е.В. Кунина «Логика случая. О природе и происхождении биологической эволюции» (2014 г.) и М.А. Никитина «Происхождение жизни. От туманности до клетки» (2016 г.). Отметим только отрадный факт: все ключевые моменты возникновения живого из неживого уже расшифрованы и по частям воспроизведены в лабораториях. Правда, с нуля до целой клетки пока никто из экспериментаторов не дошёл, но и времени у исследователей было не так много, тогда как в оригинале на это ушли сотни миллионов лет.

Сейчас первые этапы преджизни называются «РНКовым миром», так как первыми действительно важными органическими молекулами были именно цепочки РНК. Аминокислоты тоже существенны, но астрономы обнаруживают их по спектрам даже в межзвёздных облаках. Кстати, тут кроется вечная ошибка неспециалистов: многим кажется, что органические вещества обязательно должны быть результатом жизнедеятельности организмов. Нет! Органические вещества – это соединения углерода обычно с водородом и частым включением также кислорода, фосфора, серы и прочих элементов. Это просто сложная химия,

которая вполне может существовать сама по себе вне всякой связи с жизнью. И вот один из пиков этой сложности – молекулы РНК – стал основой жизни.

Важное свойство РНК – способность катализировать реакции. Это сейчас РНК известна больше как переносчик генетической информации, первоначально же не было никакой информации, были просто спонтанно образовывавшиеся молекулы, которые по-разному взаимодействовали. Вариантов РНК было множество, их и сейчас известны десятки. Неустойчивые комплексы разваливались, и мы про них ничего не знаем. Устойчивые же сохранялись, а в силу способности РНК слипаться с аминокислотами и катализировать друг друга увеличивались в числе и сложности. Это называется молекулярной эволюцией.

Замечательное свойство РНК – её большой размер и сложность. К тому же это полимер, который может иметь неопределённо большую длину, складываясь из нескольких типов стандартных кирпичиков – нуклеотидов (аденин, урацил, гуанин и цитозин). С одной стороны, это некоторым образом гарантирует её устойчивость и даёт много биохимических возможностей взаимодействия с белками, с другой – приводит к почти бесконечной изменчивости. А изменчивость – принципиальное отличие жизни от нежизни. Например, минералы тоже имеют много признаков жизни: они обмениваются веществом с окружающей средой, поглощают что-то извне, растут, размножаются. Но у них слишком малая изменчивость: кристаллическая решётка, какая бы хитрая она ни была, всегда воспроизводится по единому стандарту. Конечно, если кристалл в процессе роста наткнется на препятствие или включает в себя что-то инородное, он может изогнуться и искривиться, но принципиально решётка остаётся прежней. Правда, у минералов есть своя эволюция, связанная с упомянутой выше изменчивостью состава земной коры. В древности формировались одни минералы, потом возникали другие, сейчас такие уже не образуются, но появились иные. Однако всё это происходит чересчур медленно и пассивно, чтобы называться жизнью, вариантов очень мало, при одинаковых условиях происходят одни и те же реакции. Другое дело РНК: она имеет оптимальный баланс устойчивости и изменчивости, чтобы молекулярная эволюция поспевала за изменениями среды, в том числе вызванными реакциями, катализируемыми самой РНК.

РНК в итоге стала наследственным аппаратом, то есть хранителем информации, а белки – основой цитоплазмы, то есть главным веществом; а наследственный аппарат и цитоплазма – две из трёх главных основных составляющих живой клетки. Отсюда вырастают два определения жизни: «способ воспроизведения нуклеиновых кислот» и «форма существования белковых тел».

Однако самое ёмкое и всеобъемлющее определение жизни: автокаталитическая система высокомолекулярных соединений углерода в неравновесных условиях.

Одно из важнейших условий среды, в которой появилась жизнь – нестабильность. Была бы среда постоянна, ничего бы там не возникало, всё лежало бы, застывши навеки. Из состава современных организмов, их потребностей и сравнения существ разной степени продвинутости можно примерно прикинуть микроэлементный состав, температуру, кислотность и прочие показатели места, где возникла жизнь.

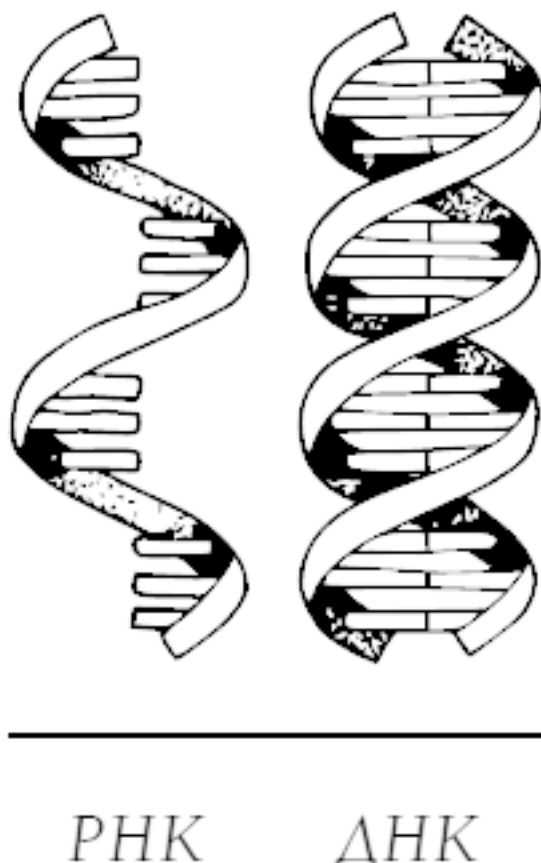
Вариантов не так уж мало. Это могла быть «маленькая тёплая лужица» (о которой писал ещё Ч. Дарвин в 1871 г.), глубоководная впадина около вулкана, «чёрный» (с сульфидами, в том числе с железом) или «белый» (с окислами кремния, минералами бария и кальция, сульфатами и карбонатами) «курильщик», щелочной источник с микрополостями с полупроницаемыми стенками в минеральных постройках, алюмосиликатная глина, грязевой вулкан, гейзер, фумарола. Каждая из версий имеет слабые и сильные стороны, у каждой есть сторонники и противники. Например, версия с океаном хороша химически, но есть сомнения, существовали ли тогда уже океаны? Версии с грязевыми вулканами и гейзерами хорошо согласуются с данными о самых примитивных бактериях и археях, но возникает вопрос: как они могли противостоять мощнейшей радиации, которой тогда подвергалась планета без магнитного поля и

озонового слоя? Вариант с глиной хорошо решает проблему закрепления неустойчивых комплексов, но откуда тогда такая зависимость жизни от воды? Впрочем, все эти проблемы принципиально решаемы. Самое смешное, что учёные придумали уже так много способов появления жизни, что становится совсем не странным, что она таки возникла каким-то одним из них.

Один из важнейших этапов появления клетки – обретение мембраны. Возможно, изначально комплексы РНК и белков ютились в микрополостях минералов и лишь потом обрели липидную оболочку. Не исключено, что мембраны были изобретены вообще вирусами – паразитами, неизбежно появившимися сразу после возникновения надёжных репликаторов, то есть комплексов, способных самовоспроизводиться. С другой стороны, возможно, А.И. Опарин был не так уж далёк от истины и органические молекулы с самого начала варились в коацерватных каплях.

Мембрана – последняя из трёх принципиальных частей клетки, создающая градиент концентрации между внутренним содержимым и внешней средой. Она обеспечивает запас потенциальной энергии: сначала клетка с затратой энергии закачивает что-то внутрь или выкачивает наружу против градиента концентрации, тем самым создавая напряжение, а потом, когда нужно, в мембране открываются каналы, вещество со страшной силой устремляется по градиенту концентрации, высвобождая кинетическую энергию, которая может быть использована на мирные цели. **Если же концентрация веществ по обе стороны мембраны полностью сравняется, движение прекратится, наступит термодинамическое равновесие, тишь да благодать – клетка умрёт.**

Вероятно, уже после возникновения клеточной структуры появилась ДНК. Впрочем, есть версия, что ДНК была изобретена вирусами, то есть неклеточными паразитами. Независимо от родословной, ДНК за счёт своей двойной спирали оказалась гораздо более устойчивой и надёжной, чем РНК, так что в качестве хранителя наследственной информации абсолютно преобладает среди современных живых существ (впрочем, существуют и чисто РНКовые бактерии и вирусы).



Как бы то ни было, где-то в тёмные катархейские времена на планете возник «Лука»¹. Его существование вытекает из принципиального сходства всех современных живых существ и универсальности генетического кода (который, правда, не идеально универсальный, но исходно был всё же единым), а особенности восстанавливаются путём сравнения разных организмов. Так, из отличий архей и бактерий можно понять, что у Луки уже была ДНК, но не было системы репликации ДНК, причём тимина тоже не было, а ДНК содержала урацил. Мембрана имела, но не такая, как у современных организмов; возможно, Лука был больше похож на блин, а не на шарик. Вероятно, одного-единственного Луки, в общем-то, и не существовало, а было много изменчивых альтернативных версий, бурно эволюционировавших и щедро менявшихся обрывками генов путём горизонтального переноса. Планета велика, условий на ней много, потребности и сложности везде были разные, так что Лука мог быть не одной клеткой, а огромным сообществом.

Маленькая тонкость

Отдельный вопрос, неизбежно встающий при обсуждении абиогенеза: может ли жизнь возникнуть снова? С одной стороны, условия на планете капитально поменялись, так что в том же варианте второе появление крайне маловероятно. С другой стороны, в новом исполнении – почему бы и нет? Главная проблема – жизнь уже существует. Так что, возникни некий новый вариант первожизни заново, уже имеющиеся существа с удовольствием слопают его, не поморщившись. Не исключено, что так уже не раз происходило, кто знает?

¹ *LUCA* – англоязычная аббревиатура от «last universal common ancestor» – «последний универсальный общий предок».

* * *

Гадей задал нам условия жизни. В это время возникли основы основ – РНК и ДНК, белки и воспроизведение первых биологических комплексов и, возможно, первые клетки. Наша углеродная основа, зависимость от воды, азота и фосфора, ключевые принципы обмена веществ и воспроизводства, распространения информации – всё это наследие гадея, сплошное гадейство.

Альтернативы

Ход истории подчинён множеству случайностей. Всё могло пойти и не так. Небольшое изменение основных констант – и нашей Вселенной вообще не было бы. Или в ней были бы невозможны элементы тяжелее гелия. Чрезмерная гравитация могла бы не дать разлететься веществу, а слишком слабая не смогла бы собрать вещество в звёзды и планеты. Без планет-гигантов Земля была бы незащищена перед астероидными дождями, без достаточного разогрева не было бы тектоники, без обилия железа в последующем не сформировалось бы ядро и магнитное поле. Момент появления самореплицирующихся молекулярных комплексов аминокислот и нуклеотидов тоже не обошёлся без великого везения, а без запасов первичного органического вещества, образовавшегося абиогенным путём, первым протоклеткам было бы нечем питаться. Миллионы подобных Земле планет могут оставаться навсегда безжизненными.

Свойства уже образовавшейся жизни тоже не predetermined. Генетический код мог оказаться иным, чисто химически он ничем не обусловлен, это результат случайности. Число нуклеотидов и аминокислот потенциально гораздо больше, чем есть в наших организмах. Жизнь могла возникнуть и не один раз на одной планете, и конкурирующие варианты с разными нуклеотидами, аминокислотными составами и генетическими кодами могли развиваться параллельно.

С другой стороны, при иных исходных условиях жизнь могла бы зародиться на основе совсем других химических элементов – кремния или азота. В недрах гигантских газовых планет типа Юпитера и Сатурна при огромном давлении и температуре азот потенциально может образовывать огромное количество соединений, вероятно, даже большее, чем углерод на Земле. Такая газовая жизнь принципиально отличалась бы от нашей; даже не факт, можно ли называть её жизнью. Проблема в том, что чисто физико-химически жители газовых гигантов не могут существовать даже в верхних слоях своей планеты, они ограничены потолком своего мира. Они не могут подняться над облаками и увидеть звёзды. Как им узнать, что они живут на планете, одной из миллиардов во Вселенной? И мы не можем опуститься в их обиталище – у нас нет материалов, способных выдержать такие условия и передать оттуда сигнал. Как нам узнать о существовании друг друга, как наладить контакт?

Архей

4,0–2,5 миллиарда лет назад: *Заря жизни*

МЕЖДУНАРОДНАЯ ШКАЛА:

4 млрд л.н. – эоархей – 3,6 – палеоархей – 3,2 – мезоархей – 2,8 – неоархей – 2,5

РОССИЙСКАЯ ШКАЛА:

раннеархейский эон – 3,2 – позднеархейский эон: нижнелопийская эра – 3,0 – среднелопийская эра – 2,8 – верхнелопийская эра – 2,5



Архей – огромные полтора миллиарда лет, про которые мы очень мало знаем. В это время уже однозначно была одноклеточная жизнь, но только на уровне безъядерных организмов – архей и бактерий. Они оставили немного следов. Наша задача – по микроскопическим пятнышкам и полоскам на камнях понять, что творилось в древних морях.

* * *

Планета продолжала меняться. Предполагают, что на границе катархея и архея Земля была бомбардирована массой астероидов; по крайней мере в лунных кратерах застывшие породы имеют возраст 4,1–3,8 млрд л. н., наиболее вероятно – 3,85 млрд л. н. Возможно, именно из-за этого катаклизма сейчас на планете почти не осталось образцов катархейской коры. Есть даже версия, что первая жизнь была уничтожена «поздней тяжёлой бомбардировкой», а в архее зародилась новая; всё же более вероятно, что Лука и его потомки просто пережили катастрофу в нетронутых убежищах.

Как выглядела планета в архее, трудно представить. Палеогеографы предполагают, что примерно 3,6–3,1 млрд л. н. существовал единый суперконтинент Археогейя, или Ваальбара, который развалился и 3–2,8 млрд л. н. пересобрался в континент Ур. Впрочем, эти построения крайне гипотетичны; не исключено, что Ваальбара и Ур – одно и то же, а может, одновременно с ними существовали и другие земли.

Погружавшееся в недра Земли железо образовало жидкое ядро, и в силу вращения 3,2–3,6 млрд л. н. возникло магнитное поле, уберегающее нас от губительной космической радиации. Без сомнения, это стало неплохим гарантом развития жизни, так как слишком частые

нарушения структуры РНК и ДНК не позволяют формироваться устойчивым биохимическим комплексам. До этого жизнь была возможна лишь в хорошо защищённых местах, теперь могла выходить ближе к поверхности, так что в качестве типа питания стал возможен фотосинтез.

Это, кстати, великая проблема: **какой вариант потребления вещества и энергии был первичным?**

С одной стороны, гетеротрофный тип питания – использование готовой органики – биохимически проще, но откуда тогда бралась бы органика в таких количествах? Впрочем, она могла синтезироваться в достаточных объёмах сама собой из неорганики, как это происходило ещё даже до появления планеты, например, абиогенным фотосинтезом на сульфиде цинка.

Во-вторых, первыми могли быть хемоавтотрофы, существа типа современных архей, которые из неорганических веществ могут создавать органику, причём первичного ресурса хватало бы, чтобы существовать в таком режиме почти неограниченное время в полной изоляции. Показательно, что одни из самых архаичных современных существ – именно хемоавтотрофы, хотя они всё равно используют более сложные биохимические реакции, чем гетеротрофы.

В-третьих, изначальным типом питания мог быть и фотосинтез, подобный тому, что применяют современные цианобактерии. Этот вариант – самый сложный, непонятно, как бы он возник первым, однако древнейшие известные нам живые существа были, видимо, именно фотоавтотрофами.



Дрессер. Строматолиты из западной Австралии

А в архее мы знаем, собственно, первых живых существ. Древнейшие осадочные породы и древнейшие следы жизни найдены в разных местах: Нуввуагиттук (Канада, 3,77 – 4,3 млрд л. н.), Джек Хилл (Австралия, 4,1–4,4 млрд л. н.), Исуа (Гренландия, 3,7–3,8 млрд л. н.), Кунтеруна (Австралия, 3,515 – 3,52 млрд л. н.). В столь древних слоях обнаружены даже не отпечатки самих организмов, а следы их жизнедеятельности в виде изменения химии пород. Например, в Нуввуагиттук это – лёгкий изотоп углерода в карбонатах, а также гематитовые микроволокна и трубочки, подобные тем, что образуются в результате жизни бактерий.

Древнейшие бесспорные прокариоты – безъядерные организмы – заметно моложе: Онвервахт (Южная Африка, 3,5 млрд л.н.), Дрессер, Норт Поул (Австралия, Пилбара, Варравуна, 3,47–3,496 млрд л.н.), Тауэрс и Маунт Ада (Австралия, Пилбара, Варравуна, 3,47 млрд

л.н.). Кем были организмы, чьи отпечатки палеонтологи находят в камнях – точно неизвестно. Вроде бы они похожи на бактерий, но для столь малых и примитивных существ внешнее сходство ненадёжно – все они выглядят как цепочки из шариков. Часто предполагают, что это – отпечатки цианобактерий, но с большей вероятностью они могли быть анаэробными аноксигенными фотосинтетиками типа современных зелёных нитчатых бактерий *Chloroflexus aurantiacus* и зелёных серных бактерий *Chlorobium limicola*. Эти бактерии не затрачивают и не выделяют кислород, а именно это было важно в архее, когда свободного кислорода не было ни в воде, ни в воздухе, а у самих бактерий, соответственно, не существовало защиты от него. Кстати, такие бактерии снабжены не обычным хлорофиллом, а бактериохлорофиллом. Он может улавливать не только солнечный свет, но и гораздо более тусклое длинноволновое излучение гидротермальных источников, чем занимается, например, серобактерия GSB1 из тёмных глубин около Коста-Рики.

Впрочем, и цианобактерии возникли в том же архее, только, видимо, чуть попозже, ближе к 3 млрд л.н. или даже ещё ближе к современности – 2,7–2,5 млрд л. н. В любом случае древнейшие химические следы хлорофилла из серии Фиг Три в горах Барбертон в Южной Африке имеют возраст 3,2 млрд л. н. С этого момента началась новая жизнь. Первые цианобактерии, судя по различию генов и ферментов в разных современных классах, были анаэробами и не умели фотосинтезировать, но всё же научились – да ещё как! **Самое важное, что цианобактерии изобрели кислородный фотосинтез, то есть такой, при котором выделяется кислород. В последующем это стало залогом нашего появления.**

Маленькая тонкость

Почему растения зелёные? Одним из первых назначений пигментов в клетках могла быть просто защита от губительного ультрафиолета. Но в последующем энергия поглощаемого света стала использоваться для синтеза углеводов. А свет бывает разный. Синие фотоны (физики возмущаются такой формулировкой, но что поделать – так короче и нагляднее) высокозаряженные, несут много энергии, но хорошего много не бывает, Солнце-то у нас жёлтое. Так что они вкусные, но их мало. Красные фотоны – низкозаряженные, зато их навалом, как всегда бывает с халтурой; их тоже хорошо использовать. Зелёные же фотоны и не сильно полезные, и не так уж их много, так что их можно не поглощать, а отражать. Отраженный свет попадает нам в глаз – и мы видим зелёное растение.

Важно, что даже самые первые известные живые существа уже жили сообществами. В палеонтологическом виде их находят в виде строматолитов – «слоистых камней». Сейчас строматолиты тоже существуют, они известны, например, у берегов Австралии и в Карибском море. Правда, в зависимости от конкретных условий местности бактерии на поверхности строматолита могут быть разными, но принципиальная суть у них одна.

Стандартный строматолит выглядит как круглый камень на ножке, стоящий неглубоко в воде и покрытый невнятной слизью. Слизь же бывает разная, но часто состоит из трёх слоёв. Самый наружный составлен бактериями-фотосинтетиками, которые используют свет для получения энергии, из окружающей воды берут, что им надо для жизни, перерабатывают это и гадят под себя. Во втором слое сидят бактерии, часто тоже фотосинтетики, так как сквозь первый слой какое-то количество света проходит; они используют то, что упало им на «головы», перехимичивают ещё разок и получают ещё немного энергии, а потом, ясно, гадят дальше. Третий слой самый несчастный, он сидит в темноте, а в том, что достаётся ему сверху, энергии уже совсем мало. Поэтому на выходе от бактерий третьего слоя получается совсем уж безыдейный осадок, который смешивается со всякой бесполезной грязью, оседающей из воды, и превраща-

ется в минеральный слой. После тысяч лет такой карусели получается слоистый булыжник, который, если его распилить, выглядит очень красиво.

В современных строматолитах первый слой обычно аэробный, то есть использует кислород для дыхания. Но бактерии архейских строматолитов не могли быть такими по той простой причине, что кислорода в воде и атмосфере почти не было. Другое дело третий, самый глубокий слой – ему, кроме прочего, должна была доставаться и неслабая доля кислорода, выделявшегося верхними фотосинтетиками в качестве отходов жизнедеятельности. Чтобы жить в таких зверских условиях, для начала надо было научиться защищаться от ужасного кислорода. После же какие-то самые ловкие жители подвала научились этот кислород использовать; правда, произошло это уже в протерозое.

Забавно, что кроме обычных строматолитов в докембрийских отложениях обнаруживаются и другие варианты микробных сообществ. Один из странных вариантов – онколиты, устроенные принципиально как строматолиты, но без прикрепительной ножки, шаровидные, с концентрической слоистостью. Как такое могло получиться – не вполне очевидно. Они не могли быть плавающими, ведь камень тяжелее воды. Обычно пишется, что онколиты свободно перекачивались по дну в прибойной зоне, но это тоже странно: отчего они нигде не застревали, и как бактерии не давились под весом камня и при ударах обо всё окружающее? Другое непонятное явление – катаграфии – карбонатные комки изменчивой формы, неслоистые, но с некой внутренней неоднородностью; видимо, это – результат жизнедеятельности колоний бактерий или водорослей, часть же может быть копролитами, хотя, конечно, это не относится к архейским формам.

Как вы там, потомки?

Представить, как выглядели типичные проявления жизни в архее, можно, посмотрев на дно и берега современных термальных источников, например, в камчатской Долине гейзеров или в вайомингском Йеллоустоне – там практически нет эукариот, зато полно бактерий и архей. Некоторые такие прокариотные сообщества очень красивы: жёлтые, оранжевые, переливающиеся в зависимости от того, какого элемента много в данной конкретной луже – серы, железа или чего-то ещё.

Мы не так много знаем о жизни в архее, но это не значит, что жизни тогда было не много. По некоторым оценкам, продуктивность даже раннеархейских экосистем была вполне сопоставима с современными. Выдвинуто предположение, что именно докембрийские бактерии – маленькие, да удаленькие – создали основные запасы нефти и природного газа, которыми мы до сих пор пользуемся как главными источниками энергии; впрочем, довендские породы слишком долго и сильно менялись, чтобы те залежи дошли до нас в исходном виде. В составе клетки прокариот липидов и липоидов больше, чем в эукариотах, а именно липиды и липоиды – основа нефти. В отсутствие эукариотической конкуренции археям и бактериям жилось вольготно, тем паче, что на свежей, только с пылу с жару, ещё не утрамбованной планете многие химические вещества были гораздо доступнее, чем сейчас.

* * *

В архее достоверно появились клеточная жизнь, фотосинтез и способность к симбиозу, которые стали залогом будущей многоклеточности. Понятно, что хорошо бы разделить все эти события по более подробным полочкам, но пока у нас катастрофически не хватает данных. В архее начали формироваться запасы углеводородной энергии, позволяющие нам строить нынешнюю цивилизацию, изучать прошлое и пытаться освоить другие планеты.

Альтернативы

Клеточная жизнь архея запросто могла застопориться в самом начале. Первые бактерии могли быстро израсходовать запасы абиогенной органики и вымереть, так и не научившись продуцировать новое вещество хемо- и фотосинтезом. Они могли не научиться взаимодействовать и организовываться в строматолиты. «Поздняя тяжёлая бомбардировка» могла стереть зачатки жизни и превратить планету в выгоревший полигон. Между 2,94 и 2,909 млрд л. н. произошло как минимум три оледенения, вероятно, были и другие. Каждое из них могло закончиться фатально для неокрепшей ещё жизни. **Сколько возможностей пропасть! Как мал шанс выжить! Что сказать, наши предки – и, стало быть, мы – были очень везучи.**

Протерозой

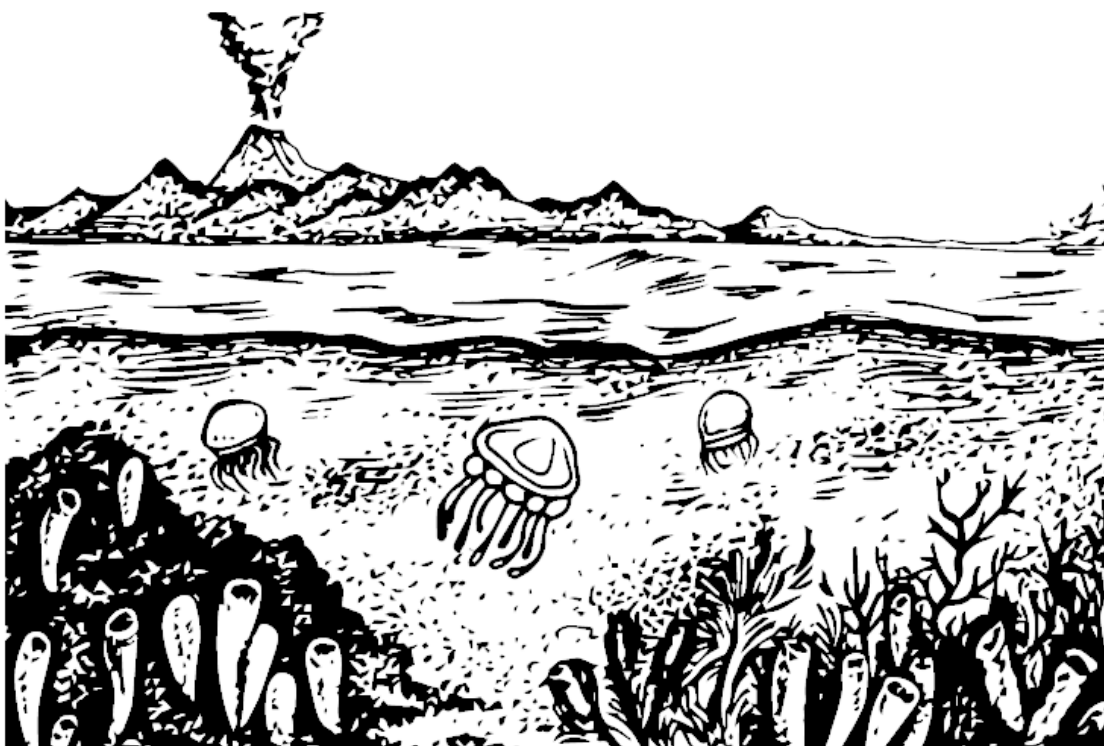
2,5–0,541 миллиарда лет назад: *Половина истории жизни*

МЕЖДУНАРОДНАЯ ШКАЛА:

2,5 млрд л.н. – палеопротерозой: сидерий – 2,3 – рясий – 2,25 – орозирий – 1,8 – статерий – 1,6 – мезопротерозой: калимий – 1,4 – эктазий – 1,2 – стений – 1 – неопротерозой: тоний – 0,72 – криогений – 0,635 – эдиакарий – 0,541

РОССИЙСКАЯ ШКАЛА:

2,5 млрд л.н. – раннепротерозойский эон: нижнекарельская эра – 2,1 – верхнекарельская эра – 1,65 – позднепротерозойский эон: рифей: нижнерифейская эра – 1,35 – среднерифейская эра – 1,03 – верхнерифейская эра – 0,6 – венд: ранний венд – поздний венд



Протерозой – два миллиарда лет, половина истории жизни на планете и при этом – самая скучная половина. Полтора миллиарда лет

до него в гадее и архее жизнь только появлялась и представляла собой в лучшем случае бактерий, после него полмиллиарда лет фанерозоя были самым весёлым и бурным временем. А вот протерозой подкачал. Смотря на его почти пустые толщи, становится грустно от сознания, что при зарождении жизни на любой планете наиболее вероятная её участь – именно такова. Слизкие бактериальные плёнки, в лучшем случае водоросли и нелепые живые блины. Нет никакой гарантии развития чего-то более приличного, нам невероятно повезло, что под конец этого тоскливого этапа жизнь всё-таки раскачалась и чуть погодя дошла до нас, способных осознать масштаб нашей удачливости.

* * *

Граница архея и протерозоя ознаменовалась завершением формирования континентальной коры и подъёмом континентов над водами морскими, что по-своему приятно, ведь это гарантирует большее количество отложений, доступных для исследования. Кроме прочего, это привело к распространению наземного вулканизма и изменению состава воды и атмосферы, так как подводные вулканы выбрасывают много сероводорода и железа, а наземные – больше оксидов серы. Раньше лёгкий сероводород улетучивался в атмосферу, а железо погружалось в воды океана, причём и газ, и железо окислялись, поглощая кислород. Теперь более тяжёлые оксиды железа взаимодействовали с водой, сероводород превращался в серную кислоту, всё это распадалось на водород, улетавший в космос, и серный анион, который растворялся в воде и взаимодействовал с болтавшимся там железом, которое в итоге осаждалось в виде пирита (то есть сульфида железа). Кислород высвобождался, да к тому же всё время добавлялся фотосинтезирующими цианобактериями. Какое-то время кислород ещё продолжал уходить на окисление всего подряд, но с некоторого момента стал накапливаться. По пути же сформировались крупнейшие месторождения железа в железистых кварцитах.

Одним из важнейших следствий стало формирование озонового слоя. Обычный молекулярный кислород в верхних слоях атмосферы, поглощая ультрафиолет, превращался в озон, а ультрафиолет, закономерно, не доходил до земли. Замечательно, что кислород поглощает самую злую часть спектра, наиболее опасную для нуклеиновых кислот. Благодаря этому жизнь смогла подняться ещё ближе к поверхности воды и донного осадка. Правда, существенно всё это сказалось уже к самому концу протерозоя.

В начале же кислород только накапливался. Процесс этот был, конечно, не мгновенный, но и не очень-то плавный. Довольно резко он ускорился между 2,4 и 2,1 млрд л. н. Показательно, что этот же интервал – 2,4–2,2 млрд л. н. – время гуронского оледенения, а само оледенение было частично вызвано ровно теми же процессами. Накапливавшийся из-за совокупной деятельности вулканов и фотосинтетиков кислород окислял метан, который до этого был главным парниковым газом, поднимавшим температуру планеты. Да и Солнце в то время ещё не раскочегарилось по полной и светило на четверть, а то и на треть слабее нынешнего. Плюс к этому части прежнего Ура между 2,7–2,6 и 2,5–2,4 млрд л. н. собрались в единый суперконтинент Моногею (известную также как Протогея и Кенорленд), перегородивший морские течения и нарушивший смешение воздушных масс на планете. Всё это, вместе взятое, и привело к мощнейшему оледенению, которое подкосило бытие бактерий-метаногенов, что закономерно только усилило холода, так что средняя температура на планете стала примерно -40 °С. Конечно, так это выглядит при изображении широкими мазками, в реальности гуронское оледенение было не единым, профессиональные геологи говорят во множественном числе – «гуронские оледенения», но пока мы не настолько подробно знаем историю, чтобы точно

выделить определённые моменты и даже точно посчитать их, главных ледниковых периодов насчитывается не то три, не то четыре. Можно также упомянуть, что в позднеархейском гляциогоризонте группы Мозоан Южной Африки видно четыре пласта ледниковых отложений, а в раннепротерозойском грикватаунском ледниковом горизонте – свите Диамиктиты Макга-ниене – шесть.

2,3–2,1 млрд л. н. Моногея распалась на множество кусков, наступило потепление; чуть позже – 2,08 – 2,06 млрд л. н. – содержание кислорода в атмосфере немножко спало. География продолжала меняться: 1,8–1,5 млрд л. н. из осколков Моногеи (среди которых самым большим была Атлантика – слипшиеся Южная Америка и Африка), слепился новый суперконтинент – Мегагея (Нуна, Колумбия, или Хадсонленд), 1,4 млрд л. н. она тоже развалилась, а 1,1–1,0 млрд л. н. собралась Мезогея (Родиния), которая 800–750 млн л. н. раскололась на Лавразию на севере и Гондвану на юге, которые 650 млн л. н. продолжили дробиться дальше. **Ясно, что за такие немеряные отрезки времени чего только не происходило, проблема в том, что знаний у нас очень мало.**

К середине раннего протерозоя – около 2 млрд л. н. средний уровень кислорода, несмотря на колебания, поднялся настолько, что разразилась кислородная катастрофа. Для живших до этого анаэробов кислород был ужасным ядом – и подавляющая часть беззащитных созданий вымерла. Парадокс в том, что фотосинтетики сами уничтожили свою среду обитания, загадили мир кислородом и отравили себя. В этих условиях, как уже упоминалось, на коне оказались бывшие отщепенцы из нижнего слоя строматолитов, которые научились сначала защищаться от кислорода, а потом и использовать его. И это стало их триумфом. Как часто бывает, революция происходила несколькими параллельными путями. Например, сравнение дыхательных ферментов цианобактерий классов *Sericytochromatia*, *Melainabacteria* и *Oxuphotobacteria* (впрочем, иногда их классифицируют совсем иначе) показывает, что они изобрели кислородное дыхание независимо трижды.

Счастливые обладатели кислородного синтеза, или аэробного дыхания, совершили рывок из грязи в князи. При окислении выделяется много энергии: чтобы в этом убедиться, достаточно что-нибудь поджечь и сунуть в огонь палец – вот она, мощь окисления! Вопрос только в том, как обуздать эту бездну энергии. Те, кто первые смогли зарегулировать новый источник силы, получили огромное преимущество: теперь они могли создавать гораздо больше органических веществ за меньший отрезок времени. А это позволило кооперироваться. А это стало залогом появления эукариот, то есть клеток с ядром.

* * *

Ядерные организмы возникли 2,1–1,9 млрд л. н. (по самым смелым оценкам даже 2,7 млрд л. н., но это вряд ли). Судя по составу генов современных существ, эукариоты стали своеобразными химерами-матрёшками, включившими в свой состав много компонентов. Большая часть ядерных генов и цитоплазма достались нам от анаэробного архейного предка, а митохондрии и (у самых везучих) пластиды – от аэробных бактерий. Обычно упрощённо это преподносится так, что то ли некая архея съела бактерий, но недопереварила, то ли бактерии были внутриклеточными паразитами, а архея заизолировала их в вакуоли. В последующем бывшие цианобактерии, а ныне пластиды стали использоваться как генераторы глюкозы, а альфапротеобактерии – митохондрии – как производители АТФ. При этом те и другие сохранили кольцевую ДНК и собственные бактериальные рибосомы, а у глаукофитовых водорослей пластиды-цианеллы имеют даже муреиновую клеточную стенку, типичную для бактерий.

Сейчас митохондрии нужны нам как органеллы, которые умеют с использованием кислорода производить АТФ, то есть батарейку – отличный переносчик энергии. Изначально же, скорее всего, они просто поглощали ужасный кислород и тем защищали архейную клетку от

отравления. Потом оказалось, что при утилизации яда выделяется немало энергии, которую можно использовать на мирные цели. Митохондрии у всех эукариот одинаковые, так что были включены в наш состав лишь однажды.

Как вы там, потомки?

С пластидами сложнее – они были обретыны как минимум дважды: некими зелёными водорослями и отдельно амебоидом *Paulinella*. Далее пластиды бурно эволюционировали, так что сейчас существует великое их разнообразие, из которого каждому школьнику близки, конечно, хлоропласты. Довольно быстро возникли красные водоросли, а после пластиды передавались от одних эукариот другим путём вторичного и третичного эндосимбиоза, когда новые халывчики поглощали уже эукариотические красные и зелёные водоросли или даже тех, кто поглотил их до этого, образуя хитрые матрёшки, из которых самой замечательной является, конечно, динофлагеллята *Durinskia*, включающая в себя как минимум пять организмов. Кроме того, сейчас известна масса существ, в которых цианобактерии и водоросли живут как симбионты, но ещё не достигли такой степени консолидации с хозяином, чтобы называть их пластидами: лишайники; золотые медузы *Mastigias papua* и лунные медузы *Aurelia* с водорослями-зооксантеллами *Symbiodinium*; черви-турбеллярии *Convoluta* с зоохлореллами; слизи *Elysia chlorotica*, поедающие водоросли *Vaucheria litorea* и оставляющие себе их хлоропласты (причём геном слизи кодирует некоторые белки, необходимые хлоропластам для фотосинтеза); моллюски тридакны с зооксантеллами и многие прочие. Некоторые пластиды, напротив, эволюционировали намного дальше: у динофлагелляты *Kryptoperidinium* они превратились в светочувствительный глазок, у споровиков *Toxoplasma gondii* и *Plasmodium falciparum* стали апикопластами – синтезаторами жирных кислот.

На самом деле, всё было ещё чуточку хитрее. В нашем ядерном геноме есть гены, кодирующие бактериальные белки, но они не митохондриальные и не пластидные. **Похоже, наш предок был горазд хватать всех подряд и приспосабливать к своим надобностям.** Была даже версия, что жгутики – это тоже наполовину переваренные бактерии, от которых сохранился лишь «хвостик»; впрочем, при дальнейшем изучении бактериальный и эукариотический жгутики оказались слишком различными; а жаль, гипотеза была красивая.

Смешение происходило в обе стороны: митохондрии и пластиды сдали часть своих генов в ядро на хранение, так как под защитой двойной ядерной мембраны безопаснее и надёжнее. При этом часть митохондриальных генов кодируют белки цитоплазмы. Впрочем, смешение архей и бактерий так и не завершилось до сих пор: при повреждениях митохондрий наша иммунная система реагирует на них, как на болезнетворных бактерий, поэтому раны могут воспалиться даже без всякого внешнего заражения.

Собственно, именно проблемы и противоречия тесного взаимодействия архейного и бактериального геномов вызвали возникновение клеточного ядра. Появление ядерной мембраны – отдельная загадка. Самая простая гипотеза: архея, поглощавшая митохондрий, должна была защищаться от них, для чего впячивала со своей внешней мембраны карманы (они, собственно, ныне и являются наружной мембраной митохондрий), а часть таких окружила собственную ДНК археи, став ядром. Есть и обратная экзомембранная версия: не ядро было включено внутрь клетки, а наоборот, исходная двумембранная клетка-ядро выпячивала внешний слой в виде ложноножек для фагоцитоза будущих митохондрий, после чего эти ложноножки сливались и стали нынешней внешней клеточной мембраной.

Существуют и более экзотические идеи. Возможно, сама архея была таким же гостем в клетке, как и митохондрии, и пластиды. Вопрос тогда в том, из кого же получилась собственно клетка? По одной из версий, она возникла из некой бактерии, подобной современным миксобактериям Мухососcales – крупным, с максимальным для бактерий геномом (у *Sorangium cellulosum*), склонным формировать плодовые тела, способным ползать как поодиночке, так и в составе подвижных колоний, выделяющих общественные экзоферменты (у *Mucococcus xanthus*). Идея заманчивая, ведь отсюда видится прямой выход на многоклеточность. Проблема в том, что рибосомы и белки нашей цитоплазмы в основе своей всё же архейные. Та же сложность с гипотезой, согласно которой наша клетка – это усовершенствованный планктомицет *Planctomycetes* (типа современного *Gemmata obscuriglobus*), ведь эти бактерии обладают внутренними мембранами, в том числе двойной замкнутой, окружающей область с ДНК – нуклеоид. А чем тогда эта структура принципиально отличается от ядра? Более того, с помощью мембран планктомицеты могут даже захватывать из окружающей среды довольно крупные молекулы, что опять же роднит их с эукариотами; есть и другие специфические сходства. Впрочем, способность впячивать мембраны внутрь себя и даже обособлять их, вероятно, возникала неоднократно; современные *Planctomycetes* тоже имеют внутренние мембранные пузырьки.

Оригинальна вирусная гипотеза происхождения ядра: по ней наш архейный предок был заражён ДНК-содержащим вирусом типа поксвируса *Poxviridae* (у которых ДНК окружена двухслойной липопротеидной оболочкой и к которым, кстати, относится оспа) или же бактериальная микоплазма *Mollicutes* съела подобного гигантского вируса.

Как вы там, потомки?

Если предком цитоплазмы была всё же архея – как она выглядела, чем жила? В гидротермальных источниках Атлантического океана найдена современная архея *Lokiarchaeum*, выделенная в особый тип *Lokiarchaeota* и по своим ключевым признакам наиболее годная на роль нашего предка. Забавно, что в геноме локиархеума 26 % генов типичны для архей, а 29 % – для бактерий, то есть горизонтальным переносом он нахватался чужого больше, чем оставил своего. При этом локиархеум всё же продолжает быть археей, так как в самоопределении важно не количество, а качество: ключевые параметры задаются именно архейными генами, а не бактериальными. Важнее, что 3,3 % генов близки к эукариотным; особенно существенно, что к ним относятся гены цитоскелета, изгиба мембраны для образования везикул и актин для фагоцитоза. Рибосомы локиархеума тоже максимально похожи на эукариотические. К сожалению, локиархеум пока известен только из геномного анализа, а строение его клеток остаётся неизвестным. Было бы крайне любопытно посмотреть, умеет ли он вытягивать ложноножки, делать пузырьки внутри себя и есть ли у него подобие ядра? Думается, скоро мы это узнаем.

Как бы ни возникли эукариоты, у них были проблемы с взаимодействием разнородных частей. Это решалось оттачиванием регуляторных генетических комплексов, столь пригодившихся потом и при возникновении многоклеточности.

Как минимум, разнородные составляющие – архейные, бактериальные и, возможно, вирусные – должны были быть разгорожены мембранами-пузырьками. Способность формировать вакуоли стала важнейшим приобретением. У прокариот ДНК болтается прямо в цитоплазме, так что многие реакции, способные поломать генетическую информацию, запрещены. Из-за того же ДНК почти всегда кольцевая – так злым ферментам труднее ухватить кончик молекулы и начать разрушать её, ведь у кольца кончика нет; но из-за кольцевой формы ДНК не может быть длинной, а потому не может кодировать много процессов (другое следствие: у прокариот намного лучше отработаны системы репарации, то есть починки ДНК, ведь она чаще

повреждается). По той же причине единого пространства цитоплазмы невозможны и взаимопротиворечащие реакции. У эукариот же появилась возможность изолировать ДНК от опасных биохимических процессов цитоплазмы, а те – друг от друга. Теперь ДНК в спокойствии и под защитой двойной ядерной мембраны смогла стать большой, раскольецеваться, стать линейной, разделиться на множество хромосом, в которых можно закодировать много информации о разных процессах, в том числе взаимоисключающих, но происходящих одновременно и независимо в самостоятельных пузырьках-отсеках. Появилась возможность проводить такие реакции, которые доселе были запрещены, активность метаболизма выросла, возможности жизни несказанно расширились.

Для начала, клетки стали намного – на один-два порядка – больше. Теперь некоторые из них стало можно разглядеть даже невооружённым взглядом. Неспроста в отложениях Франсвилля в Габоне с древностью 2,1 млрд л. н. обнаружены отпечатки вполне макроскопических организмов длиной в десяток сантиметров. Непонятно, кем бы они могли быть, но предполагается, что это были либо многоклеточные, либо синцитиальные (то есть слившиеся из многих клеток) аэробные существа типа амебоидов, которые ползали вверх-вниз по мелководному осадку в поисках пищи. У нас нет строгих доказательств, что габонские существа были эукариотами, но для прокариот они чересчур уж гигантские. Конечно, и среди бактерий есть исполины, как *Thiomargarita namibiensis*, достигающая от 0,1–0,3 до 0,75 мм, но даже этому суперисключению далеко до франсвилльских «псевдочервяков». Другой пример протерозойских титанов – *Grypania spiralis* из Мичигана в США с древностью 1,87 млрд л. н. (изначально эти слои тоже были датированы 2,1 млрд л. н., но после ошибку исправили) – сантиметровые зигзаги прекрасно видно на красноватых камнях безо всякого микроскопа. Чисто гипотетически гриппания могли быть гигантскими бактериями или их колониями, но всё же вероятнее, что это уже эукариотические водоросли.

Парные линейные отпечатки *Muxomitodes stirlingensis* из формации Стирлинг в Австралии с древностью 2,0–1,8 млрд л. н. длиной от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров могут быть следами ползания каких-то многоклеточных или синцитиальных тварей, а дискообразные отпечатки очень похожи на эдиакарских «медузоидов» *Aspidella* и могут быть их предками.

На самой заре своего существования эукариоты разделились на несколько генеральных ветвей. Когда и как это происходило – толком не понятно, но мы точно знаем, что 2 млрд л. н. уже существовали древнейшие грибы: *Petsanomycetes polymorphus* на Кольском полуострове, *Huroniospora microreticulata* на границе нынешних Канады и США, 1,43 млрд л. н. – *Tappania* (они же *Germinosphaera*) на территории северо-западной Канады, 1,01 – 0,89 млрд л. н. – *Ourasphaira giraldae* тоже в Канаде. Они предстают в виде мохнатых комочков размеров в десятую долю миллиметра (то есть с толстый волос человека). Современным людям грибы обычно представляются сугубо наземными существами, но нет – появились они в морях, где, кстати, и до сих пор живёт большинство из них. Просто морские грибы крайне плохо изучены, но это не значит, что их нет.

Как вы там, потомки?

Грибы Fungi были одними из первых эукариот, а потому должны были вступать в бурную конкуренцию с бактериями, которым тогда принадлежал мир. Неспроста грибы сплошь и рядом бывают либо лекарственными, либо ядовитыми. Тут главное помнить, что свойства грибов никак не привязаны к человеку: мукор или мухомор эволюционировали не потому, что как-то влияли на наше самочувствие, они всегда противостояли бактериям. Разница целебных и опасных грибов очень проста: полезные грибы, типа пеницилла *Penicillium*, гнобят бактерий по тем биохимическим системам, которых нет у нас, а ядовитые, типа бледной поганки *Amanita phalloides* –

по тем, что у бактерий и нас совпадают. Накал страстей усиливается тем, что большинство грибов – редуценты, разлагают органику до неорганики, что трудно и невыгодно, то есть грибы дерутся с гнилостными бактериями за самые бедные энергией ресурсы, а чем дефицитнее выигрыш, тем злее битва. Одновременно для редуцирования необходимы очень мощные ферменты, так что оружия у грибов хватает. Бактерии разнообразнее, многочисленнее, и они быстрее плодятся, зато грибы – эукариоты, у них есть большое ядро с длинным геномом, в который можно прописать кучу ядрёных ферментов; да к тому же большинство снабжены мощной хитиновой клеточной стенкой, так что в извечной битве, длящейся с протерозоя, грибы, хотя и не могут окончательно победить, держатся достойно.

Грибы довольно быстро не только освоили борьбу с бактериями, но и вступили с ними в симбиоз; война – лучший двигатель торговли, это всем известно. Воочию увидеть результат такого взаимодействия многие могут у себя дома, а другие – у более везучих соседей, владельцев «чайного гриба». Этот «чайный гриб» – толстый, белёсый, слоистый склизкий блин, обычно плавающий в пятилитровой банке, куда добрые хозяева подливают использованную чайную заварку и подсыпают сахарок. На выходе получается что-то типа кваса. И неспроста, ведь «гриб» представляет собой сплочённую компанию дрожжей *Brettanomyces bruxellensis*, *Candida stellata*, *Schizosaccharomyces pombe*, *Torulaspora delbrueckii* и *Zygosaccharomyces bailii*, а также уксуснокислых бактерий *Zoogloea*. Формы и границ «чайный гриб» по определению не имеет, а занимает столько пространства, сколько есть, разрастаясь по поверхности воды. В протерозое подобные слизистые массы занимали все доступные поверхности. В более позднее время они заметно сдали позиции, проиграв конкуренцию растениям и будучи поедаемы животными, но в те счастливые времена, когда не было ни растений, ни животных, вся планета была местообиталищем подобных «грибов».

Первые грибы были одноклеточными, но быстро и весьма автоматически – в силу неподвижности клеток – стали колониальными, а оттуда недалеко и до простейшей многоклеточности. Тонкие нити-гифы грибов еле заметны, но вся грибница-мицелий может достигать огромных размеров. Самый большой организм на планете – «орегонский монстр» – опенёк тёмный *Armillaria ostoyae* – занимает площадь 880 гектаров и живёт уже 2400 лет. На земле мы можем найти в лучшем случае плотные кучки маленьких грибочков, а с самолёта видно гигантское пятно более светлой листвы деревьев, на которых паразитирует грибное чудовище.

Таппания и другие похожие микрокаменелости суммарно называются акритархами. Среди этой заведомо сборной группы планктона наверняка были и водоросли, и какие-то иные существа. Между прочим, в пользу эукариотического статуса акритарх говорит как их большой размер, так и шиповатость наружных оболочек. У бактерий поверхность всегда гладкая, максимум могут быть жгутики, а вот эукариоты со своим мощным метаболизмом могут направить часть энергии на создание всяких украшений.

Маленькая тонкость

Эти же два признака – величина и скульптурность – могут быть использованы как маркёры существования в тогдашних морях каких-то других живых существ. Когда есть кто-то беззащитный и притом съедобный, обязательно найдётся и кто-то хищный. Избежать напасти можно разными

способами: стать незаметным или быстрым, ядовитым или малопитательным, бронированным или опасным, изменить суточный ритм или величину. Судя по тому, что некоторые раннепротерозойские акритархи уже были шипастыми, кто-то их уже ел. Правда, рельеф мог возникнуть и для других целей, например, лучшего удержания в парящем состоянии в воде или сцепления в компании. Но до момента 1,35 млрд л. н. акритархи были маленькими – так легче болтаться в толще воды и не тонуть. А вот после они начинают расти, достигая рекордных значений аж в 2–3 мм между 1 и 0,7 млрд л. н.; в это же время – в тонийском периоде, или верхнерифейской эре – акритархи пережили первый значительный расцвет.

Крупнокалиберность – почти предел для одноклеточных существ – возникла явно неспроста. А ведь один из хороших способов спастись от хищника – увеличиться в размерах, чтоб у супостата пасть так широко не смогла открыться. Одновременно некоторые акритархи опять становятся шипастыми. Очевидно, было от кого защищаться, существовали и какие-то другие твари, нападавшие на акритарх. К сожалению, хищники не имели мало-мальски твёрдых оболочек, а потому не оставили никаких палеонтологических следов. Можно лишь догадываться, что это были какие-то «амебоиды».

Забегая вперёд, можно упомянуть, что заметно позже, в венде, акритархи резко уменьшились, зато приобрели ещё более мощные шипы: гонка защиты и вооружения продолжалась. Очевидно, возникли уже очень большие хищники, и тогда стало полезно быть маленьким, так как крупному плотоядному невыгодно гоняться за мелочью – при этом он потратит больше энергии, чем получит, съев малявку.

Ещё одно следствие сочетания аэробности, эукариотичности, конкуренции и пресса хищников – появление многоклеточности. Ключевым тут стало, как ни мрачно это звучит, изобретение смерти. Дело в том, что одноклеточные организмы технически вечны, ведь нельзя же считать деление надвое за гибель (кстати, из этого вырастает проблема индивида и эволюции индивида: любая современная амёба или эвглена – это тот же конкретный индивид, что жил миллиарды лет назад, причём амёба за эти бездны поколений накопила огромные отличия от эвглены). В принципе, то же происходит с колониальными организмами: любая клетка в колонии только тусует рядом с остальными, но делится сама по себе. А вся суть многоклеточного организма в том, что только некоторые избранные клетки получают шанс на бессмертие, а остальные имеют сугубо вспомогательную роль и обречены на исчезновение. Но любая клетка по исходной своей сути стремится безгранично делиться и жить вечно, убедить её в обратном крайне сложно, особенно учитывая, что геном-то во всех клетках многоклеточного существа одинаков, ведь все они – производное одной исходной зиготы (а когда клетка многоклеточного организма из-за мутации сходит с ума и всё-таки вдруг решает, что она бессмертна, она становится раковой, причём тем более опасной, что весь геном-то и базовая биохимия у неё родные, так что иммунная система на неё не реагирует). Для того чтобы в одних клетках работали одни группы генов, а в других они молчали, а включались иные, нужна очень хитрая регуляция и как минимум огромный размер генома. А для создания огромной, длинной-предлинной ДНК, в которой были бы прописаны программы для сотен вариантов клеток, нужно огромное количество энергии. Именно поэтому в анаэробные времена о многоклеточности нельзя было даже мечтать, да и аэробные бактерии, хотя и сделали несколько попыток перехода на многоклеточность, так и не сдюжили. Колониальность бактерии ещё смогли освоить, но на большее у них не хватило ни энергии, ни размера генома.

Как вы там, потомки?

Внешний вид и свойства предков многоклеточных мы можем в общем виде представить, изучая современных потомков. В нашем сложном организме есть клетки с ложноножками (например, лимфоциты), есть со жгутиками (волосковые клетки внутреннего уха и сперматозоиды), есть с ресничками (этих и вовсе много, например, в водопроводе мозга, верхнем носовом ходе, трахее и маточной трубе). А ведь геном в каждой клетке один и тот же, значит, предок обладал всеми этими приспособлениями одновременно. Из современных существ подобные универсалы есть в типе *Percolozoa* и классе *Heterolobosea* – *Naegleria fowleri*, а также типе *Amoebozoa* и классе *Archamoebae* – *Mastigamoeba aspera*. Правда, даже у них не бывает одновременно всех трёх типов отростков. Видимо, предок не был увешан и ресничками, и жгутиками, и псевдоподиями зараз, а отращивал их в разные периоды жизни.

Среди современных существ самым примитивным многоклеточным является *Trichoplax adhaerens*, выделяемый в собственный тип пластинчатых *Plasozoa*. Это абсолютно бесформенное существо выглядит как плёночка – обрывок водоросли. Первый образец был найден на стенке морского аквариума, и для меня останется вечной загадкой – как вообще на такую фигню можно было обратить внимание? Но на то и крутые зоологи – а первооткрыватель трихоплакса Франц Шульце был не просто крутым зоологом, а немецким профессором образца XIX века, – чтобы среди всякого мусора разглядеть уникальных существ и заинтересоваться их строением. У трихоплакса нет ни органов, ни внятных тканей, но есть несколько типов клеток разного назначения, причём не все из них могут размножаться половым путём. Хотя трихоплакс может делиться почкованием (а иногда разные его половины решают ползти в разные стороны, отчего он рвётся пополам), на регенерацию есть определённые ограничения: не каждый оторванный кусочек восстановится как полноценный организм. А это – отличный показатель многоклеточности!

Долгое время трихоплаксы были известны только по образцам из аквариумов, где оказывались случайно, но в последнее время хитрые зоологи наловчились ловить их в морях. Выяснилось, что они не такие уж редкие и однообразные, просто маловыразительные и неприметные. Уже описан новый род и вид *Hoilungia hongkongensis*, и нет сомнений, что родня будет прибывать и далее.

Примитивность трихоплакса может быть первичной или же вторичной – как результат упрощения. Но в любом случае примерно так должны были выглядеть наши протерозойские предки.

Первые предположительно многоклеточные макроорганизмы обнаруживаются в Китае в формации Чанчэн 1,8–1,65 млрд л. н. – безымянные нитчатые или даже пластинчатые водоросли, впрочем, сомнительные. В США 1,5 млрд л. н. и в Австралии 1,4 млрд л. н. (здесь и далее речь о физической географии) *Horodyskia* выглядели как извилистые линии загадочных шариков или пузырьков, возможно, связанных между собой общей подземной нитью. В России на Тиманском кряже 1 млрд л. н. *Parmia* была похожа не то на губку, не то на голотурию и притом её тело было явно сегментировано. В индийских отложениях с датировкой от 1090 до 740 млн л. н. *Tawuia dalensis* выглядела как замкнутая овальная капсула, а *Chuarina circularis* – как идеальный круг. Там же и в Северном Китае 840–740 млн л. н. *Protoarenicola baiguashanensis*, *Pararenicola huaiyuanensis*, *P. fuzhouensis* и *Sinosabellidites huainanensis* вроде бы имели отверстие на конце очень вытянутого тела (а может, на некоторых отпечатках оно

просто обломано), внутреннюю полость и тем очень похожи на губок или даже кишечнополостных. Кем были эти создания – непонятно. Водоросли? Колонии грибов? Черви? Размытые отпечатки не дают чёткого ответа. Возможно, мы видим только некоторые части организмов, тогда как другие могли быть скрыты илом или просто не сохраниться.

Забайкальские *Udokania* выглядят как полые ветвящиеся кальцитовые трубки с септами внутри; есть мнение, что это – домики древнейших стрекающих кишечнополостных. А между прочим, древнейшие удокании жили уже в раннем протерозое и успешно просуществовали до венда.

Всё же относительно некоторых существ у нас уверенности больше. Например, *Bangiomorpha pubescens* из Канады с датировкой 1,2 млрд л. н. наверняка была древнейшей известной красной водорослью нитчатого типа, в которой клетки следовали друг за другом по цепочке. Предположительно, они были родственны современным бангиевым водорослям *Bangiophyceae* или, по крайней мере, очень на них похожи. Позже, очевидно, появились и другие варианты организации таллома – пластинчатые, корковые и кожистые. Планета покрывалась водорослевыми лугами и зацвела на новом уровне. Любопытно, кстати, что эти эукариотические сообщества всегда обнаруживаются строго отдельно от прокариотных – строматолитов и прочих подобных.

Jacutianema solubila с датировкой от 800 до 750 млн л. н., предстающая в виде цилиндрических пузырьков, очень похожих на современных вошерий *Vaucheriales*, вполне может быть жёлто-зелёной водорослью *Xanthophyceae*. Позже, около 750 млн л. н. возникают, видимо, и зелёные водоросли *Protocladus lingua*.



Bangiomorpha pubescens. Красная водоросль

Как вы там, потомки?

Красные водоросли замечательны тем, что, в отличие от прочих растений, имеют насыщенный красный цвет и растут на большой глубине. У красных водорослей есть особый вариант хлорофилла, не встречающийся у других растений, а также есть несколько версий ксантофилла, фикоэритрин и фикоцианин – красный и синий пигменты, известные также у цианобактерий. Красные фотоны низкоэнергетичны и плохо проникают на большую глубину, так что поглощать их не имеет смысла. Остаётся использовать синие фотоны и зелёные. В итоге, красные водоросли на глубине не красные, а бесцветные; когда же мы достаём их на поверхность, где есть красные фотоны, то водоросли вдруг приобретают яркий цвет. Между прочим, эта фишка широко используется глубоководными животными, например, кишечнополостными, для создания невидимости: если быть ярко-красным на большой глубине, где нет красных фотонов, то ничего не отражается, весь свет поглощается, и зверёк становится совершенно невидим – пока мы не вытягиваем его за тентакли на поверхность, где он расцветает багрянцем. Протерозойские красные водоросли могли расти и на мелководье, но в мутных водах условия не особо отличаются от глубоководных, так что красный цвет был тут весьма кстати.

Бангиевые – самые примитивные красные водоросли, среди них встречаются даже одноклеточные формы, а на разных представителях можно наглядно видеть переходы к нитчатой колониальности и многоклеточности в виде широких плоских талломов, в крайних вариантах развивающих даже специальную прикрепительную подошву из множества слившихся ризоидов.

* * *

Ещё одно следствие эукариотичности – в большом геноме вероятнее большие нарушения, мутации никто не отменял. При этом клетке с двойной ядерной мембраной уже не так легко хватать чужие гены горизонтальным переносом, а для усложнившейся системы с хитрым биохимическим балансом это и не всегда полезно. Отсюда прямо вырастает необходимость отладки системы рекомбинации генов, то есть их тасования в поисках новых и лучших комбинаций. А это – залог полового размножения. Как обычно, системы комбинаторики возникали неоднократно и параллельно, что мы видим на примере современных живых существ, а у древних наверняка существовали и какие-то другие, теперь исчезнувшие. Впрочем, эта тема палеонтологически совсем не освещена.

Главное в половом размножении то, что потомство получает два различающихся набора генов (точнее, аллелей – вариантов генов), которые ещё к тому же при образовании половых клеток перемешиваются – рекомбинируют. Два набора генов дают некоторую гарантию: если с одним что-то не так, то на втором можно выехать. Рекомбинация же с помощью кроссинговера (тут многим читателям придётся вспомнить школьный учебник или посмотреть в словаре – эта книга о палеонтологии, все умные слова в ней объяснять невозможно) гораздо лучший способ получения новых генетических вариантов, чем мутагенез. Мутации – это обычно некие нарушения, в лучшем случае они нейтральны, но значимые мутации обычно вредны. Лишь изредка организмам везёт, и в новых условиях среды мутация оказывается полезной. Другое дело – рекомбинация: если уж родители дожили до полового размножения, наверняка с их генами всё более-менее в порядке, а смешение хорошего и хорошего тоже, наверняка даст что-то неплохое (жаль, в кулинарии это правило не всегда работает!).

Маленькая тонкость

Вариантов половых клеток и полового размножения хватает.

Изогамия была типична для первых существ, которые, очевидно, не делились по разным полам; такой вариант до сих пор характерен для многих водорослей.

Гетерогамия, или **анизогамия** – более продвинутый вариант, когда гаметы похожи по строению (и обычно имеют жгутики), но отличаются по размеру; эта версия существует у бурых и некоторых зелёных водорослей.

Оогамия – вариант, когда гаметы отличаются и по строению, и по размеру; в этом случае мелкие, оснащённые жгутиками, а потому подвижные гаметы считаются мужскими и зовутся сперматозоидами (если жгутик исчезает, то – спермиями), а большие, без жгутиков и неподвижные – женскими яйцеклетками.

Возможны и более редкостные типы перемешивания генетической информации.

Соматогамия – слияние двух вегетативных клеток гаплоидного мицелия – встречается у базидиальных грибов.

Хологамия – слияние целых одноклеточных организмов – у одноклеточных зелёных водорослей и низших грибов.

Конъюгация – временное слияние с обменом участками хромосом – у инфузорий.

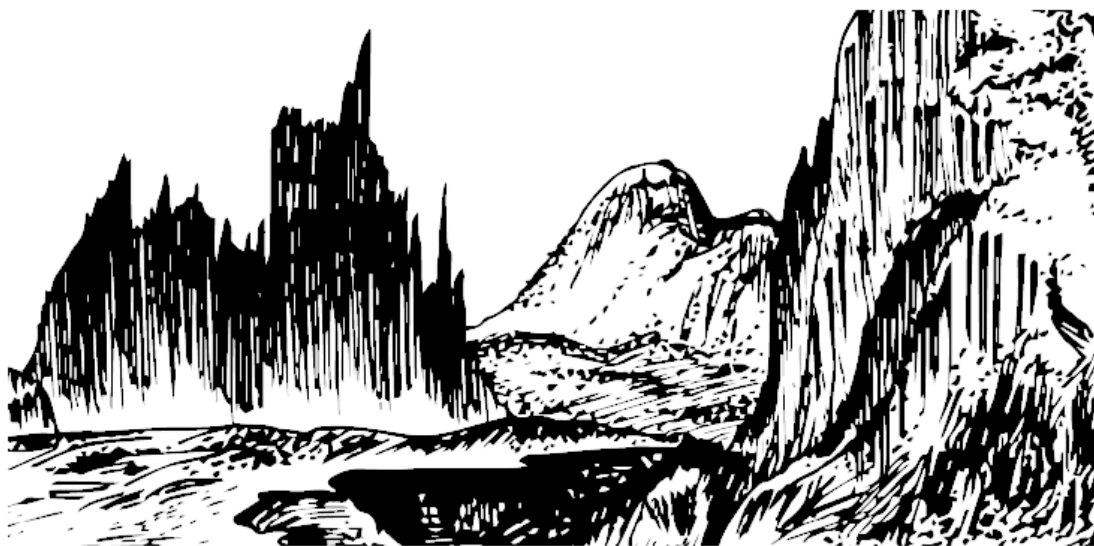
В большинстве случаев возникали два пола – условные мужской и женский. Мужской выполняет функцию распространения, женский – запаса питательных веществ для первых стадий роста потомства. В принципе, этого более чем достаточно, это экономно и энергетически выгодно. Тем интереснее, что у грибов бывает много и даже очень много полов. Гриб щелелистник *Schizophyllum commune* – рекордсмен: у него 23 328 (по другим подсчётам даже до 28 000) полов. То-то хитрые романы могли бы писать грибы, если бы могли писать хитрые романы!

Пол и половое размножение, таким образом, возникали неоднократно и параллельно, так как это резко увеличивало приспособляемость и выживаемость потомства, особенно в меняющихся условиях среды. А среда менялась.

* * *

Климат позднего протерозоя портился. После почти полутора миллиардов лет тепла началась африканская гляциоэра – грандиозный период похолодания, суммарно продолжавшийся с 760 до 533 млн л. н. Её первым предвестником стал гляциопериод кайгас – 760–740 млн л. н. (раньше он назывался конголезским оледенением и датировался 900–850 млн.л.н.), сковавший как минимум Южную Америку, Центральную и Южную Африку. Дальше было хуже...

Криогений 720-635 миллионов лет назад: *Земля-снежок*



Криогений – период, название которого говорит само за себя (он совпадает со второй половиной верхнерифейской эры по российской шкале). Лапландское, или варангерское оледенение было самым мощным за всю историю планеты, следы его обнаруживаются от Австралии и Африки до Китая, Сибири и Северной Америки. В это время температуры упали катастрофически, на экваторе стояли такие же морозы, как в нынешней Антарктиде – от -23 до -43 °С. Планета вплотную приблизилась к критическому состоянию «Земли-снежка», когда заледеневшая вода отражала почти весь солнечный свет, отчего температура понижалась, отчего замерзло ещё больше воды, отчего альбедо – отражение – только росло, так что шансы на размораживание со временем только падали. Не исключено, что какие-то планеты во Вселенной, потенциально пригодные для жизни, попадают в снежную ловушку и так и не выходят из подобного состояния.

