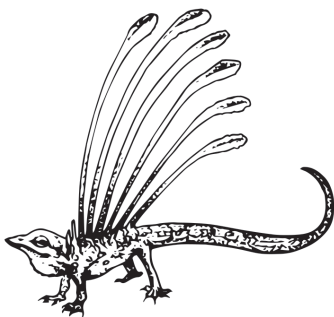


Содержание

6	<i>Введение</i>
12	Часть III. МЕЗОЗОЙ: полдень
13	ТРИАС, время всех — эпоха возможностей
86	А где же люди? Первые млекопитающие
99	ЮРА, спокойное величие мезозоя
198	А где же люди? Первые плацентарные
206	МЕЛ, триумф и крах мезозоя
400	А где же люди? Первые приматоморфы
423	<i>Библиография</i>

Активный полёт — куда более сложное занятие. Из беспозвоночных его освоили только крылатые насекомые, а из позвоночных — лишь птерозавры, конфуциусорнисы, энанциорнисы, веерохвостые птицы и летучие мыши. Что характерно, по крайней мере птерозавры появились всё в том же триасе. Выдвинуто даже предположение, что шаровиптериксы явились предками птерозавров, однако это крайне сомнительно: шаровиптериксы парили пассивно на ножных перепонках, а птерозавры — активно порхали на ручных.

Ещё одно диво из Киргизии — *Longisquama insignis* — загадочная диапсида, лишь условно относимая к архозавроморфам, истинная дракошка. На её спине красовался ряд длиннющих — до 29 см, вдвое длиннее



Longisquama insignis

всего тела — чешуй. С момента открытия первого отпечатка лонгисквамы в 1969 году учёные спорят о том, как были устроены и зачем вообще возникли эти «перья». Не вполне ясно, располагались ли они в один или в два ряда, имели ли они настоящие бородки, как у современ-

ных птиц, или были сплошными (у примитивных меловых птиц они, кстати, тоже бывали сплошными). По средней линии «перьев» шёл полый стержень, а «опухало» было асимметричным, как у летающих птиц. По одной из реконструкций, «перья» могли раскладываться вбок подобно крыльям и служили для полёта, по другой — не имели никакого отношения к планированию, складывались назад и служили либо для мимикрии, либо для брачных демонстраций. Вторая версия кажется более убедительной, по крайней мере, на самом лучшем отпечатке никаких следов второго ряда не видеть, а «бородки» всё же не были разделены, так что опухало было сплошной мембраной. Мы не знаем этого наверняка, но, если удивительные чешуи были порождением полового отбора, можем предположить, что они были ещё и ярко окрашены.

Кроме «перьев», лонгискава удивительна и остальными пропорциями: её треугольная глазастая головка по длине почти равна пятисантиметровому тельцу (впрочем, задняя половина скелета не сохранилась), а передние лапки — ещё длиннее, причём размеры плеча, предплечья и кисти почти одинаковы, лопатка длинная и тонкая, почти как у птиц, ключицы, вероятно, срастались в единую вилочку. Шейных и брюшных рёбер нет — вроде бы для пущей воздушности, однако кости не имели воздухоносных полостей. Всё тело было покрыто длинными армированными чешуйками.

Лонгискава, шаровиптерикс, озимек и некоторые другие нестандартные триасовые архозавроморфы иногда объединяются в группу Fenestrasauria, хотя её статус очень шаток.

Одни из самых обычных животных триаса — Rhynchosauria. На удивление, они крайне непопулярны среди художников, существуют считанные реконструкции

На самой границе юры и мела несколько видов *Pera-tius* демонстрируют следующий шаг в сторону современных зверей. Перамусы могли бы считаться последними общими предками плацентарных и сумчатых, не будь они слишком поздними, ведь чуть раньше их обогнали ушлые конкуренты — наши истинные Великие Предки...

А где же люди? Первые плацентарные

Наконец, на границе средней и поздней юры появляются первые плацентарные млекопитающие *Eutheria*. Древнейший надёжный плацентарный Великий Предок — китайская *Juramaia sinensis* с датировкой около 160 млн л. н. От неё сохранилась отличная половина скелета, включая отпечаток пушистой шкурки. На первый поверхностный



Juramaia sinensis

взгляд череп и зубы юрамайи принципиально такие же, как у трёхбугорчатых, но в действительности три её верхних и три нижних моляра устроены гораздо бо-

лее продвинуто. Особое значение имеют дополнительные режущие кромки на молярах — у сумчатых они отсутствуют, а у плацентарных — длинные. Намного больше похожи на плацентарный вариант и тонкости строения нижней челюсти, лопатки и