Оледенение было не единым, а разделяется как минимум на три отдельных этапа: рэпитенский гляциопериод – 723–709 млн л. н., стертовский – 667–658 млн л. н., марино – около 636–635 млн л. н. (понятно, все эти даты довольно условны и периодически пересматриваются). Внутри каждого гляциопериода выделяются гляциоэпохи, каждая из которых содержит отдельные ледниковые события.

Лапландское оледенение (как, кстати, и предыдущие, и последующие) в немалой степени было вызвано живыми организмами. Фотосинтетики потребляли углекислый газ, превращали его в органические вещества и в немалых количествах откладывали в осадок. Непроста ещё в раннем протерозое сформировались огромные залежи графита, например, в Приазовье, на юге Гренландии, на Кольском полуострове и в Карелии. Тогда же продолжали образовываться исключительно богатые залежи нефти и горючих сланцев. К концу протерозоя такое массивное изымание углерода из атмосферы не могло не сказаться. Парниковый эффект снизился – оледенение было неизбежно. Не способствовало потеплению и уменьшение вулканизма, а стало быть – ослабление эндогенной дегазации. Да и вообще планета остывала, тектонические движения были уже не те, приливные деформации подкорковых оболочек сбавили обороты, приток радиоактивного тепла тоже снизился, так как за предыдущие миллиарды лет многие элементы успели распасться. Даже астероиды на планету сыпались реже, так как беспорядочного космического мусора в Солнечной системе поубавилось – что-то уже успело попасть, что-то притянулось планетами-гигантами и сконцентрировалось в астероидных поясах.

Нам повезло. Во-первых, жизнь окончательно всё-таки не замёрзла. В глубинах океана, около геотермальных источников, в подлёдных озёрах, на вершинах гор и узкой полосе открытой воды на экваторе продолжали расти и копошиться археи, бактерии, водоросли, грибы и какие-то неведомые животные. Надо думать, каждое оледенение вызывало вымирание части видов, а стало быть, высвобождение экологических ниш. Как это всегда бывает, жёсткие условия вызывали усиление отбора и ускорение эволюции с закономерным всплеском видообразования у тех, кто вымирать не хотел. Свято место пусто не бывает и нет худа без добра – диалектику никто не отменял.

Более того, в холодной воде кислород растворяется лучше, чем в тёплой (неспроста все китобои гонялись за китами не в тропиках, а в Арктике и Антарктике, где много фитопланктона, а стало быть – и зоопланктона, а стало быть – и китов), так что там, где вода не замерзала или хотя бы иногда оттаивала, плотность жизни была очень большой.

Другое следствие холода – увеличение солёности воды, ведь пресная замерзала, вытесняя соли в оставшуюся незаледеневшую. А в более плотной воде проще плавать. Кстати, это же помогало вырасти гигантским акритархам, упомянутым выше. Легче жилось и многоклеточным животным.

Неспроста именно в это время появляются первые более-менее достоверные следы губок. Правда, остатки самих губок пока не найдены, но в Омани в отложениях с древностью 635–713 или даже до 751 млн л. н. выявлены следы их метаболизма в виде 24-изопропилхолестана – вещества, специфического для обыкновенных губок Demospongiae. Показательно, кстати, что губки эти жили на мелководье, а в глубоководных отложениях признаков их присутствия нет – там покамест царили бескислородные – анаэробные – условия. Но губки и, возможно, другие животные делали своё дело – фильтровали воду от взвешенной в ней органики, чистили и делали прозрачной. Больше света попадало на большую глубину, зона кислородной жизни всё больше расширялась.

Эдиакарий

635–541 миллион лет назад: *Время чудес*

Первым делом, стоит прояснить терминологию конца протерозоя. Иногда он называется эдиакарским периодом, иногда – вендским. Эти два слова так часто используются вместе, что многим представляются синонимами, но это не совсем так. Эдиакарий международной шкалы начался 635 млн л. н., а венд российской – 600 млн л. н.; 35 миллионов лет разницы, при всей спорности и подвижности датировок докембрия, весьма немалый срок (в схемах разных лет цифры могут ещё значительно гулять). Дело в принципах выделения: автор понятия «венд» Б.С. Соколов в 1950–1952 и 1964 гг. геологически строго определил его чёткие границы, обозначив важнейшими признаками лапландское оледенение и следы характерных мягкотелых организмов. Впрочем, не все были готовы принять докембрийские времена: первоначально венд был признан лишь как начало кембрия и назывался валдайским комплексом; в 1975 г. венд был узаконен в стандартной глобальной шкале, а в 1990–1991 гг. – в международной шкале. В последующем представления о докембрийских оледенениях бурно развивались, добавились новые характеристики, и период стал расти, по пути в 2004 г. поменяв название в международной шкале (зарубежным исследователям бывает трудно принять приоритет российских исследователей, даже когда он очевиден, тем более когда для названия периода используется название славянского племени вендов). Таким образом, сейчас венд фактически является вторым отделом эдиакария, хотя формально это не отражено ни в международной, ни в российской геохронологических шкалах. Впрочем, иногда предлагается, прямо наоборот, эдиакарий считать частью венда, что не добавляет согласия и ясности. В довершение, существует поня-

тие «синийского периода», выделенного А. Грэбо по китайским разрезам раньше всех – ещё в 1922 г., а потому имеющего приоритет, но и огромный минус – отсутствие чётких границ.

Как бы ни называть конец докембрия и как бы ни очерчивать его границы, это было архиважное время. Материки в очередной раз собрались в суперконтинент Паннотия; в завершение африканской гляциоэры друг за другом грянули два ледниковых периода: гляциопериод гаскье около 582 млн л. н. и – на самой границе протерозоя и кембрия – байконурское оледенение 547–533 млн л. н. На протяжении эдиакария содержание кислорода в атмосфере и океане опять начало бурно расти, это называется вторым кислородным скачком. Существенно, что в разных слоях океана установились почти современные проценты кислорода, аммиака и железа – по этим параметрам венд-эдиакарий больше похож на фанерозой, а не на остальной протерозой. Особенно важно, что кислородом насытились не только поверхностные слои, как было до этого, но и большие глубины. Что было причиной, а что следствием – вопрос, но одновременно в биосфере наконец-то начинают преобладать эукариоты.

В венде широко распространяются нормальные ленточные водоросли *Vendotaenia antiqua* и *Kanilovia insolita*, обладавшие полноценным многоклеточным талломом. Есть предположение, что каниловии уже начали осваивать сушу, по крайней мере на их талломах найдены ряды странных катушек *Cochleatina canilovica*, которые, возможно, использовались для разбрасывания спор в воздухе. Правда, пока вопросов тут больше, чем ответов (спор никто не нашёл, некоторые «виды» катушек не связаны с водорослями, на талломах нет следов прикрепления катушек), так что утверждать что-то невозможно.

Эдиакарская фауна – великая загадка. В настоящее время её представители найдены в самых разных местах – от Австралии (где находятся Эдиакарские горы, давшие название фауне и периоду), Аргентины и Намибии, Испании и Англии до Белого моря и Урала, Забайкалья и Ньюфаундленда. Казалось бы, находок огромное количество, про них написаны сотни статей и книг, всё уже должно быть известно. Ан нет. До сих пор суть эдиакарской фауны не раскрыта.

Эдиакарские существа – вендобионты – имеют несколько странностей.

Во-первых, необычные формы симметрии. При скользящей симметрии есть правая и левая части тела и вроде бы то ли верх-низ, то ли перед-зад, тело явно сегментировано, но сегменты смещены в шахматном порядке. Самые известные существа такого рода *Charnia*, *Spriggina*, *Yorgia* и *Dickinsonia* (некоторые считают, что три последних рода – одно и то же, только разной степени вытянутости). *Pteridinium*, кроме скользящей симметрии, был к тому же и трёхлопастным. Обычно каждый следующий сегмент был чуть меньше предыдущего, отчего тело *Charnia*, например, в итоге становилось похожим на лист, перо или наконечник копья. Другой вариант – спиральная трёхлучевая симметрия у «медузоида» *Tribrachidium heraldicum* – круглого существа с тремя завитушками на «макушке». Впрочем, другие – *Ediacaria*, *Tateana* (известная также как *Cyclomedusa*) и *Mawsonites* – имеют строго круглую форму и радиальную симметрию, более похожую на вариант современных кишечнополостных. «Чешуйки», расходящиеся не то кругами, не то спиралью по поверхности *Mawsonites spriggi*, наводили многих на мысли об иглокожих. Некоторые диски могут быть заглублённым в почву основанием «перьев»; лучшим примером являются несколько видов *Charniodiscus* и *Paracharnia*, верхняя сорокасантиметровая лопасть которых похожа на чарнию, а низ представляет собой типичного «медузоида».

Во-вторых, эдиакарские твари обладали изометрическим, то есть равномерным ростом: маленькие и большие экземпляры совершенно одинаковы в своих пропорциях и отличаются лишь размером.

В-третьих, у вендобионтов нет следов органов передвижения и самих следов движения. Даже те, что напоминают червей и имеют что-то похожее на голову, как *Spriggina floundersi*, были, судя по всему, неподвижными существами, а «голова» на самом деле была

просто первым сегментом, больше разросшимся. Между прочим, отсутствие роющих животных было одной из причин приличной сохранности отпечатков вендобионтов: никто не копался и не баламутил дно, так что осадок мог спокойно fossilizироваться. Конечно, всегда найдутся исключения: беломорская *Yorgia*, судя по следам, вполне умела ползать, а горизонтальные норки в толщах строматолитовых бактериальных плёнок всё же найдены.

В-четвёртых, эдиакарские существа обычно не имеют ртов, кишечника или чего-то похожего на пищеварительную систему. Ни разу не понятно, как бы они могли питаться. Предположения о фото- или хемосинтезе законны, но как их доказать? Кстати, небогато и с органами размножения. У *Dickinsonia* посреди тела проходила полость с отходящими боковыми каналами, но её назначение неизвестно. Рядом с некоторыми отпечатками дикинсоний есть пятна того же размера и формы, которые, возможно, являются следами питания. Предполагается, что дикинсонии ели подобно современному трихоплаксу, медленно наползая на еду, выделяя на неё пищеварительные ферменты и всасывая получившуюся кашу.

Намибийские *Ernietta plateauensis* могли питаться осмотически, впитывая осадок, попадающий на «кожу» за счёт турбулентных завихрений воды над рифлёными краями своих кубкообразных тел, а жизнь колониями помогала им в этом.

В-пятых, на самих вендобионтах нет повреждений – погрызов, покусов, оттяпанных кусков. Создаётся впечатление, что в фауне не было хищников, рисуется картина идиллического мира пацифистов.

В-шестых, вендобионты не имели никаких твёрдых частей тела – ни панцирей, ни раковин, ни зубов. Впрочем, раз они никого не кусали и их никто не грыз, им это было не нужно.

Кем были эдиакарские вендобионты? На эту тему выдвинуто огромное количество предположений: колонии бактерий, водорослей или простейших, грибы, лишайники, медузы, черви, вымершие типы, не имеющие родства с современными. Описано огромное число типов вендобионтов, но их достоверность под большим вопросом; в систематике и родстве эдиакарских существ предстоит ещё долго разбираться.

В последнее время использование тонких химических методов позволило приоткрыть завесу тайны. Так, в круглых концентрических отпечатках *Beltanelliformis* (они же *Nemiana*), собранных кучками, оказался повышен процент гопанов – веществ, в которые преобразуются составляющие бактериальных мембран. Особенно важно, что из рядом расположенных водорослевых плёнок выделены стераны – производные мембран водорослей, что подтверждает неслучайность распределения веществ в породе. Таким образом, *Beltanelliformis* были колониями бактерий, росших на водорослевых плёнках типа *Nostoc*. А вот в отпечатках *Dickinsonia* нашлись следы холестерина, стало быть, это были уже настоящие животные.

Как вы там, потомки?

В 2014 году случилась сенсация: у учёных дошли руки до коллекций, собранных глубоководным тралом в 1986 году в пучинах Бассова пролива у берегов Тасмании. Трал применялся не простой, а хитрый, способный захватить парящих в толще воды животных на глубине 400 – 1000 метров. И вот почти треть века в баночках на полке в музее плескались странные существа, на которых никто не обращал внимания. А зря! Твари оказались очень странными. Они были описаны как *Dendrogramma enigmatica* и *D. discoides*. Дендрограммы выглядят как грибочки-лисички на ножке; внутри стебля идёт канал, который в шляпке расходится дихотомически ветвящимся деревом, за что, собственно, зверюшки и получили имя. Такая конфигурация чрезвычайно напоминает эдиакарских *Rugoconites tenuirugosus*, *R. enigmaticus*, *Albumares brunsaе* и *Anfesta stankovskii*. Да что уж скромничать – сходство с *Rugoconites* вообще абсолютное. Так что дендрограммы, возможно, являются уникальными реликтами эдиакарской фауны. Позже,

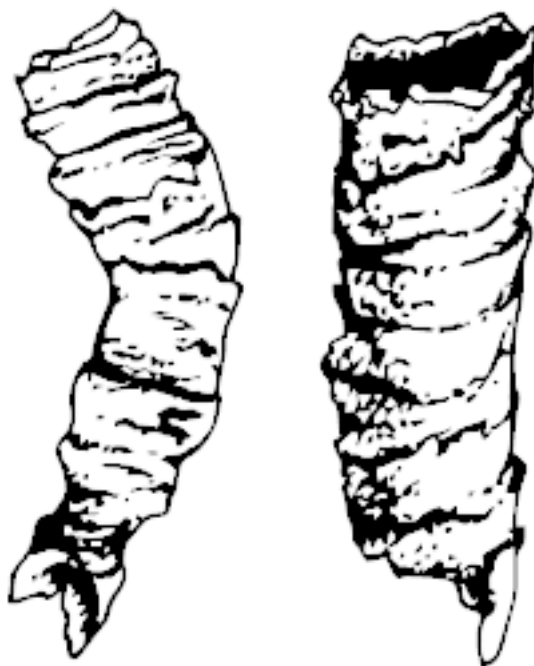
в 2015 году, конечно, последовало разоблачение: генетический анализ новообретённых образцов показал, что тасманийские «грибочки» относятся к сифонофорам Siphonophorae семейства Rhodaliidae – давно известной группе кишечнополостных (кроме того, два описанных вида оказались единым). Но ведь это не отменяет сходства с эдиакарскими существами! Не является ли это доказательством существования сифонофор в венде?

Странный трёхдольчатый *Ventogyrus chistyakovi* из венда Белого моря вполне мог быть сифонофорой; по другой версии это – первый гребневик, хотя современные гребневики делятся на чётное число долек.

Кроме вендобиионтов, в эдиакарии известны и другие существа. *Inaria* была похожа на губку с заглублённым в осадок полым, слегка сегментированным расширением и торчащей наружу трубкой десятков сантиметров длиной; судя по внутренним септам, потенциально она может быть кишечнополостным, а может – обломанным основанием кого-то типа *Charnia*. *Arkarua adami* напоминает пятилучевого иглокожего и даже иногда включается в класс Edrioasteroidea, хотя такое определение сугубо гипотетично.

В самом конце венда появляются и организмы, имевшие твёрдые покровы, особенно много найдено их в Намибии, Испании и Якутии.

Cloudina, возможно, напоминала червей, живущих в известковых трубках, но могла быть и чем-то наподобие полипа. От них сохранились цепочки вставленных друг в друга кальцифицированных конусов, причём колонии клаудин были весьма плотными и многочисленными, образуя многокилометровые рифы. В трубочках клаудин обнаружены маленькие отверстия, первоначально интерпретированные как следы нападения хищников. Однако строго квадратная форма отверстий и химический состав скелета выдаёт истину: дырочки образовались из-за нарастания, а потом выпадения кристалликов доломита. Очень похожи на клаудин *Sinotubulites*, формировавшие те же рифы. Вместе с клаудинами жили и *Namacalathus hermanastes*, тоже обладавшие кальцитовым скелетом, но имевшие совсем другую форму – тонкая трубка, увенчанная восьмигранником с отверстиями на каждой плоскости. *Protolagena* были похожи на гладкую круглую вазу с горлышком (возможно, как и *Inaria*, это – основания вендобиионтов типа *Charnia*), якутские *Suvorovella aldanica* и *Mayella* – плоские диски, *Palaeopascichnus linearis* и *Orbisiana simplex* – членистые ветвящиеся стебли, первоначально принятые за следы ползания.



Cloudina. Эдиакарское существо с твердым покровом

Замечательно, что при ближайшем рассмотрении многие вендские существа со скелетом соответствуют таким же, но бесскелетным: *Suvorovella* – *Aspidella* и *Eoporpita medusa*, *Cloudina* – *Conotubus*, *Sinotubulites* – *Corumbella*, *Protolagena* – *Sicilagena*. Видимо, способность формировать домики возникла более-менее независимо и одновременно. Вопрос – зачем им это было нужно? Возможно, дело в хищниках, но, как уже говорилось, достоверных следов нападения на эдиакарских существ нет. А возможно, прочным существам было проще противостоять прибою, ведь они жили на мелководье.

Наконец, в венде появились первые билатеральные животные. Сейчас таких найдено довольно много. Вероятно, древнейшим примером является *Vernanimalcula guizhouena* из формации Доушаньто в Китае с древностью 580–600 млн л. н. Эти крошечные создания размером в десятую долю миллиметра уже, возможно, были не только двустороннесимметричны, но ещё и трёхслойны, обладали ртом, сквозной пищеварительной системой со ртом и анальным отверстием, а также замкнутым целомом, то есть полостью тела между двумя слоями мезодермы. В принципе, это краткое описание довольно продвинутого существа уровня кольчатого червя или моллюска, даже более крутого, чем плоский или круглый червь – вполне достаточно, чтобы считать *Vernanimalcula* Великим Предком.

Маленькая тонкость

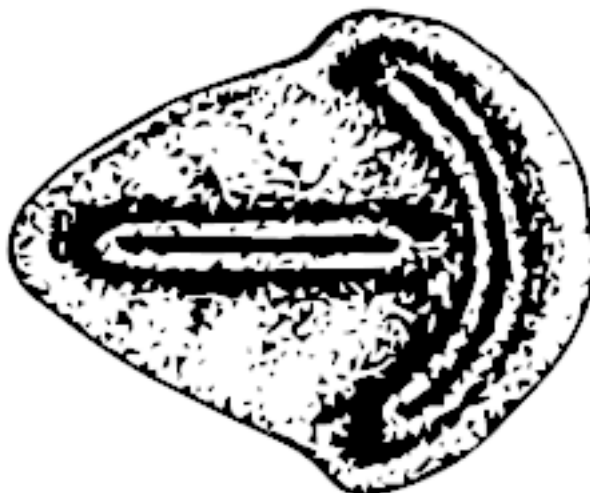
Сквозная пищеварительная система – огромное достижение. У кишечнополостных есть одно отверстие, ведущее в пищеварительную полость; фактически, гидра, коралловый полип или медуза – это наша гастрюла, эмбриональная стадия в виде вмятого самого в себя мешочка. Такое существо может питаться только очень медленно, ведь глотать и гадить приходится через одно и то же отверстие, по очереди. К тому же при таком раскладе невозможно подразделить пищеварительную систему на отделы, во всём объёме должна быть одна и та же кислотность, по всей площади выделяются одни и те же ферменты, так что переваривать можно только какой-то один набор питательных веществ, а отходов получается очень уж много. Короче, такое питание неэффективно, обмен веществ низок, меню бедное, вкус неразвит, а

жизнь скучна. Куда веселее становится, когда ротовое и анальное отверстия разделяются: теперь можно лопать без остановки, а пищеварительный тракт разделить на отрезки с разным назначением – тут мы перевариваем белки в кислой среде (назовём это желудком), а тут – жиры и углеводы в щелочной (пусть это будет кишечник). Потребление возрастает, обмен веществ растёт, жизнь обогащается новыми смыслами – появляется повод ещё кого-нибудь догнать и попробовать на вкус.

Некоторые шарообразные «акритархи» из Доушаньто – *Tianzhushania spinosa*, *Appendisphaera tenuis* и *Ericiasphaera magna* – оказались покоящимися яйцами многоклеточных беспозвоночных, окружёнными оболочками, а другие – *Megasphaera inornata*, *M. ornata* и *Parapandorina raphospissa* – эмбрионами на разных стадиях развития, причём датировки их из разных слоёв охватывают фактически весь эдиакарий. Парадокс в том, что сохранность яиц и эмбрионов фантастическая – отдельные клетки видны лучше, чем на многих современных препаратах, – а взрослых особей этих существ мы не знаем.

Беломорские *Armillifera parva* и *Solza margarita* с древностью 555 млн л. н. на первый взгляд – овальные «медузоиды» с невнятными радиальными бороздками, но при ближайшем рассмотрении в их строении выявляется право-левосторонняя симметрия и разница переднего и заднего концов, а потому они, возможно, были подвижными, хотя прямых доказательств этого пока не найдено. Эти существа могли быть моллюсками с мягкой раковиной сверху, типа современного слизня. Очень похожи, но обычно намного более вытянуты отпечатки *Kimberella quadrata*, найденные тоже на Белом море и в Австралии: перед передним концом кимберелл вроде бы видны следы смятого осадка, а иногда отпечатки расходятся веером, когда зверюшка ворочала «головой» в поисках более вкусных водорослей. Точно так же делают современные улитки. Вероятно, кимберелла уже имела радулу – ротовой аппарат с зубчиками для соскребания водорослей, характерные поскребы описаны под названиями *Radulichnus inopinatus* и *Kimberichnus teruzzi*. Все эти животные имели размер от пары миллиметров до пятнадцати сантиметров.

Совсем уж явно двустороннесимметричны два вида рода *Parvancorina* (*P. minchami* и *P. sagitta*) – разной степени вытянутости треугольные существа с явным утолщением в виде зубца внутри или поверх тела. Парванкорина с самого начала рассматривалась как, возможно, древнейшее членистоногое и запросто может быть прямым предком трилобитов. Правда, парванкорина, в отличие от вендобионтов и примитивнейших кембрийских членистоногих, обладала аллометрическим ростом, то есть меняла форму с возрастом, но, с другой стороны, продвинутое членистоногие как раз характеризуются этой особенностью. Другие исследователи сравнивают парванкорину с видом *Temnoxa molliuscula* и считают чем-то вроде моллюска.



Parvancorina. Эдиакарское существо с билатеральной симметрией

Следы ползания каких-то сравнительно крупных существ по дну в виде двойных бороздок найдены в формации Такуари в Уругвае (585 млн л. н. или больше) и в долине Янцзы в Китае (541–551 млн л. н.). Уругвайские следы сплошные, там полз кто-то типа моллюска, а китайские выглядят как два плотных ряда точек, так что у оставившего их зверя, вероятно, были острые ножки. Правда, некоторые критически настроенные исследователи считают, что подобные отпечатки могли остаться и после гигантского плазмодия, но, раз в начале кембрия уже существовали вполне развитые членистоногие, то какие-то предки в конце эдиакария уже должны были водиться. Найти их более внятные останки – дело времени и упорства, а возможно, они уже и найдены. Немецкий *Xenusion auerswaldae* – два параллельных ряда следов – достаточно уверенно классифицируется как ксенузия, ранний вариант онихофор, довольно продвинутых созданий с парными «ножками». Вероятно, именно подобные животные оставляли парные цепочки следов в Уругвае.

Наконец, китайская *Yilingia spiciformis* была совсем уж откровенно билатеральной и подвижной «многоножкой», чьи многочисленные повторяющиеся сегменты были трёхдольчатыми – из центральной и двух боковых частей, а за вытянутыми телами тянулись следы ползания.

На самой границе венда и кембрия появляются Sabellidites и несколько родственных родов, которые многими исследователями уверенно относятся к кольчатым червям погонофорам *Sabellida*, тем более что из остатков сабеллидит выделен специфический для погонофор вариант хитина.

Маленькая тонкость

Возникновение двусторонней симметрии видится разным исследователям сильно по-разному. В целом, гипотезы разделяются на три группы.

Согласно планулоидно-турбеллярным (в том числе теория гастреи), первые многоклеточные напоминали планул – личинок кишечнополостных, то есть были двуслойными шариками с вдавленной внутрь полостью (фактически гастрой) и одним ротовым (по совместительству и анальным) отверстием на нижней стороне. Такие живые пузырьки оседали на дно боковой стороной или ртом, начинали ползать, растягиваться и превращались в подобие современных плоских червей – турбелляр-планарий.

По архицеломатной версии предки были похожи на четырёхлучевых кораллов, кишечные карманы которых обособились, став целомом – полостью тела, тело вытянулось, потеряв радиальную симметрию, а первичное ротовое отверстие сначала растянулось в узкую щель, а после разделилось на ротовое и анальное.

Метамерные версии (они же цикломерные) предполагают, что пращурами были многолучевые полипы, тоже начавшие ползать и вытянувшиеся, но с той разницей, что кишечные камеры дали начало сегментам-метамерам, а изначально радиальные щупальца – боковым недоножкам-параподиям. Чисто гипотетически можно представить и такой вариант, что двусторонняя симметрия возникла из двухлучевой радиальной, но это маловероятно.

Вытягивание ротового отверстия отлично видно на разных возрастных стадиях *Dickinsonia*, причём и по типу симметрии она представляет что-то среднее между радиальной (у молодых), скользящей и билатеральной (у взрослых). Здорово, что и сравнительная геномика показывает то же самое: у полипов все *Нох*-гены работают сообща вокруг ротового отверстия, а у двусторонне-симметричных животных разделяются на передние и задние. Немалое значение тут имеет решение вопроса, что у первых многоклеточных было раньше, а что появилось позже – планктонный организм, облик которого сохранился в планктонной личинке, к которой добавилась жизненная фаза донного взрослого организма (теория конечной надставки), или же донная взрослая форма, лишь потом обрётшая планктонную личинку (теория интеркаляции). Совокупность данных, учитывающих ещё и особенности формирования нервных центров (наличие его у свободно-плавающих личинок кишечнополостных и редукция у сидячих, сохранение и развитие его в мозговые ганглии у билатеральных животных), скорее свидетельствует о том, что изначальный предок был планктонным, а не прикрепленным организмом.

Вообще, есть серьёзные сомнения, а имел ли общий предок вообще радиальную симметрию? Даже у многих сидячих кораллов есть явная тенденция к билатеральности, так что не исключено, что радиальность на самом деле вторична. Окончательное решение пока не найдено, новые находки докембрийских существ ещё откроют нам правду.

Пока довольно сложно представить, как выглядели экосистемы венда-эдиакария. С одной стороны, удивительно похожие существа обнаруживаются в Австралии и на Белом море, с другой – понятно, что даже в одном месте сообщества различались в зависимости от конкретных условий – глубины, солёности и освещённости. Есть даже мнение, что часть вендобиионтов жила на суше и была лишайниками; в пользу этого приводится изотопный состав пород и острая неокатанная форма кристаллов, да и поздневендские грибы хитридиомицеты *Vendomyces* и лентовидные водоросли *Vendovermites* очень уж похожи на наземных существ, хотя большинство экспертов критикует версию «сухопутного венда». Не стоит забывать и о том, что венд-эдиакарий длился без малого сто миллионов лет! За такой срок, ясное дело, многое происходило.

Граница докембрия и кембрия ознаменовалась последним оледенением и массовым вымиранием. Исчезли многие анаэробные бактерии, строматолиты, водоросли и большинство акритарх, кем бы они ни были, а также все странные существа эдиакарской фауны. Наступили новые времена, новый эон – фанерозой.

* * *

В протерозое достоверно появились эукариотичность, аэробность и многоклеточность. События протерозоя задали размеры наших клеток, основной набор органоидов и темп существования. Возник потенциал быть большими и сложными. Под конец же протерозоя жизнь раскрутилась до билатеральных подвижных животных вполне зримого размера, вероятно, уже даже с ножками, пищеварительной и нервной системами. То, что у нас есть перед и зад, верх и низ, право и лево – достижения протерозоя.

Альтернативы

Отравление кислородом и грандиозные оледенения, превратившие Землю в одну гигантскую ледышку – уже достаточные причины для всеобщего вымирания. Просто чудо, что хоть кто-то выжил и вынес из случившихся катаклизмов новые полезные качества.

С другой стороны, безмятежный покой сонных эдиакарских морей – без движения, хищников и даже ртов – мог потенциально продолжаться до бесконечности. Сто миллионов лет прекрасно могли растянуться и на несколько миллиардов. А у планеты меж тем есть срок годности.

Планету могли захватить самые разные существа, например грибы, особенно в симбиозе с водорослями. Их общих дарований и жизнестойкости вполне хватило бы для полной победы над конкурентами. Планета-грибница, планета-лишайник, мохнатый ком, вращающийся вокруг Солнца и своими неубиваемыми спорами захватывающий Луну, Марс, астероиды... Вполне реальный сценарий; кто знает, сколько подобных заплесневелых планет крутится во Вселенной?

Часть II Палеозой: утро

Кембрий 541–485,4 миллиона лет назад: *Планета-печка и Великая Революция*

МЕЖДУНАРОДНАЯ ШКАЛА:

541 млн л.н. – терренувская эпоха: фортуниевский век – 529 – ярус 2 – 521 – отдел 2: ярус 3 – 514 – ярус 4 – 509 – отдел 3: ярус 5 – 504,5 – друмский век – 500,5 – гужанский век – 497 – фурунгская эпоха: паибский век – 494 – янганский век – 489,5 – ярус 10 – 485,4

РОССИЙСКАЯ ШКАЛА:

541 млн л.н. – немакит-далдынский век верхнего венда – 529 – ранний кембрий: томмотский век – 521 – атабанский век – 514 – ботомский век – тойонский век – 509 – средний кембрий: амгинский век – 504,5 – майский век – 500 – аюсокканский век – 497 – сакский век – около 492 – аксайский век – около 489 – батырбайский век – 485,4



Кембрий – один из величайших периодов нашей истории. В это удивительное время появился весь наш мир, все главные группы живых существ. Строго говоря, описав кембрий, можно уже не тратить время на оставшиеся периоды, дальше были только бесконечные пересказы и вариации на тему. Единственное, чего не хватает для полноты

картины – жизни на суше. Но и сейчас Земля – планета-океан, так что сухопутные экосистемы, в общем-то, являются экзотическим приложением к основным морским. А в кембрийских морях было весело; биоразнообразие даже превышало современное, так как, кроме почти всех современных типов, тогда плавали, копошились и колыхались самые фантастические создания. И чем больше исследователи изучают их, тем лучше осознают, что нам ведома лишь малая толика кембрийских чудес.

* * *

Африканская гляциоэра кончилась, Земля оттаяла, наступил кембрийский оптимум – самое жаркое время за весь фанерозой. **Планета прыгнула из фазы снежка до фазы пирожка.** Лавразия и Гондвана продолжали разъезжаться друг от друга и трескаться на куски. Мир радикально поменялся.

Перестройку фауны называют «кембрийским взрывом» или «кембрийской революцией». В геологической летописи это обычно действительно выглядит как волшебство: почти пустые камни докембрия сменяются изобилием кембрия. Дно морей заполняют совершенно новые существа, большинство – с твёрдыми элементами тела: губки, моллюски, хиолиты, брахиоподы, приапулиды, онихофоры, членистоногие, щетинкочелюстные, иглокожие, полухордовые граптолиты и хордовые.

Такое преобразование долгое время казалось крайне загадочным и даже использовалось креационистами как доказательство творения жизни. В настоящее время причины «кембрийского взрыва» подробно изучены и разобраны. Вырисовывается следующая картина.

В конце венда все указанные выше группы животных уже существовали, но были представлены мелкими планктонными формами, не имевшими твёрдых покровов. Дело в том, что кислорода на большой глубине всё-таки не хватало, тяжёлые существа тонули, погружались в анаэробные бездны и задыхались. Кислорода же около дна не хватало, так как на сравнительно большой глубине было темно, отчего там не жили фотосинтетики. Темно же было, так как вода была весьма мутная, поскольку гибнущие живые организмы (а мы помним, что продуктивность докембрийских морей была не меньше нынешней, тем более что в верхних слоях холодной воды ледникового периода кислорода растворялось более чем достаточно), особенно планктонные, превращались во взвесь, которая болталась в толще воды, закрывая солнце и не давая шансов придонным фотосинтетикам (неспроста некоторые исследователи считают вендобионтов анаэробными хемосинтетиками; это объясняет отсутствие у них пищеварительной системы и удивительную пассивность). В отсутствие хищников и эффективных падальщиков взвесь только накапливалась. Но появление потребителей этой органики было делом времени. Ключевым стало возникновение эффективных планктонных фильтраторов, вероятно схожих с современными рачками. По-видимому, помогло делу и потепление, из-за которого растаяли ледники, воды мирового океана опреснились, стали менее плотными, перестав держать на весу мало-мальски крупные частицы. Из-за этого планктонным существам пришлось обзаводиться всяческими отростками и лопастями для парения в воде, а побочным эффектом могло стать и появление фильтрующих органов. Фильтраторы стали отцеживать взвесь и склеивать её в пеллеты – попросту говоря, какашки. Параллельно возникновение сквозной пищеварительной системы, как уже говорилось, способствовало бодрости – возможности активно плавать, а не сидеть сиднем на дне, ускорению обмена веществ и росту потребления, а стало быть – и росту числа отходов. Пеллеты, будучи сравнительно большими – до 1 мм длиной, стали тонуть (между прочим, из них состоят многометровые толщи пеллетовых известняков по всему миру), вода стала прозрачнее, солнечные лучи начали достигать глубин, там завелись

водоросли, которые обогатили придонные слои кислородом. Животные смогли жить на дне, а всем известно, что глубже дна не провалишься. Впрочем, и глубже не беда – возникли роющие твари, начавшие копать вертикальные норки, через которые кислород стал проникать в верхние слои придонного ила. Стало возможным быть крупным и тяжёлым, благо высокоэнергетичное аэробное дыхание позволяет производить твёрдые элементы тела (если задуматься, твёрдый предмет – такой, на разрушение которого надо потратить много энергии, а значит, по закону сохранения энергии, при его создании было потрачено не меньше энергии, вложенной в межмолекулярные связи).

Конечно, во всей этой цепи рассуждений есть тонкие моменты. Освободило ли эдиакаро-кембрийское вымирание вендобионтов дорогу новым существам, или появившиеся активные хищники сожрали предыдущую биоту и привели её к кризису? Байконурское оледенение или, напротив, последующее потепление с уменьшением растворимости кислорода в воде ответственно за вымирание и возникновение нового типа планктона? А может, наоборот, из-за вымирания массы продуцентов углерод стал меньше уходить в осадок, а ранее ушедший, погружаясь в зонах тектонических разломов в магму, высвобождался в атмосферу, создавая парниковый эффект и завершая африканскую гляциоэру? Где тут причина, а где следствие? **Скорее всего, система работала с обратной связью, как цепная реакция, причины вызывали следствия, а те подстёгивали причины, наращивая эффект.**

Кроме прочего, как ни парадоксально, одно из главных отличий поздневендской и раннекембрийской фауны заключается в том, что для венда характерны гигантские медузоиды до 30–40 см в диаметре и перистовидные колонии полипов величиной более 1 м, а в самом начале кембрия – томмотском веке – обнаруживаются лишь крошечные тварюшки, так называемая «мелкораквинная фауна».

Ещё стоит учитывать, что граница эонов не была такой уж резкой. Как ни странно, никто не знает, где лучше всего проводить линию. Лучшее этому свидетельство – расхождение российской и международной шкал: наш немакит-далдынский ярус верхнего венда более менее соответствует «международному» фортуновскому ярусу нижнего кембрия. А нижняя граница фортуновского яруса определена даже не по нормальным ведущим ископаемым, а по ихнотаксону *Trichophycus pedum* (он же *Treptichnus pedum*) – окаменевшим норкам каких-то неведомых роющих животных, научившихся копать не только горизонтально, но и вертикально. Нормальные же, например, трилобиты появляются гораздо позже – в атдабанском ярусе. А вы ещё говорите: «Кембрийский взрыв, кембрийская революция»!..

В реальности все вышеуказанные события заняли огромный промежуток времени, ничто не случается мгновенно. Между надёжным исчезновением эдиакарских вендобионтов и появлением приличной фауны с узнаваемыми трилобитами и брахиоподами прошло не менее нескольких миллионов лет. Этот отрезок по длине сопоставим с теми, за которые из невнятных недоящериц возникли черепахи, из наземных копытных хищников – морские киты, из четвероногих древесных человекообразных обезьян – двуногие наземные люди.

Самые многочисленные и хорошо изученные местонахождения кембрия расположены в Якутии, отчего почти все ярусы этого периода носят якутские имена (что, конечно, не могло понравиться создателям Международной шкалы, которые часть названий заменили на китайские, а часть ярусов вообще оставили безымянными, просто пронумеровав их). Раннекембрийских отложений известно не так уж много, что печально, так как именно в это время происходило самое интересное. Наиболее информативные отложения с идеальной сохранностью фауны середины раннего кембрия – сланцы Маотяньшань в уезде Чэнцзян округа Юйси, а также Хайкоу в соседнем округе Куньмине в южнокитайской провинции Юннань с датировкой около 518 млн л. н. или несколько меньшей (конец атдабанского века; конечно, не обошлось без громких заявлений о возрасте в 560–534 или 525–520 млн л. н., но, как часто бывает с китайскими местонахождениями, позже Маотяньшань заметно помолодел), а также Сириус

Пассет на крайнем севере Гренландии того же возраста. Чуть более поздние – ботомского века – Синские местонахождения в Якутии содержат отпечатки удивительно похожих организмов. Всего на несколько миллионов лет моложе, но формально уже среднекембрийского возраста одно из самых знаменитых мест – сланцы Бёрджес в Канаде с датировкой 510–505 млн л. н. (в среднем 508 млн л. н.).

Скелетные существа в Маотьяншань, Сириус Пассет и Бёрджес точно такие же, как в других среднекембрийских местонахождениях. Тем чудеснее, что «твёрдые» организмы составляют примерно одну седьмую от общего числа обнаруженных в сланцах видов, а все остальные – мягкотелые. Это показывает, насколько наши знания о древних экосистемах обрывочны. При этом в сланцах абсолютно преобладают донные формы, но почти не представлены планктонные (донных найдены десятки тысяч отпечатков, а некоторые виды свободно-плавающих животных обнаружены в единичных экземплярах), так что реальное разнообразие можно смело помножить ещё надвое.

* * *

Экосистемы кембрия по сравнению с докембрийскими имеют очевидный перекосяк в сторону эукариот. Конечно, строматолиты и прочие бактериальные плёнки никто не отменял – они существуют и поныне, – но «центр тяжести» определённо сместился. В частности, появляются первые фораминиферы *Platysolenites antiquissimus*, известные уже из немакит-далдынского века Якутии (вендского по российской шкале и раннекембрийского по международной). **В последующем эти крошечные одноклеточные существа, строящие вокруг своего амебoidalного тельца карбонатные раковинки, станут величайшими преобразователями планеты.** Над дном морей возвысились биогермы – известковые постройки водорослей. Они всегда чётко отграничены от окружающего пространства и были своеобразными оазисами жизни.

Особой и главной группой рифостроителей кембрия стали археоциаты *Archaeocyatha* – особые кубкообразные существа, близкие к губкам или даже бывшие примитивными губками. Они возникли в самом начале томмотского века, то есть в начале кембрия, где ведущим ископаемым является *Nochoroicyathus aunnaginick*. Археоциаты чрезвычайно разнообразны – существовали маленькие и большие, одно- или двустенные, крупно- и мелкочаеистые, одиночные и колониальные, иногда они нарастали друг на друга, формируя огромные стены на дне моря. Археоциаты широко распространились почти по всему миру, они не найдены только в Скандинавии и Англии. Наибольший расцвет эти организмы получили в начале и середине кембрия, а потом стали очень редкими, хотя последние на Северном Урале дотянули, возможно, аж до лудловской эпохи позднего силура. Современные губки *Petrobiona massiliana* и *Vaceletia crupta* очень похожи на археоциат и даже рассматривались как «живые ископаемые».

Закат археоциат мог быть вызван разными причинами – конкуренцией с красными водорослями и нормальными губками, а возможно – повышением содержания магния в воде и другими гидро- и геохимическими изменениями.

Параллельно с археоциатами возникают и обычные губки *Porifera* (или *Spongia*). Судя по их многообразию в начале кембрия, появились они ещё в протерозое, а некоторые вендские микрофоссилии иногда прямо засчитываются за иглы губок. Интересно, что, судя по обрывкам генетического разнообразия современных губок, их древнейший предок мог быть более развитым, например, иметь нормальную пищеварительную систему, а в последующем заметно деградировать.

Как вы там, потомки?

Морфологически губки близки к той границе, перед которой назвать существо многоклеточным нельзя. Строение губок просто и незамысловато, ведь у них нет систем – ни двигательной, ни дыхательной, ни кровеносной, ни выделительной, ни половой, ни нервной, ни даже внятной пищеварительной; нет даже тканей в полном смысле этого слова; обмен веществ прост, как кирпич. С другой стороны, это обеспечивает живучесть: губки отлично почкуются. Антарктическая губка *Scolymastra joubini* способна жить до 5 – 15 тысяч лет, а *Monorhaphis chuni* – до 18 тысяч!

Конечно, самые показательные эксперименты в смысле поиска грани одно- и многоклеточности, когда губок протиранием через полотно разделяли на отдельные клетки, а потом эти клетки складывали в кучку. Они, оклемавшись, выпускали ложноножки и начинали сползаться обратно: уже через четыре часа во вполне плотную компанию, через три дня в решётчатый каркас, а через недельку – в полноценный организм. Жидкометаллический терминатор, собирающийся из капелек, не так уж оригинален. Более того, если смешать клетки некоторых губок (а для прикола можно их ещё покрасить в разный цвет), то они не перепутаются, а правильно распределятся по своим индивидам. Всё это доказывает, что, с одной стороны, клетки губок способны к самостоятельной жизни, а с другой – всё-таки стремятся жить единым организмом.

Специализация клеток достаточно велика, чтобы не считать губок колониальными существами, а самое главное – не все клетки могут превращаться в половые, а только архециты. Впрочем, губки компенсируют это тем, что отдельные особи так склонны собираться в колонии; более того, одиночные скорее представляют исключение.

Узнаваемая особенность губок – хоаноциты – клетки со жгутиком, создающие ток воды во внутренней полости. Существовала даже концепция происхождения нервных клеток нейронов из хоаноцитов, хотя при проверке она не подтвердилась. Амёбоциты активно двигаются по телу губок с помощью ложноножек. Есть и другие специфические варианты клеток.

Фишка губок – наличие в теле спикул – твёрдых элементов самой разной формы, образуемых клетками склероцитами. Форма спикул крайне специфична, а потому удобна для стратиграфии. Спикулы бывают сделаны из кальцита, диоксида кремния или органического рогового вещества. Соединены они непрочно, так что губки практически никогда не сохраняются в целом виде, а лишь в виде изолированных спикул. Тело между спикулами пронизано каналами и иногда полостями, благодаря чему губки во все времена использовались как, собственно, губки. Специфический вариант их использования – косметический: если натереть щёчки растёртой пресноводной губкой бадягой *Spongilla*, то спикулы вызывают капиллярное кровотечение, и личико розовеет. В прошлом этим злоупотребляли всяческие актёры, откуда и пошло выражение «разводить бадягу» – процесс размочаливания губки был довольно задумчивым.

Морфологически более совершенны, но в целом тоже крайне примитивны кишечнополостные Radiata (или Coelenterata). В кембрии известны оба их современных типа: гребневика *Stenophora* и собственно кишечнополостные, или стрекающие Cnidaria. Вероятно, к гребневикам относится довольно большая группа Anabaritidae, включая древнейшего *Anabarites trisulcatus* и чуть позже появившегося *Selindeochrea tripartita* из немакит-далдынского века Якутии. В сланцах Маотяньшань обнаружены отличные отпечатки гребневиков *Maotianoascus*

ohtonarius, стрекающих *Xianguangia sinica*, *Archotuba conoidalis* и многих других, в Бёрджес – двадцатисантиметровых морских перьев *Thaumaptilon walcotti*, причём последние до боли похожи на эдиакарских *Charnia*, хотя имеют не скользящую, а нормальную симметрию. Вытянутые отпечатки *Mackenzia costalis* из Бёрджеса не имеют вмятых деталей, но ясно, что одним концом они крепились ко дну, а на другом был круглый рот. Скорее всего, маккензия была бесщупальцевой актинией, но некоторым исследователям хочется видеть в ней реликта эдиакарских вендобионтов.

Как вы там, потомки?

Гребневики – странные создания, по многим параметрам совершенно особенные. С одной стороны, они крайне примитивны (генетики даже высчитывают, что они примитивнее губок, но игнорировать морфологию тоже глупо), с другой – имеют крайне специфические черты, например, восемь мерцающих гребных рядов ресничек, светящиеся клетки фоточиты, два длинных щупальца с клейкими клетками коллобластами, частично сквозную пищеварительную систему и, самое удивительное, нервную систему, возникшую независимо от всех других многоклеточных.

Стрекающие пошли другим путём: они довели до идеала радиальную симметрию, обзавелись стрекательными клетками, многие стали колониальными. Правда в кембрии кишечнополостные ещё не строили рифов, уступая эту роль археоциатам и водорослям. Предки кораллов – *Cambrophyllum*, *Bija* и *Protoaulopora* – появились уже в раннем и среднем кембрии, но главной роли в экосистемах не играли.

Как вы там, потомки?

Стрекающие – образец примитивнейшего многоклеточного существа, уже обладающего тканями и хоть какими-то системами. Тело стрекающих состоит из двух слоёв клеток, между которыми находится полужидкая мезоглея. Тело втянуто само в себя, так что, как уже говорилось, кишечнополостные представляют собой взрослую гастролу со ртом, обычно окружённым щупальцами. Полость одновременно и пищеварительная, и может использоваться для реактивного движения. Замечательно существование нервных клеток, образующих нервную сеть, которая даёт возможность реагировать на происходящее вокруг двумя основными способами: если к телу прикасается что-то маленькое, его надо срочно обстрекать стрекательными клетками и запихать в рот, если же рядом обнаружился кто-то очень большой, надо срочно сжаться в комочек и прикинуться ветошью. Органы передвижения и чувств крайне неразвиты, что, кстати, вызывает необходимость быть жутко ядовитым: ведь если отравленная добыча отплывёт-отползёт хоть на несколько сантиметров, её будет невозможно найти, так что убивать надо мгновенно; кстати, и мягкое тело самого кишечнополостного уязвимо для предсмертной агонии жертвы, так что лучше, чтобы та даже не трепыхнулась. Впрочем, некоторые гидромедузы имеют на щупальцах простейшие глазки, а иногда даже с подобием хрусталика.

Двигательная система несовершенна – движения обеспечиваются миоэпителием, а он слаб – компенсируется отличным чувством равновесия. Статоцисты устроены просто, но чрезвычайно надёжно, как будто их проектировал советский инженер: пузырёк с камушком-статолитом внутри, который, перекачиваясь, задевает волоски чувствительных клеток. Благодаря этому медузы чутко улавливают усиление колебания волн и отлично предсказывают погоду: им это строго необходимо, ведь быстро уплыть от

шторма они не могут, надо озаботиться спасением намного заранее. Эта способность у медуз развита лучше, чем у профессиональных синоптиков. Если рыбаки видят, что медузы у берега пропали – жди бури, надо или отплывать подальше в море, или вытягивать лодки подальше от берега. С другой стороны, если на берегу обнаруживается много выброшенных волнами медуз – это крайне странно, такие случаи достойны особого изучения.

Стрекающие могут размножаться почкованием и обычно так и делают, но у них есть и половое размножение, причём половая и бесполовая стадии обычно чередуются в виде плавающих медуз и сидячих полипов, соответственно.

Среди стрекающих есть свои рекордсмены: медуза *Syanea capillata* может иметь диаметр купола до 2,3 м, а длину щупалец – аж до 36,5 м! Коралл *Colpophyllia natans* живёт до 300 лет, *Leiopathes glaberrima* – 4265 лет, а медуза *Turritopsis nutricula* и вовсе бессмертна. Всем известно, что кораллы могут заниматься терраформингом, создавая острова-атоллы в океане. Среди стрекающих широко распространена колониальность, доходящая до того, что у кораллов платигир *Platygyra* несколько соседних полипов могут иметь общие щупальца, а у лобофиллий *Lobophyllia* и мозговиков *Diploria* может быть один рот на множество индивидов. Самые же замечательные – сифонофоры, например, португальские кораблики *Physalia physalis*. Внешне они похожи на медуз, но в реальности составлены из огромного количества особей со своими специализациями: есть большой красивый пузырь пневматофор, держащий всю колонию на плаву, есть питающие полипы гастрозоиды, есть плавательные нектофоры, отрывающиеся и разносящие по волнам полипы гонодендры с гроздьями медузоидов гонофоров, размножающихся половым путём. Таким образом, стрекающие, с одной стороны, очень примитивные многоклеточные, а с другой – некоторые шагнули на уровень дальше большинства, став сообществом не только клеток, но и индивидов.

* * *

В конце раннего и среднем кембрии появляются все главные типы современных билатеральных животных. Замечательно, что в строении кембрийских существ признаки современных типов часто перемешаны в странных сочетаниях. Даже при идеальной сохранности отпечатков мягких тканей и внутренних органов бывает очень трудно понять, к какой группе относится зверь. Очевидно, дело в том, что эволюционные линии разошлись ещё недостаточно и большие различия к этому времени не успели накопиться, а признаки общих предков явственно сквозят. В принципе, наследие этой ситуации видно и до сих пор: не всегда самые похожие существа – самые родственные.

Маленькая тонкость

Согласно комплексу исследований, современные беспозвоночные первичноротые животные делятся на две основные группы – спиральные Spiralia (они же Lophotrochozoa) и линияющие Ecdysozoa.

Спиральные разнообразнее, они включают группу типов Platyzoa, или Acoelomates: плоских червей Platyhelminthes, а также родственные типы брюхопесничных червей Gastrotricha, скребней Acanthocephala, гнатостимулид Gnathostomulida, микрочелюстных Micrognathozoa и коловраток Rotifera; группу типов Lophophorata: циклиофор Cyclophora, фороид Phoronida,

брахиопод Brachiopoda, а также родственных мшанок Bryozoa и внутриворончатых Entoprocta (или Kamptozoa); группу типов Trochozoa: кольчатых червей Annelida, моллюсков Mollusca, немертин Nemertea и сипункулид Sipuncula.

К линяющим относятся круглые черви Nematoda, волосатики Nematomorpha, онихофоры Onychophora (известные также как лобоподы Lobopoda), тихоходки Tardigrada, членистоногие Arthropoda и ещё ряд малоизвестных типов – лорициферы Loricifera, киноринхи Kinorhyncha и приапулиды Priapulida (или Priapulida).

Трудно сказать, кто из всех этих существ примитивнее. Например, плоские черви не имеют сквозной пищеварительной системы, чем похожи на кишечнорастворимых, зато у них два слоя мускулатуры, тогда как у круглых червей со сквозной пищеварительной системой – только продольный слой мышц. Всегда наготове мнение, что «примитивное» состояние на самом деле вторично, а предки-то были ого-го! – не то, что нынешнее племя, куда более продвинутое. Нет определённости и в том, что было раньше – сегментированное тело или монолитное. Как бы логично, что сегментация появилась не сразу, но, во-первых, она могла возникать несколько раз параллельно (например, для кольчатых червей и членистоногих это более чем вероятно), а во-вторых, у некоторых она со временем опять пропадала, так что по крайней мере у части животных нерасчлененность вторична. Аналогично много раз параллельно возникали и менялись челюстные аппараты, кровеносная, дыхательная и выделительная системы.

Маленькая тонкость

Одно из важнейших свойств билатеральных животных – трёхслойность. Кроме наружной эктодермы и внутренней энтодермы, у них появился промежуточный слой мезодермы, то есть мышц. Специальный двигательный слой позволил билатеральным существам стать бодрыми и активными, быстро и целенаправленно перемещаться в нужном направлении, а ганглиозная нервная система со сгущениями нервной ткани обеспечила эту механику управлением.

Одно из величайших достижений кембрийских животных – глаза. Конечно, некие фоторецепторы были уже у докембрийских многоклеточных; в конце концов, светочувствительные пигменты есть даже у одноклеточных жгутиконосцев, но полноценные глаза появились только в кембрии. Ксенузии, онихофоры, тихоходки и первые хордовые имели и имеют лишь отдельные пигментные пятнышки и простейшие глазки, но среди моллюсков, динокариид и уж тем более членистоногих глаза быстро эволюционировали, причём разными путями. У хордовых и моллюсков они сохранили простоту, но в итоге стали очень большими и обзавелись внутренними линзами. У многих членистоногих многочисленные маленькие глазки стали собираться в кучки, так что уже у аномалокариса фасеточные глаза имели диаметр до 3 см и состояли из 16 тысяч линз. У трилобитов поверх глаз были надеты «хрустальные очки» – линзы из кальцита с магнием. Они одновременно защищали живой глаз и давали большую глубину резкости, а благодаря невероятной прочности и инертности сохранились до наших дней в изначальном виде. На многих окаменелостях стеклянные глаза трилобитов продолжают загадочно поблёскивать и переливаться желтоватым и бирюзовым цветами. Впрочем, есть сомнения, были ли «очки» прижизненными или возникали позже, в процессе фоссилизации.

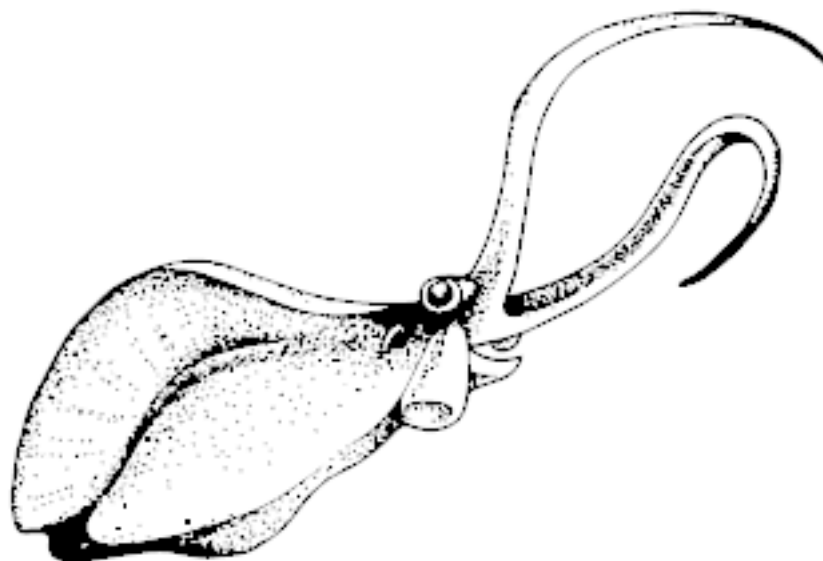
Изобретение глаз в кембрии происходило параллельно много раз, так как зрение даёт огромные преимущества: оно позволяет оценить расстояние, направление движения, скорость, размер и массу прочих характеристик угрожающего хищника или, напротив, желанной добычи. Хемо- и механорецепция проигрывает, ведь на расстоянии такие органы чувств рабо-

тают плохо: неизвестно, откуда принесло химию и как долго она тут, а определять опасного хищника на ощупь тем более чревато. Представьте ползущего во мраке первобытного червяка, уткнувшегося во что-то злое и поглаживающего найденное своими тентаклями: «О-о-о, какой большой и зубастый, опасный, наверное... Ой-ой...» Другое дело – глаза. Кто обладает зрением, становится королём моря! Слепые, если только не чрезвычайно многочисленны или не защищены панцирями и ядами, тут же проигрывают эволюционную гонку – либо становятся обедом зрячих, либо гибнут с голоду, не в силах поймать зоркую еду. **Стоило появиться глазам у кого-то одного, как у прочих не оставалось выбора – либо тоже совершенствоваться, либо вымирать.**

Из спиральных, видимо, уже в раннем кембрии существовали моллюски Mollusca. По крайней мере этим временем датируется формация Махто в канадской Альберте, в слоях которой найдены целые радулы – зубные щётки – неких неименованных моллюсков. Да и вендская кимберелла, как уже говорилось, очень уж похожа на слизняка. В немакит-далдынском ярусе Якутии найдены проблематичные микроскопические ракушечки – *Purella antiqua*, *Oelandiella korobkovi* и многие другие, подобные же окаменелости известны и из Китая. Их родство находится под большим вопросом, так как строение тела этих существ неизвестно, но не исключено, что это уже были моллюски. В том же немакит-далдынском веке уже жил моллюск *Helcionella*, до позднего кембрия существовало много его видов по всему миру. Интересно, что гелционелла имела одну раковину на спине, но похожую на раковину двустворок. Подобные существа иногда прямо классифицируются как моноплакофоры Monoplacophora; предположительно они были предками брюхоногих. К моноплакофорам же относится один из самых многочисленных видов в Бёрджесе – *Scenella amii* с приплюснутой конической раковинкой. В позднем кембрии такие недоулитки представлены уже множеством видов *Kirengella* и *Hypseloconus*.

Другие конические раковинки с поперечными валиками из томмотского века раннего кембрия Якутии и Австралии – *Tannuella elata*, *T. elinorae*, а также начала позднего кембрия Антарктиды – *Knightoconus antarcticus* – рассматриваются как возможные предки головоногих моллюсков.

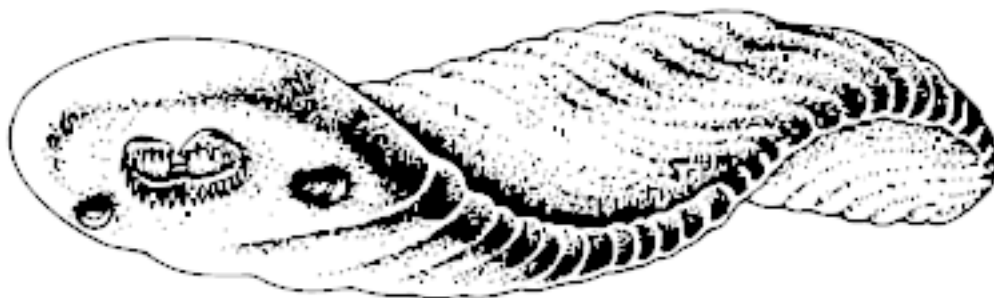
Отлично сохранившиеся отпечатки *Petalidium latus* и *Vetustovermis planus* из Хайкоу, а также *Nectocaris pteryx* из Бёрджеса похожи на головоногих моллюсков, общий план их строения напоминает каракатицу. Это были активные пловцы – плоские, с плавниковыми складками по бокам и двумя щупальцами спереди. В сравнении со «стандартными» моллюсками их голова слишком выделена тонкой «шеей», они чересчур пучеглазы, вдоль тела идут слишком многочисленные параллельные жабры, так что тело и плавниковые складки почти сегментированы. По совокупности черт *Nectocarididae* могут быть родней не только моллюсков, но и плоских червей, немертин и полихет.



Nectocaris pterys. Моллюск

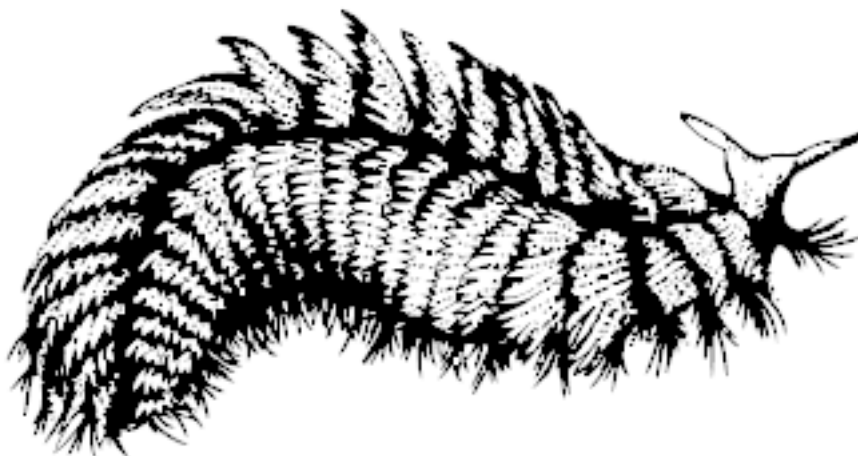
Присутствие раковины у одних потенциальных предков и отсутствие у других ставят вопрос о том, была ли она вообще у предков головоногих или же с самого начала отсутствовала, а появилась заметно позже (а потом у большинства опять исчезла)? По крайней мере, у нескольких видов позднекембрийского *Plectonoceras* из Техаса двухсантиметровая раковина точно была, а это существо уверенно классифицируется как первый представитель Nautiloidea. Был ли он больше похож на улитку или наutilus, только с рогоподобной раковинкой – вопрос, но это и не так важно. Главное, с плектроноцераса началась внятная история головоногих, между прочим, мощно повлиявшая и на наше происхождение.

В канадских сланцах Бёрджес сохранились отпечатки *Odontogriphus omalus* – овального плоского создания, обладавшего радулой с двумя, тремя или даже четырьмя рядами зубов, которые больше всего напоминают моллюскозубы (моллюскиные? моллюскозубы? Велик и могуч русский язык, а улиток обделил!). Одонтогрифус достигал дюжины сантиметров в длину (то есть был дюжим), на спине имел мягкую недораковину, а на животе – рот; жабры-ктенидии и мантийная полость тоже выдают в нём моллюска. Зверь ползал по цианобактериальным матам *Morania* и скрёб их своими зубищами. Предполагалось, что это был общий предок моллюсков, кольчатых червей и брахиопод, но тщательные исследования показали наибольшее сходство этих существ именно с моллюсками. Впрочем, одонтогрифус не может быть прямым предком моллюсков и червей, так как обе эти группы появились раньше.



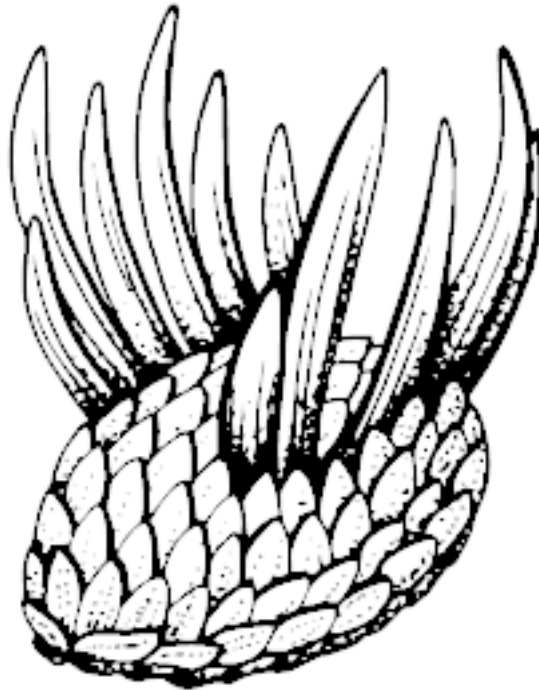
Odontogriphus omalus

Как ни странно, ближайшие родственники моллюсков – кольчатые черви Annelida. Долгое время зоологи считали их лучшими кандидатами на роль предков членистоногих, с одной стороны, и хордовых – с другой, ведь у них есть и сегменты, и щетинки, очень похожие на зачатки членистых ног, и замкнутая кровеносная система. Но реальность, как всегда, оказалась хитрее. Разделение тела на сегменты возникло, видимо, независимо у линяющих и спиральных беспозвоночных, конечности и кровеносная система тоже эволюционировали параллельно.



Canadia spinosa

Древнейшие известные кольчатые черви – *Phragmochaeta canicularis* из Сириус Пассет. В Бёрджесе многощетинковые черви довольно разнообразны и очень похожи на современных: самая известная зверюшка – *Canadia spinosa*, наиболее обычная – *Burgessochaeta setigera*, а самая редкостная – *Insollicorypha psygma*. Эволюция щетинок кольчатых червей прекрасно видна на странном существе *Wiwaxia corrugata* (между прочим, их отпечатки известны ещё и из Китая, и из Якутии). Эта округлая приплюснутая тварь имела плотный чешуйчатый покров, увенчанный двумя рядами высоких «зубьев» или «перьев». Выглядит это настолько странно, что долгое время виваксия не находила своего места в систематике. Но подробное исследование показало, что щетинки виваксии по сути – просто сильно увеличенные щетинки многощетинковых червей. Кроме прочего, виваксия имела радулу с тремя рядами зубов, очень похожую на радулу одонтогрифуса, несмотря на внешние отличия этих существ и вроде бы их принадлежность к разным филогенетическим ветвям.



Wiwaxia corrugata

Отношения кимбереллы, одонтогрифуса, виваксии и халькиерии (о ней речь дальше) являются предметом дискуссии. По одной версии, линия кольчатых червей отделилась от моллюсков ещё до кимбереллы, а вся указанная цепочка выстраивается в более-менее последовательный ряд: кимберелла похожа на одонтогрифуса формой тела, одонтогрифус на виваксию радулой, виваксия на халькиерию щетинками, а там и до моллюсков недалеко. По другой версии, только одонтогрифус имеет отношение к моллюскам, виваксия родственна кольчатым червям, а халькиерия – брахиоподам, а потому все они относятся совсем к разным группам беспозвоночных. Сходство же по отдельным чертам отражает более древнее родство или возникло независимо в силу конвергенции.



Hapliphrentis. Хиолит

Маленькая тонкость

Конвергенция – сходство неродственных организмов, возникшее в силу похожих условий существования. Это явление чрезвычайно широко распространено в живой природе. Моллюски – брахиоподы, акулы – ихтиозавры – дельфины, черепахи – панцирные динозавры – броненосцы, а также миллионы других случаев – всё это примеры конвергенции. Подобные структуры при конвергенции могут возникать из похожих или совсем из разных зачатков.

Параллелизм – сходство родственных организмов, возникшее в силу общего происхождения. Это намного более скучное явление. Например, у всех копытных есть копыта, так как они были у общего предка; рога разных оленей при всей их вариабельности тоже суть производное рогов единого предка.

Близкая пара понятий – гомология и аналогия.

Гомологичные органы – имеющие общее эволюционное и эмбриологическое происхождение, но в итоге могущие быть похожими, а могущие – очень непохожими как по строению, так и по функции. Хрестоматийные примеры гомологичных органов – передние конечности позвоночных: рука человека и шимпанзе, передняя нога коровы, передняя лапа черепахи или крота, крыло птицы, крыло летучей мыши, грудной плавник осетра или плавник дельфина.

Аналогичные органы – схожие по внешнему виду и назначению, но возникшие независимо эволюционно и эмбриологически. Классические примеры – крылья бабочки и птицы, ноги таракана и лошади, спинной плавник тунца и кита.

Понятно, что бывают и сложные случаи. Например, головные концы мухи и мыши гомологичны, так как задаются одинаковыми *Hox*-генами, однако сами головы и конкретные структуры мушиных и мышинных голов аналогичны, так как возникли намного позже разделения линий членистоногих и хордовых. Общий предок имел головной конец, но не имел головы (об этом ещё пойдёт речь дальше). Проблема в том, что мы не всегда знаем, как выглядел общий предок, и уж давно – какими генами наследуются те или иные структуры.

Ситуация усложняется существованием ещё и бёрджесских *Orthrozanclus reburrus* и *O. elongata*, выделенных вместе с несколькими родственниками в особое семейство Halwaxiidae. Ортрозанклусы сочетают черты моллюсков, кольчатых червей, брахиопод, виваксии и халькиерии. У ортрозанклуса имела раковинка на голове, как у халькиерии, бока умеренно вытянутого слизнеподобного тела были укреплены полыми пластинками, а по краям топорщились длинные, тонкие, изогнутые и тоже полые щетинки, похожие на «перья» виваксии. Возможно, подобные ортрозанклусу беспозвоночные являлись общими предками всех указанных животных – и кольчатых червей, и моллюсков, и брахиопод. По другой же версии, учитывающей сравнительно позднее время существования, это были специализированные твари, не имевшие прямого отношения к современным группам.

Как вы там, потомки?

Внешне очень похожи на двустворчатых моллюсков брахиоподы. Вроде бы тоже две раковинки, а внутри – вытянутое тельце. Однако разница этих существ колоссальна. У моллюсков раковинки правая и левая, а у брахиопод – верхняя и нижняя. «Нога» моллюсков и «рука» брахиопод тоже устроены совершенно по-разному. Главная фишка брахиопод – фильтровальный аппарат лофофор мудрёного строения. Любопытно, что беззамковые брахиоподы сохранили сквозную пищеварительную систему, а

у замковых она вторично замкнулась. Личинки имеют глазки и статоцисты, а у взрослых они исчезают за ненадобностью, что представляет отличный пример деградации. Личинки плавают очень недолго и оседают обычно рядом с родителями. Благодаря этому брахиоподы в разных местах океана сильно отличаются друг от друга, быстро специализируются и быстро изменяются, а это, в свою очередь, делает их отличными руководящими ископаемыми.

Форониды – хотя и маленькая, но крайне любопытная группа. Внешне они выглядят как перистые полипы на длинной ножке, запакованной в органическую трубочку, облепленную песчинками, но в реальности гораздо круче. У них есть вторичная полость тела; пищеварительная система сквозная, а кровеносная система замкнутая; нервная система при этом сетчатая.

Внутрипорошицевые, или сгибающиеся, внешне похожи на форонид – тоже чашечки с щупальцами на ножке, только у них анальное отверстие открывается внутри круга щупалец, нет настоящей полости тела и кровеносной системы, зато есть нервный узел; отличается и выделительная система.

Когда появились брахиоподы и их родственники, не вполне понятно. Возможно, их предки кроются в «мелкораковинной фауне» самого начала кембрия или даже конца протерозоя. В раннем кембрии известен целый ряд потенциальных предков: в китайском Чэнцзяне – странные существа *Cotyledion tylodes*, *Yuganotheca elegans* и *Phlogites longus*, в раннем кембрии Южной Австралии – *Eccentrotheca helenia* и *Micrina etheridgei*, в Сибири, Марокко и Гренландии – ряд видов *Tannuolina*. Родство их спорно, но есть мнение, что котиледион был внутрипорошицевым, эццентротека – форонидой, юганотека – не то форонидой, не то переходным звеном от хиолитов к брахиоподам, флогитес – представителем особого типа *Dendrobrachia*, сочетающего черты внутрипорошицевых, форонид и мшанок (*Cheungkongella ancestralis* описана как древнейшая асцидия, но при ближайшем рассмотрении оказалась тем же флогитесом), а микрина – вполне себе предком брахиопод. Внешне они были довольно разнообразны: котиледон выглядел как кубок на длинной ножке, покрытый множеством крошечных раковинок, эццентротека – тоже как кубок, но без ножки и облепленный более крупными раковинками, флогитес – как кубок на короткой ноге, но без раковинок, зато с щупальцами, юганотека – как длинный червяк, приделанный к рожку мороженого, который вместо шариков пломбира прикрывали две овальные раковины, а таннуолина – как короткий широкий червь с двумя плосколежащими на спине ракушками, правой и левой. Намного больше на современных брахиопод были похожи раннекембрийские *Heliomedusa orientalis* из Китая и близкая *Mickwitzia occidentalis* из Северной Америки, а *Lingulosacculus nuda* из Альберты сочетает черты брахиопод и хиолитов. *Dinomischus isolatus* и *D. venustus* из Чэнцзяна, а также *Siphusauctum lloydguntheri* и *S. gregarium* из начала среднего кембрия Юты и Бёрджеса – придонные «тюльпаны» на тонкой двадцатисантиметровой ножке. К кому ближе эти фильтраторы – совершенно непонятно, но есть мнение, что они родственны внутрипорошицевым.

Другой потенциальный вариант возникновения брахиопод вырисовывается из строения *Halkieria evangelista* из Сириус Пассет в северной Гренландии. Халькиерия регулярно упоминается как предок кольчатых червей, моллюсков и брахиопод, но реальное отношение имеет, видимо, только к последним. Она выглядела как шестисантиметровый вытянутый слизняк с двумя раковинками на спине – над передним и задним концами. Предполагают, что такой зверь постепенно укорачивался, потом сложился пополам, и так получилась брахиопода с верхней и нижней раковинами. Впрочем, строение и расположение щетинок, покрывающих тело халькиерии, чрезвычайно напоминают таковые у виваксии, только масштаб совсем другой, так что линии кольчатых червей и брахиопод в среднем кембрии разошлись ещё не так сильно; другие же исследователи видят в халькиерии и потенциального предка моллюсков, хотя хронологически моллюски появились раньше.

В среднем кембрии есть уже настоящие брахиоподы; например, в Бёрджес это *Acrothyra gregaria*, *Linguella waptaensis*, *Micromitra burgessensis* и многие другие. Некоторые раковины просверлены каким-то хищником, что наглядно показывает, во-первых, причину возникновения раковины, а во-вторых, бесполезность извечной борьбы средств защиты и нападения. **В конце кембрия брахиопод уже было величайшее изобилие.**

В позднекембрийских слоях Мексики найдена и древнейшая мшанка – *Puwackia baileyi*, но расцвет этой группы случился уже в следующем периоде.

Хиолиты *Huolitha* – загадочные родственники брахиопод, защищённые острой конической раковиной с гранёными краями и закрывавшиеся крышечкой, из-под которой изгибались два тонких «бивня». Древнейшие хиолиты *Paragloborilus subglobosus* известны из раннего кембрия Якутии; в Бёрджесе найдены *Haplophrentis carinatus* и *H. reesi*, бывшие добычей для *Ottoia*. Долгое время хиолиты считались моллюсками или ближайшими их родственниками, но открытие у них лофофора со щупальцами расставило всё на свои места.

* * *

Линяющие представлены меньшим числом типов, но большим – родов и видов.

Примитивнее всех выглядят круглые черви и волосатики, но, к сожалению, они почти не известны в ископаемом виде. Возможно, *Maotianshania cylindrica* и *Markuelia* – древнейшие представители волосатиков *Nematomorpha*, но пока это только предположение.

Как вы там, потомки?

Современные волосатики – паразиты членистоногих, чаще всего насекомых, иногда ракообразных, причём меняют хозяев. Видимо, изобилие членистоногих в кембрии уже вызвало появление и специфических паразитов. Интересно, что взрослые волосатики мало отличаются от круглых червей и внешне выглядят как длинный тонкий двигающийся волос, тогда как личинки очень похожи на приапулид – такие же толстые получленистые черви с выдвигающимся когтистым хоботком. Таким образом, волосатики могут быть куда более продвинутой группой, взрослые формы которых упрощены вторично.

Следующий уровень развития берут *Xenusia*; иногда ксенузиды рассматриваются как предки онихофор и приапулид, иногда как подгруппа онихофор или, в более широком смысле, лобопод, иногда как искусственная сборная группа. Эти существа зависли между нерасчленённостью древнейших многоклеточных и сегментированностью членистоногих. План строения ксенузид всегда схож: по бокам червеобразного, слабо подразделённого тела отходили пары длинных толстых сосископодобных «ножек», которые благодаря почти сегментированности могли втягиваться или, наоборот, вытягиваться (альтернативное название «*Lobopoda*» буквально переводится как «дольконогие»). Особенно хорошо узнаваемы крючки на кончиках лапок. Некоторые такие коготки, например, *Mongolodus*, долгое время числились конодонтами. Разные представители отличаются количеством и длиной «ног», сложностью развития головы, например, строением хоботка, наличием или отсутствием щупалец и глаз. Очевидно, в кембрии они переживали расцвет, не то что их нынешние потомки онихофоры.

Одни из древнейших ксенузид из Чэнцзяна – двухсантиметровые *Microdictyon sinicum*, одни из самых примитивных, хотя и не самые ранние – *Ovatiovermis cribratus* из Бёрджеса. Известно и огромное количество других родственных существ из самых разных мест планеты – *Luolishania*, *Cardiodictyon*, *Mureropodia*, *Paucipodia*, *Antennacanthopodia*, глазастая *Miraluolishania haikouensis* и прочие.

Самые известные ксенузии, без сомнения, – *Aysheaia pedunculata* и *Hallucigenia sparsa* (есть и другие, более древние виды — *H. hongmeia* и *H. fortis* из Китая, но они не столь колоритны). Айшеайя, несмотря на позднюю датировку, наиболее примитивна и одновременно максимально похожа на современных онихофор. Вероятно, от подобных ей существ и возникли все остальные ксенузии, онихофоры, тихоходки и членистоногие.

Название галлюцигении говорит само за себя. Её вытянутое пятисантиметровое червеобразное тело с одной стороны заканчивалось довольно тяжёлой головой с вроде бы глазами, из тонкой шеи в стороны тянулись три пары щупалец, на животе было семь пар толстых недоножек с фирменными коготками, а на спине – тоже семь пар очень длинных шипов. Эти пики при большом увеличении чрезвычайно красивы, так как покрыты мельчайшим чешуйчатым узором; между прочим, такие щетинки давно были известны как конодонты *Rhombocorniculum*. Примечательно, что от ранних китайских видов к позднему канадскому длина шипов росла, стало быть – была надобность, хищники тоже хотели кушать.

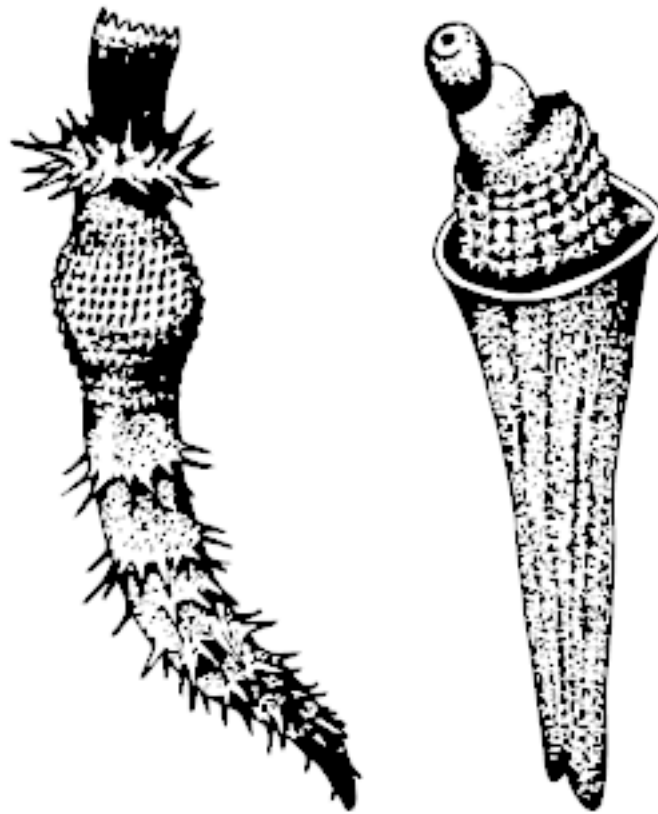
Работа над ошибками

В первом исследовании спинные шипы были приняты за ходульные негнущиеся конечности, а настоящие «ноги» были ошибочно опознаны как непарные выросты на спине. На отпечатке-то верх и низ не указаны! Лишь разглядывание в микроскоп коготков на лапках позволило установить истину и сориентировать зверюшку как положено.

Ещё одна важная ксенузия – *Diania cactiformis* из китайского Хайкоу. Десять пар её недоног были покрыты множеством коротких шипов и при этом заметно толще тонкого тела, так что всё животное походило на ветку араукарии. Самое же важное, что при общем плане строения, как у всех ксенузий, и тело, и «ноги» диании были отчётливо членистыми, так что это существо лучшим образом подходит на роль общего предка всех членистоногих. Правда, подкачала «голова» диании – безглазый сегментированный баклажан. Другое дело – якутский *Siberion lenaicus* из Синьцзяна, имевший огромную растопыренную переднюю пару «ног», усаженную здоровенными шипами – отличную основу для «рук» керигмачелы; похож на него и более древний *Megadictyon* из Гренландии и Китая.

Совершенно другую специализацию имел китайский *Facivermis yunnanicus*, «ноги» которого превратились в пять пар перистых щупалец на переднем конце очень длинного тонкого тела, благодаря чему изначально он был принят за многощетинкового червя.

Возможно, ксенузии, перешедшие к роющему образу жизни, окончательно потеряли свои «ноги» и стали приапулидами, те, что стали активно плавать и клацать передними зубастыми ногочелюстями, превратились в аномалокарид, вышедшие на сушу и лучше сохранившие исходный план строения – в онихофор, а зависшие в капельках воды на водорослях и мхах – в тихоходок.



Fieldia lanceolata, Selkirkia columbia

Приапулид *Priapula* (или *Priapulida*) иногда называют головохоботными. Эти толстые морщинистые черви живут в U-образных норках, из которых высовывают длинный шипастый хобот. Особенность приапулид в том, что снаружи приапулиды выглядят как радиально-симметричные, тогда как внутреннее строение билатерально. Видимо, примитивной группой приапулид были *Palaeoscolecida*, например, *Palaeoscolex sinensis* и *Cricocosmia jinningensis*. Кембрийские приапулиды крайне многочисленны, но не слишком разнообразны – например, китайские *Palaeopriapulites parvus*, *Protopriapulites haikouensis* и *Paraselkirkia jinningensis*, якутские *Vladipriapulites malakhovi*, *Piloscolex platum* и *Wronascolex lubovae*, австралийская *Shergoldana australiensis*, канадские *Ancalagon minor*, *Fieldia lanceolata*, *Selkirkia columbia*, *Louisella pedunculata* и *Ottoia prolifica*, а также многие-многие другие.

Как вы там, потомки?

Современные приапулиды *Priapula* внешне и по образу жизни чрезвычайно похожи на совсем неродственных им сипункулид *Sipuncula*, эхиурид *Echiura* и кишечнодышащих *Enteropneusta*, что является отличным примером конвергенции. Все они роют норы в песке на дне или в прибойной зоне, откуда высовывают хобот и задний конец. Черви ловят пробегающих мимо животных или пропускают через себя песок, переваривают всё съедобное и выталкивают стерильный грунт наружу. Периодически какой-нибудь турист находит на пляже земляную колбасу, самопроизвольно вылезающую из песка, тут же снимает это на телефон и скорее вешает в интернете с комментариями «Что бы это значило?!». Самые отважные решаются раскопать источник

удивления, с ужасом обнаруживают там огромного червяка и в панике орут дикими голосами. Успех видео гарантирован.

Тихоходки *Tardigrada* – уникальные существа, знаменитые способностью выживать в любых условиях.

Как вы там, потомки?

Тихоходкам нипочём 10 лет высыхания до 1 % воды от нормального, 30 лет пребывания при -20 °С, 8 часов в жидком гелии при -271 °С и некоторое время при -272 °С (это на 1 несчастный градус теплее абсолютного нуля!), 20 месяцев в жидком кислороде при -193 °С, 10 часов при +60–65 °С, 1 час при +100 °С и некоторое время при +151 °С. Они отлично чувствуют себя в атмосфере сероводорода и углекислого газа, при давлении в 6000 атмосфер, переносят облучение в 570 тысяч рентген (выживает половина тихоходок, тогда как для человека смертельны 500–600 рентген). На теневой стороне космической станции в открытом космосе упорные зверюшки продержались 10 дней. И только когда их вывесили не только в открытый космос, но и на солнечную сторону и хорошенько прожарили радиацией, почти-бессмертных существ таки удалось заморить.

Благодаря невероятной живучести тихоходки вездесущи – они живут на морском дне на глубине в 4690 м и на вершинах Альп и Гималаев выше 6000 м, в горячих источниках Японии при 40 °С и подо льдом Шпицбергена и Антарктиды. Большинство известных видов обычно заселяют капельки воды на мху – они до сих пор не знают, что вышли на сушу, ведь для них капля – тот же самый водоём.

Такие сверхспособности не возникают просто так. **Жизнь в кембрии ютилась в воде, а суша представляла собой гольную пустыню – камень, песок, то много воды, то великая сушь.** Наземных растений не было, почвы, соответственно, тоже, а потому земля постоянно размывалась ливнями, песок перемывался, берега непрерывно перестраивались. В этом аду, иногда раскалённом, иногда затапливаемом, могли выжить только суперсущества. И тихоходкам не оставалось ничего другого, как выработать невероятную жизнестойкость. Конечно, у всего есть и обратная сторона. Обмен веществ у тихоходок крайне низок, неспроста они носят своё название. Древнейшая тихоходка (к сожалению, безымянная) найдена в среднекембрийском местонахождении Куонамка в Якутии – и внешне она уже ничуть не отличалась от современных потомков (впрочем, есть версия, что это была личинка какой-то ксенузии). Как часто бывает в эволюции, идеальное приспособление к среде делает ненужной последующую эволюцию. Парадоксальным образом тихоходки, освоившие жизнь в максимальной нестабильности условий, нашли в этом свою стабильность. Впрочем, есть альтернативный взгляд, согласно которому именно какие-то тихоходки стали предками членистоногих, а ныне живущие представляют просто застрявших в развитии живых ископаемых.

* * *

Отдельная странная группа тварей иногда объединяется в класс *Dinocaridida*, отряд *Radiodonta* и даже общий подотряд *Anomalocarida*, хотя и один отряд на всех кажется слишком тесным, не говоря о подотряде.

Наиболее примитивно была устроена раннекембрийская *Kerygmachela kierkegaardi* из Сириус Пассет. Её тело характерно для динокаридид: плоское, с лопастями по бокам, не очевидно подразделённое рядами бугорков и поперечных морщинок, так что трудно сказать, сегментировано оно или нет; снизу у неё торчали коротенькие конические парные «ножки» (впро-

чем, их назначение неведомо). Была, конечно, и специфика: вместо хвостовых лопастей, типичных для более поздних представителей группы, тянулся длиннющий несегментированный хвост-ость (изначально реконструированный как два длиннющих сегментированных хвоста-церки), а спереди по бокам не отделённой от тела головы растопыривались две огромные толстые «руки» с шипами, на конце становящимися длинными антеннами. Керигмачела имела вытянутые по сторонам головы глаза, собранные из множества простых глазков, но ещё не вполне фасеточные. Такая тварь достигала в длину 17,5 см и была, видимо, хищником.

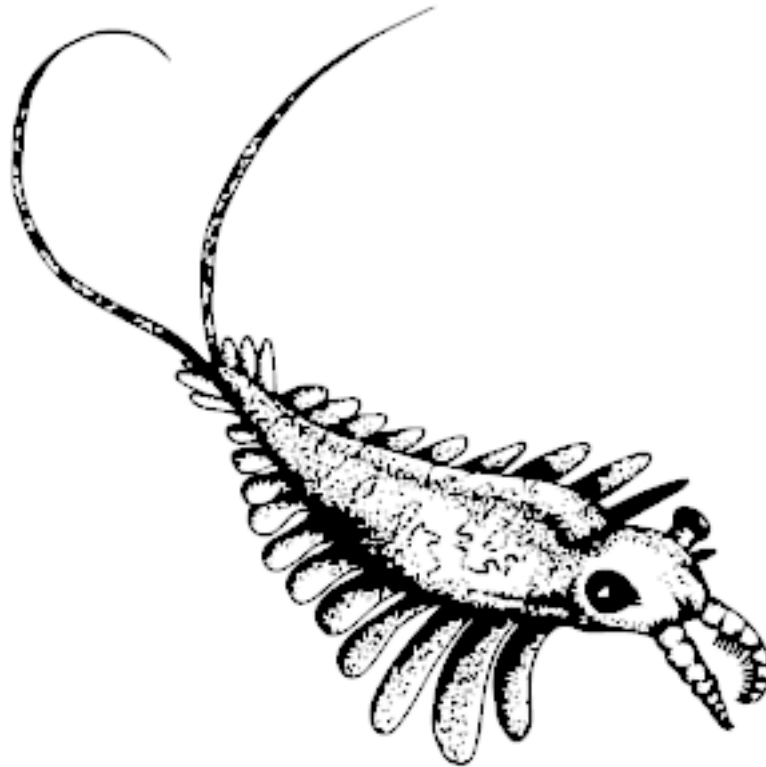
Особо безумно выглядела *Opabinia regalis* – шестисантиметровая сегментированная «креветка» с широкими ребристыми лопастями по бокам, перистым «хвостиком» сзади, пятью глазами-пупочками-на-ножках сверху головы (неизвестно точно – фасеточными или нет) и, в довершение картины, длинным гибким хоботом с расположенной на конце не то зубчатой клешней, не то двумя пучками щупалец; никаких других придатков на голове – длинных щупалец, антенн или челюстей – не было. Непарность глаз и хобота как-то плохо вписывается в концепцию билатеральности. Предполагалось даже, что хобот опабинии образовался из слившихся правого и левого ротовых придатков, но нет – он правда исходно был единым, причём подгибался под голову и засовывал еду в расположенный внизу рот, прямо как у слона.

Работа над ошибками

Споры вызвало и строение боковых придатков тела опабинии. Согласно первой реконструкции, выше лежали ребристые лопасти, вероятно, жабры, а под ними – широкие гладкие плавательные. Во второй версии выше располагались широкие ребристые лопасти, а снизу – конические «телескопические» лапки, как у онихофор и тихоходок. В третьей остались только широкие ребристые лопасти, а нижние треугольные стали выступами кишечника.

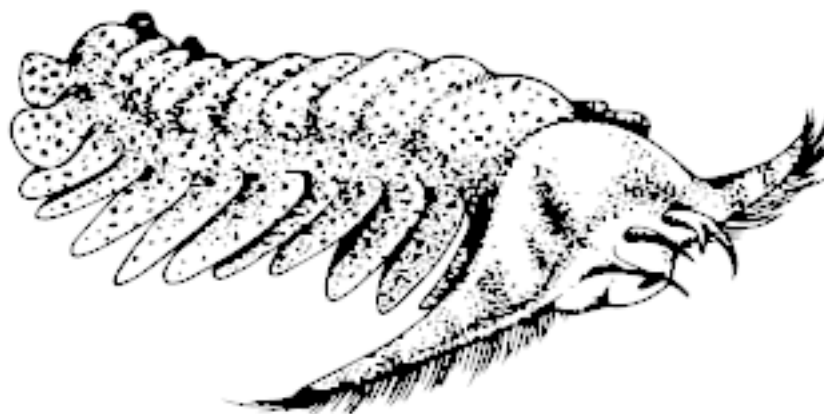
Потенциальным родственником опабинии может быть *Alalcomenaeus cambricus*, тоже имевший лопасти по бокам, два больших глаза по сторонам головы и три маленьких по центру, не обладавший антеннами или щупальцами и достоверными ногами.

С большой вероятностью, потомками и ближайшими родственниками керигмачелы и опабинии были Anomalocarididae и очень похожие на них существа. Они тоже были плоскими, с полусегментированным телом, покрытым хитиновыми пластинками, с парными фасеточными глазами на стебельках, со ртом на нижней стороне головы, окружённым диском с пластинчатыми «зубами», рядом с которым крючками загибались членистые ротовые придатки, усаженные шипами. Некоторые аномалокариды были вполне приличных размеров – *Anomalocaris canadensis* и *Peytoia nathorsti* достигали метра длины, так что они претендуют на роль самых злых хищников своего времени; размеры некоторых ротовых дисков из Чэнцзяна позволили предположить даже двухметровую длину! Известны находки среднекембрийских трилобитов, от которых откушены части, причём размер рта хищника и следы «зубов» максимально подходят к ротовому аппарату аномалокарисов. Обнаружены и очень большие копролиты с остатками трилобитов, а производителями копролитов такого размера, опять же, могли быть только аномалокарисы. С другой стороны, покровы аномалокаридов не были минерализованы, челюсти были не очень твёрды, тогда как трилобиты имели весьма прочный панцирь. Возникает законный вопрос: а могли ли аномалокарисы вообще прокусить кого-то? Чего у аномалокаридов было не отнять, так это размеров и скорости. Возможно, эти преимущества и позволяли им занимать главенствующую роль в раннем и среднем кембрии. Правда, уже в позднем кембрии они стали довольно редки, но протянули вплоть до девона, когда были окончательно побеждены и изведены рыбами.



Amplectobelua

Известно довольно много аномалокаридид и родственных им существ. Самые древние – *Cassubia infercambriensis* – бороздили раннекембрийские моря Польши, наиболее известные и самые большие *Anomalocaris* и *Peytoia* найдены по всему миру – в Китае, Польше, Канаде. Два вида *Amplectobelua* из Китая и Бёрджеса имели особо шипастые ротовые придатки, а *Hurdia victoria* – мощный головной щит. *Pambdelurion whittingtoni* из Сириус Пассет обладал «ногами», подобными онихофоровым, а *Parapeytoia yunnanensis* и *Cucumericrus decoratus* из Чэнцзяна – даже вполне членистыми почти ногами по краям боковых лопастей, уже очень похожими на ноги членистоногих; ротовые придатки парапейтои к тому же были вооружены длинными загнутыми на конце подобиями рачьих клешней. Те же ротовые придатки у *Tamisiocaris borealis* были покрыты многочисленными длинными щетинками для фильтрации воды, так что тамисиокарис выступал таким кембрийским китом.



Pambdelurion whittingtoni

Как обычно, мозаика признаков даёт повод для рассуждений: иногда аномалокариды рассматривают как примитивных членистоногих, но это далеко не факт; согласно альтернативному мнению, они гораздо ближе к тихоходкам.

Работа над ошибками

Сама история открытия аномалокаридов – сплошной палеонтологический детектив. Первыми под названием *Anamalocaris canadensis* были описаны ротовые придатки, которые были приняты за заднюю часть креветки. Кольцевой рот с пластинками был определен как медузоид «*Peytoia nathorsti*», а тело – как то ли губка, то ли голотурия «*Laggania cambria*». В последующем, по мере обнаружения новых отпечатков, головоломка потихоньку собиралась, пока все эти «креветки», «медузы» и «губки» не оказались разными частями одного существа; правда, потом роды *Anamalocaris* и *Peytoia* всё же были признаны самостоятельными, но они очень похожи друг на друга.

Подобные проблемы сопровождали и открытие *Hurdia victoria*: разные части описывались как фрагменты медуз, голотурий, разных членистоногих и аномалокарида, пока не выяснилось, что всё это – элементы одного организма.

* * *

Членистоногие Arthropoda появляются в палеонтологической летописи вдруг, внезапно, причём сразу в оптовых количествах. В Чэнцзяне это, например, *Naraoia*, *Leanchoilia* и огромное количество других, в Сириус Пассет – трилобитоподобная *Campanamuta mantoniae* и полуметровая *Kiisortoqia soperi*. Средний кембрий тоже знаменит изобилием нестандартных примитивных членистоногих, их описаны многие десятки: креветкоподобная *Yohoia tenuis* с двумя коленчатыми четырёхпальными «руками» спереди и, горизонтальным треугольным плавником сзади, прикрытые двойным панцирем *Waptia fieldensis* и *Plenocaris plena*, *Odaraia alata* с большими глазами на стебельках, двойным панцирем и тремя лопастями на «хвосте», огромные по среднекембрийским меркам двенадцатисантиметровая *Sidneyia* и девятнадцатисантиметровая расплюснутая *Helmetia expansa* – вероятный предок хелицероидов, совсем уж несуразные рогатые шведские циклопы *Cambropachycope clarksoni* и *Goticaris longispinosa* с ногами-вёслами (в Швеции и положено быть всяким троллям). *Burgessia bella* была похожа на щитня

с тонким «хвостом», *Molaria spinifera* – на мокрицу с длинным непарным членистым «хвостиком», хелицеровый *Sanctacaris uncata* – на мокрицу с коротким квадратным плоским «хвостиком», *Habelia optata* была покрыта пупырчатым выпуклым панцирем и тоже заканчивалась «хвостиком», но сделанным из двух шипастых отростков, соединённых вместе. Целый класс *Thylacosephala* и его родственники – *Zhenghecaris*, *Isoxys*, *Tuzoia* – запаковались в овальные раковинки, из-под которых зыркали пучеглазыми гляделками и высовывали маленькие ножки.



Helmetia expansa

Разобраться в этом изобилии нелегко. Существует множество альтернативных схем, предполагающих родство тех или иных групп. На роль примитивнейшего членистоногого претендуют китайские *Fuxianhuia protensa*, *Chengjiangocaris longiformis* и *Shankouia zhenghei* – похожие на мокрицу многоногие твари без каких-то особенных специализаций, но с сердцем, «переднеспинкой», прикрытой крупным щитом, подобием головы и, самое главное, мозгом, совмещающим черты мозга ракообразных, многоножек и насекомых. В среднем кембрии Бёрджеса *Tokummia kataleptis* представляет следующий уровень усложнения: с двойным панцирем на спине, клешнями спереди, переделанными в пластинчатые жабры задними ногами, а самое главное – верхними и нижними челюстями, сделанными из передних конечностей.

По крайней мере часть кембрийских членистоногих довольно уверенно опознаются как ракообразные, например *Canadaspis*, несколько тысяч образцов которого найдены в Китае и Канаде; шведские позднекембрийские *Agnostus pisiformis* и *Martinsonia elongata* уже совсем креветки креветками. Тогда же появляются такие странные ракообразные, как пятиустки *Pentastomida* – *Heymonsicambria* и *Haffnericambria* из Швеции.

Как вы там, потомки?

Современные ракообразные Crustacea – чрезвычайно разнообразная группа, а потому часто рассматриваются как подтип с несколькими классами. По числу видов ракообразные сильно уступают насекомым, зато намного

интереснее морфологически. Особенно удались им вариации конечностей, из которых, оказывается, можно сделать челюсти, ногочелюсти, клешни, ноги, плавники, фильтровальные сеточки и даже жабры.

Современные пятиустки больше похожи на червей, а не раков, паразитируют в дыхательных путях рептилий, птиц и млекопитающих, причём ещё и со сменой хозяев. На ком могли жить кембрийские пятиустки – большой вопрос, так как позвоночных и их дыхательных систем ещё и в помине не было.

Одно из самых колоритных и при том хорошо изученных существ, представленных в Бёрджесе тысячами отпечатков, – *Marrella splendens*, вместе с несколькими родственниками составляющая особый класс *Marrellomorpha*. Маррелла больше всего похожа на скелет двухсантиметрового трилобита – тонкое тело с торчащими по бокам тонкими ножками, с длинными усами на голове и двумя парами изогнутых назад «рогов». Покровы марреллы представляли собой дифракционную решётку, благодаря которой зверюшка переливались всеми цветами радуги. Вероятно, маррелла действительно родственна трилобитам.

Трилобиты *Trilobita* – самые известные существа палеозоя, желанные в коллекции каждого любителя окаменелостей. Их известно от 15 до 50 тысяч видов, так что на планете нет ни одного человека, который бы знал их всех! **Изучение трилобитов – отдельная наука, ими можно заниматься всю жизнь и всё равно каждый день удивляться.**

В самом начале кембрия трилобиты неизвестны, но, как уже упоминалось, ещё в конце докембрия жила *Parvancorina* – вероятный предок трилобитов; далее следует прогрессивная линия раннекембрийских мягкотелых родов *Primicaris* и *Skania* – *Naraoia* – *Kuamaia* – *Redlichia*, и вот в атдабанском веке Якутии мы встречаем уже древнейшего настоящего трилобита *Profallotaspis jakutensis*. Как часто бывает, не обошлось и без «живых ископаемых»: в следующем ботомском веке той же Якутии обнаруживается *Phytophilaspis pergamena*, который вполне мог бы быть предком трилобитов, если бы не жил позже появления этих животных; в Китае подобным пережитком была *Cindarella eucala*.

Трилобиты уникальны тем, что при едином плане строения (головной щит цефалон с глазами и усиками – членистое тело торакс с утолщением рахисом в центре, выростами плеврами по бокам и ножками снизу – задний щит пигидий) дали фантастическое разнообразие форм. Каждый элемент мог меняться тысячами способов, что сделало трилобитов универсалами – донными и планктонными, хищниками и пылесосами, карликами и гигантами. Первые трилобиты в большинстве были самыми крупными донными хищниками и в раннем и среднем кембрии занимали в этой нише доминирующее положение.

Один из самых стандартных и известных кембрийских трилобитов – *Olenoides*, в целом похожа на него *Damesella paronai*, очень большими размерами выделялись *Acadoparadoxides briareus* – до 45 см – и *Paradoxides davidis* – до 37 см (а названием – *Paradoxides paradoxissimus*), *Bristolia bristolensis* замечательна двумя парами длинных шипов, направленных назад.

Как минимум к концу кембрия некоторые трилобиты развили оригинальные адаптации. Один из самых разнообразных и многочисленных родов *Olenus*, видимо, вступил в симбиоз с серобактериями. Оленусы жили на дне, где над мутным илом было немного кислорода, а под илом – уже совсем не было. В таких пограничных условиях и трилобиты могли дышать, и серные бактерии заниматься анаэробным хемосинтезом. Тело оленусов неспроста вытянулось: больше сегментов – больше бактерий на дыхательных придатках. Зато в воде с огромным содержанием серы и мизерным содержанием кислорода совсем нет конкурентов и хищников; потому и обнаруживаются оленусы в составе «монокультуры» – фауны из одного вида, в полном видовом одиночестве, зато большими дружными компаниями. Поэтому же они имели очень тонкие панцири – в гиблом болоте оленусов защищаться было не от кого.

Показательно распределение видов трилобитов. Кембрийский океан был холодным в глубине, но тёплым у берега; глубоководные трилобиты без проблем ползали по дну от Китая до Северной Америки, а потому представлены одинаковыми родами и даже видами в крайне удалённых местах, теплолюбивые же мелководные резко отличаются, так как были ограничены в распространении небольшими эндемичными участками.

Одно из главных подразделений членистоногих – подтип хелицерообразные *Chelicerata*. Сейчас к ним относятся классы: паукообразные *Arachnida*, мечехвосты *Merostomata* и морские пауки *Ruspogonida*, из которых успеха достигли лишь первые. В прошлом же группа была гораздо разнообразнее и имела шанс захватить планету.

Маленькая тонкость

Общими легко узнаваемыми чертами всех хелицерообразных является отсутствие усиков-антенн, наличие клешнеобразных первых конечностей – хелицер и хватательных вторых – педипальп, разделение тела на головогрудь просому, часто прикрытую крупным головным щитом, и брюшко опистосому, задний конец которой прикрыт ещё одним щитом; тело часто кончается специальным шипообразным сегментом.

В начале кембрия, в атдабанском веке шведский *Paleomerus hamiltoni* и польский *P. makowskii* своим овальным членистым телом с несколько увеличенными головным и хвостовым щитами напоминали одновременно и трилобитов, и мечехвостов, и ракоскорпионов; важно, что у них уже были фасеточные глаза. В конце кембрия известен их ближайший родственник *Strabops thacheri* и более явный родственник мечехвостов – продвинутый *Aglaspis spinifer*, похожий на трилобита с шипом вместо хвоста.

* * *

Конец кембрия, как положено, ознаменовался веянием перемен: появились головоногие моллюски наутилоидеи *Nautiloidea*, в том числе *Plectronoceras*, *Hunuanoceras*, *Paleoceras* и другие их родичи. Это были ещё совсем маленькие животные, но они были вестниками новой жизни: мчавшиеся, как реактивные пули, в толще воды, они превосходили всех ползающих и колыхавшихся кембрийских тварей, а своим острым клювиком они грозили не только мягкотелым тушкам, но и прочным панцирям. Пахнуло ордовиком...

А где же люди? Первые хордовые

Великое событие кембрия – возникновение вторичноротых и, более того, хордовых животных.

Как известно, билатеральные существа по эмбриологическим данным довольно чётко разделяются на первично- и вторичноротых. Главное их различие – порядок формирования двух концов пищеварительной трубки: у первичноротых на стадии гастрюлы сначала впячивается blastopore-рот, а потом открывается анальное отверстие, у вторичноротых – наоборот, сначала анус (причём первоначальный blastopore успевает закрыться, а анус открывается заново примерно там же), а потом – рот. На протяжении двухсот лет зоологи, эмбриологи и анатомы спорили, что бы это значило: является ли человеческая голова аналогом мушиной задницы или головы одинаковы, просто дело в порядке открывания отверстий. Окончательное решение пришло с открытием и изучением *Hox*-генов (или гомеозисных), которые запускают формирование передне-задней сегментации.

Hox-генов около десятка, причём часто они располагаются на хромосоме по порядку друг за другом. Первые *Hox*-гены и у людей, и у мух активируют другие группы генов, которые в итоге приводят к образованию головы, следующие – середины тела, последние – заднего

конца. Были даже проведены эффектные эксперименты по пересадке *Hox*-генов от мух мышам и наоборот: несмотря на грандиозное время расхождения эволюционных ветвей, *Hox*-гены оказались настолько стабильны, что работоспособны при работе в столь отличных чужих организмах. При этом мышцы с мушинными генами развивались как надо, с мышинными головами, а мухи с мышинными генами – с мушинными головами. Дело в том, что гены конкретного строения головы – глаз, челюстей, мозга – это уже не *Hox*-гены, а другие, возникшие позже. Получается, что общий предок не имел деталей строения головы, так что головной конец у первично- и вторичноротых гомологичен (то есть имеет единое эволюционное и эмбриональное происхождение и генетическое обеспечение как раз *Hox*-генами), а глаза, челюсти и прочее – аналогичны (то есть возникли независимо из разных закладок разными путями в силу схожих потребностей и обеспечиваются разными генами).

Как обычно, существуют довольно многочисленные отклонения и исключения. Так, современная улитка живородка *Viviparus* неожиданно вторичноротая, хотя все моллюски образцовые первичноротые; щетинкочелюстные *Chaetognatha* и волосатики *Nematomorpha* имеют вторичноротый эмбриогенез, но первичноротую анатомию. Для некоторых кольчатых червей, моллюсков, членистоногих и онихофор типична амфистомия, когда исходный единый бластопор вытягивается и разделяется на два отверстия, подобно тому, что предполагается у древнейших предков. У некоторых онихофор и рот, и анус закладываются независимо впереди от бластопора, у немертин тоже независимо, но рот – впереди, а анус – позади от бластопора.

Другое важное отличие – относительное положение в теле пищеварительной и нервной систем: у первичноротых нервные тяжи с ганглиями обычно более-менее парные и идут под кишечником, по брюшной стороне, а у вторичноротых хордовых нервная трубка следует над пищеварительной трубкой по спинной стороне. Перевернуты и другие органы: направление тока крови по сосудам, сердце, печень, желток у зародышей, места активации специфических регуляторных белков. Как и с *Hox*-генами, проводились эксперименты по пересадке генов, определяющих формирование верха и низа у дрозофил («спинной» *dpp* и «брюшной» *sog*) и лягушек (*chd* и *bmp-4*, соответственно): спинные лягушачьи запускают у мухи образование живота, а брюшные – спины.

Из более специфических отличий нельзя не упомянуть спиральное дробление зиготы и формирование целома из расщепления мезодермы у первичноротых и радиальное дробление и формирование целома из выпячиваний кишечника у вторичноротых.

Есть множество вариантов объяснения явной перевернутости вторичноротых.

Самый распространённый гласит, что предки хордовых в некоторый момент перекувырнулись кверху ногами, то есть мы – перевернутые червяки. Вообще-то, плавание на спине – довольно обычное дело для животных, питающихся чем-то болтающимся по поверхности воды, достаточно вспомнить клопов-гладышей, щитней, рачков *Scapholeberis* и улиток *Janthina*. Если хордовые действительно перевернулись, пара нервных тяжей сблизилась и слилась в трубку. Переворот могли осуществить и донные животные, перешедшие от фильтрации воды растопыренными щупальцами к собиранию пищи с почвы; использовавшийся для ползания членистый хвост мог в итоге превратиться в хвостовой плавник с метамерными мышцами. Между прочим, в почву ланцетники закапываются именно «кверху ногами», то есть нервной трубкой вниз и хордой вверх. Строго говоря, кто вообще определил, где у ланцетника верх, а где низ? Что важнее – положение при плавании или при сидении в грунте?

Другой возможный сценарий – поворот на бок, что типично для донных животных; у таких приуставших и прилгших отдохнуть тварей один нервный тяж исчез, а другой несколько сместился и превратился в нервную трубку. В пользу этой версии приводится заметная асимметрия головного конца личинки ланцетника: сначала по центру брюшной стороны формируется левый ряд жаберных отверстий, который съезжает на правую сторону, потом переползает обратно на среднюю линию нижней стороны, а справа образуются маленькие пра-

вые отверстия, затем те и другие занимают болееменее симметричное положение; часть при этом ещё и зарастает; ротовое отверстие формируется слева, а потом переползает на середину; слева впереди обычных парных появляется непарный нефридий Гатчека – дополнительный элемент выделительной системы. Правда, есть другое объяснение этой катавасии: личинка ланцетника просто очень мала, так что места сразу на два ряда жаберных отверстий и нефридиев не хватает, вот и образуются они по очереди. Странно перекошена не только личинка. Название одного из трёх родов ланцетников *Asymmetron* говорит само за себя: рот у него расположен слева, половые железы есть только справа, а плавниковые складки с двух сторон заканчиваются неодинаково.

Возможно также, наши предки – странные иглокожиехордовые *Calcichordata* (или *Stylophora*) – в некоторый момент закрепились на дне тонкой ножкой, так что тело оказалось в вертикальном положении, а потом прилегли на правый бок (все их потомки называются «праволежащими» *Dexiothetica*) и стали резко асимметричны – это иглокожие *Cornuta* (образцами которых приводятся *Cothurnocystis* и *Ceratocystis*), напоминанием о чём служат помянутые следы в развитии ланцетника. Стебелёк стал хвостом, используемым сначала для ползания, а потом и для плавания. После перехода к активной жизни у иглокожих *Mitrata* (например, *Lagynocystis* и *Mitrocystites*) большей частью восстановилась и симметрия. Моделью сидячей стадии служат современные крыложаберные и ископаемый *Herpetogaster*. Эта версия выглядит заманчивой, но имеет много минусов; в частности, в ней предполагается изначальное наличие и последующее исчезновение наружного панциря, а большинство «переходных» форм датируются ордовиком, когда давным-давно существовали не только хордовые, но и полноценные рыбы. Скорее всё же все эти и многие другие чудные иглокожие эволюционировали независимо и параллельно.

Согласно следующей версии, общие предки первично- и вторичноротых никуда не переворачивались и вообще не имели сконцентрированной нервной системы, а была она сетчатая, как у кишечнополостных. По мере развития у первичноротых нервные тяжи и ганглии сгустились под кишечником, а у хордовых – над ним. Кроме того, у многих первичноротых имеются и брюшные, и спинные нервные тяжи, так что у кого-то вполне могли усилиться и слиться в трубку спинные без всяких сальто-мортале. Современные иглокожие представляют как раз переходный вариант: они вторичноротые, но у них нервные кольца и радиальные нервные тяжи витают вокруг пищеварительной системы, причём трудно сказать – выше или ниже. Кровеносная же система и печень могли сформироваться независимо, а потому в разных местах. Впрочем, версия переворота всё же выглядит лучше объясняющей весь набор фактов.

Как бы то ни было, хордовые имеют несколько специфических особенностей, из которых наиболее важны две с половиной: хорда, трубчатая нервная система и замкнутая кровеносная система (это идёт за половинку, так как у кольчатых червей она тоже замкнутая).

Хорда – плотный тяж, тянущийся внутри тела. Сама по себе хорда бывает разной: у ланцетника она состоит из крупных дисковидных клеток с большими вакуолями и мышечными перегородками, у бесчелюстных рыбообразных, примитивных рыб и даже некоторых амфибий и рептилий – из многочисленных мелких клеток с вакуолями без мышечных волокон, у нормальных хордовых она формируется только в эмбриональном состоянии, а во взрослом редуцируется до студенистых тел между позвонками или внутри межпозвоночных дисков.

Аналоги хорды, вероятно, формировались неоднократно и параллельно у разных животных из продольных мышечных тяжей. Подобные структуры найдены у кольчатых червей, моллюсков, немертин, циклиофор, киноринхов и онихофор. Пришлось даже вводить деление аксохорда первичноротых и нотохорда у вторичноротых животных. Получается, что некая «протохорда» имела у общего предка большинства маломальски развитых билатеральных животных, только у большинства она скорее исчезла, а у хордовых усилилась и развилась. В этом смысле мы – хордовые – оказываемся примитивнее каких-нибудь насекомых.

Хорда выполняет роль эндоскелета и служит точкой опоры для мышц. У беспозвоночных обычно развит экзоскелет – разного рода раковины и панцири. Они прочны и надёжны, но создают массу проблем. Во-первых, наружный жёсткий покров очень тяжёл, тем более при увеличении размера тела он должен расти и в толщину (сравните прочность маленького клочка бумаги – его можно держать пинцетом за краешек, и он не будет сгибаться, – и огромного листа бумаги той же толщины – такой не удержишь и двумя руками, он будет обвисать под собственным весом). Не странно, что самые крупные моллюски – тридакны *Tridacna gigas* – с раковиной длиной 1,2 метра уже весят 200 кг и совершенно неподвижны; самые большие членистоногие – японские крабы *Macrocheira kaempferi* и американские омары *Homarus americanus* весят до 20 кг, а самые большие наземные – пальмовые воры *Birgus latro* – жалких 4 кг, как кошка. Кроме того, наружный панцирь создаёт проблемы для роста: жёсткий покров трудно растягивать. Неспроста многие беспозвоночные линяют, но линька – сложный и опасный процесс, на каждом этапе которого легко помереть: либо старый панцирь нормально не слезет, либо при вылезании из него мягкие ножки запутаются и склеятся или присохнут к какой-нибудь ветке, либо новый покров не засохнет как следует, либо, что чаще всего и происходит, набегут муравьи и сожрут незащитное существо. Причём чем крупнее животное, тем больше проблемы. Ясно, что против этих неприятностей предпринимаются меры: возникают специальные личиночные швы, на время линьки твари прячутся, но принципиально сложности неразрешимы.

Есть ещё один путь – вообще отказаться от твёрдых покровов. Им пошли головоногие моллюски, отказавшиеся от внешней раковины в пользу внутренней, которая у каракатиц ещё хотя бы известковая, а у кальмаров и осьминогов вообще представляет жалкий хрящик, кстати, несколько подобный хорде. И о чудо – гигантские кальмары *Mesonychoteuthis hamiltoni* достигают 3 м длины, а с «руками» – все 10 м и весят 495 кг, *Architeuthis dux* – 2,25 м, с «руками» – 5 м, с ловчими щупальцами – 16,5 м и весят 275 кг.

Некоторые первые хордовые – *Haikouella* и *Yunnanozoon* – имели на поверхности довольно плотную кутикулу. Есть даже версия, что это именно она погрузилась внутрь и стала хордой, то есть последовательность событий была точно такой же, как в случае с кальмарами. При этом внутри тела таких первых хордовых уже есть некий тяж, который в таком случае может быть «прехордой», которая потом исчезла. Впрочем, это только предположения, а отнесение указанных животных к хордовым само по себе сомнительно.

Трубчатая нервная система – вторая особенность хордовых имеет нейроцель – полость внутри, заполненную спинномозговой жидкостью. Это величайшее достижение, давшее нам возможность стать разумными. У большинства беспозвоночных нервные скопления – ганглии – это просто комочки из множества нейронов, снабжаемые кислородом и питательными веществами только снаружи. При увеличении размера ганглия больше определённого предела – и этот предел не так уж велик – внутренние клетки перестают получать питание. Проблему, конечно, можно решить простым увеличением числа ганглиев; например, немертина *Lineus longissimus* может иметь длину 60 м (а это, на всякий случай, вдвое больше синего кита!), но общая масса нервной ткани даже в этом случае ничтожно мала, тем более что все ганглии выполняют одинаковую функцию. Ещё можно усложнить поверхность, создать, например, грибовидные тела и протянуть сквозь мозг дыхательные трахеи, как это сделано у насекомых, да к тому же расположить в разных сегментах разные типы ганглиев. Но и это полумеры, принципиально не решающие задачу. Совсем другое дело – трубка. Питание её стенок идёт как снаружи – через окружающие мозг капилляры, так и изнутри – через спинномозговую жидкость. А если ещё переднюю часть расширить в мозговые пузыри с раздутыми производными нейроцели – желудочками, а поверхность сложить складками – бороздами и извилинами, то мозг можно увеличивать практически безгранично – вплоть до полутора – двух килограммов у человека и четырёх – девяти у кашалота и слона. Понятно, что древнейшие хордовые ещё

не прочувствовали всех этих преимуществ, **но и на первых порах даже незначительное увеличение сообразительности давало выигрыш перед туповатыми членистоногими хищниками.**

Кроме прочего, есть существенное различие эмбрионального формирования мозга первично- и вторичноротых: у первых зачаток первичного мозга благополучно развивается, а у нас – редуцируется, а потом возникает новый нервный центр, так что мы мало того что вторичноротые, так ещё и вторичномозговые.

Замкнутая кровеносная система – ещё один важный наворот анатомии хордовых. Правда, его уникальность под сомнением с двух позиций. Во-первых, как уже упоминалось, у кольчатых червей кровеносная система тоже замкнутая, а во-вторых, у ланцетника, строго говоря, она не совсем замкнутая. Ежели смотреть в обычный микроскоп, мы увидим в теле ланцетника полностью замыкающиеся друг на друга трубочки, но секрет в том, что у самых мелких «капилляров» нет специфической эндотелиальной выстилки, так что это вовсе даже и не капилляры, а просто трубкообразные расщепления тканей, через которые течёт кровь; да и у крупных сосудов выстилка не сплошная. Впрочем, это придирки – функционально все трубки составляют замкнутую систему.

Замкнутая кровеносная система позволяет донести кровь именно туда, где она нужна в данный конкретный момент. У нехордовых беспозвоночных питательные вещества и газы доставляются к тканям через жидкость-гемолимфу, заполняющую полость тела. Сердце (у кого оно вообще есть) представляет собой открытую трубу со щелями по бокам, которая просто перебултыхивает эту жидкость. При такой системе усилить обмен веществ можно только по всему организму. Не получится активизировать работу, например, лишь мозга, проигнорировав ноги или печень. Другое дело у хордовых: можно задействовать только те части тела, которые нужны в данный момент (например, у меня сейчас, лежащего на диване и пишущего эти строки – глаза, мозги и пальцы рук работают, тогда как ноги и мышцы спины отдыхают); этим достигается великая экономия энергии. Для фильтратора, большую часть времени проводящего неподвижно в норке, но способного на периодические быстрые рывки-заплывы от опасности, такая способность – самое то.

А вот дыхательная система хордовых оказалась до крайности примитивной. Предки, вероятно, были очень мелкими, а потому им хватало диффузии газа через покровы тела. Когда же хордовые подросли, специальной дыхательной системы у них так и не появилось, газообмен стал осуществляться стенками глотки, то есть пищеварительной системы. Неспроста у современного ланцетника глотка занимает половину тела (хотя у него газообмен идёт в основном через покровы). Конечно, с некоторого момента этой площади тоже оказалось недостаточно, так что стали появляться жаберные карманы – выпячивания стенок глотки. Но закачивать туда воду через рот и выкачивать через него же невыгодно – слишком долго. Хорошо бы соединить карманы с внешней средой прямыми жаберными отверстиями. Весьма вероятно, что наружные отверстия получились из целомодуктов – протоков нефридиев, элементов выделительной системы, которые изначально соединяли полость тела с внешней средой и выбрасывали всякую пакость наружу. Нефридии были парными и располагались в каждом сегменте, рядом с жаберными мешками, отделённые от них лишь тонкой перегородочкой, так что соединиться им оказалось не так уж сложно. Здорово, что промежуточный вариант сохранился у большинства современных кишечнодышащих Enteropneusta, у которых первый целомодукт проходит из целома в первый жаберный карман и оттуда открывается наружу, а следующие карманы уже не соединяются с целомом, зато имеют свои полноценные жаберные отверстия.

* * *

И всё это происходило в кембрии.

Один из лучших вероятных предков вторичноротых – *Saccorhytus coronarius* из китайской провинции Шанси, из фортуновского века, который в российской схеме вообще считается концом венда, а в международной – самым-самым началом кембрия (540–529 млн л. н.). Это мизерное – чуть больше миллиметра – существо больше всего похоже на сморщенную картошку с ртом в виде «квадратного круга», окружённым двумя рядами зубов-пупырышков, с раскиданными там и сям рифлёными конусами с отверстиями. Интересная и важная особенность саккоритуса – несквозная пищеварительная система. Строго говоря, этот признак по определению ставит крест на отнесении саккоритуса ко вторичноротым, но авторы открытия вывернулись, предположив вторичность отсутствия анального отверстия. В этом смысле саккоритус напоминает бескишечных турбеллярий *Xenacoelomorpha* – странных и очень примитивных морских червей, которые генетически близки к вторичноротым, но имеют только ротовое отверстие и замкнутый кишечник, сетчатую нервную систему и не имеют кровеносной, дыхательной и выделительной систем.

Другая столь же загадочная группа – щетинкочелюстные, или морские стрелки *Chaetognatha*.

Как вы там, потомки?

Эти вытянутые зверюшки больше всего похожи на небольших полупрозрачных рыбок, положенных на бок. По сторонам у них выступают «плавники», сзади есть горизонтальный раздвоенный хвостовой плавник, рот вооружён огромными острыми зубищами, причём «челюсти» правая и левая, а не верхняя и нижняя. Интересно, что щетинкочелюстные – массовые животные, они даже могут влиять на численность промысловых рыб, охотясь на их личинок; их анатомия и даже генетика вполне изучены, но их место среди прочих животных до сих пор непонятно. Своеобразие морских стрелок в том, что эмбриологически они вторичноротые, тогда как весь план строения скорее первичноротый; в частности, нервная система находится на брюшной стороне.

Древнейшие предположительные щетинкочелюстные – *Protohertzina anabarica* – жили в немакит-далдынском веке в Якутии, хотя их родство находится под вопросом. Приятно, что в китайских и канадских сланцах найдены отпечатки существ, крайне напоминающих щетинкочелюстных: *Amiskwia sinica* в Маотяньшань, *A. sagittiformis* и *Capinatator praetermissus* в Бёрджес. В отличие от нынешних представителей, кембрийские имели на головном конце два длинных щупальца. А позднекембрийские *Phakelodus tenuis* из Швеции и Польши представлены типичными ротовыми щетинками, неотличимыми от таковых современных морских стрелок.

Гораздо более внятные вторичноротые – иглокожие *Echinodermata*. Эта крайне изменчивая группа замечательна сочетанием очень примитивных и очень специализированных признаков. Например, их личинки вполне билатеральны, а взрослые обычно становятся радиально-симметричными; офиуры к тому же вторично теряют анальное отверстие. Кембрийские предки иглокожих из Чэнцзяна и Хайкоу – *Dianchicystis jianshanensis* и *Vetulocystis catenata* – выделены в группу *Vetulocystida*. Это были круглые создания на толстой ножке, сидевшие на дне. Там же в Китае есть и другие загадочные существа, сначала определённые как голотурии, или морские огурцы – *Eldonia eumorpha* и *Rotadiscus grandis*; представители первого рода *E. ludwigi* найдены и в Синских местонахождениях, и в Бёрджес, а второго – в южной Польше. В нижнем кембрии Ньюфаундленда обнаружен *Stromatocystites walcotti* – древнейший представитель особого класса *Edrioasteroidea* (или *Thecoidea*; в среднем кембрии их становится больше: два вида *Walcottidiscus* в Бёрджес, *Kailidiscus chinensis* в Китае, *Cambraster tastudorum* в Испании и так далее), в нижнем кембрии Испании – *Rhopalocystis mesonesensis* – первый в классе *Eocrinoidea*, похожий на морскую лилию (в Бёрджес есть его родня *Gogia radiata*). В Бёрджес

жила и древнейшая достоверная морская лилия – *Ecmatocrinus brachiatus*. Другие кембрийские иглокожие группы Carpoidea, например *Trochocystis*, имели крайне странную форму и ещё не утратили двустороннюю симметрию. Но хватит причудливых названий – ими можно заполнить много страниц, лучше перейти к другим существам.

Филогенетически близки к иглокожим полухордовые Hemichordata, представленные крыложаберными Pterobranchia и кишечнодышащими Enteropneusta.

Как вы там, потомки?

Крыложаберные – странные колониальные существа, имеющие общий коллагеновый скелет ценоциум, по трубочкам которого на головной подошве ползают зооиды, растопырив ловчий аппарат со щупальцами. Несмотря на несуразный внешний вид и способность почковаться, крыложаберные имеют стомохорд – гомолог хорды, а также жаберные отверстия и спинные нервные стволы, хотя и не нервную трубку.

С середины кембрия известны родственники крыложаберных – граптолиты Graptolithina (иногда они прямо включаются в крыложаберных на правах подкласса). Эти странные колониальные существа были весьма разнообразны: прикрепленные ко дну и свободно-плавающие, в виде тонких ветвящихся прутиков и листов подорожника, с газовым поплавком и без, похожие на обвисшие лопасти вертолёта или ажурную сеточку. Граптолиты предпочитали мелководье с течением и выраженной сезонностью климата; муссоны носили их по всему миру, так что одни и те же виды обнаруживаются на самых разных материках. **С кембрия по карбон граптолиты дали величайшее изобилие форм, а потому являются отличными руководящими ископаемыми.** Самыми древними были представители отряда Dithecoidea, например, *Dithecodendrum* и *Siberiodendrum*.

Как вы там, потомки?

Совсем другой облик имеют кишечнодышащие – червеобразные твари, одиночные, роющие U-образные норы в илу. У них тоже есть стомохорд, но на брюшной стороне ему противолежит пигохорд; по бокам глотки открыты жаберные щели. С другой стороны, кишечнодышащие покрыты мерцательным эпителием, их кровеносная система незамкнута, а нервная система сетчатая, даже без ганглиев, хотя местами сгущается в спинные и брюшные нервные «стволы», причём те и другие соединены поперечными связями, а спинные проявляют тенденцию к слиянию в почти трубку. У некоторых личинка-торнария очень похожа на личинок-аурикулярных иглокожих голотурий. В общем, как-то так должен был выглядеть наш предок в раннем кембрии.

Отдельный вопрос – осуществился ли переворот тела до разделения полухордовых и хордовых или после? Невнятная нервная система первых допускает оба варианта, а концентрация белков BMP («спинных» у первичноротых и «брюшных» у хордовых) свидетельствует скорее о том, что полухордовые вообще никогда не переворачивались. С другой стороны, у них есть специфические белки Nodal, которые регулируют разделение периферической и центральной нервной системы. У первичноротых таких белков нет (хотя что-то подобное обнаружено у кольчатых червей на брюшной стороне, где проходит нервная цепочка), у хордовых они активируются в передне-верхней части тела, где лежит головной мозг, а у полухордовых – в задней, где сеть нейронов сгущается в типа стволы. Из этого можно сделать вывод, что у предков полухордовых центральная нервная система была, но потом рассосалась за ненадобностью.

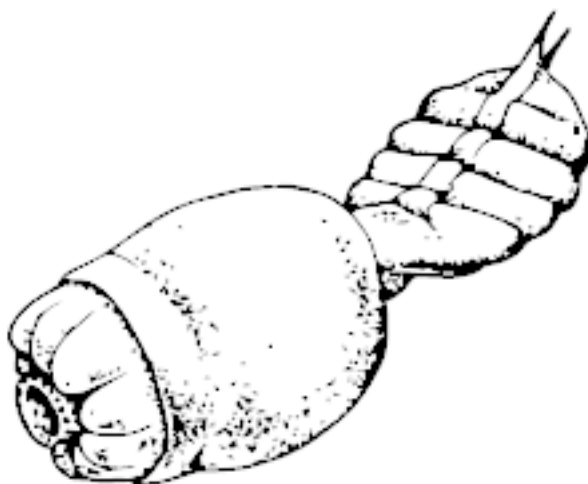
В сланцах Бёрджес сохранились отпечатки *Herpetogaster collinsi*, сегментированного жирного трёхсантиметрового червяка с растопыренными ветвистыми щупальцами, прикрепленного к почве тоненьким стебельком, внешне среднего между крыложаберными и кишечнодышащими, родственником каковых (и иглокожих тоже) он и являлся; *Spartobranchus tenuis* – ещё

один червяк, сочетающий признаки тех и других, но с перевесом в сторону кишечнодышащих. Другое вероятное полухордовое – *Oesia disjuncta*, которое первоначально было описано как многощетинковый червь, но одновременно напоминает и щетинкочелюстных.



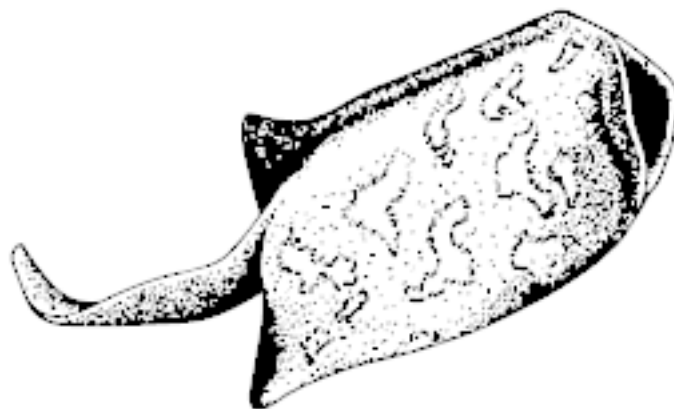
Herpetogaster collinsi

Ещё одна группа нелепых родственников – ветуликолии *Vetulicolia*; возможно, они тоже были полухордовыми, хотя это не окончательный факт. Древнейшие *Vetulicola*, *Didazoon*, *Xidazoon* и *Pomatrum* найдены в нижнем кембрии Китая, а *Banffia* – в Бёрджесе. Передняя часть этих животных представляла собой бочонок или квадратный пакет, покрытый лёгким двустворчатым панцирем, но с жаберными щелями по бокам, а задняя – сегментированную (причём снаружи, что типично для кольчатых червей и членистоногих, но не хордовых) лопасть, служащую, видимо, для гребли, но с кишечником внутри и анальным отверстием на конце. Хорды у них не было, зато на дне глотки имелся эндостиль – желобок с ресничками, типичный для примитивных хордовых. Эти твари были не такими уж мелкими – до 20 см. В среднем кембрии Юты обнаружен другой вариант – *Skeemella clavula*; передний бочонок похож на ранее найденных, но «хвост» оказался чересчур длинным и откровенно похожим на тело членистоногих.



Pomatrum

Промежуточное положение между ветуликолиями, полухордовыми и хордовыми занимают Yunnanozoa (или Yunnanozoonidae, если они не удостоиваются ранга класса, а включаются в какой-то из вышеперечисленных). Самые известные представители – *Yunnanozoon lividum* и *Haikouella jianshanensis* из Чэнцзяна и *Haikouella lanceolata* из Хайкоу. **От них остались тысячи отпечатков фантастической сохранности, но это не спасает палеонтологов от сомнений.** С одной стороны, юннанозоон и хайкоуелла очень похожи на горбатых ланцетников, у них есть жаберные щели с вроде бы жаберными дугами, вроде бы нотохорд и вроде бы спинной нервный ствол. Однако одновременно вроде бы имеется и брюшной нервный ствол, а в строении кожи, мышц, дыхательной, кровеносной и нервной систем при желаниии можно найти уйму отличий от идеала хордовых. При более внимательном рассмотрении наличие хорды и жаберных дуг уже выглядит очень сомнительным, а сегментированная кутикула на спине вообще больше напоминает покровы ветуликолий, тогда как нижняя сторона тела вовсе не разделена на миомеры, как бы должно у хордовых. Вокруг рта кругом расположены довольно приличные «зубы», а передний конец увенчан не то круглыми глазами, не то воротничком, аналогичным таковому у кишечноресничных. В принципе, в такой конфигурации несложно углядеть и черты моллюсков, вероятно, доставшиеся тем и другим от общих ещё вендских предков. Роль юннанозоев в нашей эволюции спорна: одни исследователи считают их первыми позвоночными (только вместо слова «позвоночные» Vertebrata используют термин Crispozoa) и выделяют в группу Procraniata, другие относят их к ветуликолиям или полухордовым.



Banffia

* * *

Весь этот сумасшедший аквариум увенчан настоящими хордовыми Chordata.

Как вы там, потомки?

Самые примитивные представители хордовых – ланцетники *Branchiostoma*, *Epigonichthys* и *Asymmetron* – составляют подтип головохордовых Cephalochordata (или Acrania) с единственным отрядом Amphioxiformes (или Amphioxi). Ланцетники – незамутнённые исходники для всех хордовых, обладают самым лаконичным набором признаков и минимальным количеством специализаций. Хорда, глотка с жаберными щелями, почти замкнутая кровеносная система, нервная трубка, отдельные светочувствительные клетки, печёночный вырост; головы нет (головной конец и голова – не синонимы), головного мозга нет, глаз нет, сердца нет (это надо произносить с надрывом, заламывая руки: «У ланцетника нет сердца!!!»), дыхательной системы нет (жаберные отверстия служат не для дыхания, жабр нет, жаберных дуг нет), скелета нет, черепа нет, конечностей нет. Из оригинальностей – только окружающая жаберные отверстия атриальная полость с отверстием наружу – атриопором, что напоминает мантию моллюсков, а также довольно хитрый ротовой аппарат со щупальцами, парусом (диафрагмой со звездообразным ротовым отверстием между предротовой воронкой и глоткой), эндостилем снизу и наджаберной мерцательной бороздкой сверху. Ланцетник втыкается в землю и фильтрует воду, а если его спугнуть, переплывает подальше и снова втыкается. Довольно долго велись споры: действительно ли ланцетник примитивен, или же он вторично упрощён, а какие-то его предки были вполне даже ничего? Но расшифровка генома расставила всё на свои места: ланцетники правда всегда были такими убогими.

Как ни странно, более продвинуты личиночдохордовые оболочники Urochordata (или Tunicata), включающие асцидий, сальп и аппендикулярий. Асцидии Ascidiacea (или Ascidiae) знамениты разницей в уровнях развития личинок и взрослых особей. Личинки похожи на ланцетника – подвижные, имеют рот, глотку и кишечник (хотя и не питаются), жаберные щели, атриальную полость, хорду (трубка с жидкостью), нервную трубку с мозговым

пузырём (что даже круче, чем у ланцетника, причём полость этой трубки отверстием-невропором открыта в ротовую полость) и глазок справа. А вот взрослые асцидии больше похожи на губок или полипов – сидячие, без хорды, зато с двумя сифонами, нервная трубка рассасывается в нервный ганглий; появляется сердце, но капилляров нет, а кровеносная система незамкнутая, выделительная система представлена почками накопления (то есть токсины не выводятся из организма, а скапливаются внутри), кроме полового размножения возможно почкование.

В Куньмине обнаружены отпечатки *Shankouclava anningense* – древнейших оболочников, очень похожих на асцидий.

Как вы там, потомки?

Сальпы Thaliacea (или Salpae) ещё страннее. Личинки группы бочёночников Doliolida имеют хвост и хорду, но сидят неподвижно в яйце, а у огнетелок Pyrosomida и собственно сальп Salpida их вообще нет. Взрослые же особи подвижны, но с двумя сифонами на концах, а потому двигаются реактивным способом. Вроде бы есть полезные органы – глотка, жаберные отверстия, атриальная полость, желудок, кишка, даже сердце (это куда круче, чем у ланцетника!), но вся прогрессивность хоронится убогим нервным ганглием, незамкнутой кровеносной системой, а особенно – колониальностью и чередованием полового и бесполого размножения. Бесполое особи представляют собой плавающую трубу разного калибра и степени вытянутости (известны огнетелки-пирсомы длиной до 20 м), за которой тянется столон, на общий кишечник которого нанизаны зооиды разного назначения, некоторые из которых отпочковывают самостоятельных половых особей; у огнетелок огромное количество зооидов вогнуто в общий купол-тунику. Когда аквалангисты находят такое чудо, они конечно же тут же снимают его на видео и размещают в интернете с припевами типа «ныряльщики нашли в пучинах инопланетянина!!!» или «открыто неизвестное существо».

И уж совсем запредельно космически выглядят аппендикулярии Appendicularia (или Appendiculariae). По сути своей они являются как бы неотеническими личинками асцидий. Существа эти свободноживущие, но сидят в домике из хитина (вещество, входящее в клеточную стенку грибов и экзоскелет членистоногих), на передней стороне которого есть парные окошечки, затянутые кисеей из застывшей слизи (сетка быстро засоряется, но это не беда – за минуту-другую аппендикулярия строит новый домик), а сзади – выводное отверстие, реактивной струей из которого вся конструкция движется. Сама зверюшка внутри домика помахивает длинным хвостом, растущим снизу и спереди, и гонит воду через ловчую сеть, приделанную сзади. В пищеварительной системе, кроме ротовой полости и глотки, предусмотрены желудок и прямая кишка. Как ни странно, у аппендикулярий есть хорда; нервная трубка с мозговым пузырьком личинки превращается в надглоточный ганглий и нервный ствол с ганглиями у взрослой особи; имеется пара жаберных отверстий, но нет атриальной полости; есть сердце, но кровеносная система открытая; органы выделения отсутствуют; почкования нет, но существа гермафродиты, а чтобы всё было совсем уж безумно, личинки разрывают материнскую особь, которая во время «родов» погибает.

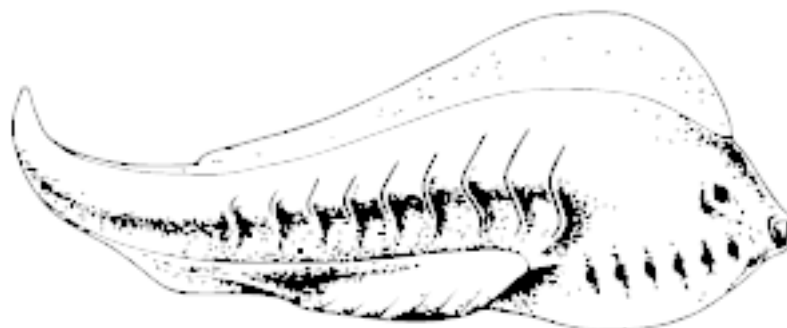
Все эти чудеса говорят только об одном: хорда, трубчатая нервная и замкнутая кровеносная системы, подвижность и сообразительность были в кембрии не такими уж очевидно прогрессивными и выигрышными приобретениями. От всего этого можно было запросто отказаться, вернувшись в безмятежность уровня кишечнополостных или даже растворившись в надёжных объятиях собратьев по колонии. Асцидии пошли по пути Обломова, сальпы воплотили идеал «от каждого по способностям, каждому по потребностям». И только самые примитивные и суетные сделали следующий шаг в нашу сторону.

Наконец, мы встречаемся с нашими непосредственными предками – первыми нормальными хордовыми.

В нижнем кембрии Китая обнаружено довольно много кандидатов на звание «проторыб», более продвинутых, чем ланцетник: одно-трёхсантиметровые, сплюсненные с боков *Cathaymyrus diadexus*, *C. haikoensis*, *Zhongxiniscus intermedius* и *Zhongjianichthys rostratus*.



Zhongjianichthys rostratus



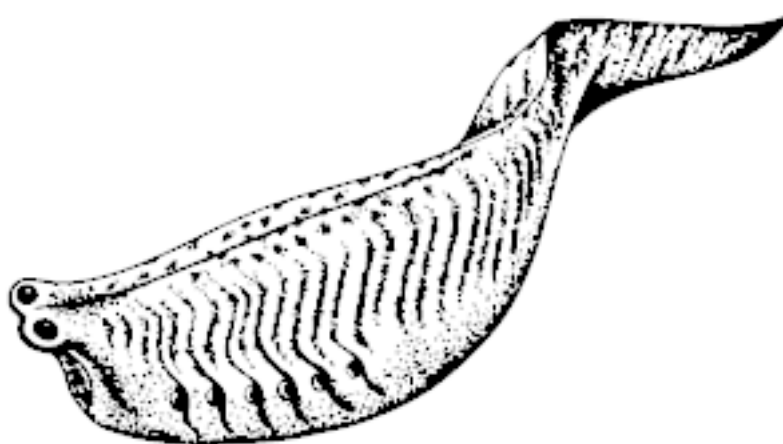
Myllokunmingia fengjiao



Haikouichthys ercaicunensis

Похожие и очень развитые «проторыбы» – китайские *Haikouichthys ercaicunensis* и *Myllokunmingia fengjiao* – истинные Великие Предки. Их тело было укреплено нотохордом, окружённым хрящевыми позвоночными элементами, мышцы были подразделены на миомеры, причём в форме шевронов, W-образно, как у ланцетника и рыб, плавниковая складка на спине и хвосте укреплена хрящевыми лучами, на голове имелись жаберные дуги, большие глаза и даже, вероятно, обонятельные и слуховые капсулы, а в «груди» билось сердце (вряд ли, правда, очень горячее).

В канадском Бёрджесе найдены две подобные «почти рыбы» – *Pikaia gracilens* и *Metaspriggina walcotti*. Пикайя более странная: она имела кутикулу, два щупальца спереди и перистые выросты по бокам головного конца, которые похожи на пароподии многощетинковых червей, но, скорее всего, были наружными жабрами. Плавниковыми лучами, глазами, сердцем, жаберными дугами и даже межжаберными перегородками она не обладала, миомеры были разделены почти ровными линиями. Даже не факт, что у неё были хорда и нервная трубка, а то, что обычно принимается за таковые, может быть гораздо более мощным «дорзальным органом», возможно, запаасающим питательные вещества; тоненькие полосочки под ним, вероятно, всё-таки представляют нервный ствол и нотохорд. Сравнение с более древними, но более продвинутыми китайскими «проторыбами» показывает, что пикайя была специализированной тупиковой версией, альтернативой нашему пути, очевидно, менее удачной.



Metaspriggina walcotti

Метасприггина – следующий Великий Предок – гораздо больше похожа на рыбку, у неё есть не только шевроподобные W-образные миомеры и большие красивые глазки, но и обонятельный орган, и даже зачаток черепа. Её жаберные дуги отдельные, что даже круче, чем у миксин и миног с их жаберной решёткой, а это – первый шаг в сторону обретения челюстей.

* * *

Чего пока не хватало кембрийским хордовым, так это чешуи и зубов. Всякий готов был обидеть беззащитных бедняжек (китайцы и сейчас любят ланцетников в кулинарном смысле, в том числе за то, что их не надо чистить от чешуи, и кость точно не застрянет в горле, так как ни чешуи, ни костей нет), а они не могли ответить как следует. Но дело начало исправляться.

Что появилось раньше – зубы или чешуя, – вопрос философский, так как у древнейших рыбообразных это было примерно одно и то же. Для обменных процессов нужно много фос-

фора, кальция и фтора, а элементы эти дефицитные; когда находишь их источник, надо не зевать, а срочно лопать и запасать в себе, потому что завтра такого счастья может и не стать. Соли этих элементов твёрдые, при некотором количестве они образуют гранулы, которые, если находятся в коже, становятся чешуёй для защиты, если во рту – зубами для нападения, если внутри тела – костями для приложения мышечной силы. Такие зубчики называются конодонтами *Conodonts*. Поскольку остальные части тела были мягкими, то понять, как было устроено целое существо, крайне трудно.

Первые конодонтоподобные зубчики – *Protohertzina anabarica* – известны из самого конца венда – из немакит-далдынского века Алдана в Якутии; *P. unguiformis* – из томмотского века начала кембрия; их и им подобные относят к протоконодонтам, они очень уж напоминают длинные узкие «клыки» щетинкочелюстных. В то же время в той же Якутии существовали совершенно другие – короткие, с широким основанием и острым кончиком – *Fomitchella infundibuliformis* («воронковидная»), в Китае *Yunnanodus doleres* выглядел как шип акации, окружённый пупырышками, а от Западной Европы и Северной Америки (через Якутию и Монголию) до Южного Китая и Австралии жили *Lapworthella*, похожие на рифлёные бычьи рога. Во второй половине раннего кембрия *Rhombocorniculum* из Англии и Якутии имели вид длинных бивней, покрытых ажурной ромбической сеточкой, а *Mongolodus rostriformis* из Монголии – изогнутого когтя. В среднем кембрии появляются вытянутые конусы параконодонты – *Amphigeisina*, *Protohertzina*, *Gapparodus* – и похожие на акулы зубы и подковы истинные зуконодонты – *Westergaardodina*, *Prooneotodus*, *Proconodontus* и прочие. В последующем их становится всё больше и больше, они всё причудливее и причудливее, так что конодонты служат отличными руководящими ископаемыми всего палеозоя. **Парадокс в том, что описаны тысячи вариантов, а кем были владельцы этих «зубов» – неизвестно.** Предполагается, что большая часть конодонтов – действительно зубы хордовых, но явно не все. Уже упоминалось, что конодонтоносители виваксия и одонтогрифус оказались многощетинковым червём и моллюском, *Rhombocorniculum* – шипами галлюцигений, а когтеподобные *Mongolodus* – и правда когтями онихофор.

В начале позднего кембрия появляются настоящие рыбообразные, очевидно, пока бесчелюстные. На что они были похожи, науке пока неизвестно, но в Северной Америке найдены чешуйки, описанные как *Anatolepis heintzi*. Принадлежность анатолеписа именно к рыбам доказывается гистологически. Замечательно, что этот род протянул до среднего ордовика, в это время он известен со Шпицбергена. Судя по однообразию находок, можно предположить, что анатолепис был истинным Великим Предком всех более поздних рыбообразных. Впрочем, другие рыбы чешуйки, не получившие никакого названия, обнаружены в позднекембрийских отложениях долины Георгины в западном Квинсленде в Австралии. Они имеют своё гистологическое своеобразие, так что можно догадываться, что разделение рыб на группы началось ещё в среднем кембрии. Впрочем, крайняя немногочисленность видов говорит сама за себя.

* * *

Как положено любому приличному периоду, кембрий завершился мощным вымиранием. Во второй половине кембрия фиксируется замедление видообразования, а в конце исчезло 42 % видов морских организмов, в основном брахиопод, трилобитов и конодонтов. Мы точно не знаем причин этого коллапса. С одной стороны, резкое похолодание – уже достаточный повод вымерзнуть, появление полярных ледников и понижение уровня океана – тоже веская причина помереть, с другой, не меньший вклад могли внести новые хищники, например, головоногие наутилоидеи. Так или иначе, исчезновение множества прежних властителей океана открыло дорогу новым формам. Наступал ордовик.

* * *

В кембрии мы обрели генеральный план строения своего тела: голова с парой глаз и обонятельными рецепторами спереди-снизу, на спинной стороне – нервная трубка с головным мозгом из пяти мозговых пузырей на переднем конце, опорно-двигательный аппарат из сегментированных мышц, поддерживаемый остовом в центре, на брюшной стороне – пищеварительная трубка, передняя часть которой заодно занимается дыханием; довершает картину замкнутая кровеносная система с сердцем. В общем-то, за вычетом ручек и ножек, кембрийские предки – это уже готовые мы.

Альтернативы

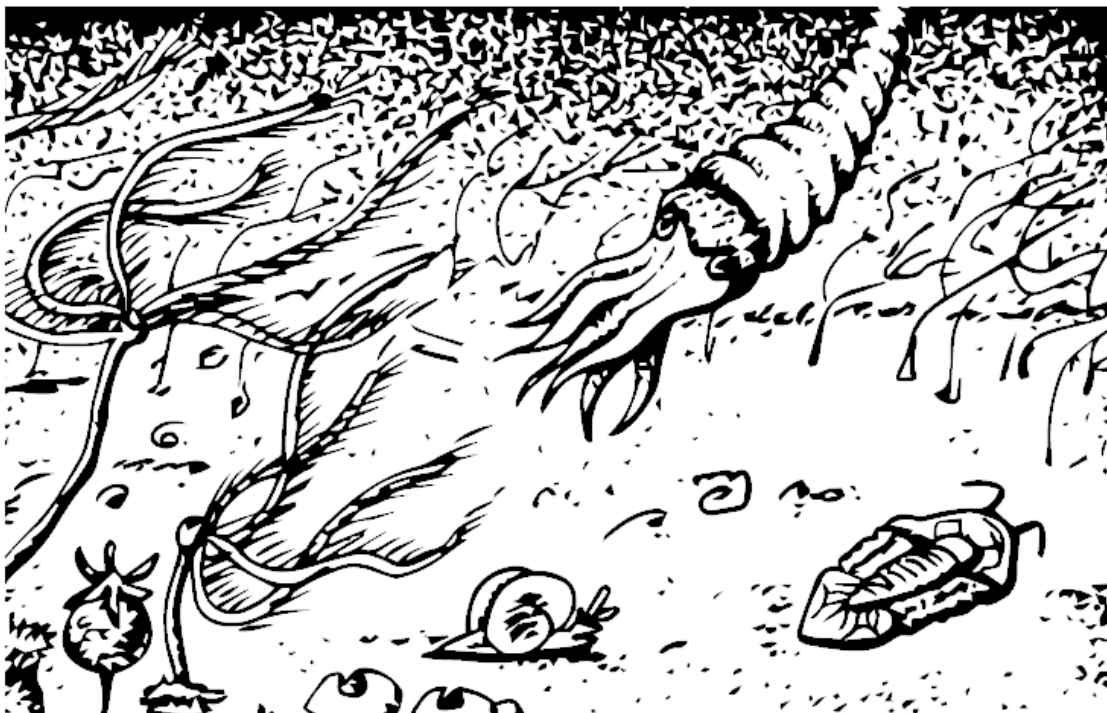
«Кембрийский взрыв» предоставил широчайшие возможности жизни. Огромное количество альтернативных линий наперебой занимали все возможные экологические ниши. Донные и планктонные, фильтраторы и хищники, бронированные и мягкие, умные и водоросли – все они стартовали примерно одновременно и имели условно равные шансы. Самые разнообразные черви могли увеличиться, нарастить нервную систему, вооружиться зубами, ускориться плавниками и стать царями природы. Будущее могло быть за ксенузиями и онихофорами, супер тихоходками и аномалокаридами, трилобитами и наутилоидеями. Каждая из этих и многих других групп имела свои плюсы и преимущества. Бурное изобилие челюстей и ног, коготков и зубов, панцирей и стилей жизни, варящееся в горячем кембрийском океане – тот бульон, из которого неизбежно должны были выйти более совершенные существа. Тем печальнее, что многие из подававших большие надежды быстро достигли идеала и остановились в развитии, застыли, сохранив свой кембрийский облик донныне. Как бы выглядели разумные потомки приапупид или ветуликолий? К чему бы они стремились, какие цели перед собой ставили?

Ордовик

485,4–443,8 миллиона лет назад: *Мир наоборот*

МЕЖДУНАРОДНАЯ И РОССИЙСКАЯ ШКАЛА:

485,4 млн л.н. – ранний ордовик: тремадокский век – 477,7 – флоский век – 470 – средний ордовик: дапинский век – 467,3 – дарривильский век – 458,4 – поздний ордовик: сандбийский век – 453 – катийский век – 445,2 – хирнантский век – 443,8



Ордовик – не очень длинный, но богатый на живых существ период; с другой стороны, какой-то одной, самой впечатляющей и харизматичной, присущей именно ордовику группы как-то не нашлось. На роль таковых могли бы претендовать трилобиты и наутилоидеи, но они существовали и до, и после ордовика. Впрочем, и ордовику есть чем похвастаться.

* * *

География ордовика прямо обратна современной. На Южном полюсе зависла Гондвана, слепленная из Африки, Южной Америки, Австралии и Антарктиды, так что почти строго на полюсе лежали Центральная Африка и Амазония. Вдоль экватора выстроились Северная Америка и кусочки Евразии, так что самыми экваториальными областями оказались Сибирь и полярная Канада с Гренландией. Северная Европа плыла по Южному полушарию на широте нынешней Австралии. На просторах Центральной Азии – Якутии, Тувы, Алтая и монгольской пустыни Гоби – плескалось тёплое тропическое море. Странные времена, странные карты.

Как бы там ни было, материки в очередной раз начали сближаться, а климат, соответственно – резко холодать, так что от кембрийского максимума к концу периода он установился до почти современных значений, лишь на четыре градуса теплее нынешнего. Впрочем, вплоть до середины периода климат был тёплым и влажным, способствовавшим химическому выветриванию и, соответственно, почвообразованию. Впрочем, о наземных экосистемах ордовика мы почти ничего не знаем. Другое дело – моря.

В ордовике произошёл один из самых мощных рывков разнообразия живых организмов за всю историю планеты, число семейств выросло более чем вдвое; при этом большая часть кембрийских форм тоже продолжала успешно существовать. Сопоставимые преобразования случались только в кембрии (но тогда возникли вообще все, с кембрием соревноваться бессмысленно), в юре-меле и кайнозое, но для них у нас намного больше данных.

Из растений в ордовике бурный расцвет переживали красные водоросли Rhodophyta и зелёные ульвофициевые, или сифоновые водоросли Ulvophyceae (или Siphonophyceae), появившиеся ещё как минимум в кембрии. Красные водоросли ордовика, представленные древней группой Solenoporaceae, и сифоновые водоросли часто имеют известковый покров, благодаря чему неплохо сохраняются в ископаемом виде.

Как вы там, потомки?

Сифоновые водоросли уникальны тем, что их тело представляет собой недослившуюся-недоразделившуюся одну гигантскую многоядерную клетку. Особенно показательны *Caulerpa* и *Acetabularia*, похожие чаще на поганки с тонюсенькой ножкой, но иногда – на перья или банановые листья. Некоторые виды достигают огромных размеров: многоядерные клетки *Acetabularia mediterranea* имеют длину 18 см, а *Caulerpa prolifera* – более 3 м!

Работа над ошибками

Типовой вид *Solenopora spongioides*, давший название всей группе Solenoporaceae, до крайности похож на губку и изначально – ещё в 1877 году – так и был определён. Ровно через полвека, в 1927 году, на его основе была выделена группа примитивнейших красных водорослей, образцом которых соленопора считалась ещё много десятилетий. Однако в 2004-м колесо палеонтологической сансары сделало свой полный оборот, и соленопора опять была признана губкой. Впрочем, это не отменяет водорослевую природу всех других соленопоровых ордовика и силура.

В начале ордовика появляются кораллы табуляты Tabulata, в начале среднего ордовика они дают великое разнообразие. В отличие от современных кораллов, табуляты так и не стали настоящими рифостроителями. Они жили на сравнительно небольшой глубине, часто в компании с брахиоподами и кольчатými червями, но редко – с моллюсками, которые предпочитали более глубокие участки. С начала среднего ордовика к табулятам добавились четырёхлучевые кораллы ругозы Rugosa. Эти часто были одиночными, в виде расширяющегося наверх конуса на тонкой ножке, причём очень крупными и тяжёлыми, так что, вырастая, они падали на бок и продолжали жить лёжа; колониальные же, как и родственники табуляты, не строили значимых рифов.

В раннем ордовике расцветают мшанки Bryozoa (они же Ectoprocta) – странная группа животных, альтернативная линия эволюции беспозвоночных.

Как вы там, потомки?

Внешне мшанки выглядят крайне просто – мелкие полипчики со щупальцами, обычно собранные в мохообразные колонии, покрывающие камни на дне. Но у мшанок есть вторичная полость тела и сквозная пищеварительная система, а также нервный ганглий, хотя бы и один, так что они – потомки каких-то гораздо более совершенных животных, чем кишечнополостные. Личинки мшанок крайне разнообразны: билатеральные, некоторые с двойной раковинкой, обычно покрытые ресничками; широко распространено и почкование, и формирование особых покоящихся статобластов для переживания плохих времён. Самое удивительное свойство мшанок – колониальность, причём особи, формирующие колонию, имеют разное строение. Колонии обычно неподвижные, но бывают и ползающие, внешне похожие на голожаберных моллюсков. Кроме стандартных питающих автозооидов с лофофором из щупалец, есть индивиды оеции – выводковые

камеры, специальные кенозооиды для прикрепления к субстрату, гонозооиды для полового размножения, защитники – клювастые авикулярии с открывающейся вниз «челюстью» и вибракулярии, трясущие здоровенным шипом. Общий известковый скелет колонии может быть защищён всяческими пупырышками и шипами. И вот это последнее свойство дало мшанкам возможность строить с начала ордовика целые мшанковые рифы, на которых губки и кораллы играли подчинённую роль. Мшанки могли захватить мир! Но, как часто бывает, более примитивные кишечнополостные всё же взяли верх; впрочем, это было уже после ордовика.

Ближайшие родственники мшанок – брахиоподы тоже достигли в ордовике несказанного изобилия, но... оставаясь при этом внешне совершенно невыразительными и однообразными. Восхищаться бесконечными видами, родами и семействами брахиопод может только полный фанатик.

Особое величие обрели головоногие моллюски Nautiloidea. Их главным достижением было совершенствование прямой или слабо изогнутой раковины, внутри перегороденной на камеры, заполненные газом. Такая конструкция позволяла наутилоидеям подниматься и опускаться по вертикали, а потом разогнаться реактивным способом, выбрасывая воду из мантийной полости через сифон. Спереди из раковины высывалась голова. В Северной Америке найдены следы в виде расположенных полукругом подковок – какой-то подобный моллюск шарил по илистому дну извивающимися короткими щупальцами. Среди наутилоидей предельных размеров достигли Endocerida (или Endoceratoidea): раковины среднеордовикских *Endoceras* или *Cameroceras* (эти два рода различимы с трудом) вырастали от 3,5 до 6 м длиной (раньше самые крупные оценивались даже в 9,5 м, но потом цифры были пересмотрены). Это почти рекорд длины для животных не только ордовика, но и вообще палеозоя!

Обычно эндоцериды представляются как крупнейшие хищники своего времени. Но такой образ имеет много проблем. Во-первых, эндоцериды были маломанёвренными, они здорово двигались по прямой, но не могли быстро поворачивать. Во-вторых, несмотря на многочисленность находок, никто никогда не находил их челюстей, тогда как потенциальная добыча – трилобиты – были неплохо защищены панцирями. В-третьих, обкусанных трилобитов удивительно мало, несравнимо с обилием раковин эндоцерид. В-четвёртых, эндоцериды какие-то больно щуплые – при двухметровой длине диаметр раковины достигал всего десятка сантиметров. Наводит на мысли о какой-то специфической специализации и резкое вымирание группы в конце периода. Кроме прочего, распределение находок свидетельствует о том, что взрослые крупные особи держались над большими глубинами. По итогу, эндоцериды получаются не кровожадными хищниками, а поедателями всякой мелкой планктонной мути, болтавшейся в толще воды. Вероятно, они плавали, растопырив щупальца с натянутой на них перепонкой, как это делают многие современные глубоководные осьминоги типа *Vampiroteutis infernalis* (оцените харизматичное название!), и отцеживали из воды мелких рачков. **Случившийся в конце ордовика планктонный кризис подорвал кормовую базу несчастных головоногих – и они исчезли.**

Эндоцериды – самая характерная для ордовика группа: они возникли и вымерли в пределах этого периода, в раннем силуре доживали свой век лишь единичные их представители. Впрочем, другие прямораковинные родственники, например Actinocerida (они же Actinoceratoidea), прожили намного дольше – до начала карбона, Bacritida (или Bacritoidea) – до начала позднего триаса, а Orthocerida (иногда вместе с несколькими родственными отрядами выделяемые в свой подкласс Orthoceratoidea) – и вовсе до самого конца триаса.

Как вы там, потомки?

Наутилус *Nautilus* – далёкий потомок ордовикских наутилоидей, обрётший кругло-спиральную раковину с чудесной полосатой рыже-белой раскраской, живёт в тропической части запада Тихого океана и в наши дни. Это настоящее «живое ископаемое»; наутилус сохранил массу примитивных черт древнейших головоногих: очень примитивные глаза в виде колбы, открывающейся отверстием наружу, без хрусталика, роговицы и стекловидного тела, четыре жабры, четыре почки, четыре сердца, воронка сифона сделана из двух сложенных, но не сросшихся лопастей, щупальца чрезвычайно многочисленны и лишены присосок, есть широкая радула, а чернильной железы нет. Главное приобретение наутилуса по сравнению с палеозойскими предками – мощные роговые челюсти, которыми можно щёлкать креветок.

Не исключено, что древние прямораковинные наутилоидеи тоже были красивыми, по крайней мере раковины *Proterovaginoceras belemnitifforme* сверху были тёмно-бурыми, а снизу светлыми.

В нижнеордовикских слоях Марокко сохранились отпечатки аномалокаррид, достигавших в длину, вероятно, больше метра. По крайней мере, они превосходят более древних канадских родственников, хотя, возможно, уступают некоторым китайским.

Среди настоящих членистоногих продолжали развиваться некоторые экзотические группы. Самая известная позднеордовикская *Marrellomorpha* — *Furca bohémica* – чудное существо, похожее не то на мчащуюся морскую звезду с шестью полошущимися на ветру мохнатыми лучами, не то на наскальный рисунок вислорогого снежного человека. Как ни странно, членистых ног, на сохранившихся отпечатках, вообще не видно. Вероятно, они были полностью спрятаны под шестилучевым панцирем или вовсе атрофировались.

Работа над ошибками

Первые отпечатки фурки были приняты за ротовой аппарат трилобита, потом переопределены как личинки иглокожих и лишь намного позже опознаны как полноценные самостоятельные существа.

Ордовикские трилобиты переживали эволюционный успех. Про них написаны отдельные толстые книги, здесь мы скажем лишь о самых выдающихся представителях. *Isotelus rex* из позднего ордовика Канады – крупнейший трилобит, достигавший длины 72 см; учитывая его крайне коренастую комплекцию и полное отсутствие выступающих шипов, он был самым массивным созданием ордовика! Родственный вид *Isotelus brachycephalus* был вдвое скромнее, но тоже не карликом – 33 см. Другой позднеордовикский гигант – испанский *Uralichas hispanicus tardus* – вырастал до 70 см, хотя некоторую часть его длины составлял хвостовой шип. Марокканский *Declivolithus alfredi* имел почти дисковидную форму за счёт разросшегося в виде широкой пластины головного щита, окружающего всё тело и покрытого множеством ямок. Шестисантиметровый *Illaenus* умел сворачиваться в идеальный шар благодаря выпуклым началу и концу и укороченной середине. *Cyclopyge* – мелкий трилобитик, тоже способный превращаться в сферическую консерву, с огромными глазами, занявшими почти всю круглую голову (впрочем, вопреки названию, так и не слившимися в один), бодро плававший в толще воды.

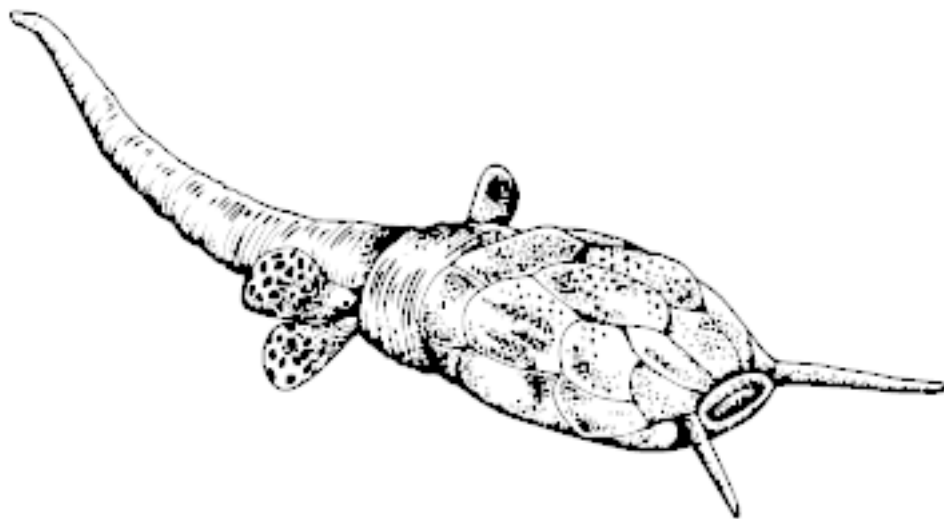
Особенно многочисленны и разнообразны трилобиты ордовика Ленинградской области: *Ampyx nasutus*, *Lonchodomas rostratus*, *L. volborthi* и *Glopampyx linnarssoni* имели на головном щите три тончайших и длиннющих выроста – один торчащий вперёд из «носа» и два по бокам, закинутаые назад намного дальше конца тела; у *Hoplolichas plautini* колючки короткие, зато их много, как у ехидны; у *Hoplolichoides furcifer* над спиной тянулись два толстых рога, как у антилопы, у *Paraceraurus macropthalmus* были два изогнутых назад дугами рога – отростка головного щита – и два саблевидных рога-хвоста; *Boedaspis ensifer* впечатляет ещё больше – он

во все стороны оцетинился длинными изогнутыми «рогами» – выростами всех сегментов. На последнего похож североамериканский *Ceratocephala laciniata*. **Вся эта красота появилась явно неспроста: защита не возникает на пустом месте.** Очевидно, трилобиты очень нравились каким-то хищникам, имевшим прочные челюсти для разгрызания панцирей.

Были и другие способы избавиться от нападений. *Asaphus kowalewskii*, судя по длинным глазным стебелькам, глубоко закапывались в ил. Как и кембрийские оленусы, нижнеордовикские трилобиты *Cloacaspis* и позднеордовикские *Triarthrus* заняли экстремальную, но относительно безопасную нишу передвижных плантаций для симбиотических серобактерий. Правда, периодически из-за падения уровня кислорода они сами вымирали большими массами, но за отсутствие конкурентов и хищников тоже надо платить. Несмотря на примитивность, некоторым трилобитам, видимо, не были чужды зачатки социального поведения, о чём свидетельствуют цепочки забавных марроканских *Ampyx priscus* с коротеньким тельцем и длинными «носами» и шипами. Порой в такие колонны встраивались совершенно непохожие виды, например, *Asaphellus jujuanus*. Зачем они ходили строем, прикасаясь друг к другу – загадка, есть много версий, из которых основная – миграция.

Ордовикские мечехвосты приобрели довольно странный вид: голова *Girardevia musculus* была сильно вытянута вперёд, а *Chasmataspis laurenci* имел нестандартно длинное брюшко.

В дарривильском веке среднего ордовика из мечехвостоподобных тварей выделяется важная группа – ракоскорпионы Eurypterida. Древнейший известный представитель *Pentecopterus decorahensis* из Айовы уже достигал 1,7 м – близко к абсолютному рекорду членистоногих. Живший несколько позже, но в конце того же века английский *Brachyopterus stubblefieldi* был длиной всего десятков сантиметров без учёта заднего пятисантиметрового шипа. Различия этих животных не ограничиваются размерами, они относятся к разным семействам, так что истоки группы, очевидно, заметно более древние. В конце ордовика ракоскорпионы становятся ещё разнообразнее; особенно впечатляет семидесятисантиметровый *Megalograptus ohioensis* с гигантскими шипами на мощных растопыренных передних ходильных конечностях и футуристическим «хвостом».



Eoploura popei

Продолжался, особенно во второй половине периода, расцвет иглокожих Echinodermata: по дну расползлись морские лилии Crinoidea, морские ежи Echinoidea, морские звёзды Asteroidea и офиуры Ophiuroidea, а также странные кракозябры, например, шаровики

Cystoidea (например, *Echinoencrinites senckenbergii*), асимметричные Carpoidea на тонких ножках (*Dendrocystoides scoticus*; позднеордовикский *Enoploura popei* даже реконструировался наподобие бронированной рыбки с членистыми усиками и тонким хвостиком), непонятные Edrioasteroidea (они же Thescoidea; например, *Syathocystis plautinae* в виде пятигранного кубка), промежуточные между ежами и голотуриями Ophiocistia (или Ophiocistioidea; *Volchovia mobilis* выглядела как плоская каска с фестончатыми краями, из-под которой на реконструкциях изображают четыре раза по четыре шупальца), а также Somasteroidea (*Villebrunaster thoralis* был похож на раскатанную катком пятилучевую звезду), совмещающие признаки ежей, звёзд и офиур.

Маленькая тонкость

Настоящие специалисты по иглокожим никогда не скажут «морские лилии расползлись», так как морские лилии имеют упрощённую амбулакральную систему и в большинстве ведут прикреплённый образ жизни. Также, ужасно противозаконно говорить «Carpoidea на тонких ножках», ведь, во-первых, в некоторых классификациях Carpoidea разделяются на несколько классов, а во-вторых, стебель – это не ножка и уж тем более не хвостик в анатомическом смысле, спецы-то знают толк в амбулакральных ножках. У ботаников же будет своя точка зрения на то, что такое настоящий стебель. Но, как часто бывает, в обычной речи, вне специальных статей, существуют синонимы и образные выражения; если Вы хотите, чтобы Вас поняли, не надо стесняться говорить по-человечески.

А где же люди? Первые рыбообразные

Многочисленные виды появились и среди полухордовых граптолитов, и среди хордовых конодонтов. В Южной Африке нашёлся уникальный отпечаток щетинистозубого конодонтоносителя *Promissum pulchrum*, благодаря которому мы знаем, что это существо было похоже на сорокасантиметрового червяка с довольно крупными глазами, по крайней мере, глазные мышцы у него были знатные. Сравнение конодонтов с современными рыбообразными приводит к мысли, что конодонты могли быть более продвинутыми, чем нынешние миксины и миноги. Правда, ответ зависит от того, являются ли «примитивные» черты современных бесчелюстных правдами таковыми или же они вторично упрощены из-за полупаразитического образа жизни.

Некоторые конодонты – ордовикские *Panderodus* и *Dapsilodus* и силурийские *Parapanderodus* и *Decoriconus* – могли быть ядовитыми. По крайней мере, вдоль их длинных и острых зубов тянутся характерные бороздки, удивительно похожие на такие же на зубах современных щетинкочелюстных, по которым течёт яд тетродотоксин, ядовитых рыб-собачек *Meiacanthus grammistes* (внешне милых жёлто-чёрных полосатых лапочек, но с ужасающими нижними клыками; между прочим, родственников илистых прыгунов), ящериц ядозубов *Heloderma suspectum* и разнообразных ядовитых змей.

В ордовике набирали обороты бесчелюстные рыбы Agnatha и конкретно панцирные Ostracodermi. Всех их объединяет отсутствие челюстей, парных плавников, а также наличие полноценных зубов и чешуи по всему телу, головного мозга, глаз, боковой линии и хрящевого скелета вместе с хордой. У многих голова была покрыта мощным панцирем. Систематика их спорна и запутана, но в первом приближении всех бесчелюстных можно разделить на парноноздрёвых Diplorhina (или Pteraspidomorpha) и непарноноздрёвых Monorhina (или Cephalaspidomorpha). Среди первых самые известные и богатые группы – Thelodonti и Heterostraci; среди вторых – Osteostraci и Anaspida, а также современные круглоротые миноги и миксины. Под вопросом находятся Galeaspida, причисляемые то к одним, то к другим; были и другие группы спорного положения. В ордовике всё это богатство находилось лишь в проекте.

Маленькая тонкость

Систематика бесчелюстных запутана, существует масса взаимоисключающих вариантов комбинации классов, подклассов и отрядов. Важный альтернативный вышепредставленному делит общий класс *Agnatha* на пять групп подклассов: первая включает лишь *Thelodonti*, вторая – *Osteostracomorphi* (костнощитковые *Osteostraci*, *Galeaspida* и *Pituriaspida*), третья – *Anaspidomorphi* (бесщитковые *Anaspida* и миноги *Petromyzontida*), четвёртая – *Heterostracomorphi* (разнощитковые *Heterostraci*, включая примитивных *Arandaspida* и *Astraspida*), а также пятая – миксины *Muxinoidea*, которые в таком случае оказываются не слишком-то близкими родичами миног. Между прочим, настоящие палеонтологи очень остро реагируют, когда бесчелюстных называют «рыбами», ведь с точки зрения систематики это разница бытового и научного языков.

С конца кембрия в ранний и средний ордовик переходят гетеростраки *Anatolepis heintzi*. Удивительна стабильность этого рода на протяжении десятков миллионов лет. В раннем ордовике Австралии найдена чешуя *Porophoraspis crenulata*, в Австралии, Боливии, Аргентине и Аравии – почти целые слепки тел *Sacabambaspis janvieri* длиной аж 25 см, со своеобразным хвостовым плавником. В среднем ордовике австралийский *Arandaspis prionotolepis* достигал 15 см; в позднем его сменяют американские *Astraspis desiderata* и *A. splendens*, *Eriptychius americanus* и *E. orvigi*. Всё тело гетеростраков было покрыто множеством мелких чешуек, которые с возрастом могли сливаться в единый спинной щит. Чешуйки сделаны из множества слоёв, совсем как зубы акул: снаружи дентин, а иногда даже эмаль (точно как в наших зубах), внутри – костная ткань аспидин. Пупырышки от отдельных чешуек иногда выглядели очень красиво, неспроста «*Astraspis*» переводится как «звёздный щит». Все эти рыбки имели круглый или овальный рот, которым отцеживали муть на дне, так что, по сути, представляли собой плавающие на мелководье пылесосы.



Arandaspis prionotolepis

Одними из самых древних и примитивных были раннеордовикские телодонты *Palaeodus* и *Archodus* из Ленинградской области, хотя они известны по единичным находкам кожных чешуй; в среднем и позднем ордовике телодонтов становится больше – *Sandivia* из Коми и *Stroinolepis* с Северной Земли. Галеаспиды в силуре были немногочисленны: головной щит *Singaleaspis* закругленно-вытянутой формой похож на панцирь трилобита с огромной непарной ноздрей по центру, ведущей в парные носовые мешки. Остеостраки достоверно в ордовике неизвестны, но в Колорадо найдены отдельные чешуйки, которые могли им принадлежать.

Как вы там, потомки?

Современных бесчелюстных, или круглоротых *Agnatha* (а современные – это только круглоротые *Cyclostomata*) иногда разделяют на два класса – непарноноздрёвые *Cephalaspidomorpha* (они же *Petromyzones*, или *Petromyzontida*) с единственным отрядом миноги *Petromyzontiformes* и миксины *Mixini* (*Mixinoidea*, или *Hyperotreti*) с единственным отрядом миксины *Mixiniformes*. Тут стоит сделать важное примечание: все современные бесчелюстные – круглоротые, но большинство ископаемых бесчелюстных – не круглоротые. В сравнении со своими палеозойскими родичами, современные бесчелюстные выглядят сильно специализированными. Например, у них совсем нет чешуи, зато хорошо развиты слизистые железы. Миксины способны самозавязываться склизким узлом, каковая способность пригождается в двух ситуациях. Во-первых, на охоте миксина вцепляется зубами в бок добычи, прогоняет узел через себя, упирается им и так отрывает кусок – челюстей-то нет, просто откусить что-либо невозможно. Во-вторых, если кто-то хочет схватить саму миксину, она повторяет тот же выкрутас, только теперь цель – выскользнуть из лап хищника, чему способствует и масса слизи. Отличная рыбацья игра – «удержи миксину»...

Великая гибкость облегчается почти полным отсутствием скелета. Скелет как бы есть, но представлен лишь хрящевым основанием черепа (подставка под мозги, чтоб не свисали вниз и не болтались попусту; сверху же мозги прикрыты только кожей, благо, она плотная и при небольших размерах твари её вполне достаточно для защиты) и сплошной жаберной решёткой, не подразделённой на дуги (благодаря этому в копчёном виде миноги очень хороши – идеальная сосиска, и кость гарантированно в горле не застрянет, так как костей нет; у миксины и решётки нет, но с миксиной из-за её немеряной слизи проблем больше, но, если не лень чистить, то и она хороша). Вдоль ното хорда (сделанного из множества клеток с вакуолями без мышечных волокон) у миноги расположены верхние дуги позвонков, а у некоторых, далеко не всех, миксин – нижние дуги в хвосте. Парных плавников нет, но в непарных спинном и хвостовом есть опорные хрящевые лучи. Примитивна и пищеварительная система – нет ни челюстей, ни желудка, даже печень у взрослых миног отделяется от кишечника и превращается в гормональную железу. Пищеварение в значительной степени внешнее: подлые тварюки, прицепившись к рыбе, выпускают слюни и переваривают ими мясо жертвы, всасывая получившуюся кашу. Вот что развито здорово, так это зубы – увеличенный портрет миноги или миксины может соревноваться с любым монстром из ужастиков. У миксины зубы есть не только по бокам языка, один торчит посреди нёба; у миноги они окружают воронку рта. Впрочем, зубы круглоротых роговые, не такие, как у нас, возникли независимо.

В кровеносной системе уникально наличие нервных клеток в сердце у миног (при их мизерном обмене веществ так можно, нейроны не перетрут вялым миокардом) и три дополнительных «сердца» у миксин – в голове, печени и хвосте (мощности обычного сердца, чтобы кровь могла преодолеть обширные расширения-синусы, не хватает). Оригинально и то, что пол миксин меняется с возрастом: молодые – самцы, а с возрастом они становятся самками; так что феминизм у миксин победил; миноги же после размножения погибают, так что все личинки-пескоройки – сиротки.

Убога нервная система: у аксонов нет миелиновых оболочек, хотя, с другой стороны, имеются все пять отделов головного мозга. Полупаразитический и крайне незамысловатый образ жизни гарантировал простоту органов чувств: носовое отверстие едино, полукружных каналов у миноги только два, а у миксины и вовсе один (выходит, они живут в двухмерном и одномерном мирах?..). Зрение крайне упрощено, глаза находятся под кожей и почти ничего не видят. Правда, в компенсацию у миног есть третий глаз на макушке, а у миксин – и вовсе фоторецепторы вокруг клоаки. Казалось бы, чего там разглядывать? Впрочем, а чего разглядывать, вгрызшись в чужое тело? Миксины не любят смотреть кровавые ужасики, а вот отслеживать подкрадывающуюся к беззащитному заду опасность весьма актуально.

* * *

В ордовике жизнь уверенно полезла на сушу. В конце среднего ордовика, в дарривильском веке, по ветру Саудовской Аравии летали некие микроспоры, стало быть, наземные растения уже существовали. В самом начале позднего ордовика, в сандбийском веке Омана, росли некие наземные растения, кусочки которых сохранили споры, очень похожие на споры мхов-печёночников Marchantiophyta.

Как вы там, потомки?

Мхи занимают среди растений такое же положение, как и обитающие на них тихоходки и примитивные беспозвоночные – среди животных (одноклеточные водоросли в таком случае будут аналогом простейших, а многоклеточные – губок с кишечнополостными). С одной стороны, они вроде бы уже полноценно многоклеточные и даже имеют какую-никакую анатомию. С другой стороны, они крайне примитивны, водорослевое прошлое очевидно сквозит в их строении и особенно в жизненном цикле. С одной стороны, мхи вроде бы и наземные, с другой – полностью зависят от воды, с третьей – крайне засухоустойчивы. Когда они выходили на сушу, суша была гольной пустыней. Растений вне воды не было, корней не было, почвы не было, дожди и ветры бесконечно перемывали и перевевали песок и камни, берега водоёмов были крайне непостоянны – то всё сносило паводком в воду, то волнами намывало обратно. Не было тени, кроме как под скалами; не было питательных веществ. Первым обитателям суши, привыкшим жить в воде, надо было резко переквалифицироваться в жителей пустыни. И мхи сделали это. Потому-то и поныне они могут высыхать до состояния едва ли не пыли, но мгновенно зеленеть при появлении малейшей влаги. Найдите жарким летним днём большой сухой камень, покрытый высохшим мхом; полежите, вспотевши, на этом камне минуток пять – десять. Когда встанете – на камне останется ваш зелёный силуэт из ожившего мха. Потому-то мхи неистребимы и могут расти хоть в тропиках, хоть в тундре, на камнях и в болоте, там, где все другие растения пасуют. Круче мхов только лишайники – смесь водорослей и грибов, потому что те, вероятно, вышли на сушу ещё раньше.

Жизненный цикл мхов, хотя и чуть более продвинутый, нежели у водорослей, но принципиально такой же. Зелёное растение, которое мы видим по всем углам – это гаметофит, его клетки гаплоидны, то есть имеют лишь один набор хромосом; переводя на наш жизненный цикл,

фактически, это многолетний многоклеточный сперматозоид-яйцеклетка. На нём в гаметаггиях и образуются, собственно, сперматозоиды и яйцеклетки, причём путём митоза. После слияния оплодотворения получается новое поколение спорофит, клетки которого диплоидны, то есть содержат двойной набор хромосом. Это аналог нас взрослых, только вот у мхов он не самостоятельный, а выглядит как коробочка на палочке и паразитирует на родительском гаметофите. В коробочке мейозом образуются споры, высыпаются, разлетаются и без всякого слияния прорастают в новый гаплоидный гаметофит.

Расчёты времени генетического расхождения основных линий растений показывают, что мхи вполне могли появиться и в конце кембрия, а сосудистые растения – в конце ордовика. Есть тому и палеонтологические свидетельства. Для среднего ордовика Чехии описаны наземные плауноподобные растения *Voiophyton pragense* и *Krejiella putzkeri*; хотя относительно первого из них есть сомнения, что это отпечатки граптолита, второе точно не граптолит. Растения *Musciphyton* и *Hepaticaephyton* из ордовика Польши, выделенные в группу *Prosilophyta*, могли быть либо уже наземными, либо прямыми предками наземных. Наилучшим образом обоснована не только наземность, но и появление сосудистой системы для растения *Volkhoviella primitiva* из конца среднего ордовика Ленинградской области. На отпечатках, найденных на берегу Волхова, видны ксилема, флоэма и кора, так что волховиелла весьма достоверно относится уже к риниофитам *Rhyniophyta*. Веточки волховиеллы достигали 20 см и изредка раздваивались. Судя по сопровождающей фауне, они могли расти на мелководье или пляже; тут же по грязи ползали пучеглазые трилобиты *Xenasaphus devexus*, десятки панцирей которых так и остались лежать в высохших лужах.

Как минимум в середине ордовика Пенсильвании уже существовали сухопутные почвы с наземными зелёными водорослями и даже более продвинутыми растениями без корней, изборозждённые норками *Scoyenia beerboweri* – каких-то дождевых червей или членистоногих, возможно – многоножек. В среднем и позднем ордовике Ленинградской области и Норвегии найдены подобные ходы в иле, получившие много названий, из которых самые сухопутные *Conichnus conicus*. Споры сухопутных растений найдены в отложениях верхнего ордовика и нижнего силура Ирана, Омана, Ливии и Турции.

Возможность для освоения суши создавалась поколениями прибрежных водорослей, грибов и лишайников, своими телами устилавших питательную дорогу сосудистым растениям. Стимулом же для эволюции, как обычно, были климатические пертурбации.

Жизнь потихоньку менялась. И всё было бы просто отлично, но климат портился, пришла пора гондванской гляциоэры, тянувшейся отныне и вплоть до конца перми. Иногда похолодание границы ордовика и силура для простоты называют позднеордовикским-раннесилурийским ледниковым периодом, но, как обычно, в реальности всё интереснее.

В ордовике заметно сократился вулканизм, отчего снизилось и выделение углекислого газа; одновременно эрозия поднимающихся Аппалач изолировала этот же газ, так что его общий уровень в атмосфере заметно упал. Как обычно бывает в таких ситуациях, парниковый эффект ослаб, что привело к остыванию планеты. С другой стороны, снижение концентрации углекислого газа отрицательно сказалось на интенсивности фотосинтеза и, стало быть, продуктивности экосистем. Не исключено, что свою лепту в похолодание привнесла и бомбардировка планеты осколками крупного астероида 466 млн. л.н., следы чего обнаружены на севере Европы.

Работа над ошибками

Впрочем, всё не так просто: из-за уменьшения массы воды в океане давление на океаническую кору снижалось, и та поднималась; ледники же

намерзали на континентальную кору, отчего та погружалась. В итоге колебания уровня моря были не так велики, как получится, если просто вычесть из океана замороженные кубометры.

Катийский век и катийская гляциоэпоха начались как минимум из трёх оледенений 453 млн л. н. Ледники покрыли Центральную Африку и Бразилию, вся тропическая фауна вымерла, в частности сильно пострадали морские лилии. Кроме охлаждения океанских вод, следствием, как обычно, был уход массы воды в ледники, отчего уровень океана падал.

Так или иначе, шельфы мелели, вода становилась более солёной.

445 млн л. н. с началом хирнантского века стартовала и хирнантская гляциоэпоха, включающая минимум пять оледенений, доходивших до 30° северной широты (сейчас это широта Калифорнии, Флориды, дельты Нила и юга Японии). Впрочем, главные континенты в то время лежали на юге; ледники покрыли всю Африку с Аравией и большую часть Южной Америки. По некоторым подсчётам, уровень моря упал от 100 до 240 м. Следствием стало хирнантское вымирание из двух эпизодов. Особенно пострадали тепло-мелководные шельфовые фауны, вымерли 28 % семейств морских животных, в том числе многие наутилоидеи, большинство граптолитов, рифообразующих организмов и трилобитов. Для последних это было самое мощное вымирание за всю историю группы. В Северной Америке, несмотря на то, что она лежала на экваторе, родов трилобитов стало меньше в три раза; полностью исчезли мелкие трилобиты, способные плавать в толще воды. На 75–80 % вымерли конодонты, на 70 % – кораллы, в том числе табуляты, втрое сократилось число видов акритарх. Общие потери в конце ордовика составили 60–85 % видов. **Конечно, в эволюции нет худа без добра: на смену мерзлявым тропическим формам заступили холодолюбивые, типа вездесущих трилобитов *Micronaspis* и брахиопод *Hirnantia*, которых уже ничего не брало.**

Конечно, не всем хватает нормальных причин вымирания, некоторые не могут представить себе глобальных событий без бадабума. Согласно вымыслам любителей голливудских спецэффектов, дело было в гамма-лучевом ударе по Земле из-за взрыва гиперновой звезды, отчего озоновый слой истончился вдвое, а ужасная радиация выкосила жизнь на мелководье. Версия впечатляющая, слов нет, только вот вымирание было не одномоментным, а растянулось на десять миллионов лет.

Спустя каких-то 3–5 миллионов лет после вымирания начался новый рост разнообразия, но это уже был ранний лландовери, уже силур...

* * *

Ордовик – суровая рабочая эпоха, в которую не было изобретено чего-то принципиально нового, но были доведены до ума достижения кембрия. Наши предки окончательно закрепили чешую и зубы, головной мозг и глаза, сердце и хрящевой скелет, идея потерять эти свойства, как сделали ранее оболочники, уже не казалась такой уж классной. Во всё более ухудшающихся условиях эволюция набирала устойчивость. В то же время лишайники и мхи начали подготавливать почву – в самом буквальном смысле – для выхода наших предков на сушу. Этот неспешный процесс длился и весь следующий период, но начало было положено именно в ордовике.

Альтернативы

Трудно сказать, кто был главным антагонистом наших рыбообразных предков – трилобиты, аномалокариды или наутилоидеи. Но развитие чешуи и даже монокридной брони говорит само за себя. Тут наших пращуров ждала эволюционная западня: они рисковали пре-

вернуться в полный аналог беспозвоночных с внешним панцирем – экзоскелетом. Хорда и зачаточные хрящевые череп и позвоночник не так уж нужны, когда тело запаковано в твёрдую коробочку; у миксин скелет, в общем-то, пропал и без всяких коробочек. Панцирные бесчелюстные рыбы могли окончательно уйти в специализацию бронированных донных глотателей грязи. При таком образе жизни не нужны плавники и сложная нервная система, а тяжесть экзоскелета не дала бы им вырасти больше трети метра. Ещё чуть-чуть – и наш путь прервался бы, толком не начавшись; так бы до окончания времён деградировавшие рыбы и дрались с трилобитами за самый вкусный ил. Показательно, что чуть позже ровно в ту же ловушку попались ещё одни панцирные рыбы, только теперь уже челюстные.

С другой стороны, неплохие шансы были у других существ. Наутилоидеи – шустрые, очень крупные – могли бы окончательно захватить планету. Многочисленные ловкие щупальца – то, что надо для возникновения трудовой деятельности. Ещё рывок – и в морях возникла бы цивилизация головоногих. Наутилоидеям не повезло; видимо, внешняя раковина ставила слишком много ограничений и обеспечивала слишком хорошую защиту (неспроста большинство современных головоногих от неё отказались), крупные размеры тоже гарантировали безопасность, а стало быть – не было потребности преодолевать сложности и прокачивать интеллект. Другая проблема головоногих – необщительность; впрочем, индивидуализм был присущ и палеозойским хордовым, эта беда точно преодолима. Судя по современным осьминогам, запросто могла возникнуть и забота о потомстве, хотя до воспитания даже у самых продвинутых видов так и не дошло. Кроме прочего, развитие мозга у головоногих шло другим путём, чем у нас. Главной причиной увеличения головных ганглиев было усложнение зрения; по сути, мозг головоногих – это приложение к глазам, в отличие от нашей ситуации, когда глаза – приложение к мозгу (который у нас – приложение к носу). В общем-то, почему бы не развивать мышление на основе зрительного анализатора, тогда появились бы у разумных наутилусов гениальные художники, но именно наутилоидеи в этом отношении были весьма несовершенны. Как уже говорилось, они и до сих пор обходятся без роговицы и хрусталика, тем более что ведут ночной образ жизни, да ещё могут опускаться в тёмные глубины на сотни метров, что уж говорить о палеозойских плавающих рожках из-под мороженого.

Силур

443,8–419,2 миллиона лет назад:

Весна палеозоя и подготовка к суше

МЕЖДУНАРОДНАЯ И РОССИЙСКАЯ ШКАЛА:

443,8 млн л.н. – ранний силур: лландоверийская эпоха: рудданский век – 440,8 – аэронский век – 438,5 – теличский век – 433,4 – венлокская эпоха: шейнвудский век – 430,5 – гомерский век – 427,4 – поздний силур: лудловская эпоха: горстийский век – 425,6 – лудфордский век – 423 – пржидольская эпоха – 419,2



Силур – короткий и последний сугово морской период. В это время моря захватили ракоскорпионы, но и рыбы начали свою большую игру. Растения всё увереннее занимали сушу, хотя до лесов было пока далеко.

* * *

Силур начался весьма сурово. Всю первую половину периода на планете царила лландоверийско-венлокская гляциозэпоха, ледники покрыли Амазонию, но расползлись меньше, чем позднеордовикские. Всё же морозы не способствовали восстановлению биоразнообразия. Как было и в начале ордовика, после ордовикско-силурийского вымирания группы организмов остались в целом прежними, но их экология изменилась. Впрочем, климат постоянно теплел, так что вторая половина силура была уже жаркой и аридной.

В таких чудесных условиях с новыми силами расцвели кораллы табуляты и ругозы, их многочисленные скелеты иногда рассматриваются как первые большие коралловые рифы, хотя до способностей шестилучевых кораллов им, конечно, было ещё далеко. Известны случаи, когда личинки табулят оседали на раковины донных существ, почковались, вырастали в новую колонию и своей тяжестью вдавливали несчастное существо в грунт. Берегитесь личинок табулят!

Среди наутилоидей последние представители эндоцерид вымерли в начале периода, но другие группы, особенно Actinocerida, Orthocerida (или Orthoceratida) и Oncocerida (или Oncoceratida), чувствовали себя очень хорошо.

Группа Marrellomorpha продолжала удивлять странными формами: английский *Xylokorys chledophilia* был защищён круглым панцирем на спине, из-под которого торчали тонкие ножки.

Другой английский родственник маррелломорф венлокской эпохи – *Aquilonifer spinosus* из Англии – был ещё причудливее: вытянутое сегментированное тело с растопыренными в стороны отростками панциря, прикрывающими членистые ножки; головной щит выдавался вперёд мечевидным козырьком, по бокам от которого торчали круглые клешни, похожие на резко укороченные скорпионьи, и два огромных членистых колючих щупальца; глаз не было, зато существо заканчивалось парой длинных тонких хвостиков. Самое же фантастическое – длинные нити по бокам тела, на которых держались какие-то миндалевидные створки-рако-

винки с торчащими из них непонятными не то щетинками, не то ножками. Что бы это значило – неведомо. Возможно, люльки-висюльки на ниточках – злые паразиты, пожиравшие бедную зверюшку, просто жильцы, прикрепившиеся к удобной для них поверхности, но более вероятно, это были капсулы с потомством на поводочках.

Трилобиты, хоть и не такие разнообразные, как в ордовике, продолжали быть самыми обычными донными животными. Банальнейший силурийский трилобит – двухсантиметровый *Calymene*, представленный кучей видов. Он же – практически архетип для всей группы. В Англии найден и самый мелкий трилобит – *Acanthopleurella stipulae*, размером всего 1,5 мм.

Силурийские мечехвосты вроде как уже мало отличаются от современных, но какие-то странные: *Limuloides limuloides* и *Bunodes lunula* уж очень пупырчатые и зазубренные по краям, а *Pseudoniscus roosevelti* уж очень похож на трилобита. Позднесилурийский *Belinuropsis* уже относится к современному отряду Xiphosura (или Limulida).

«Лицо» силура, без сомнения – ракоскорпионы Eurypterida. Эти близкие родственники мечехвостов стали главной напастью для наших рыбообразных предков. На квадратной или полукруглой голове располагалась пара фасеточных глаз, а иногда и дополнительные простые глазки. Последний сегмент тела – тельсон – мог принимать самые разные формы – длинного шипа, широкого кинжала, лопаты, а иногда – когтя, совсем как у современных скорпионов. Конечности тоже были изменчивы. Ротовые придатки хелицеры были клешнями, иногда очень большими; порой и педипальпы, и первая ходильная нога становились хватательными или вооружались длинными шипами, а задние ноги удлинялись и расширялись в вёсла. Ракоскорпионы были самых разных размеров – от десятка сантиметров до двух с лишним метров. Большинство были придонными, вероятно, засадными хищниками, но некоторые могли довольно бодро плавать и в толще воды. Не исключено, что ракоскорпионы имели ядовитые железы на клешнях или в «хвосте».

Самый многочисленный – и по видам, и по находкам – род ракоскорпионов – *Eurypterus*, заселявший мелководья Евразии, слившегося из Европы и Северной Америки экваториального материка. Его облик достаточно стандартный для ракоскорпионов: широкая скруглённо-квадратная голова, вытянутое приплющенное тело с шипом на конце, длинные широкие задние ногивёсла. Почти круглое туловище и очень длинный изогнутый шип на тонком закидывающемся на спину «хвосте» придавали необычный вид *Eusarcana scorpionis*. Некоторые силурийские ракоскорпионы весьма впечатляют: *Erettopterus grandis* предположительно вырос до 2,5 м длины, *Acutiramus cummingsi* и *Hardieopterus myops* (известный также как *Pterygotus buffaloensis*) – до 2,1 м, а с клешнями и вовсе почти 3 м, *Pterygotus grandidentatus* – 1,75 м! Эреттоптерус, акутирамус и птериготус имели большие клешни и гребнистое весло сзади, а гардиоптерус – крайне длинные тонкие ноги и вытянутый тонкий шип вместо «хвоста». Такие твари были главными тиранами прибрежных мелководий и основным стимулом эволюции рыбообразных.

Уже в середине силура из каких-то ракоскорпионов выделились первые скорпионы Scorpiones. Самые примитивные виды – *Allopalaeophonus caledonicus*, *Palaeophonus nuncius*, *Dolichophonus loudonensis*, а также чуть более поздний *Proscorpius osborni* – были ещё водными животными, дышавшими жабрами, но внешне уже неотличимы от современных потомков. *Brontoscorpio anglicus* с границы силура и девона найден в наземном местообитании, так что он либо уже был сухопутным, либо вёл полуводный образ жизни. Судя по огромному «пальцу» клешни, бронтоскорпио мог достигать 94 см в длину! Крупных наземных существ тогда не существовало, так что этот гигант либо должен был охотиться в воде, либо питаться совсем уж мелкой мелочью.

Из пржидольской эпохи известны первые наземные многоножки *Crussolum crusserratum* и *Eoarthropleura ludfordensis*. Их широкое распространение по Европе и Северной Америке

говорит само за себя – видимо, группа возникла заметно раньше. Это были первые наземные существа, способные дышать вне воды.

Как вы там, потомки?

Современные многоножки Myriapoda замечательны своей примитивностью: среди многочисленных однообразных члеников их тела выделяется лишь голова, и почти все членики несут ноги, а у двупарноногих на каждом членике даже по две пары (так как у них каждый членик состоит из двух слившихся). Ног, кстати, может быть разное количество, причём оно сильно меняется с возрастом – от 3 пар у молодых *Allopauropus cuenoti* до 375 пар у старых *Illacme plenipes*. Вышедшие на сушу раньше всех, многоножки, с одной стороны, сохранили самый примитивный для членистоногих план строения с одинаковыми сегментами, с другой – обзавелись продвинутой дыхательной системой из трахей, с третьей – до сих пор очень сильно зависят от воды и очень боятся сухости, так что они в некотором смысле ещё не до конца вышли на сушу.

Некоторые многоножки могут удивить: симфилы Symphyla на последнем членике имеют прядильные желёзки, выделяющие паутину. Так что эти мелкие многоножки подрывают монополию пауков.

В верхнем силуре Англии синхронно с многоножками и большей частью в тех же местонахождениях появляются панцирные пауки Trigonotarbitida. Большая часть древнейших находок столь фрагментарна, что неопределима даже до рода, а первым достоверным был *Palaeotarbitus jerami*. В отличие от современных пауков, силурийские тригонотарбиты ещё не умели плести паутину и, видимо, не были ядовиты, по крайней мере, никаких следов соответствующих желёз на отпечатках не видно. **Главным достижением тригонотарбитов стало изобретение настоящих лёгких.** Забавно, что лёгочные мешки были сделаны из брюшных ножек, впятившихся в брюшко: меньше лапок – глубже вдох!

Как вы там, потомки?

Некоторые особо мелкие паукообразные, похоже, даже не особо заметили, как оказались на суше. Современные щупальцеходные, или кенении Palpigradi живут во влажной почве. Для них это местообитание мало чем отличается от водоёма, а потому на члениках брюшка некоторые виды сохранили рудименты ножек, которые так никогда и не стали трахеями; дышат же кенении поверхностью тела. Аналогично дело обстоит с примитивными представителями акариформных клещей Acariformes, тоже живущими во влажной почве, сохранившими рудименты брюшных ножек и никогда не имевшими трахей; у продвинутых клещей трахеи возникали несколько раз независимо.

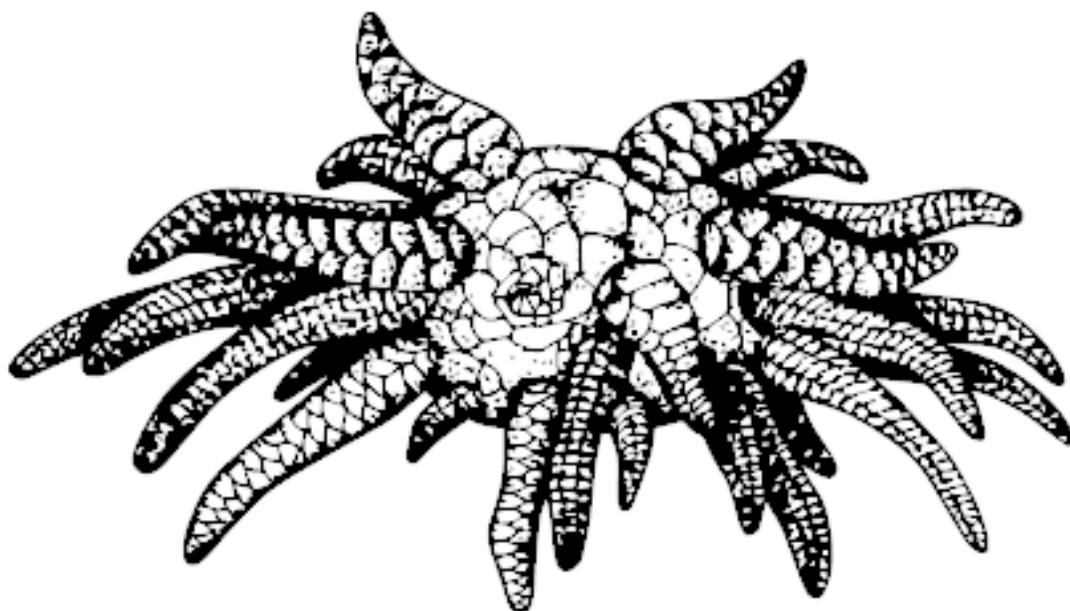
Работа над ошибками

Ainiktozoon loganense из лудловской эпохи позднего силура первоначально был описан как личинка асцидии или даже представитель отдельного типа или подтипа хордовых. Даже многочисленность отпечатков долго не способствовала решению загадки (да и будем честны – мало кто вспоминал об айниктозооне: первые находки были сделаны в конце XIX века, описан он был лишь в 1937 году; второе исследование опубликовано в 1985 году, а третье – в 1997-м). Но накопление знаний – великая вещь. Выяснилось, что до сих пор отпечатки рассматривались вверх ногами, а тварь относится к

специфическим ракообразным класса *Thylacosephala*. Другие его силурийские родственники – *Thylacares brandonensis* и *Ostenocaris cypriformis*.

Иглокожие силура переживали в целом не самые лучшие времена – часть ордовикских форм вымерла, часть после оледенения пребывала в плачевном состоянии. Но если кто-то убывает, то кто-то обязательно прибывает: силур – начало бурного расцвета морских лилий, продолжавшегося вплоть до перми. Дно покрылось кубками с растопыренными щупальцами на длинных членистых ножках. С ними конкурировали некоторые специфические группы типа *Orhiosistia*, среди которых особо впечатляют *Euthemon* и *Sollasina* – бронированные картошки со ртом снизу и пучками сложноподчинённых чешуйчатых щупалец по периметру. Самое же удачное название, без сомнения отражающее всю суть, принадлежит виду *Sollasina cthulhu*.

В первой половине силура хорошо жилось граптолитам – они дали великое разнообразие. Однако в конце венлокской эпохи благоприятных для их жизни тихих илистых и глинистых мелководий стало меньше, уровень океана повышался, прибрежная зона заполнялась каменными обломками размываемых берегов, мощный прибой крушил хрупкие сеточки граптолитов, а из глубин выдвигались более прочные и устойчивые хватчики – мшанки, кораллы и брахиоподы.



Sollasina cthulhu

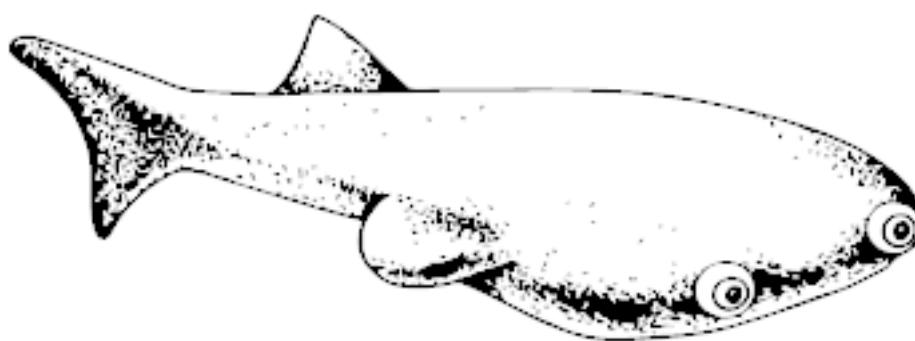
А где же люди? Первые рыбы

Силур – время появления нормальных рыб. Правда, за весь период находок полноценных отпечатков в полный рост не слишком много, зато отдельных зубчиков и чешуек – сколько влезет.

Бесчелюстные рыбы *Agnatha* наконец стали не экзотическими исключениями среди членистоногой и головоногой нечисти, а законной и вполне заметной частью фауны, особенно во второй половине силура. Кроме прочего, они подросли в размерах, многие достигли длины 20–25 см.

Thelodonti были самыми вездесущими бесчелюстными силура. С самого начала до самого конца периода вдоль дна барражировали многочисленные виды родов *Thelodus* и *Loganellia*, в конце силура к ним добавились очень похожие *Lanarkia*. У таких рыб была широкая приплюснутая голова, от которой назад по бокам тела шли треугольные плавниковые складки – почти плавники. Всё тело этих придонных сосальщиков ила было покрыто мелкими острыми чешу-

ями или, что то же самое, кожными зубами. Несколько бодрее выглядели *Phlebolepis elegans*: их рот располагался строго спереди, имелись непарные анальный и, видимо, спинной плавники, а также длинные плавниковые складки по бокам тела. Судя по обнаружению целых групп скелетов одного размера, флеболеписы жили косяками – это едва ли не первый пример социальности у позвоночных. У *Shielia* плавниковые складки чётко разделялись на две пары – грудные и брюшные плавники.



Thelodus

Heterostraci в силуре были не слишком многообразны: *Archegonaspis*, *Strosipherus*, *Tolypelepis*, *Cyathaspis* и *Irregularaspis* известны большей частью по отдельным чешуйкам и зубам. Впрочем, это свидетельствует скорее о плохой сохранности останков, нежели о редкости самих существ.

Добрую традицию панцирноголовости развили и довели почти до идеала Osteostraci, особенно большое преимущественное число которых найдено на эстонском острове Саарема. Забавно, что головные щиты архаичного *Ateleaspis tessellata*, более продвинутых *Thyestes verrucosus*, *Procephalaspis oeselensis*, *Dartmuthia gemmifera*, *Saaremaaspis mickwitzi* и нескольких видов *Tremataspis* полукруглой формой с шипами сзади совершенно повторяют такие же щиты трилобитов и мечехвостов. В некоторых чертах остеостраки обогнали своё время, например, кое-кто из них имел парные грудные плавники, скелет местами окостеневал, хорда заходила в верхнюю, а не нижнюю лопасть хвостового плавника. С другой стороны, грудные плавники со временем скорее исчезали, нежели развивались. Так что эта группа, хотя иногда и считается предковой для челюстноротых, всё же скорее была очередной попыткой эволюции, окончившейся окаменевшими кусками на полках музеев.

В эволюционном смысле удались Anaspida, не имевшие головного щита. Два вида *Birkenia* и *Lasanius problematicus* ошетинились рядом больших колючек на спине, причём у *Birkenia elegans* центральный шип был раздвоен. *Jamoytius kerwoodi* совсем не имел никакой защиты. С другой стороны, именно такие рыбы были потенциально самыми прогрессивными; их тело было сжато с боков, а не сверху вниз, направленный вперёд рот уже был не строго круглым и напоминал нормальные челюсти. Будучи уязвимы, анаспиды вынуждены были быстро плавать и активно маневрировать, избегая хищников.

Работа над ошибками

На первой реконструкции *Birkenia* и *Lasanius* оказались перевернуты брюхом кверху, главным образом из-за нестандартного строения хвоста: у этих рыб хорда продолжалась в увеличенную нижнюю лопасть плавника, а верхняя выглядела небольшим дополнением.

В начале силура свершилось великое – появились челюстноротые рыбы! Они изобрели две отличные вещи – челюсти и парные плавники. Казалось бы, это совсем разные штуки: челюсти получились из первой (или одной из первых) жаберной дуги, а плавники – из плавниковых складок по бокам тела. Но в маленькой твари и частей тела, и генов, их кодирующих, очень немного. При ближайшем рассмотрении выясняется, что развитие и челюстей, и конечностей запускает одно и то же семейство *Hox*-генов. Поэтому не странно, что челюстноротые появляются как бы вдруг, уже почти в готовом виде: для этого понадобилось очень небольшое количество прогрессивных изменений генома. Не исключено, что челюсти были первой частью скелета, начавшей окостеневать у наших предков, ведь на них приходилась основная нагрузка – рыбы уверенно заняли экологическую нишу хищников и начали нападать на членистоногих и прочих беспозвоночных, которые до сих пор сами гоняли хордовых в придонной мути.

Маленькая тонкость

Кожа у разных рыб эволюционировала очень неодинаково. Под словом «чешуя», строго говоря, понимаются сильно разные варианты уплотнения внешних покровов. Судьба их тоже различна. Например, одна из покровных чешуй головы костных рыб со временем погрузилась под кожу и стала нашей слёзной костью, другая же стала нашей ключицей.

Из какой конкретно группы бесчелюстных возникли челюстноротые, точно неизвестно, на эту тему споры ведутся уже двести лет. **Главная борьба за звание предков идёт между телодонтами, гетеростраками и остеостраками.** Разные черты склоняют разных исследователей в разные стороны. Всё же специализации панцирных гетеростраков и остеостраков слишком велики. Скорее, предками челюстноротых были телодонты. Две их проблемы в том, что, во-первых, они неизвестны из кембрия (но история палеонтологии учит, что отчаиваться не стоит), а во-вторых, недостаточно изучены (но это – лишь повод заняться ими получше). Сомнения есть и относительно единства происхождения главных групп челюстноротых; судя по мощным отличиям в некоторых деталях строения, не исключено их независимое возникновение из разных телодонтов или ранних гетеростраков.

Челюстноротые сами по себе делятся на несколько основных групп: панцирные рыбы Placodermi, хрящевые рыбы Chondrichthyes, акантоды Acanthodei и костные рыбы Osteichthyes, которые сразу же разделяются на лучепёрых рыб Actinopterygii и лопастепёрых Sarcopterygii. Обычно они так и располагаются – в ряд, якобы от примитивных к продвинутым. На самом деле, у каждой из этих групп есть архаичные и прогрессивные черты, сочетающиеся более-менее мозаично.

Маленькая тонкость

Плакодермы Placodermi имели окостеневший череп с жаберными крышками, костные дуги позвонков одновременно с хордой, часто окостеневшие плечевой пояс и лучи-радиалии в парных плавниках, а также костную чешую с дентином – по этим признакам они не были такими уж примитивными и далеко превосходили даже современных хрящевых рыб. Их голова была покрыта здоровенным головным панцирем, а тело – независимым туловищным. Отдельные элементы панциря некоторых плакодерм достигают 5 см толщины и бывают удивительно похожи на пластины панцирных динозавров. Такая защита для непосвящённых может выглядеть неотличимой от головных щитов панцирных бесчелюстных, даже специалисты предполагали возникновение плакодерм из непарноноздрёвых. Другие же исследователи указывают на то, что в реальности состав элементов брони у тех и других совершенно разный. К тому же плакодермы не имели настоящих зубов во рту,

их заменяли крупные костные пластины по краям челюстей. Приплюснутые плакодермы плавали вдоль дна и подбедали то, что там находили. В первом приближении плакодермы делятся на более примитивных *Arthrodira* (или *Soccosteii*) и заметно более специализированных *Antiarchi* (или *Pterichthydes*), хотя в некоторых классификациях всё выглядит намного мудрёнее.

Хрящевые рыбы *Chondrichthyes* – акулы, скаты и химеры – не имеют кости, их скелет целиком сделан из хряща, а хорда сохраняется параллельно с позвонками, имеющими и дуги, и тела; впрочем, у химер тел позвонков нет. Жабры многочисленны, жаберные щели не защищены; однако у химер есть хрящевые жаберные крышки, прикрывающие укороченный жаберный отдел. Рот расположен на нижней стороне головы. Зубы находятся не только во рту, но и по всему телу, только на челюстях они намного крупнее. Плакоидная чешуя на теле – это те же зубы, только мелкие, сделанные из дентина и даже с пульпой внутри. Неспроста в Полинезии из акульих шкур делают наждачку, а пловцам строго не рекомендуется обниматься с акулами и тереться об них – у бедной рыбки из-за этого могут заболеть зубки на бочке. У хрящевых рыб нет плавательного пузыря, а их хвост гетероцеркален, то есть с длинной верхней лопастью и короткой нижней, что достигает апофеоза у лисьей акулы *Alopias vulpinus*. Между прочим, конечный мозг акул очень похож на мозг бесчелюстных гетеростраков. Особая фишка хрящевых рыб – спиральный клапан кишечника, отчего их фекалии получаются в виде характерной завитушки; по таким закрученным копролитам акулы обнаруживаются в ископаемом виде едва ли не чаще, чем по зубам. Система размножения у хрящевых рыб неожиданно продвинутая: оплодотворение внутреннее, самки откладывают крупные немногочисленные яйца с плотной кожистой оболочкой – «русалочки кошельки» – прямоугольники с хвостиками по углам для наматывания на морскую траву. К тому же, некоторые скаты и акулы развили полноценное живорождение, даже с плацентой.

Акантоды *Acanthodei* имели хрящевой скелет и гетероцеркальный хвост, но иногда поверх черепа появлялись окостенения, обычно окостеневали челюсти, жаберные дуги и плечевой пояс, рот находился на переднем конце головы, существовали жаберные крышки и ганоидная чешуя по всему телу (впрочем, другие палеонтологи определяют её как плакоидноподобную, но без пульпы внутри). Фирменная черта акантод – крупные шипы в основании плавников, а у многих ещё и дополнительные шипы между грудными и брюшными плавниками – до шести пар! По совокупности признаков акантоды зависят между хрящевыми и костными рыбами, а некоторые их черты явно указывают на предков-плакодерм.

Костные рыбы *Osteichthyes* имеют костный скелет (хотя бы череп), жаберные крышки и чешую, а также либо лёгкие, либо плавательный пузырь, причём второй, скорее всего, возник из первых; впрочем, не исключено, что разные лёгкие возникали неоднократно. Оплодотворение у костных рыб обычно наружное, самки откладывают икру; живорождение встречается, но скорее в виде исключения.

Лучепёрые *Actinopterygii* крайне разнообразны. В первом приближении иногда они делятся на более примитивных *Palaeopterygii* и *Neopterygii*, включающих костных ганоидов и костистых рыб.

Палеониски *Palaeoniscii* (они же *Palaeonisciformes*, или *Archistia*) – наиболее примитивная группа лучепёрых. Окостеневшим в скелете был только

череп, но не позвоночник; чешуя была ганоидная, лежащая очень плотными ровными рядами, благодаря чему на отпечатках палеониски часто выглядят как живые; хвост гетероцеркальный. В целом, палеониски были более-менее похожи на многопёров и осетров, наглядно отличаясь от последних чешуёй по всему телу и передним, а не нижним расположением рта.

Хрящевые ганоиды Chondrostei, включающие единственный современный отряд осётрообразных Acipenseriformes, отличаются тем, что у них костная ткань есть лишь в черепе, а остальной скелет хрящевой, причём тел позвонков вообще нет, а хорда сохраняется на всю жизнь. Чешуя осетров костная, не сплошная, а представлена рядами здоровенных ромбовидных блях «жучек» вдоль спины и боков. Гетероцеркальный хвост, рот на нижней стороне головы и спиральный клапан напоминают план строения хрящевых рыб, а жаберные крышки и развитый плавательный пузырь – других костных рыб. Колочка на переднем крае грудного плавника наводит на мысли об акантодах.

Многопёры Cladistei (Cladistia, или Brachiopterygii) с единственным отрядом Polypteriformes и небольшим количеством видов – странные длинные рыбы с рядом плавничков на спине, в основании каждого из которых лежит толстый шип. Их скелет окостеневаает, есть тела позвонков, чешуя ганоидная – с костной основой, слоем дентина и эмалеподобным покрытием, сделанным из множества слившихся зубчиков, очень плотная. Хвостовой плавник по сути гетероцеркальный, но почти симметричный. Многопёры имеют крайне нестандартные плавники и очень странный не то плавательный пузырь, не то ячеистое лёгкое, приспособленное для атмосферного дыхания. Спиральный клапан кишечника подозрительно похож на акулий. Среди современных рыб они в наибольшей степени напоминают палеонисков.

Костные ганоиды Holosteï с двумя современными отрядами – панцирничкообразные Lepisosteiformes и амии Amiiformes – отличаются костным скелетом, телами позвонков без хорды, почти-почти симметричным – почти гомоцеркальным, но все же гетероцеркальным – хвостовым плавником и ячеистым плавательным пузырём, который может работать в качестве лёгкого; в кишечнике есть остатки спирального клапана. У панцирных щук чешуя ганоидная, у амий – циклоидная.

Костистые рыбы Teleosteï включают самых обычных нормальных рыб, ныне захвативших всю планету. Весь их скелет окостеневший, есть тела позвонков, хорда во взрослом виде распадается на малозначимые сегменты; чешуя эласмоидная – костная с годичными полукольцами, причём чешуйки налегают друг на друга; хвостовой плавник обычно симметричный гомоцеркальный, а спирального клапана нет.

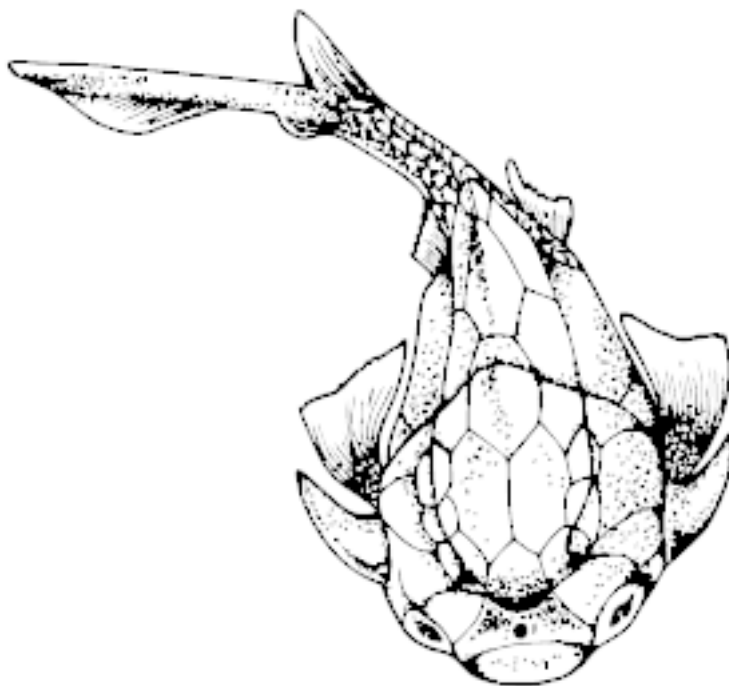
Лопастепёры, или мясистолопастные Sarcopterygii, с одной стороны, крайне примитивны – у них костная ткань сосредоточена большей частью в черепе, и то не во всех частях, да ещё в цилиндрическом полумесяце над хрящевыми позвоночными дугами (что и дало название группе целакантов – «полошипые»), а остальной скелет хрящевой, у современной латимерии тел позвонков нет, а хорда сохраняется всю жизнь; спинной мозг окружён специфической соединительнотканной трубкой. Особая фишка лопастепёрых – подразделение черепной коробки на две части – впереди от хорды и над передней частью хорды; эти две части соединены суставом и двигаются относительно друг друга с помощью специальной мышцы. Смысл конструкции – опускание передней части черепа для сильнеего укуса –

ведь добычей были панцирные рыбы. Первые лопастепёрые имели небольшие глаза, крупные обонятельные полости и развитую электрочувствительность, что явно указывает на жизнь либо в глубине, либо в мутной воде; опять же – охотиться приходилось на придонных панцирных рыб, прятаящихся в иле. Как ясно из названия, плавники имеют толстое мясистое основание, служащее для хождения по дну. Как у всех примитивных рыб, кишечник лопастеперых оборудован спиральным клапаном. С другой стороны, эти рыбы являются нашими ближайшими родственниками: у них развились лёгкие и хоаны – задние носовые отверстия, а плавники могут быть приспособлены для ползания по суше. Чешуя лопастепёрых исходно космоидная – с костной основой и покрытием из дентиновых зубчиков со специальным веществом космином, причём растёт всю жизнь; космин был пронизан нервными волокнами и служил специфическим органом чувств. Лопастепёрые в упрощённом варианте делятся на две большие группы, часто получающие ранг классов или даже групп классов – кистепёрых и двоякодышащих.

Кистепёрые *Crossopterygii* сами по себе в простейшей версии подразделяются на вымерших пресноводных рипидистий *Rhipidistia* (они же *Rhipidistiiformes*, или *Osteolepides*) и морских целакантов *Coelacanthi*, представленных единственным современным отрядом *Coelacanthiformes* (они же *Coelacanthida*, или *Actinistia*). Как обычно, в современных классификациях всё хитрее; иногда кроссоптеригии и рипидистии воспринимаются как синоним, а целаканты оказываются независимой от них группой в ранге от отряда до класса. Рипидистии возникли раньше и имели более примитивные черты, но именно это позволило им эволюционировать в наземных четвероногих.

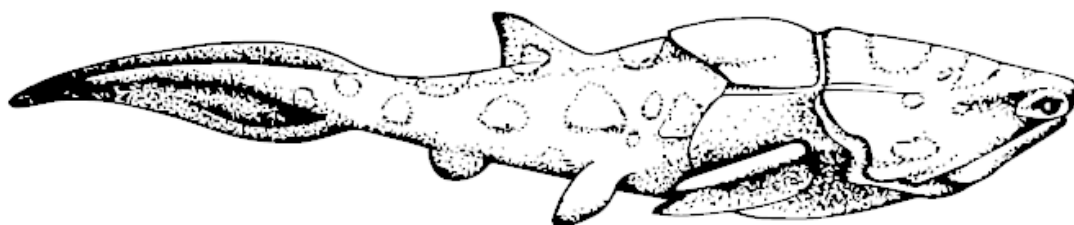
Двоякодышащие *Dipnoi* (или *Dipneustomorpha*; при включении сюда же *Protoleporiformes* вместе они называются *Dipnomorpha*) в древности были крайне разнообразны, первые из них ещё сохраняли подвижность черепной коробки, но довольно быстро утратили эту особенность; также у современных двоякодышащих исчез верхний дентиновый (косминовый) слой чешуи. Современные двоякодышащие представлены двумя отрядами – рогозубовых *Ceratodontiformes* и чешуйчатников *Lepidosirenoformes*.

Разные группы челюстноротых появились почти синхронно в раннем силуре.



Qilinyu rostrata

Плакодерм в силуре известно не так уж много, причём большей частью по фрагментам. Из лудловской эпохи Чехии до нас дошли фрагменты артродир *Kosoraspis peckai* и *Radotina*. Этим же временем датируются целые панцири *Qilinyu rostrate* и чуть более продвинутого двадцатисантиметрового *Entelognathus primordialis* из Юннани. Эти находки особенно важны: с артродирами их роднят форма мозговой коробки и тела в целом, вытянутый туловищный панцирь и отсутствие зубов во рту, с хрящевыми рыбами и акантодами – сочленение челюстей, а с костными рыбами – строение верхней челюсти. Таким образом, эти рыбки занимают почётное место очередного Великого Предка, будучи предшественницами всех основных групп продвинутых челюстноротых; правда, величие несколько страдает от более раннего обнаружения более древних и продвинутых рыб из США и Чехии, но от тех известны лишь чешуйки, а тут – рыба в полный рост, так что китайские палеонтологи, конечно, гордо проигнорировали варварские находки и заявили о величии китайского предка.



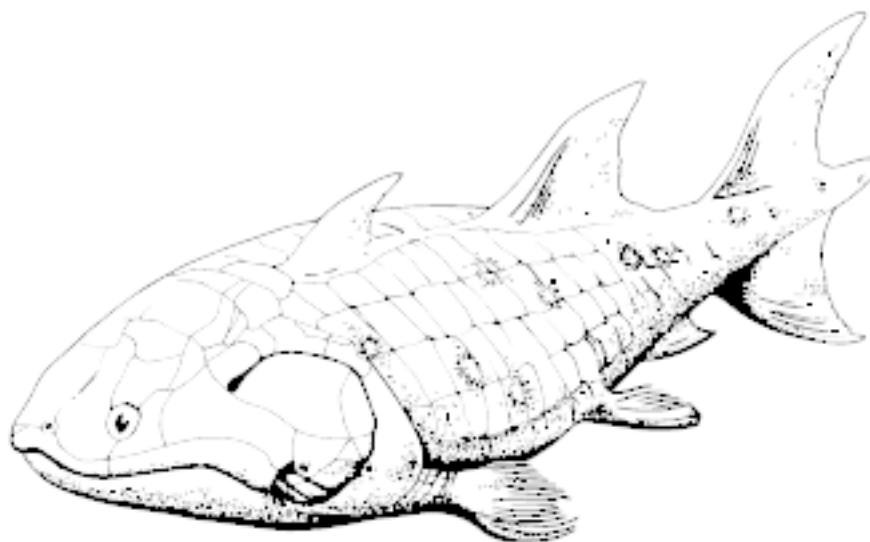
Entelognathus primordialis

Хрящевые рыбы силура известны в основном по изолированным зубам, так что трудно сказать, на что они были похожи. Древнейшие известные хрящевые рыбы – *Elegestolepis grossi* и *E. conica*, они жили от аэронского века до лудловской эпохи в морях Тувы, Алтая и Монголии. В раннесилурийском море Монголии плавали *Mongolepis rozmanaе*, шейнвудским веком дати-

руются тоже монгольские *Deltalepis magna*, *D. parva* и канадский *Frigorilepis caldwelli*, гомерским – канадский *Kannathalepis*. Описаны и другие роды и виды, так что ясно – в середине силура акулы уже были разнообразны. Здорово, что даже самые ранние, хотя и выделяются в свой отряд *Elegestolepidida*, до крайности напоминают современных акул.

Акантоды появляются в конце лландоверийской эпохи США и в венлокской Чехии. Древнейшие чешуи и плавниковые шипы не дают представления об облике их владельцев, так же как и чешуя *Nostolepis striata* из пржидольской эпохи Эстонии, Швеции и Германии; уже в начале девона, в лохковском веке, его сменил *Nostolepis gracilis*. Были, конечно, и другие силурийские акантоды – *Climatius*, *Onchus*, *Gomphodus* и прочие, частично переходящие в девон, где от них есть уже полноценные отпечатки.

Самые древние костные рыбы с признаками панцирных известны по фрагментам челюстей с зубоподобными пупырышками из лудловской эпохи Швеции – *Andreolepis hedei* и пржидольской Германии – *Lophosteus superbus*. Иногда этих рыб относят к палеонискам, но такое определение довольно спорно. Фрагменты настолько малы, что их можно изучать исключительно под микроскопом, а лучше – с помощью микротомографии; забавно, что для пушей контрастности на древние челюсти напыляют золото – палеонтология может быть довольно затратным занятием.



Guiyu oneiros

Позднелудловской эпохой, то есть лудфордским веком, датируется целая компания Великих Предков из Юннани, похожие находки есть и во Вьетнаме.

Из них наиболее древние и примитивные *Guiyu oneiros* и *Sparalepis tingi* из конца лудловской эпохи: в этих тридцатисантиметровых рыбках сочетались признаки хрящевых, акантод, лопастепёрых и лучепёрых: их тела были покрыты прямоугольной ганоидной чешуёй, в основании двух спинных плавников лежали здоровенные шипы, имелись зачатки окостеневших поясов конечностей, но в строении черепа признаки лопастеперых всё же перевешивали.



Sparalepis tingi

Синхронны, но более прогрессивны челюсти *Megamastax amblyodus*. Их уже уверенно можно отнести к лопастепёрым. Самое интересное, что мегамастакс достигал 1 м длины, будучи, таким образом, самой большой рыбой своего времени. Судя по сочетанию мелких острых и округлых пупырчатых зубов, это был хищник, способный съесть и кого-то с твёрдым панцирем. Ясное дело, это послужило поводом отрапортовать об обнаружении древнейшего хищного позвоночного, но, как часто бывает, это работает, если игнорировать более древних американских и чешских акул.

Эволюционную эстафету перенял *Psarolepis romeri*, живший от конца лудловской эпохи до конца лохковского века девона. Он тоже сочетал с лопастепёростью признаки лучепёрых, а потому его можно считать ещё одним почти идеальным основателем всех костных рыб. У этой хищной рыбы на конце нижней челюсти торчали крупные клыки, чем он похож на девонскую рипидистию *Onychodus*, перед двумя спинными и грудными плавниками располагались большие шипы, как у акантод и некоторых поздних акул (хотя как раз у примитивных акул таких шипов не было).

* * *

Завоевание суши продолжалось.

Конечно, в таком ответственном деле не обошлось без странностей. Самыми загадочными образованиями, существовавшими с конца силура до конца девона, были прототакситы *Prototaxites loganii*. Палеонтологически они предстают как огромные окаменевшие столбы до 8,8 м высотой и 1,37 м в диаметре – это самые большие организмы своего времени! Прототакситы имеют слоистую структуру, хотя не очень понятно, была ли она строго концентрической или спиральной. На срезах видно, что ткань «ствола» состояла из каких-то волокон со сгущениями, но однозначно сопоставить такое строение с какими-то конкретными современными организмами не получается. Было выдвинуто множество предположений о природе прототакситов: они реконструировались как деревья типа плаунов, гигантские водоросли, грибы или лишайники. Не исключено, что над безжизненными равнинами силурийских побережий там и сям торчали огромные гладкие столбы. Правда, не очень понятно, как бы водоросли или грибы таких титанических размеров держались в вертикальном положении безо всякой механической ткани.

Согласно самому красивому предположению, прототакситы вообще не были единым организмом. Дело в том, что суша была заселена в лучшем случае лишайниками и мхами – организмами без корней, не способными закрепить почву. Сообщества мхов-печёночников, цианобактерий, грибов и водорослей росли в виде тонкого ковра прямо поверх песка около неустойчивых берегов. После ливней верхний край такого ковра мог загнуться, после чего под собственной тяжестью, смачиваемый водой, заворачивался в рулон. Такой скатанный мат плюхался в воду, погружался на дно, поднимаясь муть оседала поверх, консервируя от всяких поедателей – и вот готов прототаксит. Потому-то прототакситы и исчезают в девоне – ведь именно в это время появляются нормальные наземные растения с корнями, которые хорошо держатся сами, закрепляют почву, создают постоянные берега водоёмов и своим частоколом не дают скручиваться всяким моховым коврам. Главное же подтверждение этой версии – сугубо гистологическое: микрочастицы в составе прототакситов больше всего напоминают клетки печёночников, а также там явно есть и грибные гифы, и включения цианобактерий.

Важнее, что в конце силура появились зелёные харовые водоросли Charophyta, а от их наземных микроскопических представителей или каких-то зелёных водорослей Chlorophyta возникли первые сосудистые растения Tracheophyta. По другим версиям, предками сосудистых могли стать печёночники Marchantiophyta или антоцеротовые мхи Anthocerotophyta.

Как вы там, потомки?

Харовые водоросли – удивительные существа. Внешне они очень похожи на хвощи – тот же членистый стебель, из узлов которого расходятся мутовки тонких не то веточек, не то листьев, а к земле они крепятся бесцветными вроде бы корешками. Но нет! «Междоузлия» харовых – это огромные клетки, иногда длиной в пять сантиметров, а «узлы» – стопки мелких клеточек; «корни» – на самом деле ризоиды, не имеющие свойств настоящих корней и ничем, кроме цвета, не отличающиеся от остальных частей таллома. Да к тому же взрослое растение – гаплоидный гаметофит, а не диплоидный спорофит, как у сосудистых растений. Диплоидной во всём жизненном цикле харовых является только одна клетка – зигота.

Несмотря на специфику общего строения и органов размножения, харовые водоросли – одни из лучших кандидатов на роль предков сосудистых растений. В частности, у них есть фикопласт – перегородка, возникающая при

делении клетки пополам, подозрительно похожая на фрагмопласт с таким же назначением у сосудистых растений. Когда клетка делится, самый неприятный момент – «чпок» – когда мембрана двух новых клеток уже разорвалась, но у каждой дочерней ещё не схлопнулась. В этот ответственный миг из клетки может выпасть что-нибудь очень ценное. Фикопласт и фрагмопласт – как раз крышечки, появляющиеся заблаговременно и аккуратно перегораживающие разделяющиеся клетки, не дающие им развалиться как попало. Именно регуляция роста клеточной стенки – сначала для более успешного деления – стала залогом появления сосудистых растений, ведь сосуды как раз и отличаются мощной клеточной стенкой. Генетика указывает, что среди харовых самыми близкими родичами сосудистых могут быть конъюгаты, или сцеплянки *Conjugatorphyceae* (или *Zygnematorphyceae*), хотя современные представители этого класса очень сильно упрощены.

Маленькая тонкость

Проводящая система сосудистых растений подобна фонтану: по совокупности сосудов – ксилеме-древесине в центре растения – вода с минеральными веществами из почвы поднимается вверх к листьям, а по совокупности ситовидных элементов – флоэме-вторичной коре растения – вода с растворёнными сахарами спускается вниз от листьев к корням.

Главное достижение сосудистых, очевидно, – сосуды. Растения научились убивать некоторые свои клетки и делать из них отличные водопроводные трубы, в которых транспорту воды с минералами не мешают цитоплазма, органоиды и ядра. Сосуды позволяют закачивать воду от земли к верхушке растения. Наверху растения имеются устьица – отверстия, через которые вода испаряется, за счёт чего создаётся тяга.

Между прочим, до сих пор физика закачивания воды до конца неясна, ведь вода не просто поднимается вверх, а ещё и используется для жизни клеток; получается, испаряют они не так много, а засасывают куда как больше. Как стометровая секвойя поднимает массу воды на безумную высоту, испаряя чуток через хвою – загадка. Откуда в некоторых тропических лианах берётся такое давление, что, переруби их мачете, вода хлещет, как из шланга? Если бы ботаников так же финансировали, как физиков-ядерщиков, то у нас давно был бы бесплатный водопровод...

Сосуды бывают двух основных типов. Трахеиды имеют отверстия по бокам, а их размеры сравнительно невелики – 0,1 – 10 мм. Отдельные трахеиды появились ещё у мхов, но совершенства достигли именно у сосудистых растений. Трахеи не имеют боковых отверстий, а открыты только на концах; они достигают даже 10 см длины. Настоящие трахеи возникли только у гнётовых и покрытосеменных, причём самые продвинутые покрытосеменные, например орхидеи, остались только с трахеями, лишившись трахеид (правда, из-за этого у орхидей затруднён горизонтальный транспорт, а потому они никогда не бывают толстыми и уж подавно – деревьями).

Если же сосуды имеют к тому же толстые стенки, то получается отличная механическая ткань – каркас, дающий прочность и не позволяющий телу согнуться и упасть. Общий итог – растение с сосудами и механической тканью может стать высоким и торчать вертикально, возвышаясь над соседями и получая больше света для фотосинтеза. С этого момента начинается безумная гонка растений за место под Солнцем, не прекращающаяся и поныне.

Ситовидные элементы флоэмы, в отличие от сосудов – полуживые клетки. Дело в том, что сахара, качаемые от листьев вниз, могут заполимеризоваться, их надо растворять обратно, а для этого нужны ферменты, какая-никакая биохимия. У плаунов, хвощей, папоротников и голосеменных ситовидные клетки снабжены ядром, заострены и имеют отверстия – ситовидные поля – по бокам. У покрытосеменных ситовидные трубки уже без ядра и с ситовидными полями на концах. Для их функционирования к ним прилагаются клетки-спутницы с ядром и множеством митохондрий, обеспечивающих энергию для транспорта.

Второе принципиально важное свойство сосудистых – доминирование спорофита в жизненном цикле. Взрослое сосудистое растение диплоидно. Гаплоидная стадия гаметофита ужимается у плаунов, хвощей и папоротников до недолгого и несложного заростка с гаметангиями, а у семенных растений ещё больше – до единичных клеток, почти как у животных, так что разница между спорой и гаметой практически исчезает.

Кто бы ни был предком сосудистых, к началу силура они, видимо, уже существовали, что мы знаем по находкам характерных спор с трёхлучевой щелью разверзания в плотной оболочке из лландоверийской эпохи и даже, как уже говорилось, из позднего ордовика. Позже споры к тому же становятся разнообразны. Оледенения границы ордовика и силура могли способствовать выживанию самых упорных и подтолкнуть эволюцию растений.

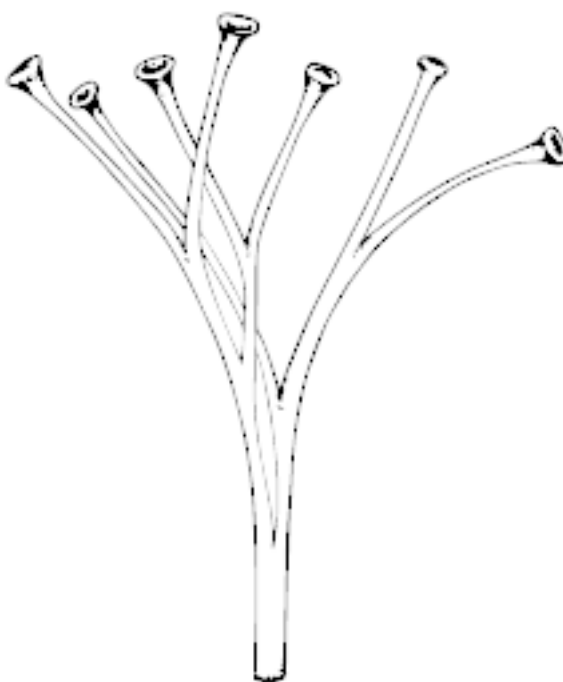
Самые ранние сосудистые растения, найденные в виде отпечатков стеблей, – позднесилурийские риниофиты *Rhyniophyta* (они же *Rhyniopsida*, псилофиты *Psilophyta*, *Psilophytites*, или прапапоротникообразные *Propteridophyta*). Выглядели они чрезвычайно просто: тонкие веточки, регулярно разделяющиеся надвое, с пупочками-спорангиями на концах; иногда одна ось оказывалась потолще, а ответвление – потоньше, изредка встречалось деление на три. Самое главное – у риниофитов были настоящие сосуды, устьица, оболочка кутикула, защищающая от высыхания, и корнеподобные ризоиды в почве. В большинстве случаев риниофиты имели высоту 20–70 см, очень редко вымахивали аж до 3 м, но такие гиганты существовали уже в девоне. Риниофиты росли вдоль побережий, частично в воде, но некоторые – и вполне на суше, причём образовывали довольно плотные заросли.

Работа над ошибками

Часто термины «псилофиты» и «риниофиты» используют как синонимы, но, если начать занудствовать, между ними есть разница. Термин «*Psilophytites*» изначально был придуман в 1952 году для обозначения непонятных стеблей без спорангиев («псинос» – голый), не поддающихся точной классификации, то есть заранее понимался как сборная солянка. Термин же «*Rhyniophyta*» с самого начала означал определённую систематическую группу примитивнейших сосудистых растений. Назван род *Rhynia* был в честь шотландской деревни Райни, около которой были обнаружены первые отпечатки; однако в русской литературе прижилась транскрипция «риния», а для всей группы, соответственно, «риниофиты».

Замечательно, что ещё до фактического открытия окаменелостей (что случилось в 1912 г.) риниофиты были успешно предсказаны в 1908 г. французским ботаником О. Линье, который, исходя из чистой логики, достаточно детально описал *Propsiloteae*, гипотетических предков сосудистых растений. И ведь О. Линье угадал все ключевые свойства. Вот она – предсказательная сила науки!

Самая древняя и примитивная представительница риниофитов – *Cooksonia* – известна по отпечаткам стеблей как минимум с венлокской эпохи; впрочем, некоторые считают её слишком примитивной даже для риниофитов. Эти маленькие растения были устроены проще некуда: несколько раз ветвящиеся вилочки не выше пяти сантиметров со спорангиями на верхушках. Самый древний вид – *Cooksonia barrandei* – найден в Чехии и датирован 432 млн л. н.; такие же датировки у неназванных куксоний из Ирландии. Показательно, что, с одной стороны, один и тот же род обнаруживается в синхронных отложениях по всему миру – Европе, Северной Америке, Западной Сибири, а с другой стороны, уже в конце силура известно довольно много видов, отличающихся деталями строения. Таким образом, куксония – отличный великий предок всех сосудистых растений планеты.



Cooksonia

В конце силура по берегам водоёмов уже густо колосились многочисленные сосудистые растения – *Yarravia oblonga*, *Ya. subsphaerica*, *Hedeja corymbosa* и прочие. Некоторые из них сохраняли ещё очень примитивные черты, например, *Horneophyton*, *Caia*, *Salopella* и *Tortilicaulis* имели чрезвычайно простые сосуды и даже иногда выделяются в самостоятельный класс Horneophytopsida. Возможно, гаметофит этих растений всё ещё был тоже крупным, выглядящим примерно как и спорофит. Если это действительно так, то хорнеофитописиды абсолютно уникальны, занимая строго промежуточное место между низшими и высшими растениями.

Наряду с очень примитивными понемногу разгоняются и более продвинутые: *Baragwanathia* уже отрастила многочисленные почти листья микрофиллы, в которые даже заходили сосуды, а потому больше походила на плаун, в класс каковых часто и включается. Такие растения известны от горстийского века силура до эмского века девона и от Австралии и Китая до Чехии и Канады.

Как вы там, потомки?

В современной флоре существуют странные растения – псилотовидные Psilotales (или Psilotopsida) – *Psilotum nudum* и *Tmesipteris elongata*. Внешне

они чрезвычайно похожи на силурийские и раннедевонские растения. У псилопта точно такое же дихотомическое деление стебля, нет ни листьев, ни корней, на верхушках находятся спорангии; собственно, псилофиты и получили свое название за сходство с псилотом. Долгое время ботаники спорили – примитивны ли псилоповидные исходно. Это дожившие до нас или же упростившиеся вторично псилофиты. То есть их предки были в некоторый момент уже совсем даже ничего, но потом стали снова похожи на куксонию, в буквальном смысле слова суксилились. Решение пришло из генетики: псилоповидные оказались ужовниковыми папоротниками *Ophioglossidae*, опсилофитившимися до силурийского состояния. Не берите с них пример – кистепёрыми станете!

Если на берегах появляется много растительных остатков, то кому-то это понравится. Видимо, уже в конце силура на суше распространились грибы, питающиеся древесиной. Жизнь подготавливалась к великому завоеванию суши, которое в полной мере свершилось уже в следующем – девонском – периоде.

* * *

Как уже говорилось, вторая половина силура выдалась жаркая и засушливая. В потеплевших водах океана кислород растворялся не очень хорошо, и растения, и животные океана чувствовали себя как в супе и потихоньку мёрли. Конец силура ознаменовался сокращением разнообразия морских организмов, в том числе многих брахиопод. Впрочем, это вымирание не идёт ни в какое сравнение с предыдущим, так что в девон перешли почти все группы.

* * *

Силур – поворотный период нашей истории. Он дал нам челюсти и конечности, а самое главное – уверенность в будущем. Под гнётом ракоскорпионов выковывалось недалёкое доминирование позвоночных. Одновременно, не теряя времени, первые сосудистые растения начали уверенное освоение суши – потомки куксоний сыграли принципиальную роль в становлении разума, дав нашим предкам и кров, и стол, и топливо для очага.

Альтернативы

Силур – последний период, когда членистоногие имели шанс развить разум и захватить планету. Ракоскорпионы были крупнейшими тварями своего времени; жизнь в пограничных условиях – на грани солёной и пресной воды, воды и суши – могла бы простимулировать их развитие. Но, как многократно случалось в эволюции, первопроходцы попались в ловушку чересчур экстремальных условий и одновременно отсутствия конкуренции. Возникшие скорпионы оказались настолько хорошо приспособлены к жизни на пустынной суше, что навеки остановились в развитии и до сих пор выглядят неотличимо от своих силурийских предков.

Девон

419,2–358,9 миллиона лет назад: *Лето палеозоя, время рыб и Великий Десант*

МЕЖДУНАРОДНАЯ И РОССИЙСКАЯ ШКАЛА:

419,2 млн л.н. – ранний девон: лохковский век – 410,8 – пражский век – 407,6 – эмсский век – 393,3 – средний девон: эйфельский век – 387,7 – живетский век – 382,7 – поздний девон: франский век – 372,2 – фаменский век – 358,9



Девон – один из самых важных периодов для нашего становления. Длиной почти со всю кайнозойскую эру, он просто не мог не быть богат на события. Период, когда суша оказалась окончательно и бесповоротно завоевана всеми теми, кто живёт на ней поныне, – по масштабу преобразований это время сопоставимо с кембрием. Девон принял Землю с камнями, а оставил с лесами.

* * *

Огромная Гондвана из слившихся Южной Америки, Африки, Антарктиды и Австралии на Южном полюсе, Северная Америка, Северная Европа, Казахстан и Китай на уровне экватора, выстроившиеся дугой, окружающей океан Палеотетис, Сибирь, как полагается Сибири – на севере, океан Панталасса на половину планеты – карта девона радует взор.

Климат девона – один из теплейших за всё время существования планеты, по температурам на третьем месте после кембрия и эоцена. В первую половину периода стояла жара и сушь, в том числе по всей территории Гондваны, во второй половине стало холодать, так что в конце фаменского века случилось даже оледенение.

Морская жизнь в девоне испытывала некоторый застой: в первую половину периода разнообразие морских животных ещё росло, а потом потихоньку стало снижаться. Впрочем, бедным девон назвать уж точно невозможно.

В девоне впервые появились известковые губки *Calcareia* (возможно, они были уже в силуре, но это не точно). Продолжался расцвет кораллов табулят.

Как часто бывает, после насыщения вариантами строения началась гонка размеров. Большие существа часто имеют преимущества перед всякой мелочью. Жертвы становятся больше, быстрее и защищённее, хищники отрачивают когти-челюсти-открывашки. Девон – время, когда эти тенденции проявились наилучшим образом. Отличный пример – гигантский многощетинковый червь *Websteroprion armstrongi* с границы раннего и среднего девона Канады. От этой полихеты сохранились лишь крючковатые асимметричные челюсти длиной 10–15 мм, но сравнение с современными аналогами показывает, что длина тела была около 1 м.

Если есть такие страшные хищники – будут и соответствующие жертвы. Среди брахиопод очень показателен *Echinaurus* из Марокко, чья раковина покрыта множеством длинных тонких игл.

Как вы там, потомки?

Современные хитоны – совершенно замечательные моллюски. Снизу у них одна сплошная нога, как и положено улиткам, но сверху раковина разделена на шесть последовательных сегментов, чем очень напоминает спину мокриц, причём первый и последний щитки отличаются от шести средних. По бокам тела идут пары жабр, сегментированы и панцирные мускулы; нормальной мантийной полости нет; нервная система без ганглиев, нет также стагоцистов, глаз и щупалец; анальное отверстие расположено на конце тела, как у червей. Все эти особенности, конечно, всегда интерпретировались как свидетельство чрезвычайной архаичности хитонов; регулярно эти животные упоминаются как «переходное звено» от червей к моллюскам. Конечно, нынешние хитоны – никакое не «промежуточное звено», но вся группа явно очень рано отделилась от прочих моллюсков и, возможно, действительно сохранила некоторые черты общих с червями кембрийских предков. Тем более удивительно, что первые достоверные хитоны известны лишь из девона.

Среди моллюсков появляются хитоны, или панцирные моллюски *Polyplacophora* (они же *Polyplaxiphora*, или *Logicata*); североамериканский *Strobilepis spinigera* является древнейшим достоверным представителем класса, хотя не раз в качестве хитонов описывались и кембрийские, и ордовикские раковинки.

Среди головоногих в девоне неплохо себя чувствовали наутилоидеи *Actinocerida*, *Orthocerida* и *Oncocerida*, от последних тогда же возникли *Nautilida*. Раковина онкоцератид была загнута как рог, иногда даже на полтора оборота, причём завитки не смыкались. У первых наутилид она ещё была такой же, но в последующем раковина расширялась, завитки смыкались, пока не превратились в то лаконичное совершенство, что мы видим у современных наутилулов.

Головоногие *Bactritida* хотя сами по себе не были особо распространены и разнообразны, дали в самом начале девона начало важнейшей и богатейшей группе *Ammonoidea*, ставшей едва ли не символом палеонтологии. В этой эволюционной линии исходно и независимо произошло загибание прямой как стрела раковины. Например, у продвинутого бактрита *Lobobactrites* – сначала в бычий рог, потом в бараний, а потом и в плотную спираль. Раковина древнейшего раннедевонского аммонита *Anetoceras* была промежуточной: на ранних стадиях развития она формировалась как слабоизогнутая, а потом заворачивалась гораздо плотнее, отчего по итогу получалось колесо с отверстием в центре, в котором каждый следующий оборот почти, но не совсем – с узеньким зазором – смыкался с предыдущим. У чуть более поздних аммонитов раковина обычно просто свёрнута в плотную спираль. Забавно, что эмбриональные раковины девонских аммоноидей показывают в ходе индивидуального разви-

тия отличный переход от слабоизогнутой формы к согнутой и далее спирально закрученной; это один из отличных примеров биогенетического закона Геккеля. Поскольку раковина нарастала от крошечных внутренних колечек к огромным наружным не только в толщину, но и в ширину, поперечное сечение приобретало в итоге вид песочных часов: центральные завиточки совсем узенькие, а крайние – очень широкие. Одновременно такая форма повышала устойчивость при плавании, а у продвинутых видов стабильность дополнялась продольным килем. Внутри раковина аммонитов подразделена на отдельные камеры, которые моллюск заполнял через жабры газом или, наоборот, закачивал туда воду, меняя тем самым плавучесть. Вряд ли такая конструкция могла очень быстро двигаться по горизонтали, зато оперативно погружалась или всплывала.

Встречались и оригинальные варианты. У *Solicyclymenia paradoxa*, *Kamptoclymenia trivaricata* и *Parawocclumeria paradoxa* из фаменского века, то есть самого конца девона, раковина была треугольной! При этом у соликлимении раковина закручивалась на много оборотов; у камптоклимении на небольшое число, причём углы были отделены друг от друга бороздками; а у паравоклюмерии оборотов по сути вообще не было, а каждый угол представлял собой обособленный пузырь.



Kamptoclymenia trivaricata

После своего появления в начале девона аммониты дали гигантское количество видов – описано порядка трёх тысяч, но нет сомнения, что будут найдены и другие. Вплоть до своего вымирания в конце мела аммониты были самыми обычными жителями всех морей планеты. Такой успех стал возможен в немалой степени благодаря изобретению челюстей, что позволило аммонитам стать не только фильтраторами, но и хищниками.

В раннем девоне доживал свой век последний аномалокарид *Schinderhannes bartelsi* из Германии. В отличие от своих эпичных кембрийских предков, шиндерханнес (названный так, кстати, по имени бандита XVIII века из области, где найден отпечаток) был мелким, всего десяток сантиметров, и крайне пучеглазым. Спереди он имел пару длинных тонких «плавников», сзади – пару коротеньких «плавничков», а заканчивалось тело вытянутым шипом. Видно, что аномалокариды пытались соответствовать веяниям времени, но рыбы давно и безнадежно их обогнали. Успех группы был в прошлом, аномалокариды не выдержали конкуренции и вымерли.

Та же судьба ждала и маррелломорфы – раннедевонские *Mimetaster hexagonalis* с панцирем в виде шестиконечной остролучевой звезды и длинными тонкими членистыми ножками и щетинками, а также *Vachonisia rogeri* с панцирем странного остроугольного фасона в форме супергеройского плаща были последними представителями этой загадочной группы членисто-

ногих. Перед вымиранием маррелломорфы были довольно успешны: миметастеры в некоторых местонахождениях находятся на втором месте по числу отпечатков после трилобитов. Возможно, они даже жили группами.

Трилобиты в девоне не скучали. Особенно колоритен раннедевонский североамериканский *Terataspis grandis* – шипастая шестидесятисантиметровая плюха с растопыренными во все стороны отростками и пупырчатым шаром на голове, очень похожая на современную морскую звезду «терновый венец». Главные мекки любителей девонских трилобитов – Оклахома и Марокко, тут находятся, наверное, миллионы окаменелостей изумительной сохранности; главное – уметь их отпрепарировать. Особенно причудливый облик приобрели трилобиты *Odontopleuroidea* – их панцири разрослись совершенно безумными рогами, часто к тому же пупырчатыми, растопыренными во все стороны, а иногда даже завитыми в спирали. Чудесны оклахомские, чешские и германские *Dicranurus elegans* и *D. monstrosus*, *Kettneraspis williamsi* и *Ceratonurus krejci*, марроканские *Ceratarges ziregensis*, *Cyphaspis boutscharafinense*, *Kayseroops megaspina*, *Kolihapeltis rabatensis*, *Koneprusia dahmani* и *Quadrops flexuosa*. Все они прекрасны, трудно выбрать рекордсмена! Понятно, что не только шипами знамениты девонские трилобиты. Марокканский *Erbenochile issoumourensis* уникален высокими вертикальными глазами-щитами, смотрящими в разные стороны. У *Walliserops trifurcatus* на «носу» торчал огромный – длиннее всего тела – рог-трезубец. У *Lanceaspis hammondi* нос был длинным и треугольным, как у осетра. Головной щит *Harpes perradiatus* огромный, широкий полукруглый, в виде копыта, но с длинными отростками позади, достигающими до самого конца тела. Ясно, что существовали и более простые формы, например *Bellacartwrightia whiteleyi*, тоже, впрочем, красивые.

Как и раньше, некоторые трилобиты – например, *Trimeroccephalus chopini* – были не прочь потусоваться и отправиться в путь плотной цепочкой, касаясь друг друга, многочисленные примеры чего найдены в Польше.

Работа над ошибками

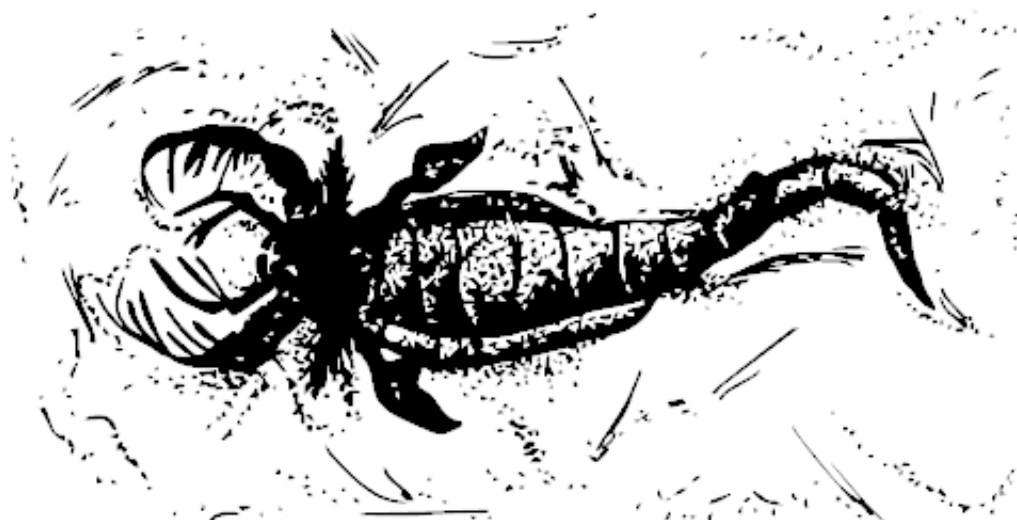
Марокканские трилобиты – это просто праздник какой-то. Они всем нравятся, а потому местные жители научились добывать их на продажу туристам. Однако препарировать одну супершипастую окаменелость долго и трудно, а туристы бывают привередливы – даже чуток обломанные рожки им уже не нравятся. Потому умельцы наловчились лепить трилобитов из смолы или даже из перемолотой и заново склеенной местной породы, да так искусно, что даже специалисты не всегда с первого взгляда распознают подделку.

Мечехвосты в девоне приобрели уже почти современный вид, например *Neobelinurus rossicus* и *Kiaeria limuloides*.

Работа над ошибками

Название «*Kiaeria*» не выглядит каким-то особо пафосным или модным, однако ж, было дано трём совершенно разным существам – силурийской ракушковой ракообразной остракоде, девонскому мечехвосту и современному мху.

Ракоскорпионы достигли своего наибольшего великолепия: раннедевонский германский *Jaekelopterus rhenaniae* вымахал до 2,3–2,6 м! Это абсолютный рекорд среди всех членистоногих за всю историю планеты. Своими растопыренными клешнями он тиранил первобытных рыб и всех, попадавших ему на пути. Другие ракоскорпионы могли быть меньше, но не менее впечатляющими: *Mixopterus kiaeri* достигал 20–70 см и обладал огромными, возможно, ядовитыми иглами на педипальпах и передних ходильных конечностях, а также длинным шипом на «хвосте». У небольшого таймырского *Borchgrevinkium taimyrense* голова занимала почти половину длины.



Mixopterus kiaeri

Некоторые мелкие девонские ракоскорпионы начали заселять пресные водоёмы, где жили моллюски и рыбы, служившие им пищей.

Продолжали осваивать сушу скорпионы. Из раннего девона Германии известен не самый древний, зато самый примитивный и первый наземный скорпион *Palaeoscorpius devonicus*. Вероятно, он уже дышал примитивными лёгкими, а не жабрами. В девоне скорпионы уже окончательно и бесповоротно вышли из воды. А ведь в это время суша всё ещё представляла собой пустыню, лишь по берегам теснились заросли псилофитов. Скорпионам пришлось нелегко – им пришлось выныривать из воды сразу на раскалённые камни. Зато они так круто приспособились к крайне неблагоприятным условиям, что и сейчас отлично чувствуют себя и в пустынях, и в джунглях. Адаптации скорпионов оказались идеальны, и потому эти животные практически не поменяли свой внешний облик и не могут быть никем вытеснены из своей экологической ниши – она уже надёжно занята, пролезть туда невозможно. Опоздавшим пришлось приспособляться к другим местообитаниям, а потому больше меняться.

Маленькая тонкость

Между прочим, это универсальное правило эволюции: первый в новой экологической нише больше никого туда не пускает и сам застывает в состоянии «живого ископаемого» – нам на радость, позволяя составить представление о далёком прошлом. Другие существа, осваивая позже возникшие, а потому менее выгодные условия, вынуждены меняться. Таким образом, предшествующие стадии эволюции, как правило, долго никуда не деваются (если их не сотрёт с лица Земли очередное великое вымирание), а новые постоянно добавляются. Они сами меняют мир, создают дополнительные экологические ниши, и эволюционная куча мала продолжает нагромождаться. Оттого разнообразие жизни со временем в среднем увеличивается.

Продолжали эволюционировать и пауки – отлично сохранился североамериканский *Attercopus fimbriunguis* с древностью 374–386 млн л. н., он уже умел выделять паутину, но не умел её плести, так как не имел прядильных органов (сначала их вроде бы нашли, но на новом материале стало видно, что их таки нет). В девоне появляются наземные почвенные

акариформные клещи Acariformes, например, *Archaeacarus dubinini*, минимально изменившись с тех пор.

Из лохковского века Шотландии – 410–414 млн л. н. – известны наземные многоножки *Albadesmus almondi*, *Pneumodesmus newmani*, *Cowiedesmus eroticopodus*, *Archidesmus macnicoli* и *Palaeodesmus tuberculata*. Они обладали первыми дыхальцами и трахейной системой дыхания. Изобилие видов явно свидетельствует об успехе группы. Вместе с тем становится ясно, чем питались первые наземные скорпионы и зачем они вообще полезли из воды на сушу.

Маленькая тонкость

Шотландские отложения с многоножками изначально ошибочно были датированы границей венлокской и лудловской эпох, то есть нижнего и позднего силура, но в последующем датировка была исправлена, так что выход многоножек на сушу несколько отложился, хотя всё равно остался в силуре.

Раннедевонская шотландская *Rhyniognatha hirsti* долгое время считалась древнейшим летающим насекомым, но на самом деле тоже оказалась многоножкой.

Наконец, в девоне возникают шестиногие Hexapoda. Это ещё не были настоящие насекомые, но уже очень похожие на них создания. На роль предков насекомых претендовали многие существа. Один из лучших кандидатов – раннедевонский морской *Wingertshellicus backesi* (он же *Devonohexapodus bocksbergensis*) с датировкой 405 млн л. н. – вытянутая фасеточно-пучеглазая зверюшка с усиками, у которой были шесть длинных ног спереди, ногоподобные выросты на каждом членике тела и две церки на конце тела. Впрочем, происхождение насекомых из морских или уже наземных существ ещё предстоит доказать.

Гораздо ближе к насекомым, а раньше даже включались в них ногохвостки Collembola. Древнейшим представителем была *Rhyniella praecursor* с древностью 410 млн л. н.

Как вы там, потомки?

Современные ногохвостки – чрезвычайно примитивные шестиногие, часто выделяемые в отдельный класс. Древность и неприхотливость позволяет ногохвосткам жить везде, где есть хотя бы какая-то почва с лишайниками и мхами, даже в Арктике и Антарктиде, а многим хватает просто поверхности воды. Особое внимание привлекает полное отсутствие даже зачатков крыльев и строение глаз (у кого они есть) – это скопления простых глазков, но не достигшие уровня фасеточных. Несмотря на примитивность и приближенность к предкам насекомых, ногохвосткам тоже есть чем удивить: на заднем конце тела у некоторых их них есть «прыгательная вилка», отталкиваясь которой они могут прыгать не только по земле, но даже по воде. Большинство ногохвосток выглядят довольно уныло, но некоторые весьма красивы – целиком в ярко-красных пупырышках, очень похожие на ягоды малины. Показательно, что подавляющая часть ногохвосток питается только споровыми растениями, уже существовавшими в девоне, лишь сминтуры Sminthuridae, похожие на помесь клеща и блохи, распробовали высшие растения.

Ногохвостки малы, зато чрезвычайно многочисленны, так что играют важнейшую роль в почвообразовании, в том числе утилизации трупов крупных живых существ, даже людей. Вероятно, они были одними из первых сухопутных падальщиков на планете.

Великое событие середины девона – появление насекомых Insecta. Первые насекомые известны по крайне эфемерным остаткам: буквально пара безымянных ошметков из эмского века Канады принадлежала первичнобескрылым щетинохвосткам *Archaeognatha* (они

же *Microcoryphia*, или *Machilida*), а кусочки кутикулы из живетского века Гилбоа могли быть частями чешуйниц *Zygentoma* (или *Lepismatida*). Как бы невзрачны ни были эти обрывки, они отмечают новую веху в эволюции членистоногих. Как обычно, великие предки великой группы выглядели как блёклые козявочки без вычурных опознавательных знаков. Триумф насекомых был ещё впереди.

Маленькая тонкость

Один из Великих Законов эволюции – закон невзрачности Великих Предков. Всё самое крутое появляется из самого убогого. Эволюция самых значимых групп живых организмов – это эволюция серости, а самые эффективные живые существа радуют глаз очень недолго, не получая развития.

Принцип прост: если у существа есть какие-то экзотические специализации, то это, конечно, прикольно и весело, но ставит крест на дальнейшем многообразии. Например, если у птиц или муравьедов исчезли зубы, то их потомкам не обрести много вариантов зубных систем, если у птерозавров и летучих мышей руки и пальцы превратились в крылья, то им трудно развить много вариантов рук, если у амфисбен и змей исчезли ноги, то им не стать танцорами. Шею жирафу, хобот слону и клыки саблезубому тигру эволюционно укоротить до обычных масштабов будет тоже сложно.

Конечно, всегда есть обходные эволюционные пути: в конце концов, когда-то у всех предков не было зубов и конечностей, но появились же, отчего бы им не возникнуть и ещё разок, да и уменьшение органов происходило неоднократно. Однако практика показывает, что существа с зашкаливающим значением каких-то особенностей обычно быстро вымирают при изменении условий.

С другой стороны, любая новая крутость начинается с какой-то чудной специализации. Например, вышедшие на сушу рыбы были далеко не самыми банальными рыбами, их лёгкие были очень странной чертой; перья, одевшие птиц, и уж тем более шерсть, покрывшая зверообразных рептилий, были крайне нетипичны для рептилий. Любой ароморфоз – переход на новый уровень эволюции, позволяющий освоить новый класс экологических ниш и выражающийся в перестройке многих систем организма – возможен только в очень нестандартных условиях, как правило – при значительной смене среды обитания и потрясениях экосистемы.

Всё великое возникает из простого, но начинается с хитрого приподвыверта. Диалектика – она и в эволюции диалектика.

* * *

Всё это изобилие членистоногой нечисти стало возможным благодаря развитию наземных растений. Для раннего девона у нас не так много свидетельств их разнообразия, но мы знаем, что тогда уже существовали грибы хитридиомикеты *Chytridiomycota* – паразиты растений. Стало быть, было на ком паразитировать. Всё из того же шотландского местонахождения Райни, столь богатого на примитивнейшие сосудистые растения и многоножек, происходят раннедевонские грибы *Palaeomyces*, *Palaeoblastoclada* и *Glomites*.

Особое внимание привлекает растение *Aglaophyton major* из пражского века Шотландии. Во-первых, его строение почти идеально промежуточно между мхами и сосудистыми растениями (несмотря на то, что сосудистые явно возникли раньше; видимо, аглаофитон уже в девоне был «живым ископаемым»): с одной стороны, у него не было корней, как у мхов, с другой –

спорофит в жизненном цикле преобладал, как у сосудистых растений. Во-вторых, аглаофитон обладал древнейшей арбускулярной микоризой, то есть симбиотическими грибами в межклетниках, от которых он получал всё хорошее, в частности – вечно дефицитный фосфор.

Как вы там, потомки?

Симбиоз грибов с растениями бывает разным. Регулярно он скатывается в паразитизм, причём, что удивительно, победителем тут может быть и растение. Особого стиля жизни растения – микогетеротрофы, когда растения получают все питательные вещества от грибов, вообще переставая фотосинтезировать. Примерами могут служить бесхлорофильные цветочки *Thismia rodwayi* и *Voyria tenella*, питающиеся за счёт грибов Glomeromycota. Дальше всех по этой скользкой дорожке зашла орхидея *Gastrodia pubilabiata* из Японии и с Тайваня: мало того, что она паразитирует на мицелии грибов, так ещё и опыляется дрозofiлами, летящими на запах грибов, чтобы отложить в них яйца. Гастродия пахнет как грибы, и её белёсые цветы выглядят как шляпки поганок, глупые мухи обманываются и опыляют растение, а личинки, вылупившиеся из отложенных яиц, гибнут от голода. Так что гастродия умудряется навредить всем, к тому же и выглядит довольно мерзко, как и полагается записному злодею.

Тонкости строения позволяют рисовать детальную эволюционную преемственность сосудистых растений. К раннедевонским *Horneophytosida* относится, например, *Tarrantia*; эта группа, возможно, является альтернативой всем остальным сосудистым растениям и не имеет современных потомков. Крайне примитивно выглядит *Rhynia gwynne-vaughanii* – вероятный общий предок всех сосудистых из Шотландии, чуть продвинутое *Cooksonia*; линию развития продолжает китайский *Eophyllophyton bellum* и ещё более продвинутый *Psilophyton*. Далее следуют уже растения, иногда уверенно определяемые как плауновидные *Lycopodiophytina* (или *Lycopodiophyta*), или их непосредственные предки – *Zosterophyllopsida*, у которых спорангии располагались по бокам стеблей: *Zosterophyllum*, более прогрессивный *Protobarinophyton obrutchevii* и ещё более совершенная *Nothia aphylla*. Тут уже начинаются совсем настоящие плауны *Lycopodiopsida* (или *Lycopsida*), в том числе шотландский *Asteroxylon mackei*, и вездесущий во всём Северном полушарии *Drepanophycus*, иногда выделяемый в самостоятельный отряд *Drepanophycales*. Эти сорокасантиметровые растения уже имели филлоиды – подобие листьев, в которые, правда, не заходили сосуды, а также длинные – до 20 см – ризомы, независимо возникшие аналоги корней.

Для неспециалиста, конечно, все эти и многие-многие другие раннедевонские растения выглядят «на один стебель», но **растения развивались лавинообразно**. Если в лохковском веке они были представлены по сути теми же прибрежными рогульками, что и в силуре, то уже с пражского века – примерно с 411 млн л. н. – становятся разнообразными, суша покрывается первыми нормальными зарослями.

Enigmophyton superbum из раннего девона Красноярска и границы среднего и позднего девона Шпицбергена был первым растением с большими веерообразными листьями, несколько похожими на листья гинкго, хотя план строения всё ещё крайне примитивен.

Плауны захватывают планету. Примитивными, но успешными были *Protolepidodendrales*, например *Protolepidodendron scharyanum*. *Leclercqia uncinata* из живецкого века Китая была покрыта довольно заковыристыми колючками. Поскольку защищаться в это время вроде бы было ещё не от кого, колючки с крючочками, скорее всего, были нужны для цепляния за другие растения, то есть леклеркия была первой лианой. Стало быть, было за что цепляться! Позднедевонский плаун *Cyclostigma kiltorkense* был уже приличным деревом метров в пять высотой.

В среднем и тем более позднем девоне деревья резко увеличиваются в размерах. Широко распространяется особый класс Cladoxylopsida (или Cladoxylales), что-то среднее между хвощами и папоротниками; вплоть до середины карбона они были едва ли не главными растениями суши. Самые древние, хотя ещё и невысокие деревья на планете появились в эмском веке: *Protohyenia janovii* из Сибири, *Foozia minuta* из Бельгии, а также множество видов *Pseudosporochnus* по всему северному полушарию. Однако гораздо больше разрекламированы в качестве древнейших деревьев *Eospermatopteris textillis* из США – 385–386 млн л. н., практически идентичные синхронным бельгийским *Wattieza givetiana*. В местонахождении Гилбоа около Нью-Йорка сохранились прямые стволы восьмиметровой длины, на верхушке ветвившиеся странным безлистным венником. Здорово, что этот странный лес состоял из целых трёх ярусов растений: кроме эосперматопртерисов, там росли древовидные плауны пониже, а «подлесок» формировали протосеменные растения, главная часть которых скрывалась под землёй, а на поверхность выходили фотосинтезирующие загогулины.

Другим отличным примером кладоксилопсид (или кладоксилеевых) является *Duisbergia mirabilis* – неветвящийся столб, верх которого был покрыт густой щёткой почти листьев. Подробно изучены стволы *Xinicaulis lignescens* из франского века Китая, детали строения которых сохранились благодаря быстрой консервации вулканическим пеплом. Ткани таких деревьев оказались устроены весьма хитроумно: сосуды водопроводящего слоя ксилемы формировали ветвящуюся сетку по поверхности, оставляя середину полый; низ ствола под тяжестью верха проседал и расширялся в виде луковицы, достигая диаметра до 70 см; кроме того, по поверхности ствола от почвы до верхушки извивались тонкие корни. Такие башни могли вырастать до 8 – 12 м. Самый типичный род – *Cladoxylon* – кустарник, существовавший с середины девона до начала карбона. В кладоксилеевых включают и группу Hueniales (или Hueniopsida; например, *Huenia*), раньше рассматривавшихся как примитивнейшие хвощи, а также Iridopteridales с единственным средне-позднедевонским родом *Ibyka*, возможным предком хвощей.

Совсем настоящие папоротники появились в живетском веке от Тувы до Шпицбергена в лице *Protocephalopteris praecox*, они составляют группу Zygopteridales (или Coenopteridiales).

Настоящие хвощи известны с начала позднего девона, это клинолистниковые Sphenophyllales, например, *Asterocalamitopsis*, Pseudoborniales – *Pseudobornia ursina*, а также Asterocalamiales – *Asterocalamites*.

С середины девона распространяются и самые продвинутые протосеменные растения Progymnospermopsida (они же Progymnospermophyta, или Protopteridiales), отличными примерами которых являются *Aneurophyton germanicum* и *Protopteridium rossicum*. Древнейшие остатки этих деревьев найдены в живетском ярусе Алтая и Ненецкого автономного округа, соответственно, а в последующем – до конца девона – они росли по всему Северному полушарию. Отлично сохранились спорангии *Runcaria heinzelinii*, росшей 385–387 млн л. н. на территории Бельгии: в центре ажурной конструкции из завитых спиралью волокон лежит макроспора с толстой оболочкой, а по бокам её прикрывают широкие листья. Это уже очень похоже на устройство настоящего семени. Иногда протосеменных относят напрямую к папоротникообразным, особое сходство с которыми им придавали спирально закрученные молодые листьявайи. Более продвинутые позднедевонские Archaeopteridales (или Archaeopteridophyta), например, *Archaeopteris* и *Callixylon*, очень похожи на древовидные папоротники высотой до 10 м; иногда они тоже включаются в протосеменных.

Дальнейшее развитие растений мы видим на примере *Moresnetia zaleskyi* – самого древнего настоящего семенного растения из позднего фаменского века Бельгии и Хакасии, и синхронной *Archaeosperma arnoldii* из Пенсильвании, а также других подобных растений – *Glamorgania gayerii*, *Elkinsia polymorpha*, *Latisemenia longshania*, *Kerryia mattenii* и *Xenotheca devonica*. С них можно начинать отсчитывать голосеменные растения. На концах тонких много-

кратно двоящихся веточек сидели «колоски» или «бокалы» с длинными осями, внутри которых хранились огромные мегаспоры-семязачатки, становившиеся после оплодотворения полноценными семенами. Такие вместилища семян мало похожи на шишки, но по сути это именно они. Характерно, что в тех же отложениях в Хакасии найдены и древнейшие настоящие семена, названные *Samaropsis*.

Сосудистые растения изменили ландшафты, закрепляя землю корнями и обогащая почву перегноем из своих тел. Они создали более-менее постоянные берега водоёмов, не давая им бесконечно размываться и переоткладываться. Они дали тень – величайшее достижение девона, спасение для первопроходцев суши, ещё не освоившихся вне воды и боящихся прямых солнечных лучей. Они создали совершенно новые экологические ниши, изменившие всю историю планеты.

Как вы там, потомки?

Современный тип сосудистых растений Tracheophyta делится на три подтипа – плауновидные Lycopodiophytina, папоротниковидные Polypodiophytina и семенные Spermatophytina. В девоне появились все три (в ботанической традиции типы называются отделами, а отряды – порядками, но при рассмотрении всех живых организмов это вносит путаницу). Раньше отдельно выделялись хвощовые Equisetidae (они же членистостебельные, Equisetophyta, Equisetopsida, Arthrospida, или Sphenopsida), но сейчас они обычно рассматриваются как подкласс папоротниковидных.

Плауновидные и папоротниковидные вместе составляют группу споровых растений Sporophyta. Их объединяет размножение гаплоидными спорами, из которых развивается гаплоидный гаметофит в виде самостоятельного заростка (всем школьникам нравится заросток папоротников в виде сердечка), на котором развиваются половые клетки, из которых женская сидит на месте, а мужская плывёт с помощью жгутика; происходит оплодотворение, в результате чего появляется маленький ребёнок-спорофитик, некоторое время паразитирующий на заростке, но в итоге становящийся самостоятельным большим растением, которое мы и воспринимаем как полноценный плаун, хвощ или папоротник.

Между прочим, на школьных олимпиадах один из любимых запутывающих вопросов таков: если оплодотворение споровых происходит только в воде, а вода, как всем известно, всегда течёт вниз, все плауны-папоротники рано или поздно должны стечь в океан. Как же получается, что, например, леса из древовидных папоротников растут на горах? Как они там оказываются? Чего только не сочиняют школьники – и невероятную греблю сперматозоидов жгутиками против течения, и занос неподвижных яйцеклеток птицами. Ответ же, как обычно, элементарен – есть споры, разлетающиеся по ветру, именно из них получают заростки.

У споровых не очень хорошо развита механическая ткань, отчего они редко бывают большими. Плауны в итоге обычно стелятся по земле, поднимая вверх лишь кончики стеблей; стебли современных плаунов могут достигать и несколько метров длиной, но вот ввысь они вздымаются максимум на метр.

Хвощи пропитаны кремнезёмом, отчего могут стоять вертикально, а в чуть подсушенном виде отчётливо хрустят. Из-за этого же ими нельзя кормить лошадей и коров – это всё равно что насыпать в еду песка, зубы слишком быстро сотрутся (с другой стороны, на этом основана деревенская хитрость: кто хочет отомстить или нагадить соседу, идёт тёмной ночью на берег ближайшего ручья, косит хвощи – коса, конечно, затупится, но

результат важнее – и заталкивает вилами в стог своего обидчика; козы-овцы-коровы-лошади едят потом сено с хвощами, зубы у них портятся, они болеют и раньше умирают. Сделал гадость – сердцу радость! Обнаружить хвощи в сене проблематично, вытащить их оттуда – ещё сложнее. Зубы у животных стираются не сразу, что только добавляет трудности в разоблачение и усиливает злорадство злодея: месть должна подаваться холодной. Внимание: эта информация дана только в целях защиты, но не нападения, никогда не повторяйте это в домашних условиях!!!).

Некоторые папоротники пошли чуть дальше и обзавелись полноценными стволами, правда, несовершенство тканей всё же не позволяет им нормально ветвиться, отчего они выглядят столбами с пучком листьев на верхушке. Этим, кстати, они очень похожи на пальмы, но различить их очень просто: у пальм под листьями висят гроздья цветов или плодов, а у папоротников молодые листья завиты характерными спиралями.

У плаунов сосуды и механические ткани не заходят в листья, а потому листья – не листья, а филлоиды, или микрофиллы, листоподобные выросты стебля без черешка и полноценных жилок. У современных хвощей листья вообще редуцированы до жалких треугольных плёночек. У папоротников листья – уже почти правда листья, так как в них есть и сосуды, и механическая ткань. Беда только в том, что совершенно неясно, где проходит граница между стеблем и листом. Можно, конечно, произвольно назначить некоторый формальный признак, например «второй уровень ветвления», но, учитывая великую изменчивость папоротников, работать он заведомо не будет. Поэтому ботаники сделали проще – назвали стебле-лист папоротников вайей – это удобно, слово непонятное, загадочное, а потому как бы всё объясняет.

Особенно плохо у споровых с механической тканью корней, отчего они плохо держатся в земле и часто в компенсацию обзаводятся огромными корневищами, то есть подземными стеблями.

Плауны и хвощи до сих пор растут на неудобных бедных почвах – это наследие девона, когда берега представляли собой песчано-каменистую пустыню без нормальных почв. Тут повторилась ровно та же история, что со мхами, тихоходками, скорпионами и прочими первопоселенцами суши: с одной стороны, есть явная зависимость от воды – у споровых по ней плывут сперматозоиды со жгутиками, с другой – пришлось приспособливаться к среде, которая периодически полностью высыхает до состояния пыли. И вновь – выдавить таких универсалов из их экологической ниши практически невозможно, даже имея навороты семенных растений.

Минус споровых растений – уязвимость спор. Конечно, этот недостаток компенсируется изобилием спор, но хотелось бы чего-то надёжнее. А потому к концу девона началось изобретение семени.

Одна из интересных попыток принадлежит селлагинелловым *Selaginellales*, представленным родом *Selaginella*. У этих плаунов, внешне очень похожих на мхи, женская мегаспора имеет плотную оболочку и никуда не улетает с мегаспорангия женского растения; внутри своей оболочки мегаспора становится женским гаметофитом, на котором появляется яйцеклетка. Микроспоры тоже не летают по воздуху, мужской гаметофит тоже ограничен оболочкой микроспоры, именно он, а не спора, выпадает из микроспорангия; в мужском гаметофите образуются сперматозоиды, через разрыв оболочки выпадающие из оболочки микроспоры и с некоторой

вероятностью попадающие на лежащую на земле треснувшую оболочку макроспоры с яйцеклеткой внутри. Из образовавшейся в результате оплодотворения зиготы вырастает спорофит – новая зелёная селлагинелла. Как видно, у селлагинелл нет летающих спор, макроспора превратилась почти в завязь, а микроспора – почти в пыльцу.

Примерно таким же путём пошли и настоящие семенные растения – голосеменные *Gymnospermae* и покрытосеменные *Angiospermae*. Но их триумф состоялся уже в следующие периоды.

* * *

Водные позвоночные девона развили успех, начатый силурийскими предками.

Пережили свой расцвет и закат бесчелюстные. Особенно много их было в начале периода, но к началу среднего девона большинство вымерло, так что в позднем девоне они уже были очень редки. Телодонты вообще немногочисленны и представлены частично теми же родами, что были и в конце силура – *Thelodus* и *Turinia pagei*. Забавно выглядели пятиугольные, сплюснутые с боков *Furcacauda*, у которых половину длины занимал хвост из двух одинаковых остей с перепонкой посреди.

Гетеростраки при одном плане строения – панцирь на голове, щиты на теле и хвост в чешуе – были довольно разнообразны: у *Syathaspida* (или *Syathaspidiformes*) *Poraspis* и *Anglaspis* чешуя была очень крупной и иногда колючей, а рыло – укороченным; у *Pteraspida* (или *Pteraspidiformes*) *Pteraspis* – чешуя мелкой, а рыло – заострённым; *Amphiaspida* (или *Amphiaspidiformes*) *Amphiaspis*, *Gabreyaspis* и *Angaraspis* жили, зарывшись в ил, отчего панцирь сросся в круглый или овальный щит, а глаза уменьшились, а у некоторых и вовсе исчезли; *Psammosteida* (или *Psammosteiformes*) *Psammolepis* и *Drepanaspis* тоже были приплюснуты и расширены, со ртом в виде широкой щели на переднем конце. Последняя группа отличается самыми знатными размерами – до 2 м длины – и протянула дольше всех. Поскольку гетеростраки жили на мелководье, многие из них эндемичны, а фауны разных регионов сильно отличаются даже на уровне отрядов.

Остеостраки были отличными конкурентами – головные щиты *Cephalaspis*, *Kiaeraspis auchenaspidoidea*, *Tannuaspis levenkoi* и многих других по-прежнему очень похожи на трилобитов и мечехвостов; у *Sclerodus pustuliferus* задние углы головного щита были вытянуты в длинные тонкие изогнутые «рога», зазубренные по краям, как пилы. Головной панцирь *Benneviaspis* очень короткий и широкий, почти месяцеобразный, с шипами по бокам; у *Boreaspis* и *Severaspis rostralis*, кроме двух боковых шипов, спереди торчал очень длинный носовой; у *Hoelaspis angulata* боковые шипы были наклонены вперёд, а передний – короткий; у *Tauraspis rara* боковые повернулись совсем вперёд и характерно изогнулись, а передний исчез, так что щит приобрёл вид бычьей головы, за что рыба и получила своё название. *Hemicyclaspis* независимо изобрели полноценные грудные плавники.

Беспанцирные анаспиды *Rhyncholepis parvulus*, *Pharyngolepis oblongus*, *Pterygolepis nitidus* и прочие мало поменялись по сравнению с силурийскими предками: сплюснутое с боков тело, покрытое мелкими налегающими друг на друга чешуями; хорда, заходящая в нижнюю лопасть обратно-гетероцеркального хвоста; ряд шипов на спине, крепкий шип на «плече», у некоторых – длинные боковые плавниковые складки или даже уже почти парные плавники. Лучше всего анаспиды известны по отложениям нижнего девона Норвегии.

Galeaspida крайне разнообразны: Т-образный головной щит *Lungmenshanaspis* впечатляет длинным «носом» и двумя тонкими поперечными «рогами», голова *Sanqicaspis* узкая, с длинным прямоугольным «носом», у *Sanchaspis* она широкая, с коротким «носом» в виде топора,

у *Polybranchiaspis* – овальная плоская, у *Cyclodiscaspis* – почти круглая с фестончатым краем, а у *Gantarostrataspis* – в виде мотыги.

Pituriaspida среднего девона Австралии представлены всего двумя родами, причём единственные известные отпечатки расположены бок о бок на одном куске камня. У *Pituriaspis doylei* головной щит закрывал большую часть тела и был похож на стилизованную ракету с плакатов 1960-х: с острым носом спереди и тремя направленными назад шипами. Почему-то носовое отверстие, которое у всех непарноноздрёвых было на верхней стороне, у питуриаспид располагалось снизу. Судя по характерным вырезкам на задней стороне щита, возможно, имелись развитые парные грудные плавники. У *Neeyambaspis enigmatica* головной щит был покороче и пошире, с отверстием в центре верхней стороны, которое может быть носовым, а может – и ротовым. Скелет, возможно, окостеневал, что совсем нетипично для бесчелюстных.

Маленькая тонкость

Между прочим, «питури» – название наркотика, применявшегося австралийскими аборигенами для вызывания галлюцинаций; дескать, изучение странных черепов питуриаспид действует сопоставимо. Тут бы пожуричь автора-палеонтолога за пропаганду нехорошего, но наркотик аборигенский, так что политкорректность перевесила научную этику.

Некоторые девонские рыбы могут быть предками современных бесчелюстных. Шестисантиметровый *Palaeospondylus gunni* из среднего девона Шотландии очень похож на миксину. У него нет челюстей, но вроде бы есть окостеневший череп и кольцевые позвонки с отростками, имеются брюшные и вроде бы грудные плавники. Если это не миксина, то, возможно, беспанцирная плакодерма. *Priscomyzon riniensis* из фаменского века Южной Африки, видимо, древнейшая минога с огромной головой и гигантской круглой присоской.

Маленькая тонкость

Строение позвонков – крайне важный признак, используемый для установления родства ископаемых животных, тем более, что компактные позвонки очень хорошо сохраняются.

Позвонки возникли из массы маленьких самостоятельных элементов, окружающих хорду и спинной мозг. Сверху и по бокам хорду охватывают парные эпицентры и парные верхние и нижние плевроцентры, снизу – парный гипоцентр (интерцентр); в продвинутой версии всё это в несколько этапов сливается в единое тело позвонка. Сверху над спинным мозгом расположена невральная дуга из двух половин, в хвосте снизу вокруг кровеносных сосудов – гемальная дуга, тоже парная. Бугорки невральных дуг в итоге хитрой эволюции превращаются в суставные отростки для дополнительного сочленения позвонков и поперечные отростки для прикрепления рёбер. Тонкости видоизменения позвонков бесчисленны.

Например, тела позвонков могут быть двояковогнутые амфицельные, передневогнутые процельные, задневогнутые опистоцельные, плоские платицельные или седловидные гетероцельные. Именно такими категориями, а не внешним видом древних зверюшек, мыслят палеонтологи.

* * *

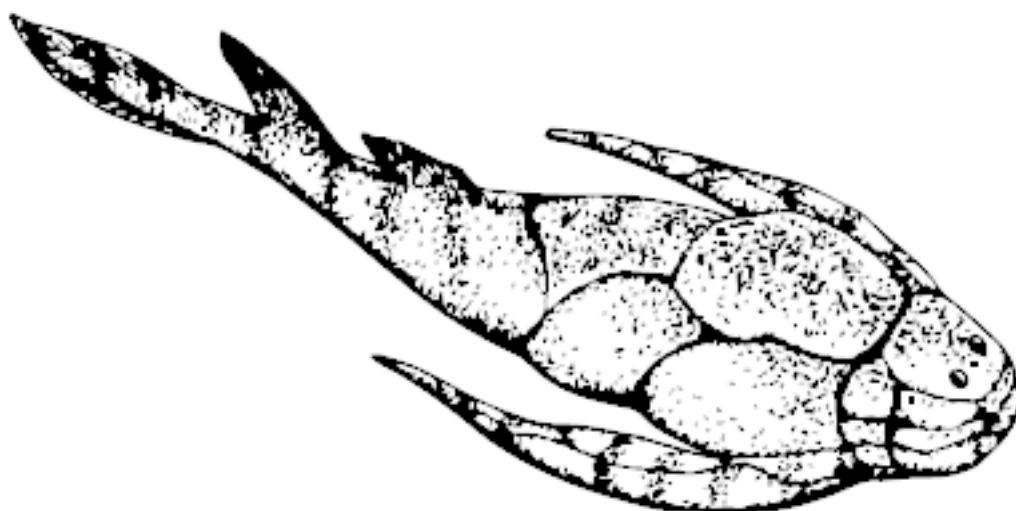
Челюстноротые девона, без сомнения, переплюнули всех. Преобразования, совершившиеся в этой группе, равны достижениям кембрия и, по большому счёту, превосходят всё, что творилось всё оставшееся до наших дней время.

Janusiscus schultzei из лохковского века (около 415 млн л. н.) Красноярского края и *Ramirosuarezia boliviana* из эйфельского века Боливии хотя в деталях отличаются друг от друга, уникальны чудесной мозаикой признаков разных плакодерм, акантод, хрящевых и костных рыб; даже название первого из них дано в честь двуликого Януса. Примерно так должны были бы выглядеть общие исходные предки всех челюстных рыб. Считать янусискуса и рамиросуорезии Великими Предками мешает только слишком поздняя датировка, ведь уже в силуре известны представители всех главных групп костных рыб.

Панцирные челюстные Placodermi на протяжении девона пережили свой величайший расцвет, но под конец периода почти полностью вымерли.

Плакодермы артродиры Arthrodira по части признаков были самыми примитивными челюстноротыми, что не помешало прогрессивным формам стать активными и самыми крупными хищниками девона. Они весьма разнообразны. *Rhamphodopsis*, *Plourdosteus* и *Cocosteus* – самые типичные, с головным и туловищным панцирями, клювообразными беззубыми челюстями, вытянутым телом с небольшими плавниками и гетероцеркальным хвостом. Конечно, самые впечатляющие артродиры – *Dinichthys herzeri* и *Dunkleosteus terrelli*, достигавшие 6 м длины и тонны веса. Это были одни из крупнейших хищников всего палеозоя: огромные массивные рыбины с бронированной головой, с зазубринами по краям клюва, компенсировавшими отсутствие настоящих зубов. Такие чудища могли без проблем перекусить кого угодно. Как обычно, гонка нападения и защиты привела к маразму: у *Homostius* и *Heterostius* пластины достигли 4–5 см толщины! Такая специализация, конечно, не могла довести до добра: девон стал последним периодом существования этих оригинальных существ. Особое значение имеет окаменелость *Materpiscis attenboroughi* из Австралии с древностью 375 млн л. н.: внутри тела взрослой рыбы сохранились остатки эмбриона, связанного с матерью пуповиной. Выходит, эта «мать рыб», как переводится её название, была первым живородящим позвоночным на планете. Приплюснутая раннедевонская германская *Gemuendina seurtzi* была очень похожа на ската, позднедевонская германская *Stenurella gladbachensis* – на химеру, причём они почти лишились головного и туловищного панцирей.

Плакодермы антиархи Antiarchi более специализированы и внешне удивительно похожи на панцирных бесчелюстных. Самая наглядная их особенность – большие бронированные парные плавники, иногда членистые, подобно лапам ракоскорпионов. *Asterolepis*, *Pterichthys*, *Bothriolepis*, *Byssacanthus*, *Remigolepis* и многие прочие запаковались в сложносоставные капсулы, видимо, спасаясь от злых артродир.



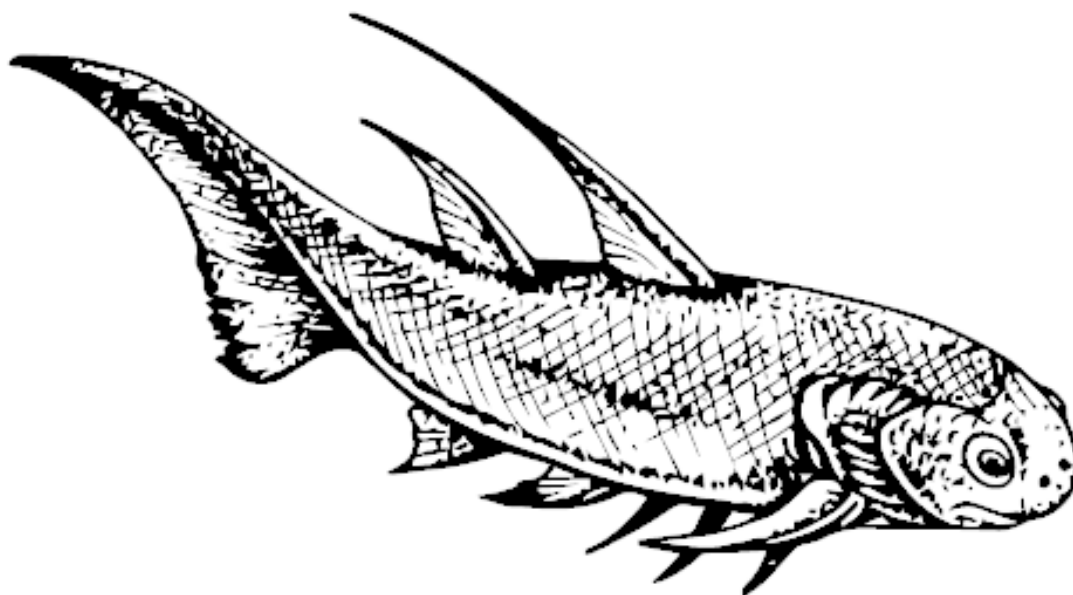
Asterolepis

Хрящевые рыбы девона не слишком разнообразны; несмотря на стереотипное их восприятие как «примитивных», хрящевые бурно эволюционировали заметно позже, чем многие костные рыбы. Из лохковского века известна примитивнейшая акула *Polymerolepis whitei*, из позднего девона – *Cladoselache*. Кладоселяхия была не очень-то похожа на современную «каракулу»: голова маленькая, рот располагался спереди, а не снизу головы, два низеньких треугольных спинных плавника имели в передней части опорные толстые шипы, грудные плавники очень большие, овальные, хвостовой плавник внешне равнолопастный, хотя хорда и заходила в верхнюю лопасть.

Как вы там, потомки?

У современных хрящевых рыб нет плавательного пузыря, что не позволяет быстро всплывать и погружаться. Чтобы подняться или спуститься, акулам надо, как самолёту, проплыть большое расстояние по горизонтали, подруливая, как элеронами на крыльях, длинными грудными плавниками, растопыренными вбок. Удержанию равновесия способствуют также один большой и один маленький спинные плавники, а также огромная верхняя лопасть гетероцеркального хвостового плавника. Отсутствие жаберных крышек не позволяет прокачивать воду через жабры, стоя на месте. Поэтому акулы, чтобы дышать, должны либо плыть, либо находиться в течении воды. Конечно, есть ещё один способ – гулярная ундуляция, то есть вертикальное движение дна рта, выдавливающее воду через жабры. Проблема в том, что для успеха такого дыхания рот, конечно, должен быть закрыт, долго держать что-то торчащее изо рта акуле противопоказано – так недолго и задохнуться. Именно поэтому у акул такие большие зубы, образующие две дугообразные пилы – верхнюю и нижнюю. Так что не судите акулу строго, когда она, мотая головой, отпиливает от кого-то аккуратный кусочек – ей просто хочется скорее вздохнуть полной жаброй. Лучше проблему решили скаты, кольшащие края жаберных отверстий, и химеры, которые обзавелись жаберными крышками.

Акантоды Acanthodei, как и прочие группы рыб, в девоне переживали расцвет. Впрочем, он не сопровождался заметным разнообразием: *Climatius*, *Cheiracanthus*, *Brachyacanthus* и многие другие акантоды выглядят очень похоже. Выделяется лишь горбатый *Parexus* с его огромным зазубренным шипом первого спинного плавника. Как уже говорилось, акантоды совмещали признаки плакодерм, хрящевых и костных рыб и с большой вероятностью были предками последних. Акантоды изначально, вероятно, жили в морях, но более поздние – карбоновые и пермские – представители освоили пресные воды. Судя по большим глазам, маленьким обонятельным полостям и мелким зубкам, акантоды были жителями верхних слоёв воды и в основном потребителями планктона. Любопытно, что со временем они упрощались: исчезали окошечки в черепе, передний плавник, дополнительные шипы на брюхе, чешуя, вообще все плавники уменьшались, а тело относительно удлинялось. Единственное, что росло – жаберные крышки. Потенциально акантоды могли превратиться в какой-то аналог угрей, но не повезло.



Parexus

Маленькая тонкость

Брюшные пары шипов акантод – их крайне показательная особенность. Скорее всего, исходно они были нужны для защиты уязвимого пузика от нападавших из пучин злых хищников. У *Climatius reticulatus* и *Brachyacanthus scutiger* было четыре пары брюшных шипов, у *Euthacanthus macnicoli* (иногда его обозначают как *Climatius macnicoli*) – пять, а у некоторых индивидов того же вида – даже шесть. Правда, у самых невезучих акантод типа *Mesacanthus* число шипов сократилось до одной пары (у них же остался и один спинной плавник, и зубы исчезли), а некоторые, например, *Ischnacanthus gracilis*, их вообще лишились, так что шанс развиваться в позвоночных многоножек эти рыбы упустили. До сих пор непонятно, были ли дополнительные шипы снабжены плавательной перепонкой или это была исключительно защита.

Примитивнейшие костные рыбы раннего девона, как и полагается Великим Предкам, сочетают черты разных групп, а в целом ближе всего к палеонискам; в целом они выглядят как продолжение позднесилурийского и раннедевонского *Psarolepis*. Архаичнее всех *Dialipina salgueiroensis* из австралийского Нового Южного Уэльса. Три вида *Ligulalepis* из Нового Южного Уэльса (*L. toombsi*) и Китая (*L. sinensis* и *L. yunnanensis*) имеют в дополнение к палеонисковой основе лопастепёрые черты. Ещё чуть продвинутое китайская *Achoania jarvikii*, тоже родственная псаролепису, но уже определяемая как лопастепёрая рыба.

Собственно палеониски *Palaeoniscii* – примитивнейшие костные лучепёрые рыбы – надёжно появились в девоне и оказались настолько успешными, что просуществовали до самого конца мезозоя. Древнейшая *Meemannia eos* из лохковского века Юннани (415 млн л. н.) некоторыми чертами похожа на лопастеперых, но в ключевых особенностях всё же лучепёрая. К палеонискам в разное время причисляли самых разных рыб, так что границы группы довольно расплывчаты. Например, несколько особняком стоит *Cheirolepis* из Шотландии и Канады; более типичны *Osorioichthys*, *Mimipiscis*, *Raynerius*, *Moythomasia*, *Orvikuina*, *Stegotrachelus*, *Mimia* и *Tegeolepis*.

* * *

Наша же линия развития – лопастепёрые *Sarcopterygii*. Это были крупнейшие хищники мелких пресных водоёмов. А жизнь в девонских озёрах и реках была непростой. В жарком климате мелкая вода хорошо прогревалась и потому содержала мало кислорода. Поскольку берега ещё не были надёжно укреплены растениями, вода легко уходила в песок; периодически всё вообще высыхало. Вместе с тем первые сосудистые растения загромождали пространство своими побегами – живыми и упавшими. В этих-то заморных, тесных и ненадёжных болотах и приходилось выживать лопастепёрым. Ясно, что такая нестабильность не могла не ускорить эволюцию. Плавники стали толстыми почти лапками, на которых можно было ползать между, под и над стволами плаунов и хвощей; в болоте не разгонишься и не порезвишься, тут только и остаётся, что корячиться по дну, иногда резво бросаясь на добычу. **Так-то и сформировалась наша четвероногая походка с попеременным переставлением конечностей – вовсе не для хождения по земле.**

Дышалось особо проблематично, обычными жабрами было явно не обойтись. У жабр на воздухе есть три недостатка: во-первых, они быстро сохнут, во-вторых, им не хватает эффективной площади впитывания кислорода, а в-третьих, если ползать по грязи на брюхе, жаберные щели быстро забиваются мусором. Все эти сложности можно решить, если спрятать дыхательную систему поглубже в тело. Для газообмена у хордовых испокон веку служила слизистая глотки, тут эта способность пригодилась как нельзя кстати. Глотка стала расширяться, увеличивать площадь, разрастаться пузырями, как это обычно бывает в биологии. Из таких-то выростов глотки и возникли лёгкие – сначала дополнительный, а потом и основной орган дыхания. Для накачивания туда воздуха поначалу хватало опускания дна ротовой полости – гулярной ундуляции.

Конечно, появление лёгких вызвало целую череду изменений всей анатомии. Захватывать воздух огромным широким хищным ртом нелегко: через уголки пасти вода заливается внутрь. Стало быть, нужен альтернативный воздуховод; им стали хоаны – внутренние носовые отверстия. У всех приличных рыб на каждой стороне головы по два носовых отверстия – вход в обонятельную капсулу и выход из неё; к дыханию они никакого отношения не имеют. Но у двоякодышащих и рипидистий – что важно, независимо своими путями – выходная ноздря переползла в ротовую полость, став хоаной, чтобы можно было высовывать из воды только кончик морды. Правда, даже высунуть кончик носа из мелкой лужи может быть проблемой, когда ты метр-два длиной, глубина – десяток сантиметров, а твои предки во все времена изгибались только по горизонтали. Пришлось учиться изгибаться по вертикали: несколько раз, опять независимыми путями, была изобретена шея, а череп отделился от плечевого пояса.

Маленькая тонкость

Переползание хоан с наружной стороны головы внутрь ротовой полости прекрасно видно на последовательном ряде девонских рипидистий: у лохковско-пражского *Youngolepis praecursor* было две ноздри над челюстным краем, у эмского *Kenichthys campbelli* нижняя располагалась ровно на челюстном крае между зубами, а у франского *Eusthenopteron* – уже на нёбе внутри от зубов.

Придонный образ жизни и изменение носовой полости не могли не повлиять на органы чувств: глазки у древнейших рипидистий были небольшими, а обоняние резко усилилось, что особенно наглядно при сравнении с акантодами и даже первыми хрящевыми. В будущем зрение выправилось, а развитие обонятельных центров особенно пригодилось нам в трудную мезозойскую годину.

Ранние этапы разделения лопастепёрых на группы пока ещё в тумане. Хотя потенциальных предков вроде бы хватает, но от каждого сохранились кусочки, признаки распределены мозаично, так что поводов для дискуссий хватает. Как уже говорилось, лопастепёрые достаточно надёжно делятся на две альтернативные линии – двоякодышащих *Dipnoi* и рипидистий *Rhipidistia*, а положение целакантов *Coelacanthi* находится под вопросом. С одной стороны, план строения тела рипидистий и целакантов вроде бы схож, отчего они обычно объединяются в кистепёрых *Crossopterygii*; с другой – некоторые детали строения сближают древнейших двоякодышащих и целакантов; с третьей – целаканты так никогда и не обзавелись хоанами, что делает их примитивнее двух других групп; с четвёртой – хоаны двоякодышащих и рипидистий всё равно возникли независимо.

Самые древние и самые примитивные предки из лохковского и пражского веков – китайский *Youngolepis praecursor*, канадский *Powichthys thorsteinssoni* и шпицбергенский *P. spitsbergensis*. Специалисты спорят, кто из них больше достоин звания Великого Предка – по одним признакам перевешивает юнголепис, по другим – повихтисы. Столь же сложно определиться, стоит ли относить их к двоякодышащим или же целакантам, иногда дилемму решают выделением специального отряда *Youngolepiformes*. Это были ещё маленькие рыбки – около 30 см, но скоро они стали заметно крупнее. Ещё одной загадочной рыбой был *Diabolepis speratus* (он же *Diabolichthys*) из лохковского века Южного Китая, у него сохранялись такие архаичные черты, как разделение черепа на две части, соединённые суставом, и косминовый слой на чешуе, так что по уровню примитивности он сопоставим с юнголеписом и повихтисом. Иногда дяболепис выделяется в свой отряд *Diabolepidida*, иногда – и даже часто – включается в двоякодышащих, хотя у противников этой точки зрения есть масса аргументов, почему он им не очень родственен.

Кто бы ни был прямым предком двоякодышащих, к концу девона они дали великое разнообразие. *Dipterus* и многие родственные ему рыбы – самые типичные девонские двоякодышащие, ещё сильно похожие на рипидистий, но с полностью слитым черепом и с множеством окостенений в позвоночных дугах. Зубные пластины диптеруса имели вид широкого ребристого веера – такими было удобно дробить раковины моллюсков, трилобитов и раков. *Rhynchodipterus elginensis* похож на щуку с приплюсненной головой или – даже больше – панцирную щуку; явно прогрессивно окостенение тел передних позвонков. У *Fleurantia denticulata* голова вытянута и заострена, а хвост очень мал и гетероцеркален. *Scaumenacia curta* намного больше напоминает современного рогозуба, только укороченного, с огромным спинным плавником и тоненьким гетероцеркальным хвостовым.

Как вы там, потомки?

Современные двоякодышащие сохранились в самых неудобных для рыб местах бывшей Гондваны: несколько видов протоптеров *Protopterus* в Африке, чешуйчатник *Lepidosiren paradoxa* в Южной Америке и рогозуб *Neoceratodus forsteri* в Австралии. Ясно, что на этих материках хватает рек и озёр, но двоякодышащие не ищут лёгких путей: они живут в непостоянных, регулярно пересыхающих водоёмах, где получают несказанное преимущество за счёт способности дышать атмосферным воздухом и переживать засуху в скукоженном виде в подземных норах. Протоптеры могут проводить в таком состоянии до четырёх лет! Для лучшего успеха они выделяют массу слизи, которая, высохнув, образует вокруг тела защитный кокон. Жизнь поддерживается за счёт расхода мышечных тканей, а в теле скапливается невообразимое количество мочевины – до 1–2 % от массы тела! Такая устойчивость к ядам своего метаболизма превосходит даже рекорды хрящевых рыб. Чешуйчатники в таком сушёном виде иногда попадают в кирпичи, сделанные из глины, а с началом сезона дождей, когда глина намокает, могут

неожиданно выползти из стены дома – только подставляй сковородку. Только рогозубы не умеют закапываться в грязь и впадать в спячку, хотя, казалось бы, именно они живут на самом засушливом континенте.

Ясно, что такие сверхспособности обеспечиваются массой сверхособенностей. Например, у двоякодышащих есть неполная перегородка предсердия и нижняя полая вена – итог лёгочного дыхания. С другой стороны, специализация современных двоякодышащих по сравнению с палеозойскими предками зашла довольно далеко: у нынешних нет отдельных спинного и анального плавников, которые сливаются с хвостовым, а хвост никак не отделён от тела и совершенно симметричен; грудные и брюшные плавники имеют странный членистый хрящевой скелет, у рогозуба с двумя рядами боковых членистых отростков, поддерживающих вытянутую лопасть, а у протоптеров и чешуйчатников в виде тонких хлыстов. Из таких плавников наземных ног не сделаешь...

Девонские целаканты не слишком разнообразны и мало отличаются от современной латимерии. Самые ранние стопроцентные целаканты известны из пражского века – австралийская *Eoactinistia foreyi* и китайский *Euporosteus yunnanensis*; на удивление, они не самые примитивные представители группы. Самый архаичный целакант *Gavinia syntrips* найден в отложениях верха среднего девона Австралии; как полагается ранним примитивным формам, гавиния выглядела усреднённо. Чуть более продвинуты и тупорылы позднедевонские *Miguashaia bureaui* из Канады и *M. grossi* из Латвии. Видимо, гавиния и мигуашайи были «живыми ископаемыми» своего времени, а их раннедевонских аналогов ещё предстоит найти. Наглядные примитивные черты первых целакантов – слой космина на чешуе и гетероцеркальный хвостовой плавник, у остальных целакантов он стал дифицеркальным – с заходящей в середину хордой и двумя симметричными лопастями сверху и снизу, укреплёнными хрящевыми лучами. Из более стандартных целакантов среднего и позднего девона можно вспомнить германского *Euporosteus eifeliensis*, остромордых *Diplocercides* и *Nesides*, родственных настолько, что часто их объединяют в один род, и, конечно, странного *Holopterygius nudus*, почти лишившегося плавников и похожего на укороченного угря.

Как вы там, потомки?

Целаканты исходно жили в самых разных местообитаниях, но в итоге сохранились лишь в глубоководных частях Индийского океана – *Latimeria chalumnae* около Африки и *Latimeria menadoensis* около Сулавеси. У современной латимерии есть много странностей, унаследованных от девонских предков. Так, черепная коробка по-прежнему подразделена на две подвижные относительно друг друга части. В отличие от рипидистий и двоякодышащих, у целакантов нет хоан; в отличие от рипидистий – космонового слоя на чешуе. Глубоководный образ жизни не мешает латимерии двигать плавниками поочередно, как это делают четвероногие при ходьбе. Наследием мелководных предков является и лёгкое, только на глубине оно не особо нужно, так что превратилось в маленькую трубку, заполненную жировой тканью. Пригодился в тёмных пучинах океана электрорецепторный ростральный орган. Любопытная особенность латимерии – яйцевиворождение: мальки вылупляются из яиц ещё в яйцеводах самки, а рождаются уже готовыми.

Архаичность латимерии распространяется и на мир вокруг неё. На жабрах этой странной рыбы паразитирует крайне примитивный равноногий рачок *Praniza milloti*; вероятно, этими гадами рыбы обзавелись ещё в палеозое.

Рипидистии – самая богатая группа девонских лопастепёрых. Богатство, конечно, оценивается разными исследователями по-разному. Например, раннедевонские *Porolepis*, родственные среднедевонские *Glyptolepis* и позднедевонские *Holoptychius* (некоторые достигали 5 м длиной – близко к палеозойскому рекорду!) иногда объединяются в отряд *Porolepiformes* (или *Holoptychiiformes*, *Holoptychiida*), по ряду признаков зависящий между двоякодышащими, целакантами и настоящими рипидистиями. У них ещё были две пары наружных ноздрей, а хвост был гетероцеркальным.

Немногочисленная, но всемирно распространённая группа *Onychodontiformes* (они же *Onychodontida*, или *Strunniiformes*) включала примитивных и одновременно сильно специализированных рыб *Onychodus* и *Strunius*, несколько похожих на палеонисков. Они тоже не обзавелись хоанами и имели две пары наружных ноздрей. Фирменная их черта – дугообразный ряд длинных зубов в виде рыболовных крючков на конце нижней челюсти; такими было здорово прокусывать вкусных артродир.

Самые стандартные рипидистии – *Osteolepiformes* (или *Osteolepida*): *Osteolepis*, *Thursius*, *Gyroptychius*, *Cryptolepis* и многие другие. Среди них впечатляла размерами пресноводная фаменская *Huynertia lindae* из Пенсильвании – до 3,7, а по некоторым расчётам даже до 5 метров длиной. У этих рыб хвост стал дифицеркальным – параллельно целакантам и независимо от них. Характернейшая особенность остеолепиформ – крайняя складчатость эмали на зубах, так что на срезе зуб выглядит как плотно утрамбованная амёба.

Ещё одна группа – *Rhizodontiformes* (или *Rhizodontida*) – менее разнообразна и более специализирована, её типичные девонские представители *Rhizodus* и *Propychnoetion*. Любопытно, что нижняя часть плавников *Sauripterus* стёрта от ползания по дну, хотя план их строения не слишком похож на лапу амфибий, а фаменский возраст не позволяет считать их прямыми предками синхронных уже готовых амфибий; возможно, это была альтернативная версия первопроходцев суши.

Наконец, в недрах рипидистий, в группе *Panderichthyiformes* (*Panderichthyida*, или *Elpistostegalia*) зародились и наземные четвероногие...

А где же люди? Первые амфибии

Уже древнейшая бесспорная рипидистия *Tungsenia paradoxa* из пражского века Китая (примерно 409 млн л. н.) – несомненный Великий Предок – имела, несмотря на древность, некоторые особенности мозга, сближающие её с наземными четвероногими, например, увеличенные и удлинённые полушария конечного мозга. Таким образом, приспособления к наземности появились на самой заре кистепёрых. В последующем у пресноводных засадных хищников они только усиливались.

Как обычно бывает в эволюции, сушу рыбы стали осваивать не от хорошей жизни. Каждая из них стремилась поскорее оказаться снова в воде, только вот водоёмы постоянно сохли, так что приходилось то и дело ползать по грязи.

Маленькая тонкость

Кроме прочего, не стоит забывать и тот факт, что астрономические показатели планеты заметно отличались от современных. Сутки в девоне были короче, так что в году было примерно 400 дней – это мы знаем благодаря линиям роста на кораллах. Луна в те времена была на 10 % ближе к Земле. Материки были выстроены в две полосы – вдоль экватора и вокруг Южного полюса, а между ними тянулась полоса океана. Из-за всего этого приливы и отливы были заметно мощнее нынешних, пресные и солёные воды в устьях рек перемешивались сильнее, а у рыб было намного больше шансов попасть в ловушку. Нестабильность условий – отличный двигатель прогресса.

Специфической проблемой была безопасность размножения: в озёрах и реках хватало хищников, да рипидистии и сами были хищными; икра и мальки имели очень мало шансов выжить среди вечно голодных чудовищ. Выигрывали те, кто размножался не в тех же водоёмах, где жила вся компания, а в каких-то изолированных бочажках за бугром. Но туда надо было уметь дошлёпать, а потом подросшие мальки должны были вернуться из яслей в большой мир.

Ещё один повод вылезать на сушу – охота на мелководье, причём она действует бодряще и на жертву, и на охотника. Жертва спасается, забираясь сначала в ямки между камнями в приливной зоне, а затем и на берег. Такое поведение типично для современных морских собачек, причём для скальных прыгунов острова Раротонга подсчитано, что чем злее хищники, тем чаще бедняжки выбираются на сушу. Понятно, что и хищники периодически выскакивают на берег за ускользящей жертвой. Это иногда делают даже такие несухопутные рыбы, как акулы, что уж говорить о кистепёрых, имевших все преадаптации к беганию на плавниках и дыханию атмосферным воздухом.

По пути рыбы решали несколько проблем: опора тела при неожиданно выросшей тяжести, новый тип передвижения, дыхание, питание, поддержание водного баланса, получение информации и размножение.

Опора тела решилась развитием нормального позвоночника с телами позвонков и крупных рёбер, а главное – заменой хрящевой ткани костной по всему скелету.

Передвижение поменялось чуть ли не меньше всего, ведь уже в воде рипидистии ходили по дну на мясистых плавниках, имевших опору в виде плечевого и тазового пояса. Для пущей прочности тазовый пояс соединился с позвоночником (на самом деле с крестцовыми рёбрами, которые потом срослись с крестцовыми позвонками и стали их частью, причём происходило это, как водится, пару раз независимо и сильно позже, уже в карбоне). Плавники стали сгибаться в дополнительных местах, разделившись на плечо-предплечье-кисть и бедро-голень-стопу, а их концы из ровной лопасти растопырились в отдельные пальцы.

Маленькая тонкость

Казалось бы, самое надёжное свидетельство хождения на ногах – отпечатки следов этих самых ног. Но, как выясняется, и тут не всё так очевидно. Например, отпечаток *Thinopus antiquus* из среднего девона США интерпретировался и как след пятипалой лапы, и как след плавника с тремя опорными элементами, и вообще как рыбий копролит. *Notopus petri* с границы среднего и позднего девона Бразилии очень похож на след четырёхпалой и длиннопалой лапы, но запросто может быть следом офиуры или морской звезды. Вроде бы расположенные в два ряда среднедевонские ямки из Захельми в Польше могли бы быть опечатками ног, но очень уж похожи на те, которые рыбы роют в иле при питании или постройке гнёзд.

Впрочем, не всё так пессимистично, известны очень уж выразительные следы живетского века из Истер Росс на севере Шотландии и с острова Валентина в Ирландии, а также – франского века на реке Геноа в Австралии – как положено, расположенные в два ряда, с пятью пальцами, направленными вбок, отпечатки передних лап меньше, чем задних; между некоторыми есть извилистый след волочившегося хвоста.

Дыхание тоже было уже почти готово – лёгкие, хоаны, гулярная ундуляция. Правда, гладкими рыбьими лёгкими много тоже не надышишь, хорошо бы догнаться кожным дыханием, а для этого хорошо бы избавиться от чешуи (впрочем, тем же протоптерам она не мешает выделять слизь, была чешуя и у древнейших амфибий-стегоцефалов). Конечно, это ослабило защиту, но рипидистии сами были самыми злыми хищниками, кого им было бояться на пустой суше, освоенной к тому времени лишь многоножками, скорпионами и ногохвостками? Частич-

ный переход на кожное дыхание, как ни парадоксально, вернул хордовых на исходные докембрийские позиции, когда специальная дыхательная система ещё не возникла.

Как вы там, потомки?

У головастиков современных амфибий жабры остаются главным дыхательным органом. У некоторых неотенических амфибий – аксолотлей-амбистом *Ambystoma* и протеев семейства Proteidae – они так никогда и не замещаются лёгкими.

Другие современные амфибии чересчур увлеклись кожным дыханием. Самцы африканских волосатых лягушек *Trichobatrachus robustus* дышат кожными выростами на бёдрах, очень похожими на волосы. Ещё дальше пошли безлёгочные саламандры Plethodontidae и безлёгочная лягушка *Barbourula kalimantanensis*, совсем лишившиеся лёгких. При маленьких размерах и мизерном обмене веществ можно и так.

Питание почти не поменялось – уже полуназемные рипидистии охотились всё так же, подстерегая добычу и бросаясь на неё рывком. В принципе, такого же стиля до сих пор придерживаются всё амфибии и рептилии. Правда, чуть позже, с появлением множества мелких наземных червей и членистоногих, амфибии тоже измельчали, но это произошло уже в карбоне.

Поддержание водного баланса было, наверное, самой большой проблемой. Благо, регулярные высыхания водоёмов подготовили рипидистий заранее. Ещё при жизни в воде возник мочевой пузырь, который запасал воду, но исходно никак не был связан с выделительной системой. Усовершенствовалась способность выделять слизь – это прекрасно демонстрируют и многие современные донные рыбы от рогозуба до сома.

Как вы там, потомки?

Современные австралийские жабы-норницы *Heleioporus eyrei*, живущие в пустыне, невероятно устойчивы к обезвоживанию, они выживают при потере 22 % воды от массы тела. Тоже австралийские плоскоголовые лопатницы *Litoria platycephala* запасают в подкожных полостях и полости тела огромное количество воды, чем пользуются аборигены, которые находят сидящих в песке жаб и пьют из них воду. Живущие на деревьях в засушливой местности чакские филломедузы *Phyllomedusa sauvagii* имеют в коже специальные сальные железы, выделениями которых старательно обмазываются, за счёт чего очень мало сохнут – на уровне 5 – 10 % от амфибий и сопоставимо с рептилиями. Когда такие лягушки находятся на суше, они не выделяют мочу, которая, накапливаясь в мочевом пузыре, может составить до 15 % от массы тела. Обмен веществ у них и африканских веслоногих лягушек семейства Rhasophoridae идёт до солей мочевой кислоты, как у рептилий, а не мочевины, как у нормальных амфибий.

Получение информации оказалось, наверное, самой специфической сложностью. Свет сильно неодинаково преломляется в воде и в воздухе; хрусталик из шаровидного стал линзовидным, пришлось совершенствовать аккомодацию – наведение на резкость – более активными движениями хрусталика вперёд-назад, хотя до изменения его кривизны для пущей фокусировки пока не дошло. Кроме прочего, глаз на воздухе сохнет, что вызвало необходимость появления век и мигательной перепонки. Очень показательно изменение размеров, положения и ориентации глазниц. У свободноплавающих рипидистий типа *Eusthenopteron* глаза маленькие, находятся в передней части головы, широко разнесены и направлены вбок и вперёд; у донных засадных хищников *Panderichthys* и *Tiktaalik* они тоже мелкие, но сдвигаются назад, съезжаются в кучку и направляются вверх; у полуназемных *Acanthostega* и *Ichthyostega* глаза резко

увеличиваются, разезжаются и начинают поворот вперёд, а у полностью сухопутных стегоцефалов и первых рептилий становятся совсем уж большими и направленными строго вперёд.

Как вы там, потомки?

Современные южноамериканские рыбы-четырёхглазки *Anableps* решили проблему зрения крайне оригинально: каждый их глаз разделён по горизонтали на две части. Верхняя часть глаза изогнута слабо, а нижняя – сильно, что позволяет неодинаково преломлять свет на воздухе и в воде.

Химические молекулы, растворённые в жидкости и газе, улавливать тоже надо по-разному; в воде понятия «запах» и «вкус» мало отличаются, причём у многих рыб вкусовые почки раскиданы по всей поверхности тела. На суше верхний хеморецепторный эпителий стал «воздушным» обонятельным, а нижний – «водным» вкусовым. С поверхности тела хеморецепцию пришлось убрать, ведь вся система исходно водная, приходится держать рецепторы в постоянной влажности, а для того прятать их в глубины тела – ротовую и носовые полости. Сначала донный образ жизни, а потом усложнение хеморецепции на суше вызвали два этапа усложнения обонятельных центров конечного мозга, что гораздо позже оказалось важнейшей преадаптацией при возникновении млекопитающих и сыграло огромную роль при возникновении нашей разумности.

Звук в более плотной воде распространяется куда лучше, так что разница между осязанием и слухом весьма условна, что лучше всего видно на примере рыбьей боковой линии: колебания стучат в бок рыбы, которым она прекрасно всё ощущает. Так человек, стоящий перед мега-колоноккой на рок-концерте, чувствует музыку всем телом. С другой стороны, в воде и орать громко не надо – и так всё слышно, так что это не рыбы немые, а мы глуховатые. На воздухе звук разносится куда хуже, так что пришлось совершенствовать уши – изобретать среднее ухо, слуховую косточку стремянку, евстахиеву трубу и барабанную перепонку. Впрочем, и головастики амфибий, и даже некоторые взрослые саламандры до сих пор сохраняют боковую линию.

Размножение поначалу изменилось весьма слабо: стадия личинки с наружными жабрами никуда не делась и у современных амфибий, только метаморфоз стал заходить несколько дальше.

Как вы там, потомки?

Современные амфибии, борясь за выживание в переходной среде, изобрели массу способов заботы о потомстве. Некоторые веслоноги *Rhacophorus* откладывают икру в пенные комки на листьях растений, а *Phyllomedusa bicolor* сворачивает для икры уютные гнёздышки из листьев. Самцы жаб-повитух *Alytes obstetricans* носят икру, обмотав вокруг задних лап, а иные *Rhacophorus* – на животе. Самки сумчатых квакш *Gastrotheca* берегут и икру, и головастиков, а иногда и лягушат в продольной сумке на спине, а самки пип *Pipa* – в герметичных прозрачных ячейках в спине. Тёмные саламандры *Desmognathus fuscus* и рыбозмеи *Ichthyophis* оборачиваются вокруг икры и смачивают её своей слизью, а кольчатые червяги *Siphonops annulatus* даже кормят детёнышей собственной кожей. Самцы ринодермы Дарвина *Rhinoderma darwinii* носят в горловом мешке сначала икру, потом головастиков, а затем и лягушат, причём детишки прирастают к слизистой папаши и питаются за его счёт; самки заботливых лягушек *Rheobatrachus silus*, к сожалению, вымерших в 1980-х годах, вообще глотали икру и вынашивали её в желудке. Самцы двухцветных листолазов *Phyllobates bicolor* переносят головастиков на спине из временных водоёмов-яслей в черешках древесных растений-эпифитов в нормальные водоёмы, а самцы сумчатых жаб *Assa darlingtoni* таскают головастиков

в специальных сумках на ногах. Водные червяги *Typhlonectes* вообще живородящие, причём детёныши кормятся эпителием стенки яйцевода мамы, скребя его кожными зубками.

Судя по существенным отличиям первых наземных жителей, на сушу рыбы выходили неоднократно, но, судя по сходству всех современных четвероногих Tetrapoda, лишь одна линия оказалась успешной. Некоторые палеонтологи даже доказывали независимое происхождение разных групп четвероногих от разных рипидистий или двоякодышащих, хотя это очень маловероятно. С концараннего девона стартует торжественный парад Великих Предков, на деталях строения которых можно проследить все тонкости освоения суши. Сложность, правда, состоит в том, что примитивные, специализированные и прогрессивные признаки у всех известных девонских рипидистий и амфибий распределены крайне мозаично: рыбе тело может сочетаться с почти наземными лапами, амфибийная голова – с рыбьим хвостом, продвинутые мозги – со специфическими зубами.

Главный рывок на сушу совершался в среднем и начале позднего девона. Кистепёрые по направлению к амфибиям выстраиваются в цепочку *Kenichthys* – *Eusthenopteron* – *Gogoniasus* – *Tinirau* – *Platycephalichthys*. Как водится, древнейший Великий Предок был скромным: череп *Kenichthys campbelli* из эмсского века Китая (395 млн л. н.) был всего 2 см длиной. Канадский *Eusthenopteron* (из нескольких видов лучше всего известен *Eusthenopteron foordi* по 2000 скелетов с датировкой 385 млн л. н.) заметно подрос; несмотря на то, что внешне это была рыба рыбой с анальным и двумя спинными плавниками, явными специализациями в черепе и слишком сложноскладчатыми зубами, его грудные и брюшные плавники максимально похожи на лапу, хотя и не использовались для ползания; чуть позже жил немного более прогрессивный шотландский *Tristichopterus alatus*. Следующая ступень – австралийский *Gogoniasus andrewsae* (380 млн л. н.), имевший внутреннее ухо и плавники, ещё больше похожие на лапы, но одновременно – косминовый слой на чешуе. Невадская *Tinirau clackae* (387 млн л. н.) жила в море, но по строению плавников ближе к четвероногим, чем предыдущие и даже некоторые более поздние кистепёрые. *Platycephalichthys bischoffi* и *P. skuenicus* из франского и фаменского веков (383 млн л. н.) севера Русской платформы могли вырастать до 2–3 м.

Парад прогресса продолжают Panderichthyformes – ещё рыбы, но уже почти амфибии. Двухметровый *Panderichthys rhombolepis* с границы живецкого и франского веков Латвии и России имел треугольную голову, почти как у стегоцефалов, крупные рёбра и грудные плавники, в которых можно углядеть продвинутые этапы формирования плечевой кости и предплечья. Пандерихтисы – первые, кто распрощался со спинным и анальным плавниками, а также чешуёй на основании плавников, хотя тело ещё было чешуйчатым. Впрочем, и у этого Великого Предка есть свой недостаток – слишком специализированно-складчатые зубы. Ещё чуток продвинутое практически синхронная североканадская *Elpistostege watsoni*, в черепе которой видно дальнейшее продвижение в амфибийную сторону.

Необычайно разрекламирован следующий Великий Предок – североканадский *Tiktaalik roseae* из первой половины франского века (примерно 375 млн л. н.). Его череп и плавники практически идеально промежуточны между рыбами и амфибиями, а голова, наконец, надёжно отделилась от плечевого пояса. Тиктаалик – та рыба, которую уже легко спутать с саламандрой. Вроде бы чуток продвинутое тиктаалика, но слегка примитивнее ихтиостегалий *Parmastega aelidae* из фаменского века российского Коми. От пармастеги сохранилось огромное количество останков, позволяющих полностью реконструировать череп, который оказался удивительно похож на каймановый: широкий, треугольный, со слегка вздёрнутым носом и высоко поднятыми глазницами.

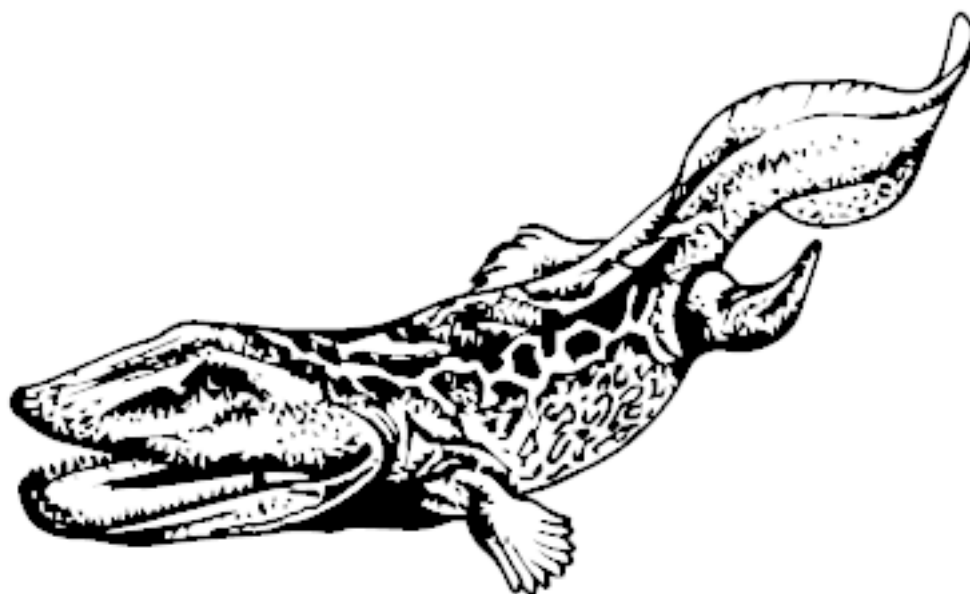
* * *

Наконец, во франском веке позднего девона мы встречаемся с настоящими амфибиями – *Ichthyostegalia*. Собственно, какую-то грандиозную границу между ещё рыбами и уже амфибиями провести при всём желании не получается. У ихтиостегалий череп по-прежнему делился на две части с суставом между ними, а хорда заходила в заднюю часть черепа; у них все ещё сохранялись рудименты жаберной крышки, в черепе шли замкнутые каналы боковой линии, а нижняя челюсть, позвонки и скелет хвоста были практически рыбьими.

Самые примитивные амфибии жили во второй половине франского века (373–375 млн л. н.) Шотландии – *Elginerpeton pancheni*, Латвии – *Obruchevichthys gracilis* и фаменском веке Пенсильвании – *Densignathus rowei*. Это были полутораметровые хищники с вытянутыми челюстями. На самом деле подобные существа были распространены гораздо шире, свидетельством чему – позднефаменская (360 млн л. н.) *Umzantsia amazana* из Южной Африки; самое удивительное тут то, что в то время эта область располагалась за Южным полярным кругом, со всеми сопутствующими радостями в виде полярной ночи и, вероятно, периодических холодов, хотя в целом там было не так страшно, как нынче.

Следующий уровень совершенства – метровая фаменская *Ventastega curonica* из Латвии. Интересно, что вентастега, судя по всему, жила в солоноватой воде. С ней сопоставимы раннефаменская *Jakubsonia livnensis* из Орловской области, позднефаменский *Tutusius umlambo* из Южной Африки и *Metaxygnathus denticulus* из Австралии.

Ещё ступень – и по фаменским болотам востока Гренландии зашлёпали *Acanthostega gunnari* (365 млн л. н.) а по китайским – *Sinostega pani* (355 млн л. н.). Анализ швов черепа акантостеги показывает, что он испытывал такие же нагрузки, как и наземные хищные амфибии, но отличался от варианта водных рипидистий. На передней лапе акантостеги было восемь пальцев, на задней, видимо, столько же. Таз уже слабенько крепился к крестцовым рёбрам, хотя и не к позвоночнику, стало быть – была надобность укреплять лапы, стало быть – акантостега хотя бы иногда ходила по земле, особенно учитывая сравнительно небольшой размер – около 60 см. Хватало и архаики: у акантостеги сохранялись окостеневшие жаберные дуги, рёбра были короткие и вряд ли участвовали в дыхании, шейный и поясничные отделы позвоночника никак не выделялись из туловищного, а хвост был типично рыбьим с огромной плавниковой складкой сверху и снизу.



Ventastega curonica

Через маленькую (во всех смыслах – хронологически, морфологически и размерно) промежуточную ступень *Ymeria denticulata* из Гренландии амфибии доэволюционировали до *Ichthyostega*, среди нескольких видов которой лучше известен *I. stensioei*, живший всё в той же экваториальной Гренландии 365–360 млн л. н. **Ихтиостега – хрестоматийный пример переходного звена от рыб к амфибиям.** У этой немаленькой твари – полтора метра длиной – лапы гораздо мощнее, нежели у акантостеги, а таз надёжно прикреплен к позвоночнику и состоит из тех же трёх костей, что и у нас – подвздошной, лобковой и седалищной. Позвоночник мог изгибаться по вертикали – совершенно нерыбья способность. На задних лапах было семь пальцев, причём третий был совсем маленьким, так что иногда пишут, что пальцев шесть с половиной. Рёбра ихтиостеги огромные, длинные и широкие, налегающие друг на друга; надо думать, такое устройство скорее компенсировало слабость позвоночника, чем выполняло защитную функцию – ведь защищаться было особо не от кого. При всей прогрессивности движения лап ихтиостеги сильно отличались от амфибийных, да и хвост всё ещё больше похож на рыбий. Исследование изотопного состава отложений, в которых были найдены кости ихтиостег, показало, что эти животные жили в устьях рек, периодически заливавшихся морскими приливами, и могли переносить резкие колебания солёности.

Конечно, и с ихтиостегалиями есть проблемы: например, у них исчезла межвисочная кость, а ведь она была у предков-рипидистий и более поздних амфибий. Стало быть, конкретно акантостега и ихтиостега не такие уж прямые Великие Предки, а скорее – Великие Двоюродные Предки.

Как вы там, потомки?

Все современные четвероногие имеют не больше пяти пальцев, так что может сложиться впечатление, что это естественное наше состояние. Однако палеонтологические и эмбриологические свидетельства говорят о том, что у первых рыбо-амфибийных предков было не то шесть, не то даже семь пальцев на ручках и ножках. По крайней мере, у современных амфибий существует рудимент предпервого пальца, хотя во взрослом виде их ручки всего лишь четырёхпалые.

Hynerpeton bassetti из позднего фаменского века Пенсильвании (363–365 млн л. н.) составляет мостик от более примитивных ихтиостегалий к нормальным амфибиям. Примечательно, что в том же местонахождении нашлись остатки гораздо более примитивного *Densignathus* и намного более продвинутого представителя стегоцефалов семейства *Whatcheeriiidae*.

Tulerpeton curtum из Тульской области (около 365 млн л. н.) уже полностью потерял жабры и имел красивые амфибийные ручки и ножки – те и другие шестипалые. Таким образом, его можно считать уже совсем полноценной древнейшей амфибией, несмотря на чешую по всему телу. Некоторые палеонтологи даже склонны усматривать в нём уже и признаки рептилий. Занимательно, что жил тулерпетон, судя по всему, в солоноватой воде.

Всё это долгое перечисление ещё-точно-рыб, уже-почти-не-рыб, уже-почти-амфибий и уже-совсем-амфибий может навести скуку, но это строго необходимо для понимания того, как много данных есть сейчас у палеонтологов. Стоит также помнить, что в реальности каждая находка описывается по десяткам параметров на сотнях страниц специальных статей.

Очевидно, что в конце девона выходом на сушу была охвачена вся планета от юга до севера и от запада до востока. Переходные местообитания между морем и реками, реками и болотами, болотами и сушей отлично стимулировали эволюцию. В самом конце девона амфибии уже появились, оставалась самая малость, чтобы они захватили всю планету.

Но тут, как обычно, случилась беда...

* * *

Конец девона ознаменовался великими потрясениями биосферы и, само собой, великим вымиранием. Катаклизм происходил не вдруг, а растянулся на миллионы лет и имел как минимум два больших пика – 371–372 и 359 млн л. н. Первый из них пришёлся на два последних века, а потому назван фран-фоменским, в этот момент больше всего пострадали кораллы. Второй добил оставшихся – многих рыб, брахиопод, трилобитов и аммонитов, в основном донных. На самом деле, палеонтологи насчитывают с десятков таких пиков вымирания в конце девона (например, брахиоподы отряда *Atrypida* гораздо бодрее вымирали в конце эмского века и неплохо – в конце живетского, а также на границе любых веков девона, хотя доконал их именно конец франского), просто на большом масштабе и при недостатке хороших отложений кризисы иногда сливаются вместе.

Причин вымереть более чем хватало. Северные и южные материки медленно сближались, перегораживая экваториальные течения; Аппалачи в Северной Америке и Каледонские горы в Шотландии и Скандинавии росли, нарушая воздушные потоки над северными материками. Климат постоянно портился и, хотя даже к концу девона был намного теплее нынешнего, для изнеженных предыдущим благоденствием существ казался невероятно морозным. Впрочем, едва ли не половина суши лежала за Южным полярным кругом, так что не удивительно начало позднедевонского-раннекарбонowego гляциопериода – ледникового периода – в Африке, Южной Америке и Аппалачах Северной Америки. Оледенения были не слишком масштабные, в основном предгорные, например в Андах, но зафиксированы и в Амазонии. В фаменском веке случились один или два ледниковых эпизода. Конечно, температура падала постепенно – с девона аж по пермь воздух остыл всего на 3 °С, а поверхностные воды океана – на 5 °С, но для планктонных организмов это вполне достаточная причина замёрзнуть. Изменялся и газовый состав атмосферы: если до вымирания углекислого газа было в 8 раз больше современного, то в конце девона содержание кислорода в атмосфере повысилось на 35 %. Это могло увеличить вероятность лесных пожаров, благо появились леса, которые могли гореть. Доказательством реальности пожаров служит фюзен в позднедевонских углях – веще-

ство, образующееся при сгорании древесины (художники под этим словом понимают чёрные палочки для рисования, а делаются они как раз из пережжённого бересклета).

Собственно, леса и оказались главным злом. Крупные деревья своими большими корнями рыхлили землю, слежавшуюся за миллионы лет предыдущей пустыни, и высвобождали полезные микроэлементы. Сами растения гнили, образуя почву. Всё это рано или поздно смывалось в озёра, реки, моря и океаны. Приток органики и микроэлементов вызвал эвтрофикацию – бурный рост бактерий и водорослей в поверхностном слое воды, а они, в свою очередь, перекрывали свет обитателям дна. Придонные цианобактерии и водоросли оказались в тени и зачахли, что привело к резкому сокращению кислорода у дна. Показательно, что в это время размеры глаз трилобитов уменьшаются – в сумраке они стали менее актуальны, в то же время антенны удлинняются – осязание выходит на первый план, увеличиваются и размеры жабр – явное свидетельство уменьшения концентрации кислорода. Зато гнилостные бактерии, разлагавшие оседавшую на дно органическую мусть, получили карт-бланш, ещё больше расходуя кислород и отравляя всё вокруг аммиаком, сероводородом и прочими гадами. В то же время уровень моря повышался, усиливая несчастье донных обитателей. Всё это привело к первому пику вымирания, когда пострадали в основном кораллы.

Вторым заходом стало появление в фаменском веке семенных растений, мало зависимых от воды. Они расселялись всё дальше по суше, продолжая и усиливая выветривание горных пород и губительное удобрение океана. Тут донным жителям пришлось совсем худо – вымерли многие брахиоподы, аммониты, двустворчатые моллюски и трилобиты, практически все панцирные бесчелюстные рыбы и почти все панцирные челюстные, а также большинство двоякодышащих рыб. С некоторой задержкой относительно донных пострадали и свободноплавающие существа, например конодонты. Суммарно исчезли 19–22 % семейств, 50–57 % родов и 70–75 % видов морских животных.

Экосистемы суши почти не пострадали – было бы чему страдать. Впрочем, похолодание не могло совсем не сказаться – местами леса из протосеменных, вроде бы такие разросшиеся, в конце периода почти полностью исчезли.

Конечно, кому война, а кому и мать родна: катастрофа освободила место для новых групп растений и животных. Кораллы, хотя и не вымерли совсем, проиграли очередной раунд своим вечным соперникам – менее привередливым мшанкам. Панцирные рыбы и кистепёрые заменились на более продвинутых костных рыб – ганоидов и палеонисков. Была польза от катаклизма и для современного человечества: захоранивающаяся без доступа кислорода органика местами отлично впитывалась в погибшие пористые рифы, образуя запасы нефти и газа, например в США.

Ясное дело, многие исследователи, пересмотревшие фильмов-катастроф, не могут представить себе глобальных событий без взрывов. Отсюда вырастают две конкурирующие катастрофические версии позднедевонского вымирания. В Швеции имеется удобный кратер Сильян, и правда очень большой – аж 52 км диаметром, можно два дня поперёк идти. Огромное космическое тело – астероид или комета – грохнулось сюда 376,8 млн л. н., что как бы почти совпадает с фран-фоменским вымиранием, а разницу в пять миллионов лет всегда можно списать на погрешность метода. Есть и другие кратеры: Аламо более-менее соответствует первому пику вымирания, а Вудлейх – второму, но ключевое слово здесь – «более-менее».

Так же как астрономы могут к каждому вымиранию подыскать впечатляющий метеорит, вулканологам везде мерещатся титанические извержения. А потому наготове и вулканическая версия: Виллюйские траппы ясно свидетельствуют о грандиозных выбросах магмы, происходивших в Сибири в два захода – между 376,7 и 364,4 млн л. н. и непосредственно перед концом девона; в это же время бурлила и Кольско-Днепровская изверженная

провинция. Что ж, поспорить невозможно – вулканы со своими выбросами точно не добавляли радости и без того несчастным девонским жителям.

* * *

Девон – наиважнейший период нашей истории. Он начался с невнятных роготок на пляжах, а закончился шумом тенистых лесов, стартовал с ещё недоделанных рыб, а финишировал полноценными амфибиями. Девон дал нам как среду обитания на все последующие времена, так и все наиважнейшие особенности нашего тела: внутренние ноздри и лёгкие, хорошее зрение и большой конечный мозг, шею и руки-ноги с пальцами. Дело оставалось за малым – избавиться от проклятого наследия – размножения в воде. Но это уже была задача для следующего периода – карбона.

Альтернативы

На протяжении шестидесяти миллионов лет девонского периода, понятно дело, самые разные организмы получали множество шансов стать главными на планете. Бесчелюстные рыбы независимо от челюстных изобрели плавники, а некоторые даже костный скелет. Отсюда был уже один гребок до выхода на сушу, благо придонный образ жизни, слизистая кожа (по крайней мере, современные миноги и миксины более чем слизистые) и неприхотливость этому явно способствовали. Но придонные бесчелюстные пошли по пути наращивания панцирей и получили весь комплекс сложностей, отягощающий членистоногих – малоподвижность, ограничение на рост и размеры тела. Да и стиль пылесоса, видимо, мало способствует прогрессу. Примерно те же проблемы не пустили в первые ряды эволюции плакодерм.

Акантоды имели свой шанс. Если бы они не благоденствовали в прозрачных лучистых верхних слоях морских просторов, а держались поближе к мутному болотному дну, вполне могли бы вылезти на берег и стать наземными многоножками. Но стремление жить под солнцем не дало им возможности жить под солнцем: к тому моменту, когда акантоды освоили пресные воды, место в прибрежной зоне было уже занято, а в морях их начинали теснить более совершенные конкуренты.

Да и у наших предков всё могло сложиться далеко не так радужно. Будь в девонских болотах чуть побольше воды и чуть поменьше проблем, рипидистии вполне могли превратиться в аналог угрей и сомов и до сих пор благополучно сидеть в омутах и грязи, как это и делают современные двоякодышащие. А будь чуть побольше проблем и чуть поменьше растительности на суше – вымерли бы с концами или ушли в глубины океанов, как это сделали целаканты.

Карбон

358,9–298,9 миллиона лет назад: *Осень палеозоя, время амфибий*

МЕЖДУНАРОДНАЯ И РОССИЙСКАЯ ШКАЛА

358,9 млн л. н. – миссисипий: ранний карбон: турнейский век – 346,7 – визейский век – 330,9 – серпуховский век – 323,2 – пенсильваний: средний карбон: башкирский век – 315,2 – московский век – 307 (в российской шкале раньше) – поздний карбон: касимовский век – 303,7 – гжельский век – 298,9



Карбон – каменноугольный период – время лесов и болот, царство плаунов и папоротников, тараканов и стегоцефалов. Начавшийся жарой, он окончился ледниковым периодом. Он заложил в нас страх перед многоножками и любовь к уютным гнёздам под сенью зелёных листьев. Он окончательно вывел нас на сушу и подарил способность проводить детство вне воды. На добрую память он снабдил нас безмерными запасами топлива и уральским железом. Славное время – карбон...

* * *

Карбоновый период по длительности – ровно 60 миллионов лет – равен девону и лишь чуть короче кайнозоя. Очевидно, за такое огромное время свершилось немало интересного.

Северные и южные куски суши – Евроамерика-Лавруссия, Гондвана, Сибирь. Казахстания – сближались и слипались, пока между 335 и 300 млн л.н. не сомкнулись воедино в суперконтинент Пангею.

Климат, в продолжение девонских тенденций, весь карбон продолжал холодать. Конечно, в начале карбона он был всё ещё очень жарким по нынешним меркам, но это не помешало двум ледниковым эпизодам на югах – позднегурнейскому и средне-поздневизейскому. Через несколько миллионов лет потепления стартовал средне-позднекарбоновый гляциопериод, мощнее предыдущего. Его следы обнаруживаются почти по всей Гондване – в Австралии, Африке, Индии, Аравии, Бразилии, Аргентине. Холода начались в середине серпуховского века; самые лютые морозы трещали в башкирском веке среднего карбона, а кончились лишь в конце московского века. За это время произошло минимум четыре ледниковых эпизода по 1–5 миллионов лет каждый с интервалами по 2–3 миллиона лет. Вторая половина карбона уже однозначно была очень холодная.

Понятно, что такие условия не могли не сказаться на живом мире. **Как и в девоне, поначалу в морях царил некоторый застой, в первой половине карбона разнообразие морских животных даже довольно резко росло – после позднедевонского катаклизма это и не странно.** Однако на границе между нижним и средним карбоном, в серпуховском веке и начале особо холодного башкирского века, при резком падении уровня моря случилось вымирание – сгинули 35 % родов, 10 % семейств. Неспроста американские исследова-

дователи так рьяно двигают идею разделения карбона на два периода – миссисипский, соответствующий раннему карбону, и пенсильванский, равный среднему и позднему карбону.

Во второй половине карбона, несмотря на вроде бы ухудшающиеся условия, число видов особо не менялось, так как все мерзляки уже вымерзли, а посуровевшие выжившие уже были отлично приспособлены к холодному климату.

* * *

Часть беспозвоночных морей мало отличалась от прежних, разве что, хрустя в челюстях разбушевавшихся рыб, многие обладатели панцирей и ракушек ударились в гигантизм. Так, раннекарбоновая брахиопода *Gigantoproductus giganteus* достигла предела для своего типа – от 12 до 40 см.

Среди прямораковинных наутилоидей Oncoscerida тоже появились истинные гиганты, некоторые раковины из Подмосковья имели диаметр до 30 см, и страшно подумать, какой они были длины. В Арканзасе найдена одна раковина *Rayonnoceras solidiforme* длиной 2,4 м, а фрагменты других могут принадлежать экземплярам до 5–6 м длины. Закрученные спиралью наутилусы были заметно скромнее, но тоже старались – *Endolobus* вырастал до 30 см, а судя по некоторым обломкам, и до 40 см шириной. Однако к середине периода вся группа наутилоидей пришла в упадок.

В начале серпуховского века из Vactritida или кого-то подобного возникли белемниты Belemnitida (или Belemnioidea) – головоногие с довольно крупной тяжёлой прямой раковинкой, но уже погружённой внутрь мягкого тела, то есть внутренней, а потому относящиеся уже к внутрираковинным Coleoidea. Самым первым белемнитом был *Eobelemnites caneyense*, иногда, впрочем, выделяемый в собственную группу Aulacocerida (они же Aulacoceratida, Aulacoceratidae, или Protobelemnitidae). Белемниты в карбоне ещё не развернулись, но в мезозое стали важнейшими обитателями морей.

Из московского века Иллинойса (около 309 млн л. н.) известны древнейшие десятиногие, или десятирукие Decabrachia (или Decapodiformes) – осьминог *Pohlsepia mazonensis* и карака-тица *Jeletzkyia douglassae*. От полсепии сохранился отличный отпечаток в полный рост, немного мутный, но достаточный для того, чтобы увидеть характерную мешкообразную форму с длинными щупальцами и двумя плавниками-ушками.

Морские членистоногие карбона не слишком отличались от предшествующих.

Трилобиты растеряли былой задор и были представлены скучными формами типа *Piltonia*, *Ameropiltonia* и *Hesslerides*. Чуть веселее позднекарбоновые карликовые мечехвосты *Liomesaspis laevis* с панцирем из двух круглых щитков безо всякого рельефа.

В самом конце карбона, в гзельском веке Германии появились щитни Triopsidae – жаброногие ракообразные, почти не изменившиеся с этого времени до современности. Древнейший описанный по характерным овальным панцирям вид *Triops ornatus* ничем принципиально не отличается от современного вида *Triops cancriformis* и, возможно, является его синонимом.

Как вы там, потомки?

Современные щитни *Triops* и *Lepidurus* – самые древние роды эукариот на планете, а *Triops cancriformis* – самый древний вид. Их внешний облик не поменялся как минимум с мезозоя, а скорее всего – с карбона: овальный панцирь, подобный головному щиту трилобита, мечехвоста или панцирной рыбы, – всё по лучшей палеозойской моде – и вытянутое членистое тельце с двумя «хвостиками». Такая феноменальная стабильность вызвана специфическим образом жизни. Щитни вылупляются в мелких стоячих водоёмах, попросту грязных лужах и канавах, для их появления нужна

лишь определённая температура и отсутствие в воде нитритов и нитратов, сигнализирующих о присутствии других животных. Потребности щитней минимальны, они едят всё подряд, любую органику, а если есть совсем нечего – то и друг друга. Щитни очень быстро растут, через пару недель они уже могут размножаться и откладывают цисты – готовые эмбрионы в плотной оболочке. Дальше щитни могут жить ещё пару-тройку месяцев, но это уже не важно. Цисты устойчивы ко всему на свете, могут сохнуть, мёрзнуть и валяться в пыли десятилетиями, переноситься ветром или прилипнуть к кому-нибудь, пока не попадут в новую лужу, где всё повторяется заново. Щитни, несмотря на панцирь, весьма беззащитны и очень даже съедобны, в принципе, всякий их может обидеть – рыба, птица или зверь, но рачков спасает огромная численность и само место обитания – в мелких временных лужах нет хищников, да и вообще не может быть специализированного хищника на добычу, живущую от силы пару месяцев, а то и пару недель в году. Что бы ни происходило на планете – оледенения и потепления, падения астероидов и извержения вулканов, появление новых организмов и массовые вымирания, – щитням всё равно. Где-нибудь на Земле – в Антарктиде или Намибии, Сибири или Австралии – всегда найдётся тёплая лужа с минимумом органики. Собственно, щитни и живут по всей планете, а несколько их видов очень мало отличаются друг от друга.

С другой стороны, щитни представляют идеальный пример стабилизирующего отбора. Хотя эти рачки и выглядят на первый взгляд суровыми выживальщиками, они весьма привередливы к среде. Если щитень вылупится там, где кто-то живёт, его съедят, если слишком рано или слишком поздно, то окажется в одиночестве и ему не с кем будет размножаться (впрочем, на этот случай припасён партеногенез), если он окажется в реке, его унесёт течением. Так что любые мутации, неизбежно возникавшие за сотни миллионов лет существования щитней, безжалостно истреблялись и отсеивались. В живых оставались лишь особо консервативные приверженцы раз и навсегда возникшего образа жизни.

Ракоскорпионы продолжали тиранить морских жителей, а в конце карбона окончательно стали пресноводными. Не самый типичный шотландский *Hibbertopterus scouleri* – с очень большим и широким головным щитом и толстым шипом сзади – достигал двухметровой длины. Там же, в Шотландии, найдены следы крупного – 1,6 м длиной – ракоскорпиона, вероятно, именно этого рода, ползшего по берегу. Прямой противоположностью были ракоскорпиончики рода *Adelophthalmus*, среди которых лапочка *A. dumonti* вырастал всего до 6 см.

В начале карбона окончательно вымерли граптолиты.

Конодонты продолжали быть столь же загадочными, как и раньше. Но всем известно – кто ищет, тот всегда найдёт, случился и на шотландской улице праздник. Лучик света, освещающий тайну конодонтов – раннекарбоновый отпечаток конодонтоносителя *Clydogmathus cavusformis*: длинная червеподобная тварь с огромными не то глазами, не то обонятельными капсулами на голове, хитрым набором зубчиков в глотке и плавниковыми складками на хвосте. Больше всего клидогнатус похож на пучеглазую миногу. Крайне показательно, что в одном существе обнаружили зубчики, которые раньше описывались под разными названиями.

Намного лучше сохранились многочисленные – 1200 экземпляров! – отпечатки *Tullimonstrum gregarium* из московского века Иллинойса, что, впрочем, не привносит ясности в его сущность. Туллимонстр – полноценное чудовище: на переднем конце толстого цилиндрического тела торчала длинная двухколенчатая «рука» с зубастой клешней-челюстями, почти как у опабиинии; вбок на длинных тонких стебельках растопыривались крошечные

круглые глазки; зад венчался ромбовидным хвостовым плавником. В длину такая несурaziца достигала 35 см. Несмотря на обилие находок, таксономическая принадлежность туллимонстра до сих пор под большим вопросом, предполагалось, что это моллюск типа кембрийского *Vetustovermis* или современных *Pterotrachea*, членистоногое, конодонт, реликтовый родственник опабинии или бесчелюстная рыба. Например, поперечные полосы на отпечатке тела туллимонстра могут быть границами члеников членистоногого, а могут – разделением миомеров хордового. Зубастая клешня на конце непарного коленчатого хобота вообще не лезет ни в какие палеонтологические ворота. Всё же, скорее всего, туллимонстр действительно был хордовым, вопрос в том, насколько примитивным; тут его положение колеблется от чего-то между *Pikaia* и *Haikouichthys* до ближайшего родственника миног.

Маленькая тонкость

Местонахождение Мазон Крик в Иллинойсе, сформировавшееся примерно 307–309 млн л. н., совершенно уникально. В илистом дне устья ископаемой реки сохранились отпечатки многочисленных существ, от которых обычно ничего не остается – медуз *Essexella asherae*, креветок *Belotelson*, крыложаберных *Etacystis communis*, рыбьих мальков и даже икры *Mazonova helmichnus*. Особенно здорово, что отложения образовались на границе реки и моря, так что и флора, и фауна представлены пресно- и солоноводными видами. Хватает тут и остатков растений – от мхов через плауны и хвощи до голосеменных. Среди прочих богатств есть тут отпечатки многоножек *Latzelia primordialis*, *Mazoscolopendra richardsoni* и *Palenarthrus impressus*, миксин *Gilpichthys greenei* и *Myxinikela siroka*, а также миног *Mayomyzon pieckoensis* и *Pipiscius zangerli*, родственных более древней раннекарбоновой, но тоже североамериканской *Hardistiella montanensis*.

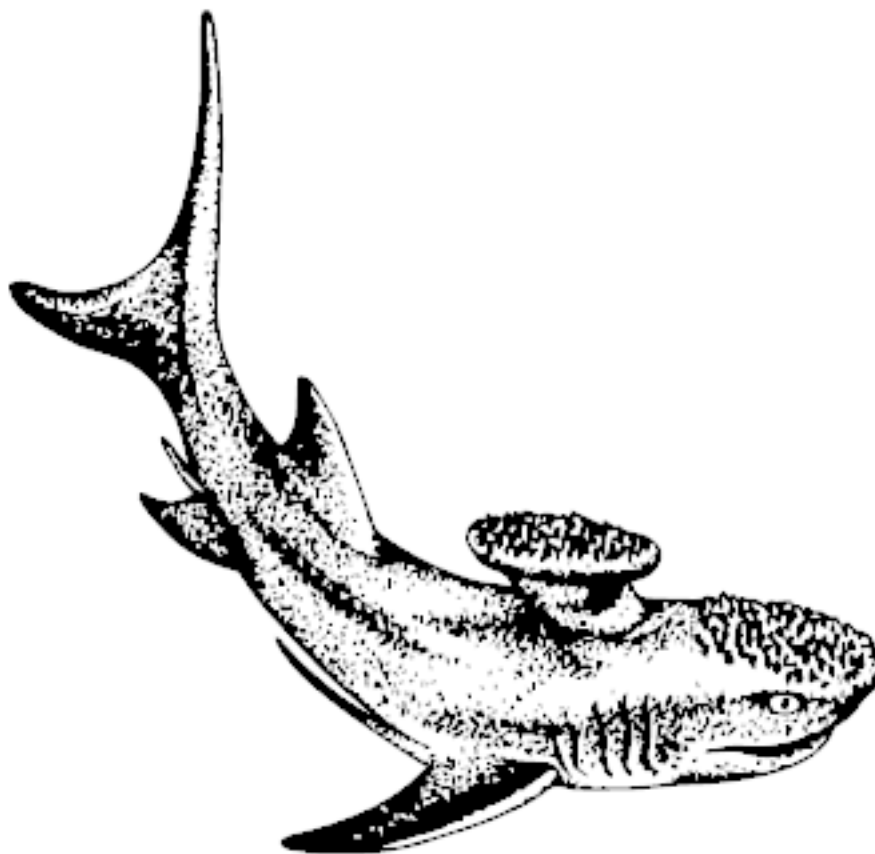
В начале карбона окончательно вымерли панцирные челюстные рыбы, последней группой которых были *Ptyctodontida*. Их любопытная особенность – совсем небольшие панцири и выраженный половой диморфизм, то есть различие самцов и самок, в строении брюшных плавников. Судя по форме брюшных плавников у самцов, у птыктодонтид было внутреннее оплодотворение. Но ни облегчение веса и увеличение подвижности, ни столь прогрессивное усовершенствование размножения не спасли панцирных – против зубов новых хищников они оказались бессильны.

* * *

Вот уж кто развернулся на образовавшемся после позднедевонской чистки рыбьих рядов безрыбье – это хрящевые рыбы. Карбоновые акулы *Goodrichthys eskdalensis*, *Stenacanthus*, *Danaea* и другие выглядели весьма непривычно: рот на передней стороне головы, равнолопастный хвостовой плавник, маленькие треугольные грудные и брюшные плавники, большие пластины или даже шипы в основании спинных плавников. Спинной шип раннекарбоновой *Diplodoselache* был предтечей головного шипа странных пермских акул.

Особенно круто выглядели крошечные – всего 25–30 см – акулки *Falcatus*, у самцов которых зазубренный шип переднего спинного плавника загибался вперёд параллельно голове, доставая до уровня кончика носа. И уж совсем странными были многочисленные виды *Stethacanthus* и *Akmonistion zangerli*: у самцов передний спинной плавник превратился в грибообразный круглый стол, покрытый сверху полем зубов, причём хрящевая «ножка» этого «стола» могла специальными мускулами сдвигаться вперёд. Голова стетакантусов покрылась «шапочкой» из зубов, а сзади грудных и брюшных плавников тянулись длинные тонкие шипы. У самок таких украшений не было, что явно говорит о половом отборе; остаётся только гадать,

какие такие брачные танцы плясали самцы стетакантусов с зубастыми тумбочками на спине. Есть и другое предположение: когда спинной плавник-щётка наклонялся вперёд и противопоставлялся зубам на макушке, создавалось впечатление огромной ощеренной пасти, которой можно было пугать хищников; впрочем, странно, что самки были лишены такой отличной защиты. Возможно, *Danaea*, *Falcatus* и *Stethacanthus* были более родственны химерам, чем акулам.



Stethacanthus

Акула *Bandringa rayi* отличалась невероятно длинным рылом – больше всего остального тела – и выглядела как современный осётр веслонос *Polyodon spathula*.

Работа над ошибками

Первоначально из Мазон Крик были описаны два вида – мелкий *Bandringa rayi* из морских отложений и крупный *B. herdinae* из пресных болот. Однако внимательное исследование и привлечение новых материалов из других местонахождений показали, что различия размеров были не видовыми, а возрастными. В отложениях мелких солоноводных заливчиков найдены детёныши, а в пресных болотах – взрослые; получается, бандринги были древнейшими проходными рыбами, причём, судя по всему, жизнь на краю моря была безопаснее, чем в водах материка.

Некоторые хрящевые начали сложные эксперименты с собственными челюстями. У *Ornithoprion hertwigi* нижняя челюсть была вдвое длиннее верхней. У *Edestus* старые зубы не выпадали, а заворачивались вверх и вниз, пока не оказывались торчащими вперёд из пасти, загибающейся вверх дугой на верхней челюсти и вниз – на нижней. Такими вывороченными и

расходящимися челюстями невозможно кусать – они не смыкаются. Как показало исследование стёртости зубов, акула рассекала добычу вертикальными взмахами головы, как зазубренной саблей. У вида *E. giganteus* зубы достигали 8 см длины, так что сама рыба могла вырастать до 6 м. Похожие зубные дуги были и у родственной акулы *Campodus*, до половины круга погибала дуга у *Lestrodus newtoni*, а в далёком будущем – в пермском периоде у геликоприонов – они превратились в совсем уж фантастические спирали.

Наверное, самой похожей на современных акул была раннекарбоновая *Onychoselache traquairi*, по крайней мере, её грудные плавники намного превосходили размером брюшные, а хвост был гетероцеркальным, хотя и у неё в основаниях двух спинных плавников торчали огромные зазубренные шипы.

Некоторые карбоновые химеры родственники химер, например *Helodus*, были больше похожи на карбоновых же акул, другие – *Chondrenchelys problematica* – на укороченных угрей, третьи – *Echinochimaera* – на современных химер.

Как вы там, потомки?

Современные химеры не зря носят свое имя. Выглядят они так, как будто какую-то акулу-наркомана долго пинали коваными сапогами, а потом утопили. Тяжёлая горбоносая голова с мощнейшими челюстями и какими-то странными висюльками на темечке, огромные круглые глаза, зубы в виде пластин, широченные грудные плавники-крылья, хвост ниточкой, нетипичное для хрящевых отсутствие тел позвонков и присутствие жаберных крышек, загадочный глубоководный образ жизни – всё это делает химер одними из самых странных рыб.

Ещё одна раннекарбоновая химероподобная рыбина – *Belantsea montana* была почти полной копией современных рыб-клоунов *Brachionichthys hirsutus* и *Antennarius commerson*, ходящих по дну на толстых плавниках. Её родственница *Janassa* была почти неотличима от современного ската; судя по давящим зубам, она хрумкала каких-то брахиопод или моллюсков. *Squatina* тоже напоминал ската, только с огромной квадратной головой одного с туловищем размера, красивыми плавниками-крылышками и длинным тонким хвостом.

Как помесь химеры и рыбы-попугая выглядел *Polysentor gorbairdi*. Лилипутский по хрящевым меркам – 20 см – вытянутый угреподобный *Harpagofututor volsellorhinus* имел острую морду с загнутым «клювом», маленькие парные плавники, сегментированные с боковыми лучиками, как у рогозуба, спинную плавниковую складку, тянущуюся до конца плавно сужающегося хвоста, и совсем потерял анальный плавник. Самая странная черта этой рыбы – пара длинных раздвоенных зазубренных «рогов» у самцов, начинающихся перед глазами и закинутыми на спину. Нефункциональная форма «рогов» и их отсутствие у самок явно говорят о брачных демонстрациях и половом отборе. Карликовая химера-олень – это, согласитесь, не самое стандартное животное; впрочем, имя химеры тоже надо заслужить, вот они и старались.

Маленькая тонкость

Всё это изобилие известно большей частью по отдельным зубам, редко когда удаётся найти отпечаток всего тела хрящевых рыб, ведь хрящ очень быстро разрушается. Из-за этого родственные отношения карбоновых хрящевых рыб весьма спорны, а систематика запутана. Например, только упомянутые выше химероподобные рыбы, без акул, составляют целую плеяду отрядов – Symmoriida, Helodontiformes, Chondrenchelyiformes, Petalodontiformes, Squatinactiformes, Polysentoriformes, Chondrenchelyiformes и Chimaeriformes, а были и другие.

Отряд Iniopterygiformes включал тварей, на фоне которых даже химеры выглядят красавицами. *Sibyrynchus denisoni* имел абсолютно нетипичный для хрящевых рыб бульдожий

прикус, *Iniopteryx rushlauri* – квадратную голову в половину длины тела, двухчленные грудные плавники, растопыренные на горбатой спине подобно крыльям Ил-76, длинные острые придатки на брюшных плавниках, квадратный спинной плавник и веерообразную лопасть на кончике тонкого хвостика. Не исключено, что иниоптеригии могли выскакивать из воды, подобно современным летучим рыбам.

* * *

Карбоновые костные рыбы не так занимательны. Палеониски, хотя и многочисленны, но довольно однообразны. *Palaeobergia microlepis*, *Gyrolepidotus schmidti*, пара видов *Ganolepis*, многие виды *Elonichthys* и бесконечное число других имели совершенно сходный план строения, отличаясь лишь незначительными вариациями пропорций. Чуть оригинальнее *Chirodus* со своей высокой ромбовидной формой, несколько напоминающей современных аквариумных скалярий *Pterophyllum* или рыб-ласточек *Monodactylus*. Наверное, самым оригинальным палеониском был *Tarrasius problematicus* – угреподобный, с телом в форме пера, крошечными грудными, слившимися спинным, хвостовым и анальным плавниками и совсем без брюшных.

Лопастепёрые после девонского вымирания заметно подсократили своё разнообразие: из целакантов известна *Rhabdoderma*, из двоякодышащих *Uronemus*, *Ctenodus*, *Proceratodus* и несколько других подобных рыб.

Из рипидистий можно вспомнить очень крупных *Megalichthys* и *Strepsodus*, а также просто гигантских раннекарбоновых пресноводных представителей Rhizodontiformes – британский *Rhizodus hiberni* мог вырастать до 6–7 м, а австралийская *Barameda decipiens* – до 6,1 м. Это, без сомнения, были одни из крупнейших хищников палеозоя, возможно, уступавшие лишь некоторым акулам; кроме общих размеров, впечатляют и 25-сантиметровые клыки ризодуса, пара которых украшала его волевою нижней челюстью. Учитывая, что рипидистии были приспособлены к дыханию и передвижению на суше, они вполне могли выполнять экологическую роль крокодилов, способных выпрыгивать на берег за добычей. Благо на суше уже было чем поживиться.

* * *

Самое интересное, конечно, происходило именно на суше. **Там творилась истинная революция – глобальная смена флоры.** Бурнейшим образом эволюционировали сосудистые растения, в том числе голосеменные. Они основательно потеснили и большей частью извели доминировавшие до сих пор водорослевые маты.

Обилие палеоботанического материала позволяет наметить главные ботанические провинции карбона.

В тропических областях – Европе, Северной Америке, Китае и Индокитае – преобладали леса в стиле «по колено в воде» из плаунов лепидодендронов, хвощей каламитов и древовидных папоротников, увитых плаунами-лианами. Древовидные плауны и хвощи неспроста имели спороносные колоски лишь на верхушках. Эти огромные растения росли в болотах, которые регулярно очень сильно наполнялись водой, так что стволы оказывались залиты на приличную высоту. На этих растениях видны все характерные тропические черты: широкая густая сильнорассеченная листва, многолетние толстоствольные деревья со слабой древесиной и мощной корой, отсутствие сезонных колец прироста, поперечные диафрагмы в стволах, говорящие об очень быстром росте, воздухоносные полости для жизни в воде, наконец, само по себе видовое богатство.

Западная и восточная части экваториального пояса заметно отличались. Западная Евразийская область была более массивна, а потому аридизация и похолодание там сказывались

больше, отчего заболоченные леса были характерны скорее для первой половины карбона. Зато именно за это время в Донбассе, Руре, Сааре, Силезии и Пенсильвании скопились самые грандиозные залежи каменного угля. Восточная Катазиатская область узкой дугой островов охватывала море Палеотетис, а потому, во-первых, там было довольно много эндемиков, а во-вторых, влажный тёплый климат там держался дольше, так что углеобразование продолжалось даже в пермском периоде.

Совсем другой облик имели леса Ангарской области – территорий Приуралья, Казахстана, Монголии и холодной северной Сибири. Да уж, Сибирь уже тогда была северная, сухая и холодная, по крайней мере, по карбоновым меркам. Её просторы в первой половине карбона были покрыты странными лесами из неветвящихся плаунов томиодендронов – представьте лес из ровных двухметровых столбов без малейшей веточки. Чуть позже они поменялись на более адекватные леса из хвойных кордаитов, так называемую «кордаитовую тайгу». В древесине кордаитов уже чётко видны сезонные кольца – похолодание давало о себе знать.

Грустнее всего выглядела обширная Гондвана – на её просторах раскинулась бесконечная тундра, покрытая невысокими кустарниками.

Самые известные древовидные плауны карбона – *Lepidodendron*. Это были огромные деревья-столбы с дихотомически ветвящейся кроной наверху и такими же дихотомическими корнями в земле. Диаметр ствола мог достигать метра, а высота – до 30–35 м. У таких огромных растений и филлоиды были не маленькие – до метра длиной; впрочем, черешка у них по-прежнему не было, так что листьями их назвать нельзя. Известно много подобных растений, например, *Synchysidendron*, *Bothrodendron* и прочие.

Работа над ошибками

Периодически шахтёры откапывают в угольных штольнях огромные стволы древовидных плаунов, покрытые характерными ромбическими листовыми рубцами от филлоидов, чрезвычайно похожими на змеиную чешую. Впечатленные шахтёры потом ещё долго размахивают руками, рассказывая байки о том, что нашли окаменелую змею во-о-о-т такой толщины, во-о-о-т такой длинноты. Но нет, они нашли не змею, а плаун.

Палеоботаникам тоже нелегко, ведь растения редко сохраняются целиком. Стволы *Lepidophloios* и ветки *Halonina* оказались частями одного и того же растения; стволы *Lepidodendron*, спороносные шишки *Lepidostrobus*, споры *Zonotriletes* и *Lycospora* тоже, на самом деле, составляли когда-то единое целое. Спороносные шишки рода *Sigillaria* названы *Sigillariostrobus*, корни – *Stigmaria*, листья – *Sigillariophyllum*, поверхность стволов без коры – *Syringodendron*.

Ботаникам, как никому из биологов, приходится мыслить во многих измерениях – «тканевом» – про сосуды, ситовидные элементы и механическую ткань, «корневом» – про корни, «листовом» – про филлоиды, вайи и листья, «стробильном» – про спороносные колоски, шишки и цветы, «споровом» – про споры и пыльцу.

От стволов деревьев *Diaphorodendron* и *Paralycopodites* отходили горизонтальные ветви, которые со временем отпадали, а верхушка раздваивалась. Почти предельным вариантом выглядела *Sigillaria* – у неё ветвление было сведено к паре рогулек на верхушке, увенчанных большими шишками-стробилами. Но всех превзошли *Chaloneria*, *Lophiodendron* и особенно *Tomiodendron* – это были совершенно прямые столбы без всяких веток, причём, если у первых двух верхушка хотя бы была украшена венцом длинных тонких филлоидов, то у томиодендрона филлоиды были короткие, плотно прилегающие к стволу. Даже телеграфный столб живописнее томиодендрона!

Хвоцевидные тоже впечатляюще разрослись. Самые известные древовидные хвощи карбона – *Calamites*, разные подроды и виды которого выглядели существенно по-разному. Например, *Calamites (Eucalamites) multiramis* был весьма ветвист и имел пышную крону, а *Calamites (Stylocalamites) schultzi* выглядел как членистая палка с колоском на верхушке. От плаунов ископаемые стволы хвощей очевидно отличаются членистостью и отсутствием чешуевидных отпечатков филлоидов. У всех хвоцевидных было и есть длинное и толстое подземное корневище, так что целая роща хвощей запросто может быть одним растением.

Особая группа карбоновых хвоцевидных – клинолистниковые *Sphenophyllales*. Эти растения были покрыты крупными и весьма разнообразными листьями, что вовсе не свойственно современным хвощам. На протяжении карбона они превратились из травы в лианы, обвивающие столбы своих древовидных родственников. Отличными примерами могут служить вьющиеся *Sphenophyllum* и *Trizygia*.

Папоротники карбона известны по огромному числу спор, отпечатков листьев и стволов. Самыми эффектными были древовидные папоротники *Psaronius* (стволы которого известны как *Megaphyton*); похожими, но более скромных размеров – *Noeggerathia*.

В раннем карбоне доживали свой век последние протосеменные растения *Callixylon*, но время уже было за настоящими семенными.

Как вы там, потомки?

Современные семенные растения *Spermatophytina* в первом приближении делятся на голосеменных *Gymnospermae* и покрытосеменных *Angiospermae*. Объединяет их главным образом наличие семян, а отличает упаковка семязачатка. У голосеменных, как бы надёжно ни была спрятана мегаспора-семязачаток, к ней ведёт отверстие-пиля, или микропилярная трубка, через которую движется сперматозоид. Опыляются голосеменные ветром, так что вероятность успешного опыления – попадания пыльцевого зёрна именно на пилю, а не куда-нибудь мимо – не слишком велика. Этот недостаток компенсируется несколькими способами. Пыльца голосеменных обычно снабжена двумя воздушными пузырями, так что становится похожа на схематичный портрет Микки Мауса. У хвойных мужские маленькие красноватые шишечки – по-умному микростробилы с микроспорангиями – находятся на концах ветвей, пыльцы выделяется очень много и в один присест. Во время пыления хвойных весь лес покрывается туманом из пыльцы. Из-за этого же один вид хвойных обычно занимает сразу огромную площадь, по возможности не смешиваясь с другими.

У голосеменных семя никогда не бывает полностью окружённым тканями мамы, а развивается прямо на поверхности чешуи мегаспорофилла, что, собственно, и отражено в названии всей группы. Та самая микропилярная трубка сохраняется всегда, хотя глазом её и не увидеть. Поэтому у голосеменных есть семена, но нет плодов, а когда у гинкго, гнётума, эфедры, подокарпа, тиса, можжевельника или кедра мы наблюдаем «ягоды» или «орехи» – это не настоящие ягоды и орехи, а только подделка. Их «околоплодник» не замкнут целиком, а потому, со строгих позиций ботаники, не может считаться истинным околоплодником.

У голосеменных есть и другие примитивные черты: среди сосудов ксилемы у них нет настоящих трахей, а только трахеиды (впрочем, гнётовые таки обзавелись трахеями, причём независимо от цветковых), а среди ситовидных элементов флоэмы имеются только ситовидные клетки с ядром, но нет ситовидных трубок с ядрами; у саговников и гинкго сперматозоиды

со жгутиками. И уж подавно у голосеменных нет цветов, хотя гнётовые и попытались изобрести что-то подобное.

Голосеменные, если соотносить растения с животными, соответствуют рептилиям. Они первыми среди растений освоили жизнь и размножение вне воды, причём в тот же каменноугольный период, что и рептилии, хотя заметно раньше. Это дало голосеменным огромные преимущества – они в рекордные сроки захватили сушу, практически всю планету, но это же застопорило их развитие. Они идеально приспособились к своей среде обитания и могут миллионами лет не меняться, а вытеснить их из этой экологической ниши практически нереально. Неспроста до сих пор самые большие площади лесов – сибирская тайга – составлены именно хвойными, и неспроста они растут там, где другим растениям приходится очень плохо – на вечной мерзлоте, камнях, песке, в болотах. В.А. Обручев в своих геологических странствиях по Сибири нашёл лиственницу, росшую в вечно-темной глубине пещеры – как и чем она там жила, непонятно. В Северной Америке существуют даже секвойи-альбиносы, они относятся все к тому же виду *Sequoia sempervirens*, что и нормальные зелёные растения, но не имеют хлорофилла. Казалось бы, для растения альбинизм – верная смерть, но нет: альбиносы присасываются корнями к своим нормальным собратьям и живут за их счёт, а взамен активно забирают у кормильцев тяжёлые металлы – кадмий, медь и никель. В живучести голосеменных могут превзойти лишь более примитивные мхи и водоросли, но они оживают и размножаются только при обилии воды. С другой стороны, количество видов голосеменных весьма невелико: там, где видимо доминируют один-два вида хвойных, могут спокойно расти десятки видов покрытосеменных.

Для жизни вне воды, как и рептилии, голосеменные радикально снизили испарение. Из-за этого их листья часто превращаются в иголки или, если они листья, то очень жёсткие и совсем не сочные. Из-за этого обмен веществ голосеменных очень низкий, зато это позволяет легко переносить суровые условия, а следовательно, жить очень долго. Даже прорастание пыльцевого зёрна через пилу макроспоры занимает 15 месяцев, а образование семени – до 1,5–2 лет, что уж говорить о жизни в целом. Неспроста всю десятку растений-долгожителей планеты занимают сплошь хвойные – ель *Picea abies*, сосна остистая межгорная *Pinus longaeva*, фицройя *Fitzroya cupressoides*, секвойя *Sequoiadendron giganteum*, можжевельник западный *Juniperus occidentalis* и сосна остистая *Pinus aristata*. Сосны остистые межгорные в Калифорнии и Неваде могут жить больше 5000 лет, а ёлка Старый Тикко в Швеции клонировала сама себя на протяжении 9550 лет, то есть фактически с момента освобождения территории от ледника! Опять же, тут просто напрашивается аналогия с рептилиями, среди которых черепахи знамениты своим фантастическим долголетием, хотя до ёлок им, конечно, далеко.

Большинство голосеменных – вечнозелёные растения. Это даёт им заметное преимущество: когда после зимы или засухи другие растения ещё не отрастили себе листья, у ёлок заранее наготове много фотосинтезирующих поверхностей, а чтобы листья не отмёрзли, они превращены в тонкие иголки. Правда, как уже говорилось, это снижает обмен веществ, да к тому же в никогда не опадающих иглах накапливаются вредные вещества – выделительной системы-то нет. Впрочем, последняя проблема иногда

решается тем, что нижние ветки отваливаются, а листья-иглы растут только на молодых побегах; так получается характерная форма старой сосны с длинным голым стволом-колонной и компактной кроной в вышине.

Странное свойство голосеменных – они никогда не бывают травой и водными растениями, причём, видимо, вообще никогда – за сотни миллионов лет существования! – не бывали. Только кустарники и деревья. Максимально к состоянию травы приблизилась лишь эфедра, да вельвичию трудно отнести куда-либо – этот живой пенёк с двумя листьями вообще не вписывается в стандартные схемы жизненных форм растений.

Современные голосеменные делятся на четыре главные группы: саговниковые, или цикадовые *Cycadopsida*, гинкговые *Ginkgoopsida*, гнётовые *Gnetopsida* и хвойные *Pinopsida*. Ископаемых, в том числе карбоновых, голосеменных намного больше.

Саговники *Cycadopsida* внешне похожи на папоротники или пальмы, но в центре венца листьев у них красуется огромная мохнатая шишка или даже несколько шишек. Их примитивное свойство – многожгутиковые сперматозоиды.

Гинкговые *Ginkgoopsida* представлены одним современным видом *Ginkgo biloba*. У них тоже многожгутиковые сперматозоиды, но внешне молодое дерево похоже на растрёпанную берёзу; с возрастом же они превращаются в остроконечные почти ёлки. Только вот вместо иголок на ветках этих «ёлок» растут веерообразные, иногда раздвоенные листья. Впрочем, если присмотреться, то это фактически и есть раскатанные до состояния листа жёсткие иглы.

Гнётовые *Gnetopsida* сейчас представлены тремя вроде бы совершенно разными растениями: южноафриканская вельвичия *Welwitschia mirabilis* вообще не похожа ни на одно растение, а эфедра *Ephedra* подобна саксаулу с красными «ягодами-малинками», и лишь гнётум *Gnetum* выглядит как приличное дерево с гладкими миндалевидными листьями и красными «ягодами».

Хвойные *Pinopsida* – это всем известные сосны, ёлки, лиственницы, пихты и кедры, но также и некоторые растения с весьма крупными листьями, например *Agathis*, *Nageia* и *Podocarpus*.

Голосеменные стройными рядами начали захват планеты, что им, собственно, и удалось, учитывая, что и поныне они образуют самые огромные по площади леса.

Некоторые примитивные голосеменные ещё были внешне очень похожи на древовидные папоротники. Так, у *Adiantites*, *Rhodeopteridium* и многих других представителей класса «семенных папоротников» *Lyginopteridopsida* (они же *Lyginopteridophyta*, *Pteridospermae*, или *Pteridospermophyta*) ветки-листья так и называются вайями, а у их самых продвинутых представителей *Glossopteridales* – *Glossopteris* и *Gangamopteris* – были уже нормальные листья с черешком. Глоссоптериевые кустарники и невысокие деревья распространились с середины карбона, после усиления засушливости и уменьшения разнообразия плаунов и хвощей.

Самые типичные и распространённые голосеменные карбона – примитивные хвойные *Pinopsida* – *Cordaitopsida* (или *Cordaitales*), предки современных ёлок. Среди них особенно знаменит *Cordaites*, леса из которого шумели буквально по всей планете. Эти высокие стройные деревья были украшены длинными пальцевидными листьями, расходящимися от концов молодых веток характерными веерами. Показательно, что у суровых якутских кордаитов листочки не превышали 3–4 см, тогда как у расслабленных тропических еврамерийских могли вырастать до метра. Пыльцевые зёрна – микроспоры – имели один воздушный мешок. Шишек у кор-

даитов ещё не было, пыльца и семена образовывались в характерных чешуйчатых «почках», собранных в «серёжки».

Более продвинутые и совсем настоящие хвойные – *Walchia* (они же *Lebachia*) – кустарники и невысокие деревья Северного полушария. Их узкие вытянутые шишки ещё очень напоминали кордаитовые «серёжки», в которых отдельные «почки» были прикрыты плотно прижатыми чешуями. Листья лебахий и вальший уже превратились в знакомые нам по ёлкам и араукариям кожистые иголки. Эти растения иногда включаются в группу *Voltziales*, чьё торжество было ещё впереди.

С середины карбона стали набирать обороты саговниковые, или цикадовые *Sycadopsida*, например *Spermatopteris*; впрочем, время их триумфа тоже ещё не настало.

В конце карбона появился *Dichophyllum*, в длинных узких глубоко рассечённых листьях которого только ботаник может углядеть характерные черты знаменитого потомка – гинкго.

Бурный рост крупных наземных растений, как обычно, привёл к экологическому кризису. Корни у многих тогдашних растений были ещё слабые, эта недоделка привела к сумасшедшему лесоповалу. А меж тем сосудистые растения наловчились производить лигнин – набор полимеров, цементирующий сосуды и укрепляющий крупные стебли. Только вот бактерии и грибы ещё не очень научились разлагать этот лигнин обратно. Из-за этого падающие ветки и стволы не успевали сгнивать, огромное количество древесины просто тупо накапливалось, наслаивалось само на себя, образуя невероятные толщи угля – до четверти всего угля на планете! Собственно, совсем неспроста период получил своё название – карбон, каменноугольный. Накопилось столько угля, что вот уж столетия, как люди жгут и жгут его в промышленных масштабах, а он всё не кончается. Понятно, что такой мощный вынос углерода из атмосферы не мог не сказаться на её составе: меньше углерода – больше кислорода.

Как вы там, потомки?

Разлагающийся лигнин очень характерно пахнет – это тот самый всем знакомый запах старых книг, которого так не хватает современным пользователям электроники.

А где больше кислорода, там и дышится легче, там даже на примитивном трахейном дыхании, основанном на простой диффузии, безо всяких насосов, можно надыхаться до вполне приличных размеров. Не странно поэтому, что визитная карточка карбона – гигантские членистоногие.

* * *

Сухопутные лёгочные скорпионы практически не поменялись. Огромными размерами – до 70 см – отличался шотландский поздневизейский *Pulmonoscorpium kirktonensis*.

Позднекарбоновые пауки *Idmonarachne brasieri* и *Aphantomartus* из Франции ещё не были ядовитыми и не умели плести паутину, так как не имели прядильного аппарата. Впрочем, какую-то паутину они, вероятно, таки выделяли, просто использовали её для затыкания нор и укутывания яиц. Панцирные пауки *Trigonotarbidia*, например, *Eophrynus prestvici*, в карбоне вымерли, зато возникли близкие к ним ризинулеи *Ricinulei*, например *Polyochera* и *Curculioides*, потомки которых живут в Африке и Южной Америке в наши дни. Также в карбоне появились более-менее родственные пауки-сенокосцы *Opiliones* – *Nemastomoides* и *Eotrogulus*, внешне неотличимые от современных косиножек.

Как вы там, потомки?

Современные сенокосцы – кругленькие создания с очень тонкими и длинными ногами. Их брюшко заметно членистое и не отделено от головогруди стебельком, а часто брюшко и головогрудь вообще сливаются и прикрыты

единым панцирем, что явно примитивно. Зато у сенокосцев трахейная система – одна из самых продвинутых среди паукообразных. Хелицеры сенокосцев оканчиваются клешнями, почти как у раков; многие сенокосцы такими клешнями выковыривают моллюсков из их раковин или даже вскрывают раковины, как консервы. Длинные тонкие ноги сенокосцев оканчиваются лапками, в которых может быть больше ста члеников. Сгибается такая нога одной мышцей с длинным сухожилием, тянущимся по всей длине до кончика лапки, а распрямляется гидравлически – под давлением гемолимфы. Поэтому мёртвый паучок всегда скукожен. Ноги держатся на честном слове, так что, если попытаться схватить сенокосца, он легко расстаеться с конечностями и убегает на оставшихся. В отличие от большинства других паукообразных, сенокосцы умеют жевать – специальными отростками на педипальпах и передних ногах. Также необычно отличие маленьких детишек сенокосцев от взрослых, развитие идёт с невыраженным, но всё же метаморфозом. Сенокосцы не ядовиты, зато имеют пахучие железы, выделяющие вонючую жидкость, которая к тому же имеет бактерицидные свойства.

Самая классная особенность сенокосцев – свойство собираться в большие тусовки, иногда из сотен особей. Когда кто-нибудь находит такой мохнатый шар из ножек в траве или углу сарая, то конечно же начинает тыкать туда палкой, отчего сенокосцы пушистой лавой, спотыкаясь и путаясь в ногах, но резво разбегаются во все стороны, а слабонервные очевидцы (вернее – очевидицы) пронзительно визжат. В общем, радость гарантирована.

Из прочей наземной мелочи продолжали копошиться многоножки, например, *Euphoberia tracta*. Впрочем, некоторая такая мелочь переставала быть просто козявочками: многоножка *Arthropleura armata* достигала длины 1,5–2,3 м, причём она была ещё и очень широкой. Трудно сказать – было ли это защитным ответом на появление хищников-амфибий или же, напротив, артроплеуры сами отъедались на амфибиях до своих титанических масштабов; впрочем, чаще они реконструируются как растительноядные существа. В любом случае это были самые крупные наземные членистоногие всех времён.

Великое событие карбона – бурная эволюция насекомых Insecta. Первичнобескрылые французские *Dasyleptus lucasi* раньше даже выделялись в свой отряд Monura, но в наибольшей степени похожи на щетинохвосток *Archaeognatha*, а *Carbotriplura kukalovae* из Чехии – на чешуйниц *Zygentoma*. Показательно, что и щетинохвостки, и чешуйницы живут и размножаются только во влажных местах – они до сих пор не окончательно покинули воду. Современные первичнобескрылые насекомые – мелкие создания, а карбоновые могли достигать внушительных размеров: карботриплура вырастала до 10 см, гигантским был и *Ramsdelepidion shusteri* из Иллинойса.

Такие примитивные существа очень быстро обрели крылья и стали крылатыми насекомыми Pterygota. Крылья, судя по всему, возникли лишь один раз, хотя в последующем развивались массой разных путей.

Маленькая тонкость

Пути и причины возникновения крыльев насекомых – предмет длинной и бурной дискуссии. Согласно самому ходовому предположению, крылья образовались из исходно неподвижных параноталий – плоскостей, растопыренных по бокам грудных сегментов. Такие плоскости могли использоваться как планер при прыжках с ветки на ветку. Когда крылышки подросли, насекомые научились складывать их за спиной, чтобы не слишком мешали, а отсюда уже возникла и способность активно махать при полёте.

Показательно, что у многих примитивных карбоновых крылатых насекомых, кроме обычных двух пар крыльев на средне- и заднегруди, есть неподвижные крылоподобные выросты на переднегруди. Показательно, что у бескрылых чешуйниц такие же выросты используются именно для стабилизации при падениях.

По другой версии, зачатками крыльев были жаброподобные выросты на основаниях ножек. В пользу этой версии говорит строение самих крыльев – в них заходят трахеи, а также работа похожих генов на основаниях ножек ракообразных и крыльев насекомых.

Ещё одна гипотеза – крылья возникли как результат полового отбора. Возможно, самцы бескрылых насекомых трясли перед самками всякими чешуйками, половой отбор, как он это обычно делает, увеличивал эти эффектные украшалки до безумных размеров. С некоторого момента чешуйки стали знатно парусить – тут уж до крыльев было совсем недалеко. Минус этой версии в том, что крылья есть и у самок.

С появлением крыльев мир преобразился. Теперь не надо было часами забираться на высоченные деревья, можно было непринуждённо вспорхнуть на них. **Расселение на огромные расстояния превратилось из подвига в банальность. Охота и спасение от хищников вышли на совершенно новый уровень.**

Свежевозникшая группа древнекрылых Palaeoptera (или Odonatoptera) расцвела огромным количеством новых отрядов. Над болотами запорхали подёнки Ephemeroptera (или Ephemera), например *Triplosoba pulchella*, настолько, впрочем, примитивная, что иногда выделяется в свой отряд Syntonopterida. Пыльцой кордаитов лакомились Palaeodictyoptera (или Dictyonurida). В эту группу входит древнейшее крылатое насекомое *Delitzschala bitterfeldensis* с границы нижнего и среднего карбона Германии; на отпечатках его крыльев сохранились следы пёстрой окраски. Типичная палеодиктиоптера *Stenodictya lobata* похожа на толстую стрекозу с широкими крыльями, крылоподобными овальными выростами на переднегруди и двумя длинными «хвостиками»-церками сзади. Вслед за растительноядными палеодиктиоптерами понеслись стрекозоподобные Geroptera – *Eugeropteron lunatum* и *Geropteron arcuatum*, а также гигантские хищные протострекозы Protodonata (или Meganisoptera, они же Meganeuromorpha), например, древнейший чешский *Erasipteron larischi* и его потомки – *Erasipteroides valentini* и *Namurotypus sippeli*. Среди протострекоз особенно знаменита и замечательна позднекарбоновая *Meganeura monyi* – одно из крупнейших насекомых всех времён, с размахом крыльев до 65–70 см. А ведь были и многие другие – Megasecoptera (например *Mischoptera nigra*), Сохорплектоптера (*Mickoleitia longimanus*) и прочие, и прочие.

Как вы там, потомки?

Современные подёнки – удивительные насекомые, почти всю жизнь проводящие в виде яйца и личинки. Личинки живут в воде, иногда по 2–3 года. Взрослые подёнки совсем не могут питаться, даже их кишечник превратился в воздушный пузырь для облегчения парения. Понятно, что сил в таком немощном существе совсем мало, а потому взрослые подёнки живут сов-сём недолго, некоторые – один день, а некоторые так и вовсе – лишь несколько часов. Понятно, что при таком раскладе подёнки просто вынуждены вылупляться синхронно: вылет этих насекомых летним дождливым вечером над рекой представляет феерическое зрелище.

Стрекозы тоже имеют водных личинок, знаменитых своими челюстями. Нижняя губа личинки стрекозы образует так называемую маску – здоровенную выдвигающуюся членистую шкворню, которой злобная тварь может убить

даже маленькую рыбку. Стрекозы – отличный пример неравномерности эволюции. С одной стороны, их крылья технически устроены крайне примитивно, неспроста их выделяют в группу древнекрылых. С другой стороны, система управления этими крыльями совершеннее, чем у большинства или даже всех других насекомых.

Тут надо сделать маленькое отступление. Например, если разрушить грибовидные тела – особые структуры мозга – саранчи, она будет без конца летать, не в силах остановиться. Это значит, что грибовидные тела тормозят импульсы полёта, возникающие в более примитивных центрах мозга. Система логична: когда враг пытается схватить саранчу, невыгодно начинать думать, что пора бы полететь. Лучше снять запрет, а сигнал всегда наготове, так реакция становится намного быстрее. Потому так трудно поймать кузнечика. Если разрушить грибовидные тела сверчка, он будет без конца чирикать, не в силах остановиться, ведь его сверчание – это начало и конец открывания крыльев для полёта, только никогда не завершаемого; крылышки трутся о ножки, вот и получается «чирик-чирик». Если разрушить грибовидные тела жука-усача, он будет бесконечно двигаться вперёд и щёлкать челюстями, не в силах остановиться. Значит, грибовидные тела тормозят движения ног и жвал.

А вот если разрушить грибовидные тела стрекозы, она замирает на месте. Это значит, что они выполняют роль именно волевого, принимающего решения центра. Стрекоза именно хочет летать, придумывает, как ей это сделать, делает это творчески. Потому-то она идеально охотится на мух и комаров, у которых идеальная механика крыльев со стабилизаторами-жужжальцами, но хуже управление на нервном уровне.

Развитие мозга стрекоз сказывается не только на полёте. У них идеальное зрение, что очевидно, если посмотреть в их невероятные глаза-шары. У них бывает довольно хитрое территориальное поведение. Понаблюдайте летом за стрекозками на пруду или ручье: каждая взлетает со своего места и возвращается строго на свой личный листочек, а не куда попало.

В рекордные сроки возникли и новокрылые насекомые Neoptera. В числе самых древних и примитивных были Paoliida, например, среднекарбоновые *Kemperala hagenensis* и *Holascia rasnitsyni*.

Наконец, карбон осчастливил нас столь всеми любимыми тараканами Blattodea, равно как несколькими очень близкими к ним группами. Очень примитивна *Manoblatta bertrandi* из среднего карбона Франции, а наиболее знаменита и богата видами *Phyloblatta*; вообще же, известны десятки родов. Тараканы и их родственники крайне мало поменялись с карбоновых времён, ведь образ жизни в лесной подстилке с тех пор не изменился. Например, позднекарбоновый таракан *Dictyomylacris insignis* выглядит точь-в-точь как нынешние южноамериканские мраморные тараканы *Archimandrita tessellata*. Некоторые тараканоподобные насекомые, например *Adeloblatta*, возможно, уже относились к тараканосверчкам Grylloblattodea (или Notoptera).

Работа над ошибками

Многие глубоко убеждены, что тараканы – невероятно живучие существа, едва ли не единственные, кто способен выжить после ядерной войны. Однако в реальности в большинстве своём тараканы – довольно привередливые создания. Даже пресловутые рыжие пруссаки *Blattella germanica* – вроде бы такие вездесущие и неистребимые, на самом деле довольно хрупкие и чуткие. Просто их требования к жизни идеально

совпадают с нашими, вот им и нравится жить в человеческих жилищах. А в террариуме держать их сложнее, чем многих тропических тараканов. За стеклом пруссаку уже и температура не та, и влажность не ся, он чахнет и гибнет в тоске по щели за кухонным косяком.

Предпрямокрылые Protorthoptera (например, *Sthenaropoda fisheri*) – с виду что-то среднее между тараканом и кузнечиком – в позднем карбоне доэволюционировали до прямокрылых Orthoptera, первыми представителями которых стали *Oedischia*.

Наконец, в конце карбона появляются насекомые с полным превращением – отряд Palaeomanteida (или Miomoptera) – германская *Archaeioptera carbonaria*. Внешне эти великие предки, как несложно догадаться, выглядели очень блекло, без наворотов: четыре самых банальных крылышка, незамысловатое тельце, грызущие челюсти, простенькие тоненькие усики. Яйца они откладывали в ткани растений, личинки развивались в шишках голосеменных, а взрослые питались пылью тех же деревьев.

Из Мазон Крик в Иллинойсе с древностью 308 млн л. н. происходят отпечатки вроде бы самого древнего известного жука – *Adiphlebia lacoana*. Впрочем, некоторые исследователи считают его слишком особенным и, хотя признают, что он относится к насекомым с полным превращением, но исключают из жуков.

С этого момента планета была обречена на захват насекомыми.

Маленькая тонкость

Современные насекомые иногда упрощённо делятся на две большие группы: насекомых с неполным превращением Hemimetabola и насекомых с полным превращением Holometabola. Необходимо отметить, что в большинстве современных систематик такое деление не принимается, так как группа с неполным превращением явно сборная. Однако в первом приближении такая схема удобна, отчего и принимается, например, в школьном курсе зоологии.

У насекомых с неполным превращением личинка (по-умному – нимфа) много раз линяет, с каждой линькой чуток подрастая, наращивая крылья и потихоньку превращаясь во взрослую форму (по-учёному – имаго). У насекомых с полным превращением личинка очень сильно отличается от взрослой формы, причём не только внешне, но и образом жизни, в том числе типом питания. Это позволяет избежать конкуренции нимф и имаго и на одной территории существовать вдвое большему числу особей. В некоторый момент личинка окукливается, внутри куколки все её ткани фактически растворяются, а потом заново пересобираются в совершенно новый организм взрослого насекомого.

Насколько это известно, настоящее полное превращение возникло единожды, хотя попыток было много, можно вспомнить хотя бы подёнок, стрекоз или белокрылок, у которых, впрочем, нет куколки.

* * *

Если есть столько членистоногой еды, то неизбежно появятся её потребители. Стрекозоподобные твари не справлялись, им на помощь устремились амфибии. Как и насекомые, амфибии в рекордные сроки дали великое разнообразие. Разобраться в нём нелегко. Раньше всё было просто – всех каменноугольных амфибий скопом называли «стегоцефалами», теперь же выделяется около десятка линий, крайне туманно связанных между собой. Есть даже мысли, что разные амфибии независимо возникли из разных рипидистий или двоякодышащих, хотя

и для этой точки зрения чётких доказательств нет. **Важнейший для систематики амфибий признак – строение позвонков.** У многих примитивных амфибий эмаль зубов была изборождена очень сложными бороздками, как у рипидистий, отчего в упрощённом варианте классификации их объединяют в одну группу *Labyrinthodontia*.

Маленькая тонкость

Строение позвонков амфибий – одна из самых значимых для классификации особенностей. Известна куча вариантов.

Рахитомный тип – самый примитивный, доставшийся ещё от рипидистий: тело позвонка образовано передне-нижним непарным серповидным гипоцентром под хордой и задним парным плевроцентром сверху и по бокам от хорды; невральные дуги самостоятельны.

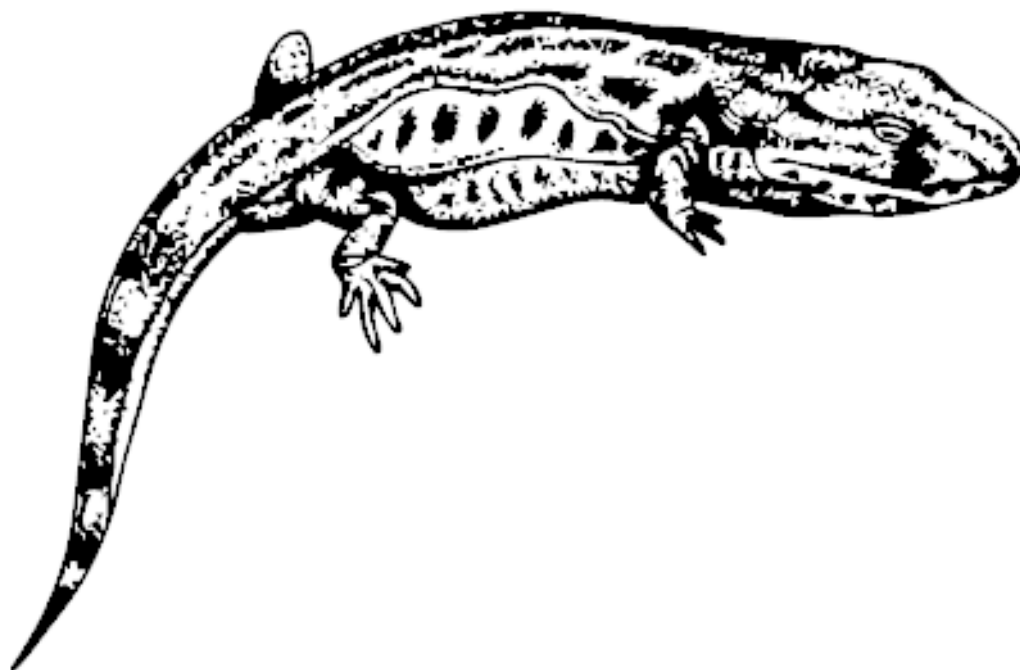
Стереоспондильный тип: тело образовано дисковидным гипоцентром, плевроцентры исчезают; невральные дуги соединены с телом швами.

Эмболомерный тип: тело состоит из двух дисков, один – из гипоцентра, другой – из плевроцентров; невральная дуга вклинивается между ними.

Гастроцентральный (или плевроцентральный) тип: плевроцентральный диск увеличен, а гипоцентральный уменьшается до серповидного интерцентра внизу, без связи с невральной дугой.

Апсидоспондильный (или нотоцентральный) тип: тело позвонка сформировано разросшимся основанием невральной дуги, а плевроцентров и гипоцентра вообще нет.

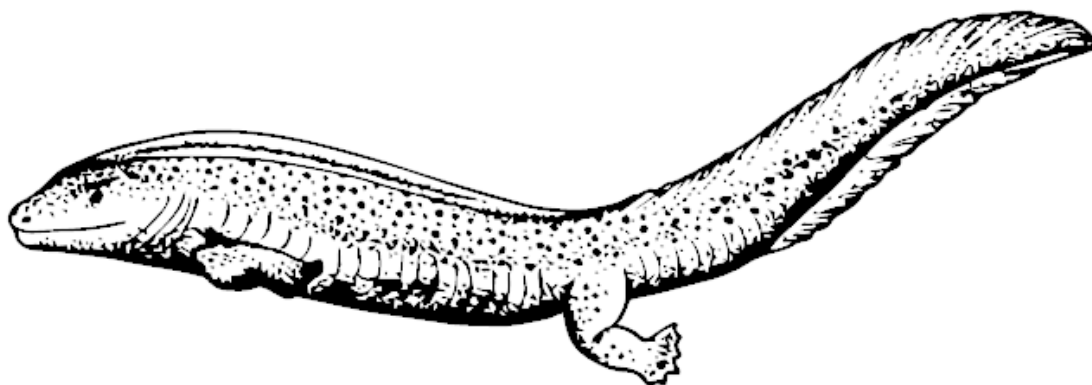
Лепоспондильный тип: тело развивается в виде кольца поверх хряща вокруг хорды.



Caerorhachis bairdi

Temnospondyli – одна из самых богатых групп лабиринтодонтов. Продвинутой чертой темноспондиллов было развитие двух шейных позвонков (у современных амфибий он один). К темноспондилам, в частности, близки *Colosteus*: у этих примитивных амфибий череп был похож на ихтиостежий, тело удлинено, лапки уменьшены, а на брюхе сохранялась чешуя; сходно выглядели *Ossinodus pueri* и *Greererpeton buckemorani*. *Dendrerpeton* и *Caerorhachis bairdi* были подобны тритонам, *Loxomma* имела широкое рыло и огромные глаза. В середине карбона появился «лягушкозавр» *Stegops* – первый представитель Euryoidea (или Euryosoidea), группы, столь значимой в пермском периоде. Какие-то темноспондиллы, вероятно, стали предками современных бесхвостых амфибий. Несколько особняком стоят лабиринтодонты Varhetidae, например *Megalocephalus*, предполагавшиеся в качестве предков рептилий, хотя против этого есть свои соображения.

Anthracosauria – другая важнейшая группа лабиринтодонтов, она включает в себя Embolomeri. Образцовый пример – *Proterogyrinus* – толстое существо с вытянутым приплюснутым черепом и довольно крупными лапами. Некоторые эмболомеры повторили судьбу темноспондиллов: у *Pholidogaster pisciformis* и *Eogyrinus attheyi* тело вытянулось, лапки укоротились, а живот был покрыт костной чешуей. Среднекарбонный шотландский *Pteroplax cornuta* имел голову длиной 40 см, а сам вырастал до 4–5 м – одно из самых больших животных палеозоя. Скорее всего, именно какие-то антракозавры стали предками рептилий, по крайней мере, лучших кандидатов нет.

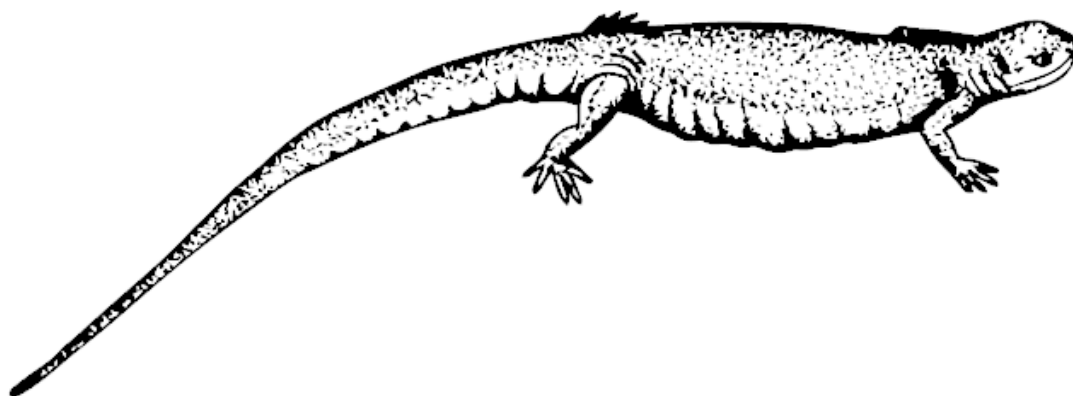


Eogyrinus attheyi

Lepospondyli, наверное, самые странные стегоцефалы. Их позвонки формировались в виде костного кольца вокруг хорды, а зубы потеряли складчатость. Если в группе Nectridea примитивные *Scincosaurus* и *Ptyonius* мало отличаются от тритонов, то особо зубастый *Urocordylus* имел выступы на задних углах черепа, а продвинутые треугольноголовые *Batrachiderpeton* отрастили из таких выступов шипы-рога, несколько расходящиеся в стороны, тогда как у трапещеголовых *Diceratosaurus* подобные рога торчали строго назад. Рога совершенно недвусмысленно указывают на появление хищников. Потомки нектридей в перми довели рогатую идею до крайности.

Другая группа лепоспондил – Aistopoda: *Dolichosoma* и *Lethiscus stocki* были червеподобными крайне тонкими животными со 100–250 позвонками и совсем без ножек, покрытыми сверху и снизу чешуйным панцирем. Такими же длинными и безногими (плечевой пояс при этом сохранялся) и с мелкими костными чешуйками на животе были *Adelospondyli* – *Palaeomolgophis scoticus* и *Adelospondylus watsoni*. Близкие к ним *Lysorophia*, например, *Lysorophus*, *Cocytinus* и *Brachydictes*, всю жизнь сохраняли окостеневшие жаберные

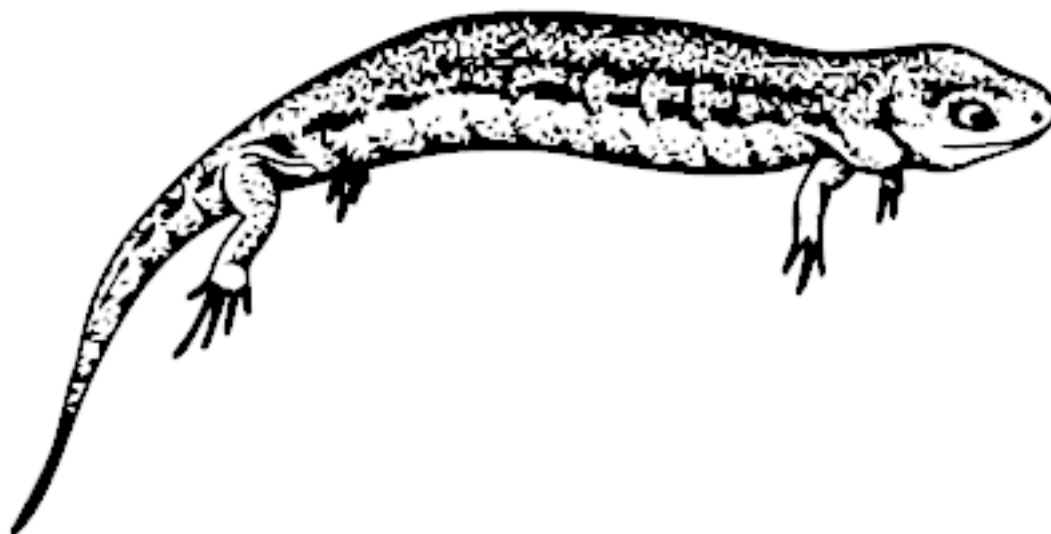
дуги. Все эти вытянутые создания копошились в придонном иле и процеживали воду между своими мельчайшими зубками.



Scincosaurus

Ещё одна группа – Microsauria; их череп и зубы похожи на таковые у лепоспондилов, но позвонки устроены несколько иначе, а тело покрыто чешуйным панцирем. Большинство микрозавров стали неотеническими формами, всю жизнь дышавшими наружными жабрами, подобно современному аксолотлю. Отличные примеры – *Microbrachis*, *Tuditanus*, *Hyloplesion* и *Adelogyrinus simorhynchus*.

Некоторые карбоновые амфибии вообще не родственны никому. И виной этой неопределённости не всегда недостаток данных. Например, визейский *Crassigyrinus scoticus* – короткоголовый пучеглазый полутораметровый стегоцефал с крошечными лапками – известен по более-менее полному скелету, но всё равно никто не знает, к кому его отнести. По некоторым признакам крассигиринус оказывается едва ли не примитивнее вентастеги, акантостеги и ихтиостеги, так что его иногда выделяют в особый отряд Palaeostegalia.



Hyloplesion

Ещё более загадочен *Hesperoherpeton garnettense* из Канзаса, иногда выделяемый в собственный отряд Plesiorpoda. Несмотря на позднекарбоновый возраст, он имел череп из двух

блоков с суставом, хорду, заходящую в череп, и боковую линию в каналах черепа – всё как у рипидистий. Вероятно, у него ещё не было среднего уха, зато имелся рудимент жаберной крышки и внутренних жабр. Передняя лапа крайне специфична: запястье состояло из одного ряда костей, каждый из четырёх пальцев нёс всего по две фаланги. На концах длинных костей передней лапы имелись характерные для рипидистий выросты, так что рука гесперогерпетона оказывается примитивнее, чем у ихтиостеги!

Как вы там, потомки?

Современные амфибии, или земноводные Amphibia делятся на три отряда: хвостатые Caudata (или Urodela; тритоны и саламандры), безногие Gymnophiona (или Apoda; червяги), а также бесхвостые Anura (или Salientia; лягушки, жабы и квакши; вместе с более примитивными вымершими группами они составляют Salientia).

Все особенности амфибий связаны так или иначе с передвижением и дыханием. Большинство современных амфибий, кроме червяг, полностью утратили чешую, ведь при несовершенстве почти гладких лёгких хорошо бы дышать кожей. Фишка амфибий – избытие многоклеточных кожных желёз, в том числе ядовитых; особенно знамениты на этом поприще южноамериканские древесные квакши-листолазы *Phylllobates*.

Оттого что хоаны у амфибий расположены спереди и твёрдого вторичного нёба нет, глазницы снизу открываются прямо в ротоглоточную полость, так что лягушки используют глаза для глотания.

Из-за сочетания лёгочного и кожного дыхания кровеносная система амфибий, как ни странно, деградировала. У рыб венозная кровь идёт из сердца в жабры, насыщается кислородом, становится артериальной и напрямую следует в мозг. У амфибий же кровь из сердца идёт в лёгкие, а потом опять в сердце, так как мощности сердца не хватает, чтобы одним толчком гнать кровь до лёгких и сразу из них дальше по всему организму. В итоге артериальная кровь в сердце смешивается с венозной, которая попадает ровно туда же, только через другое предсердие. Казалось бы, надо просто разделить два круга кровообращения, как это и сделано у птиц и млекопитающих, но тут-то и мешается кожное дыхание, ведь кожа тоже насыщает кровь кислородом, но включена в большой круг кровообращения. Поэтому у амфибий кровь в желудочке оказывается смешанной, и мозги получают не самую артериальную кровь, то есть система устроена хуже, чем у рыб! Но в карбоне на суше всё равно не было никого круче амфибий, так что – «и так сойдёт!» Вот когда появились рептилии, у которых возникла хотя бы неполная перегородка желудочка (на самом деле, у амфибии карликового сирена *Siren intermedia* она тоже возникла, но, очевидно, намного позже), то амфибии оказались в явном проигрыше и катастрофически сократились в числе и разнообразии. Но пока – в карбоне – всё было отлично.

Как уже говорилось, в серпуховском веке случилось мощное вымирание, основательно прошедшее и по амфибиям. Но свята экологическая ниша пуста не бывает – на место исчезнувших стегоцефалов устремились потомки выживших, закалённые в холоде ледникового периода первые рептилии – провозвестники нового миропорядка.

А где же люди? Первые рептилии

Уже с начала карбона разные амфибии начали пытаться превратиться в рептилий. Огромные леса заполнили огромные пространства, там бегали мириады вкусных тараканов, всё это очень хотелось съесть, но была большая проблема: весь организм амфибий, а особенно икра

и личинки-головастики, был зависим от воды. Растения и насекомые намного раньше решили подобные проблемы и подготовили среду для окончательного выхода четвероногих на сушу. Наставало время рептилий.

Проблемы с сохнувшей икрой были решены развитием и совершенствованием зародышевых оболочек, окруживших уже не икру, а яйцо.

Хорион – самая наружная оболочка, стала затвердевать и превратилась в скорлупу, известковую или кожистую. Это, очевидно, механическая защита.

Маленькая тонкость

Скорлупа только кажется такой уж непроницаемой. На самом деле она пронизана множеством маленьких пор. На этом основан способ сохранения прохладной воды в пустыне: берётся страусиное яйцо, содержимое, понятно, съедается, а в скорлупу через дырочку заливается вода. Скорлупа через микропоры помаленьку пропускает отдельные «самые горячие» молекулы, которые испаряются с поверхности, унося энергию, а вода внутри остаётся прохладной.

Амнион – тонкая плёночка под скорлупой, как раз почти водонепроницаемая, служит для защиты от высыхания. Амнион окружает амниотическую полость, заполненную амниотической жидкостью, то есть получается свой маленький личный аквариум, в котором плавает довольный зародыш. Разница лягушки и ящерицы не в том, что у первой есть стадия головастика с жабрами, а у второй – нет. Разница сугубо в сроках и последовательности событий. У лягушки сначала из икринки вылупляется головастик с жабрами, одним предсердием и боковой линией, без ног и скелета – фактически круглоротая рыба, а потом происходит метаморфоз и все переделывается на взрослый лад. У ящерицы же (да и у нас тоже) сначала эмбрион проходит метаморфоз – исчезают зачаточные жабры и боковая линия, появляются второе предсердие, скелет и ручки-ножки, а потом уже готовый детёныш вылупляется из яйца. У лягушки головастик плавает в водоёме, и у нас тоже, только у нас этот водоём ограничен амнионом.

Существа, имеющие амнион – амниоты, это рептилии, птицы и млекопитающие; в противоположность им, рыбы и амфибии – анамнии. В этом смысле лягушка ближе к акуле и карасю, чем к ящерице и человеку.

Аллантоис служит главным образом для дыхания зародыша, но на ранних стадиях развития важен и как запасующий воду пузырь. Более того, он способен втягивать воду из окружающей среды, так что у некоторых ящериц и черепах с момента откладки яйца до вылупления детёныша количество воды в яйце увеличивается вдвое.

Как вы там, потомки?

Некоторые современные безлёгочные саламандры семейства *Plethodontidae*, например, родов *Desmognathus*, *Plethodon*, *Hemidactylum* и *Batrachoseps*, демонстрируют, как могли возникнуть яйца: они откладывают крупные икринки прямо на землю во влажных местах и обвивают их своим телом. Вылупившиеся личинки, хотя и дышат жабрами, не живут в воде, а ползают по мокрым кочкам и быстро проходят метаморфоз.

Антильская листовая лягушка *Eleutherodactylus martinicensis* пошла в некотором отношении дальше. Она откладывает икринки-яйца, заключённые в общую оболочку, в пазухи листьев. Всё развитие детёныша происходит внутри икринки без метаморфоза, у личинки нет наружных жабр, а дыхание происходит через капилляры укороченного и расширенного хвоста, прилегающего к оболочке икринки.

Даже у некоторых костистых рыб возникает подобие яиц: африканские *Nothobranchius* и *Aphyosemion* откладывают икру в сравнительно

сухих местах, а некоторые даже в дуплах деревьев, причём без высыхания икра в принципе не развивается. Оболочка-хорион у таких икринок утолщена и не позволяет сохнуть, так что стала аналогом амниона.

Кроме оболочек, яйцо усовершенствовалось увеличением количества желтка, ведь зародыш должен развиваться внутри скорлупы до вполне приличного состояния, да к тому же не особенно стучаться об эту скорлупу, так что желток выполняет не только питательную, но и амортизационную роль.

Благодаря всем этим наворотам четвероногие перестали зависеть в своём размножении от воды.

Маленькая тонкость

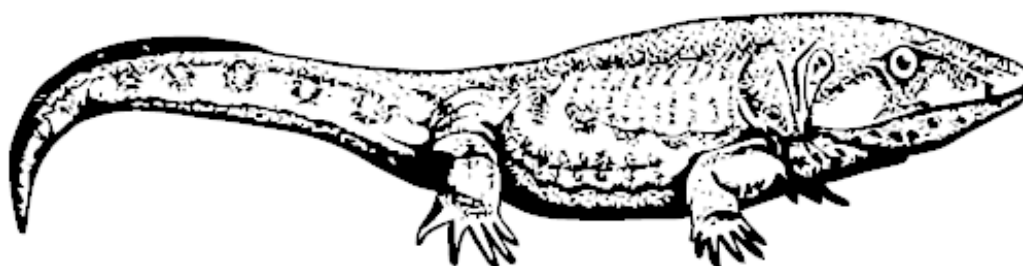
Как обычно, у всего есть и обратная сторона. Безопасность размножения рептилий сделала ненужной заботу о потомстве. У рыб и амфибий её, конечно, обычно тоже нет, но всё же примеров достаточно. А у рептилий с заботливостью всё совсем плохо: у большинства видов яйца даже не закапываются в землю, а просто откладываются куда попало на землю или листья – «и так сойдёт». Минимальную ответственность изображают лишь крокодилы, питоны и королевские кобры. У крокодилов это выражается в том, что крокодилица закапывает яйца в кучу песка и листьев (в книгах это называется гнездом, но в реальности всё выглядит не так красиво), ложится сверху и лежит (в книгах сказано, что она охраняет кладку, но в действительности понятно, что просто дураков лезть под злобную зубастую тварь нет, хотя мангусты умудряются воровать яйца даже при таком раскладе). В книгах обычно ещё пишут, что мамы тонко регулируют температуру в гнезде, но стоит посмотреть на оригинал: крокодилица иногда лениво дрыгает то одной лапкой, то другой, отгребая порцию грязи. Когда крокодилички вылупляются и самовыкапываются, мамочка крайне аккуратно берёт их в рот и выпускает в воду. С этого момента её родительский долг полностью исчерпан; если на следующий день крокодилица случайно встретит детёныша, то без затей сожрёт его – отбор, однако.

Питоники обвиваются вокруг кладки и даже, будучи холоднокровными, но мускулистыми, могут нагревать яйца на 2–4 °С. Королевские кобры *Ophiophagus hannah* тоже охраняют гнездо – кучу листьев, но заключается охрана просто в присутствии ядовитой гадины около яиц.

Чтобы не зависеть от воды и во взрослом состоянии, кожа рептилий стала сухой, без желёз, ороговевшей в виде рептильной чешуи, которая совсем не то же самое, что чешуя рыбы. Кожное дыхание свелось к минимуму, зато воздух в лёгкие стал не закачиваться движениями дна ротовой полости, а всасываться расширением грудной клетки. Жизнь на суше поменяла всю форму тела: голова уменьшилась и сузилась (площадь ротового дна уже не важна, а укусы узкими высокими челюстями получается сильнее), шея и, соответственно, трахея с пищеводом удлинились, туловище укоротилось, позвоночник стал прочнее за счёт полного окостенения, а хорда большей частью пропала (хотя сохраняется у гаттерии и гекконов), живот укрепился брюшными рёбрами (образовавшимися из окостенений кожи на рыбьем пузике), а таз стал крепиться не к одному, а к двум крестцовым позвонкам, лапы вытянулись и окрепли, пальцы удлинились, а на их кончиках выросли когти. В силу возросшей бодрости менялась координация движений и работа мозга, а хрусталик глаза стал, наконец, эластичным. Судя по современным

рептилиям, в желудочке сердца появилась неполная перегородка, а обмен веществ перестроился на водозономощнее выделение мочевой кислоты, а не мочевины.

Все эти процессы шли не одновременно и в разных группах с разными скоростями, попыток «рептилизироваться» было много. Одна из первых принадлежала раннекарбонным *Whatcheeridae* – турнейскому шотландскому *Pederpes finneyae* и визейской айовской *Whatcheeria deltae* – метровым крупноголовым пучеглазым саламандроподобным существам с довольно большими лапами, на которых они могли довольно бодро бегать по земле. Сравнительно узкий череп педерпеса был плохо приспособлен для гуляющей ундуляции, то есть воздух в лёгкие он накачивал не горлом, а уже рёбрами. Таким образом, педерпес вполне годится на роль Великого Предка всех наземных четвероногих. Вместе с тем, на его кисти сохранялся тоненький предпервый палец – привет от тулерпетона.



Pederpes finneyae

В визейском веке раннего карбона в Шотландии появляются первые «почти-почти совсем рептилии» – *Casineria kiddi*, *Westlothiana lizziae*, *Eldeceon rolfei* и *Silvanerpeton miripedis*. Как положено Великим Предкам, это были весьма скромные животные длиной 15–40 см, самого невзрачного вида, очень похожие на ящериц, со сравнительно укороченным туловищем, длинной для амфибий шеей (четыре шейных позвонка у вестлотианы), двумя крестцовыми позвонками и увеличенными пятипалыми ногами (только у вестлотианы туловище длинное, а ножки короткие), а в целом – с мозаикой амфибийных и рептилийных черт. Существенно, что отложения, в которых найдена казинерия, сформировались в сухих условиях.

В середине карбона появляются первые совершенно несомненные рептилии *Captorhinida* (или *Captorhinomorpha*). Без сомнения, главный Великий Предок тут – *Hylonomus lyelli* из московского века (314 млн л. н.) Канады. Эта ящерицеподобная зверюшка длиной 20–25 см, судя по множеству мелких зубок, питалась насекомыми.

Маленькая тонкость

Скелет гилономуса обнаружен внутри пня древовидного плауна *Sigillaria*. Видимо, во время наводнений мелкие существа попадали в такие трубы-ловушки, а после спада воды не могли вскарабкаться по гладким стенкам. Зато палеонтологам достались окаменелости идеальной сохранности. Кроме костей, найдены и следы пятипалых лапок наземных «ящериц», которые, скорее всего, принадлежат тем же самым гилономусам.

Едва ли не примитивнее гилономуса, но на несколько миллионов лет позже его по времени канадский *Paleothyris acadiana* и чешская *Brouffia orientalis*. В целом же они выглядели примерно так же – и по размерам, и по внешнему виду, и по образу жизни. Следующую ступень преодолели *Cephalerpeton ventriarmatum* из касимовского века Иллинойса и *Anthracodromeus longipes* из Огайо. *Coelostegus prothales* из касимовского века Чехии даже несколько прими-

тивнее предыдущих рептилий; для звания Великого Предка ему опять же не хватает древности. Линию продолжает *Euconcordia cunninghami* (она же *Concordia*, хотя это название раньше было дано одной креветке) из гжелского века Канады; правда, её потомки-капториниды после зашли в эволюционный тупик.

Наконец, уже в середине и конце карбона обнаруживаются очередные Великие Предки всех главных групп последующих рептилий.

Парарептилии *Parareptilia*, или анапсиды *Anapsida*, от которых, в частности, произошли черепахи. Одна из их важнейших особенностей – отсутствие височных окон в черепе.

Зауросиды *Sauropsida*, они же настоящие пресмыкающиеся *Eureptilia*, или диапсиды *Diapsida* – большинство рептилий, от которых, в частности, позже произошли птицы. Их особенность – две пары височных окон в черепе.

Синапсиды *Synapsida*, или зверообразные *Theromorpha* – предки млекопитающих. У них в черепе пара височных окон – по одному с каждой стороны.

Маленькая тонкость

Височные окна – отверстия в черепе между глазницей и ухом – возникали не один раз, независимыми путями и между разными костями. Их смысл – разгрузка напряжений, возникающих из-за жевательной мускулатуры. Между прочим, и ушные вырезки на заднем крае черепа для прикрепления барабанной перепонки тоже эволюционировали массой способов, их особенностям посвящены сотни страниц специальной литературы.

Первые представители парарептилий – *Desmatodon hollandi* и *D. hesperis* из касимовского века США, относимые к *Diadectomorpha* и даже точнее – *Diadectidae*; в синхронных слоях Германии найдены следы лап подобных животных, названные *Ichniotherium praesidentis*. Они же по совместительству были первыми растительноядными четвероногими. Таким образом, с этого момента можно начинать отсчитывать новую эпоху – потребления растений не только грибами и беспозвоночными, но и наземными позвоночными.

Древнейшими зауросидами были *Spinoaequalis schultzei* и *Petrolacosaurus kansensis* из гжелского века (302 млн л. н.) Канзаса, включаемые в отряд *Arageoscelidia*. Внешне они выглядели как сорокасантиметровые ящерицы с длинными стройными пятипалыми лапками, брюшными рёбрами и двумя парами височных окон, отчего уверенно определяются как предки всех диапсид. Кроме прочего, первые рептилии заметно отличаются от амфибий большим числом шейных позвонков, например, у петролакозавра их было шесть или семь. К сожалению, далеко не про всех ископаемых животных известны такие подробности. Судя по зубам, петролакозавр был насекомоядным, а судя по длине и форме пальцев, мог лазать по деревьям. Спиноэквалис по части признаков даже примитивнее, но, видимо, снова научился неплохо плавать, гребя очень длинным плоским хвостом.

В одном местонахождении с гилономусом найдены фрагментарные остатки пеликозавра *Protoclepsydrops haplous* и другой зверообразной рептилии *Novascoticus multidentis* (впрочем, новаскотикус мог быть и амфибией-микрозавром). Выходит, что звероящеры появились на самой ранней заре пресмыкающихся, уже 314 млн л. н. Не странно, что они сохранили часть признаков амфибий. И это очень хорошо, так как стало залогом многих ключевых особенностей млекопитающих, включая, собственно, млекопитание.

В той же Канаде 308 млн л. н. жил *Echinerpeton intermedium*, а 306 млн л. н. – Великий Предок *Archaeothyris florensis*. Если систематическое положение первого из-за плохой сохранности остатков ещё довольно спорно, второй уверенно определяется как член семейства пеликозавров *Orhiacodontidae*. Среди острых зубов археотириса выделялись размером «клыки» – первая ласточка нашей гетеродонтности. Форма черепа археотириса уже узнаваемо зверообразная: вытянутая узкая морда, большие глазницы, по одному височному окну с каждой сто-

роны, опущенный относительно зубного ряда затылок – для более широкого разевания пасти. Очевидно, археотирис был самым злым хищником лепидодендровых болот – наше исходное призвание.

Возможно, даже самые первые пеликозавры уже иногда могли заботиться о потомстве, по крайней мере, на это намекает находка в московском ярусе Канады ассоциированных скелетов взрослого и детёныша *Dendromaia unamakiensis* из семейства *Varanopsidae* (или *Varanopidae*). Внешне эти ящерицеподобные существа были невзрачны, но даже самые заурядные существа могут порой удивить.

Известны и следы ног зверообразных пеликозавров из касимовского века Германии, названные *Dimetropus*. По ним отлично видно, что эти животные передвигались ещё не очень быстро на широко расставленных лапах, но их пальцы уже были направлены строго вперёд.

А в самом конце карбона, в гжельском веке Канзаса, уже существовали несколько видов *Ianthasaurus* – мелких насекомоядных пеликозавров, родственников эдафозавров, с высоким гребнем на спине из удлинённых остистых отростков позвонков.

* * *

Несмотря на появление настоящих рептилий, в конце карбона часть групп амфибий продолжала эволюционировать в том же направлении. *Gephyrostegidae* (иногда включаемые в антракозавров, а иногда выделяемые в свой отряд *Gephyrostegida*), например *Brukererpeton fiebigi*, *Eusauropleura digitata*, *Gephyrostegus bohemicus* и *G. watsoni*, имели узкий череп, довольно длинные пятипалые ноги, короткое тело с брюшными рёбрами и костными чешуйками на спине и животе. Это были мелкие насекомоядные ящерицеподобные животные, которые часть жизни вполне могли проводить в воде, но уже были почти совсем наземны. Единственная проблема гефиростегид – они опоздали, рептилии уже появились и надёжно заняли свои экологические ниши. Плохо окостеневший позвоночник и несколько тяжеловатая голова были явными минусами для наземной жизни. Практически то же можно повторить о чуть более продвинутых *Solenodonsauridae*, например о чешском *Solenodonsaurus janenschii*, и некоторых других животных.

* * *

Конец карбона, как полагается, ознаменовался вымиранием. В позднем карбоне климат стал совсем грустным, наступал среднекарбонно-пермский ледниковый период, уменьшались как температуры, так и влажность. Изменения были постепенными. На границе московского и касимовского веков заметно уменьшилось количество древовидных плаунов, хвощей и кордаитов, но зато увеличилось число папоротников, в том числе древовидных. К концу касимовского века леса полностью поменяли свой облик. Тропические леса, покрывавшие до того огромные территории, большей частью вовсе исчезли, а оставшиеся распались на отдельные островки. С одной стороны, это привело к появлению изолированных эндемичных фаун, с другой – приспособленные к размножению в сухих местах рептилии получили возможность быстро расселиться на большие расстояния, благо континенты продолжали слипаться всё теснее и теснее.

Похолодание, осушение и снижение количества кислорода в атмосфере – ведь фотосинтезом с исчезновением лесов стало заниматься меньше растений – привели к сокращению числа гигантских насекомых и многоножек. Да и пищи для членистоногих стало меньше. В итоге, исчезли многие палеодиктиоптеры, а вслед за ними – масса стрекозоподобных хищников, хотя, конечно, тоже не все. Понятно, что за насекомыми на границе московского и касимовского веков последовала в могилу и большая часть их потребителей – амфибий. А вот на

рептилиях эти катаклизмы не только не сказались отрицательно, напротив, число видов их со временем только росло.

Следующий – уже третий для карбона – пик вымирания пришёлся на границу с пермским периодом. Тут как раз пострадали в основном рептилии, тогда как оставшиеся амфибии едва ли не приросли в числе. Правда, наземные фауны на границе карбона и перми изменялись как раз не так выразительно, как на границе раннего и среднего, а также среднего и позднего карбона. В очередной раз становится очевидно, что проведение рубежей периодов – дело относительное.

Вымирали не только наземные флоры и фауны, во второй половине карбона почти полностью исчезли рипидистии и значительная часть акантод.

Как обычно, выдвинута и катастрофическая версия позднекарбонного вымирания, призывающая его к извержениям в районе нынешней Скандинавии, хотя хронологически извержения случились позже вымираний.

* * *

Карбон вывел нас из болот на просторы суши, превратил икру в яйца, высушил слизистую кожу, вытянул нашу шею и привёл в движение наши рёбра, дал нам наземное зрение и длинные ноги. Карбон вселил в нас недоверие к многоножкам и заложил основы насекомоядности, сыгравшие столь важную роль в эволюции млекопитающих в целом и приматов в частности. Карбон – этот период-помойка, заваливший весь мир гниющими стволами – снабдил нас безмерными запасами угля для энергетического обеспечения нашей цивилизации и тем обеспечил промышленную революцию XIX века.

Альтернативы

В карбоне расцвели амфибии и появились рептилии. Такого изобилия и разнообразия четвероногих, таких перспектив и возможностей не было ни до, ни после карбона. Вся планета лежала перед пионерами суши. Все имели равные шансы. Кто-то упустил их, распрощавшись с ногами или став неотеническими личинками, но кто-то до последнего пытался занять своё место в истории. Изобилие рептилизовавшихся карбонных амфибий поражает, учитывая ограниченность наших знаний. Ясно, что в реальности таких эволюционных линий было намного больше. Наши предки были далеко не единственными претендентами на захват планеты. Даже среди первых зверообразных уже появились несколько альтернативных вариантов.

А могло быть и совсем по-другому. Например, позднедевонские или раннекарбонные амфибии могли быстро распрощаться с рёбрами, как это в последующем сделали лягушки и жабы, и никогда не развить рёберного дыхания. Тогда активный обмен так и не появился бы, и до сих пор по болотам ползали бы саламандроподобные скользкие твари, лениво лова тараканов и кузнечиков. Амфибии могли слишком быстро потерять ноги, как это случилось с аистоподами; они, конечно, тоже освоили бы сушу и рептилизовались, но Земля превратилась бы в планету змей, которые никогда не освоили бы трудовую деятельность и не стали бы разумными. Кто знает, может, тогда свой призрачный шанс реализовали бы какие-то членистоногие?

Гигантские протострекозы могли усовершенствовать свои ганглии, отрастить грибовидные тела побольше, стать нелетающими, ещё больше вырастить мозги, а там, глядишь, и до разума недалеко. Как бы выглядела цивилизация таких насекомых?

Пермь

298,9–251,902 миллиона лет назад: *Зима палеозоя, взлёт и падение звероящеров*

МЕЖДУНАРОДНАЯ (И РОССИЙСКАЯ) ШКАЛА:

298,9 млн л. н. – приуральская эпоха: ассельский век – 293,52 – сакмарский век – 290,1 – артинский век – 283,5 – кунгурский век (кунгурский век, уфимский век) – 272,95 – гваделупская (биармийская) эпоха: роудский (казанский) век – 268,8 – вордский (уржумский) век – 265,1 – (татарская эпоха) кептенский (северодвинский) век – 259,1 – лопинская эпоха: вучапинский (вятский) век – 254,14 – чансинский век – 251,902



Пермский период – самый холодный период палеозоя и один из самых холодных за всю историю планеты. Ужасный климат не мог не подтолкнуть эволюцию – неспроста именно в перми появились все предпосылки для возникновения млекопитающих. Ещё немного – и звери бы окончательно сформировались и заняли планету, а разум мог воссиять на сотни миллионов лет раньше. Но пермь – и самый трагический период: в его конце почти все достижения палеозоя оказались уничтожены, причём, как часто бывает с самыми ужасными событиями, этот катаклизм к тому же до сих пор малоизвестен большинству людей.

* * *

История открытия пермского периода весьма поучительна. Описал его английский геолог Р.И. Мурчисон, который до этого успел выделить силур и девон. Изыскания Р.И. Мурчисона в немалой степени касались залежей угля – главного промышленного источника энергии XIX века. Именно слава специалиста по углю позволила Р.И. Мурчисону оказаться в России, где важность его миссии была подчёркнута двумя встречами с императором Николаем I. Разгоняющаяся уральская промышленность требовала энергетической подпитки, а для эффективного использования несметных богатств требовался научный подход. За пять месяцев путешествий по России Р.И. Мурчисон исследовал огромное количество отложений. В некоторый момент его путь лежал в Вологду, но распутица не пустила именитого геолога в этот город, заставив повернуть в Пермь, о чём он вовсе не пожалел. А ведь в Вологодской области отложения пермского периода не менее выразительны, чем в Пермском крае. Если бы не дорожная грязь, один из важнейших периодов истории планеты назывался бы вологодским, или вологодием.

* * *

В перми все континенты в последний раз плотно прижались друг к другу в единую Пангею, как будто пытаясь согреться. На самом деле, причина и следствие тут прямо обратны: огромный суперконтинент перегородил экваториальные течения, что привело к похолоданию в мировом масштабе. **Огромные размеры суши привели к континентальности климата:** облака просто не долетали до глубинных областей, в которых раскинулись обширные пустоши и даже настоящие пустыни. Конечно, в экваториальной области холодов не было, а побережья и склоны гор исправно орошались дождями, но в среднем по планете было холодно и сухо.

Ещё в конце гжельского века карбона начался раннепермский гляциопериод, продолжавшийся до начала артинского века. За это время случилось как минимум два ледниковых эпизода, следы которых обнаружены в Австралии, Бразилии, Африке, Антарктиде, Аравии, Индии, Бирме и на Малакке. Ледники расходились от Антарктиды во все стороны – вплоть до 30° южной широты, то есть до широты современных южных частей Африки, Австралии и Бразилии. Температуры были в среднем на 4° ниже современных – казалось бы, совсем ничего, но пермские оледенения уступают, и то ненамного, только самым страшным холодам криогения и плейстоцена.

Огромные массы пресной воды уходили в ледники, отчего солёность воды в океане резко повысилась – наибольшим образом за весь фанерозой. Соль концентрировалась, выпаривалась на побережьях и откладывалась огромными толщами. За весь пермский период ушло в осадок до 10 % соли от количества в современном мировом океане! Это значит, что до перми солёность океана могла быть на 10 % выше. Очевидно, это не могло не сказаться на всей океанической жизни.

Маленькая тонкость

Пермское соленакопление повлияло на мировую историю. Благодаря пермским оледенениям в Пермской области образовались огромные отложения солей, которые издавна разрабатывались местными жителями. Соль была одной из экономических основ протогосударства Перми Великой, добывают её и поныне. Неспроста возникло и словосочетание «пермяк – солёные уши», в прошлом сугубо ругательное, а сейчас ставшее «модным слоганом».

С другой стороны, из-за ухода воды в ледники уровень океана понизился, открыв огромные просторы, прежде залитые мелководными морями. На освободившихся просторах началось выветривание карбоновых угленосных отложений с сульфидами, пошло сульфатонакопление и, соответственно, захоронение кислорода. Однако продуктивность экосистем снизилась, в отличие от карбонового изобилия, органического вещества захоранивалось мало, ранее образовавшиеся карбонаты постепенно разрушались, отчего росла концентрация фосфатов и углекислого газа в воде, что, в свою очередь, стимулировало фотосинтез цианобактерий и водорослей и увеличивало количество кислорода. Такова экологическая диалектика!

Всё же в целом жить становилось сложнее. Всю пермь разнообразие морских животных только потихоньку падало, превратившись под конец в ужасный обрыв в пропасть. Но до катаклизма были долгие 47 миллионов лет.

* * *

Показательны изменения кораллов: весь период их разнообразие и размеры только сокращаются. Табуляты стали мелкими и часто паразитическими, отличным примером чего могут служить *Pseudofavosites*. В конце периода коралловые постройки становятся редкими и локализованными в самых благоприятных местах.

Из кунгурского века Южной Африки известен первый достоверный ланцетник *Palaeobranchiostoma hamatotergum* довольно странного вида: в отличие от современного потомка, палеозойский имел почти треугольную форму за счёт острого носа, крупного спинного и особенно длинного нижнего плавника. Самая удивительная особенность палеобранхиостомы – ряд колючек вдоль спины от «головы» до кончика спинного плавника. Как же сурова была пермь, если даже ланцетники становились ёжиками!

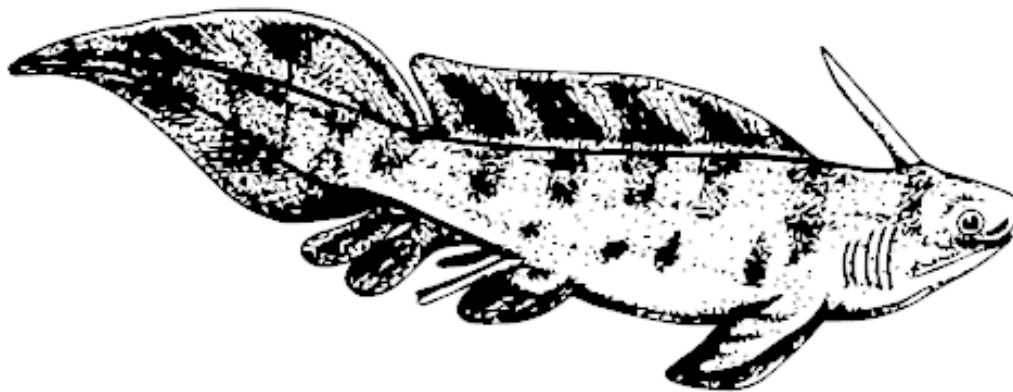
Из рыб в перми особенно удались хрящевые акулы. Едва ли не самые загадочные рыбы всех времён и народов – *Helicoprionidae*. Первыми были умеренные представители – раннепермские *Parahelicoprion* с Урала и из Боливии, а также позднепермский *Sarcoprion edax* из Гренландии. Зубы на передней части их нижней челюсти – симфизе – выступали выпуклой вверх дугой. Как часто бывает с хрящевыми рыбами, общий вид и даже размеры тела устанавливаются сугубо предположительно. Некоторые парагеликоприоны, вероятно, достигали аж 12 м длины, саркоприон был вдвое скромнее – «всего» 6 м. Таким образом, эти рыбы имеют рекордные для палеозойских животных размеры.

Экзотическим развитием таких монстров стали ранне-среднепермские представители *Helicoprion*, из которых первым был описан и больше всего известен *H. bessonovi*. У этой рыбы зубы заворачивались довольно плотной спиралью на два-три полных оборота, причём в центре спирали зубы были маленькими, а к наружному концу увеличивались; в одной спирали могло быть до 190 зубов. Судя по всяческим тонкостям, рост начинался именно от центра спирали, правда тогда трудно понять, как вся конструкция крепилась – неужели челюсть заворачивалась как рулон или вовсе была некая хрящевая ось? Стёртость зубов минимальна, так что вообще малопонятно – зачем тогда такое количество зубов, если они почти не использовались? Согласно наиболее современным и проработанным реконструкциям, зубная спираль геликоприона лежала на дне ротовой полости и использовалась для обрезания щупалец головоногих моллюсков. Учитывая строение родственных акул, законно предположить, что во рту геликоприона могли быть и зубы других типов, использовавшиеся для раздавливания панцирей и раковин. Самые огромные спирали – до 56 см – могли принадлежать рыбам 7,5 м, а по другим оценкам – 9–12 м длиной.

Работа над ошибками

Чего только не предполагали палеоихтиологи относительно местоположения и способа использования зубных спиралей: что они загибались вверх на носу, вниз, вперед или вверх на симфизе нижней челюсти, в глотке, в специальной капсуле на дне ротовой полости, на спинном или даже хвостовом плавнике, что у одной рыбы была одна спираль или пара, что вся конструкция могла двигаться-распрямляться, что старые зубы были самыми большими или самыми маленькими. Впрочем, сравнивая геликоприонов с другими родственными хрящевыми, можно смело исключить больше половины вариантов. Пока, кроме самих спиралей, есть лишь одна томографическая реконструкция челюстных хрящей. Рано или поздно найдётся красивый отпечаток целой головы, и одни палеоихтиологи будут торжествовать: «Я же говорил!», а другие скромненько помалкивать.

Другие необычные пермские акулы – *Xenacanthida* (или *Xenacanthiformes*), например, *Orthacanthus* и *Xenacanthus*. Это были немаленькие рыбки – от метра до трёх и даже четырёх, особенно учитывая, что жили они в пресных водоёмах. У этих вытянутых акул на загривке торчал здоровенный шип, который у предков располагался в основании спинного плавника, но со временем сместился на голову; спинной же плавник превратился в длинную низкую лопасть. Верхняя лопасть хвостового плавника стала длинным заостряющимся концом тела, а нижняя лопасть сместилась далеко вперёд, став фактически вторым анальным плавником. Зубы имели странную V-образную форму, видимо, предназначенную для разгрызания панцирей раков и палеонисков. На самом деле, представители обоих упомянутых родов появились ещё в конце девона, а вымерли аж в конце триаса – удивительная стабильность, учитывая массу случившихся за это время событий.



Xenacanthus

В начале перми (но, что характерно, не на границе периодов) вымирают остатние акантоды и кистепёрые рипидистии. В пермских отложениях найдена ископаемая нора двоякодышащего чешуйчатника *Gnathorhiza*: конкреция в форме не то булавы с желобком, не то очень толстой ложки, образовавшаяся, когда рыба закопалась в глубокий ил, а потом свернулась там пополам для сна во время засухи, да только сон оказался вечным.

В конце перми от палеонисков отделяются костные ганоиды *Holostei*, уже очень похожие на полноценных костистых рыб и иногда объединяемые с ними в одну группу *Neopterygii*. Древнейшая амия *Acanthrophorus varians* из поздней перми Англии выглядела довольно скудно, как и полагается великому предку огромной группы, возникшей из неё.

Работа над ошибками

В научной терминологии иногда допускаются большие вольности, а иногда несколько букв полностью меняют смысл. Одна из самых распространённых путаниц – с понятиями «костные» и «костистые» рыбы. Костные рыбы *Osteichthyes* – это все, у которых хоть где-то во внутреннем скелете есть костная ткань; при этом большая его часть запросто может быть хрящевой, как у хрящевых ганоидов и лопастеперых. Костистые же рыбы *Teleostei* – это только совсем-совсем костные, у которых окостеневаает весь скелет. Ясно, что есть и масса других важнейших признаков. Костные ганоиды попадают между первыми и вторыми: их скелет окостеневаает, а потому иногда они объединяются с тру-костистыми в одну группу *Neopterygii*, но их чешуя ганоидная, а в строении есть масса архаики. Современные костные ганоиды включают только панцирных щук *Lepisosteus* и амию *Amia calva*, но в мезозое это была очень богатая группа.

Панцирные щуки неспроста иначе называются каймановыми рыбами – их зубастая морда, правда, напоминает крокодилю. Любимое дело американских рыбаков – поймать парочку панцирников, положить на берег, отойти метра на два и сфотографироваться в пафосной позе с большой глубиной резкости так, чтобы казалось, что отважный рыболов отловил каких-то ужасающих монстров. Впрочем, некоторые панцирники и безо всякого монтажа вымахивают до четырёх метров длины. Маленьких же щучек иногда держат в аквариумах, где они радуют глаз своим палеозойским обликом.

* * *

Сухопутные флоры и фауны перми были удивительно однообразны от Полярного Урала до Южной Африки, ведь единство Пангеи гарантировало лёгкость миграций.

Маленькая тонкость

Между прочим, именно распространение идентичных следов карбоновых и пермских оледенений на удалённых ныне материках, а также сходство фаун Гондваны в перми и триасе натолкнули А. Вегенера на мысль о дрейфе континентов.

Впрочем, в разных областях экосистемы всё же выглядели не идентично. В последних заповедниках влажных тропиков Евразийской области древовидные хвощи и плауны мельчали. Поздние *Calamites* и *Sigillaria*, а также менее известные *Paichovia* и *Signacularia* гораздо скромнее своих величественных предков. Болота, из которых торчали столбы плаунов, покрытые сплавинами – плавающими матами – из водяных мхов, печёночников, водорослей и цианобактерий, постепенно сохли, а их места занимали папоротниковые и хвойные леса. Крайне распространёнными тут растениями были многочисленные виды древовидного папоротника *Asterotheca*.

Холодные северные области Приуралья и Сибири были покрыты бесконечной голо-семенной кордаитовой тайгой. Сибирь – она и есть Сибирь, даже приближённость к экватору ей не помогала, тайга и холод – 300 миллионов лет стабильности! Пермские кордаиты имели совсем мелкую листву, примером чего могут служить многочисленные виды «листового рода» *Crassinervia*.

Холодные южные области, а таковыми по-прежнему были слившиеся Южная Америка, Африка, Индия, Антарктида и Австралия, заросли лесами из примитивных голосеменных *Glossopteridales* (всё тот же *Glossopteris*) и *Ginkgoopsida*.

Первые достоверные гинкго – французские *Trichopitys heteromorpha* и *Sphenobaiera* – появились в начале перми. У них были узенькие дихотомически ветвящиеся листья, больше похожие на иголки, плотно усыпанные побеги. Другой вероятный родственник гинкго – аргентинский *Polyspermophyllum sergii*, чьи листья были похожи на змеиные языки; наверняка так бы и назвали его местные жители, доживи он до современности.

В конце перми как на севере, так и на юге появились новые леса, составленные елкоподобными *Voltzia*, с несколькими родственниками образующими группу *Voltziales*. Это были засухоустойчивые деревья, листья которых превратились в чешуеподобные иглы, плотно покрывавшие ветви; впрочем, кончики веток были украшены длинными иглами типа сосновых.

* * *

Смена флоры приводила к смене членистоногой фауны. Впрочем, пермские ракообразные щитки *Triops* и *Lepidurus* на родовом уровне уже точно не отличались от современных; в принципе, их можно упоминать в каждом последующем периоде, причём одними и теми же словами, для них День Сурка настал давно и безнадёжно.

Архаичные древнекрылые насекомые никуда не делись. Из карбона в пермь плавно перешли палеодиктиоптеры *Goldenbergia* и *Dunbaria*, питавшиеся пылью кордаитов. Отлично чувствовали себя подёнки, например *Misthodotes*, причём известны и их личинки – *Kukalova americana*.

Как бы ни славились своими размерами карбоновые протострекозы, самым большим насекомым за всю историю планеты был раннепермский *Meganeuropsis permiana* из Канзаса и Оклахомы: размах его крыльев достигал 71 см! Другие немаленькие пермские меганевры – *Tupus* и *Arctotypus*.

В перми возник отряд веснянок *Plecoptera* – родственников тараканов, чьи личинки опять перешли к водному образу жизни. Древнейшая веснянка *Perlopsis filicornis* из кунгурского века Приуралья известна и во взрослом виде, и в личиночном; позже появилось великое множество её родственников. Обилием растительной трухи питались также первые сеноеды *Psocoptera* (или *Coleognatha*; например, *Permopsocus congener*) – далёкие и пока вегетарианские предки вшей.

В начале перми возникли предки цикад и клопов – например, *Archescytina*, *Maueria* и *Permopsylla*. Трудно назвать самую-самую первую цикаду, они появляются вдруг и сразу большой компанией. Само по себе существование сосущих растительные соки насекомых крайне показательно: стало быть, растения стали достаточно сочными, чтобы из них можно было высосать какую-то пользу.

Как вы там, потомки?

Два близких отряда насекомых – цикады *Hemiptera* и клопы *Hemiptera* некоторыми энтомологами объединяются в один отряд хоботных *Rhynchota*, или *Cimicida*. Их объединяет сосущий ротовой аппарат, снабжённый острыми стилетами для протыкания твёрдых предметов. Отличает же их то, что все цикады (включая, кстати, тлёт) пьют сок растений, а их передние и задние крылья устроены примерно одинаково, тогда как многие клопы – хищники, а их передние крылья наполовину жёсткие. Из различий крыльев проистекают альтернативные названия: цикады – равнокрылые, а клопы – полужёсткокрылые.

Среди позднепермских цикад можно видеть предков современных листоблошек *Psylloidea* – *Protopsyllidium*, белокрылок *Aleurodoidea* – *Permateurodes rotundatus*, настоящих цикад *Cicadina* (или *Auchenorrhyncha*) – *Prosbolopsis ovalis*, а также других родственников.

В средней перми Франции жила *Lutevanaphis permiana* – предок тлей Aphidomorpha (или Aphidoidea).

Сетчатокрылые Neuroptera (они же Planipennia, или Myrmeleontida) известны уже из ранней перми Чехии и США; много их найдено в местонахождении Чекарда в Пермском крае. В поздней перми они становятся очень многочисленны, хотя и однообразны, отличным примером может служить, скажем, *Sialidopsis kargalensis*. Родственный, полностью вымерший отряд Jurinida (или Glosselytrodea) был представлен, например, видами *Archoglossopteron shoricum* и *Glossopteron martynovae*.

Среди многочисленных отрядов насекомых с полным превращением самым важным, конечно, были жуки, или жесткокрылые Coleoptera (или Scarabaeida), достоверно появившиеся в начале перми, например, чешский *Moravocoleus permianus*. Показательно, что крайне трудно назвать самого древнего жука: в самых ранних фаунах они представлены уже значительным набором видов. **Очевидно, особо удачная форма тела сразу дала столько преимуществ, что эволюция рванула с места в карьер.** К концу перми жуков было уже великое множество – *Permocupes*, *Stegocupes* и многие-многие другие. Здорово, что даже самые древние представители выглядели совершенно современно. Надкрылья – уплотнившиеся передние крылья, защищающие тонкие задние крылышки и брюшко, более-менее компактная форма, грызущие челюсти, неспециализированные ножки – все эти черты не поменялись с пермского периода до наших дней. Такая конструкция тела оказалась универсальной, с минимальными изменениями она может быть приспособлена для любого образа жизни – на деревьях и в траве, в пещерах и в пустыне, под землёй и под водой, где угодно. Неспроста жуки – отряд с самым большим числом видов среди всех живых организмов на планете! Если кто не знает, мы живём на планете жуков, а послепермская эволюция всех других животных – лишь незначимая пенка по краям их величия.

В начале перми появились также скорпионницы Mecoptera (или Panorpidia, например, *Platychorista venosa*), из которых быстро возникли ручейники Trichoptera (или Phryganeida, например, *Microptysma sibiricum*) – предки будущих бабочек.

Как вы там, потомки?

Глядя на современных потомков пермских насекомых, мы можем ощутить себя в позднем палеозое.

Муравьиные львы *Myrmeleo* – самые известные сетчатокрылые – радикально отличаются в детстве и взрослом виде. Личинка муравьиного льва – хтоническое чудовище в полном смысле этого слова, злобное существо, роющее коварные ямы-ловушки в песке, сидящее на их дне и сшибающее попавших туда муравьёв песчинками, а потом цепляющее несчастную жертву огромными зазубренными челюстями и жадно выпивающее кровушку. Взрослый же муравьиный лев – невинный эльф, пьющий нектар или иногда вообще не способный питаться, порхающий на лужайках над цветочками. Многие видели муравьиных львов, но не все об этом догадываются, путая их со стрекозами. На самом деле, отличия очевидны: тогда как стрекоза – целеустремлённый хищник с огромными глазами, виртуозно маневрирующий и стремительно настигающий жертву, муравьиный лев выглядит вроде бы тоже как стрекоза, но основательно перебравшая браги – с маленькими круглыми бессмысленными глазками, расхлябанно повисшими длинными усиками, бесцельно болтающийся над цветочками, бестолково, вразнобой и как попало размахивающий своими крылышками.

Глядя на взрослую златоглазку *Chrysopa* – изящное эфемерное, почти прозрачное создание с золотыми глазками, трудно представить, что её личинка – ужасное колючее существо с огромными челюстями-клешнями, которое

не только заживо высасывает тлѐй, но ещё и делает из их шкурок накидку от солнца; да что уж «накидка» – часто это огромная безобразная куча разодранных кож на спине. Маньяки-каннибалы из фильмов ужасов – просто малые дети на фоне личинок златоглазок. Впрочем, изуверское детство сказывается в будущем: как бы ни были прекрасны взрослые златоглазки, стоит их тронуть – воняют они отвратительно.

Примерно то же можно сказать про похожих на бабочек франтов аскалафов *Libelloides* (или *Ascalaphus*), чьи личинки-гопники бросаются на ни в чем не повинных проходящих мимо насекомых из тѐмной засады под камнем. У красивой взрослой *Nemoptera*, тоже подобной бабочке, задние крылышки превратились в изящные веслообразные хвостики, тогда как уродливая личинка похожа на помесь жирного паука с жирафом: у неё толстое тело, вытянутые тонкие ноги, ужасно длинная переднегрудь и огромные челюсти-клещи.

Отбросили всякую видимость приличия мантиспы *Mantispa*. Их личинки живут в коконах пауков, пожирая их яйца и вылупляющихся паучат в то время, как ничего не подозревающая паучиха старательно охраняет кладку. Некоторые мантиспы творят такой же беспредел в гнёздах пчѐл и ос. Адски выглядит и взрослая мантиспа – с длинной переднегрудью и огромными клешнями, как у богомола.

Здорово, что среди современных сетчатокрылых можно проследить все стадии приспособления от полностью почвенной личинки к полностью водной.

Скорпионницы *Panorna* замечательны тем, что у самцов брюшко имеет форму совершенно как у скорпиона. Более того, эти насекомые очень наглые и ничего не боятся. Если на вас села скорпионница, и вы решите потыркать её пальцем, она не убежит, а начнѐт угрожающе замахиваться «хвостом» с «жалом». На самом деле, ничего вредного букашка сделать не может, но её блеф всех весьма впечатляет, трогать её правда совсем не хочется. Удивительно, но такое защитное поведение действует даже в районах, где самих скорпионов нет, так что боязнь ужаливания вроде бы совсем не актуальна. Вероятно, ещё в палеозое, когда скорпионы были первыми и самыми опасными хищниками суши, у всех нововылазящих из воды быстро на геномном уровне прописывался ужас от их образа. Строго говоря, никто не знает, как вообще можно в генах записать неприязнь к определённой форме тела, но, судя по успехам скорпионниц, как-то оно таки работает. Скорпионницы падальщики, причѐм едят трупы не только других насекомых, но и позвоночных животных.

Другие необычные родственники скорпионниц – комаровки *Bittacus*: они висят на растениях и ловят добычу своими очень длинными задними ногами, кончики которых работают как маленькие вывернутые задом наперѐд клешни богомолов.

Личинки ручейников знамениты тем, что строят домики-трубочки из всякого мусора, найденного на дне водоѐмов. На этом основан особый вид современного искусства: если осторожно вытащить личинку из её домика и подкинуть в аквариум, скажем, бисера или золотого песка с брильянтами (у кого на что хватит), то личинка добросовестно выстроит ювелирный шедевр.

Как видно, в перми жило множество самых разных летающих насекомых, чьи личинки жили в воде – подѐнок, веснянок, ручейников и прочих. Как бы ни были субтильны эти создания, они умудрились устроить сначала революцию на суше, а после – грандиознейшую эколо-

гическую катастрофу по всей планете. Дело в том, что эти насекомые были единственными, кто переносил вещество из воды на сушу. До сих пор такого на планете не было. В лучшем случае какие-то бывшие участки морского дна поднимались над водами или из-за тектонических движений, или из-за опускания уровня океана. Но тут появилась новая сила, которая без остановки и в промышленных масштабах стала перекачивать азот и фосфор из водоёмов на водоразделы: личинки накапливали в себе вещества, а взрослые насекомые разлетались в разные стороны. Казалось бы, одна букашка практически ничего не весит, но, как часто бывает, бесконечные числа отлично срабатывают – миллиарды насекомых каждый год на протяжении миллионов лет способны перетащить в своих хилых тельцах миллионы тонн ценнейших веществ. Например, на озере Мичиган сброшенные от последней линьки шкурки подёнок могут покрывать берега едва ли не метровым слоем. В дочеловеческие же времена масштабы бедствия могли быть на порядки больше.

Конец ознакомительного фрагмента.

Текст предоставлен ООО «Литрес».

Прочитайте эту книгу целиком, [купив полную легальную версию](#) на Литрес.

Безопасно оплатить книгу можно банковской картой Visa, MasterCard, Maestro, со счета мобильного телефона, с платежного терминала, в салоне МТС или Связной, через PayPal, WebMoney, Яндекс.Деньги, QIWI Кошелек, бонусными картами или другим удобным Вам способом.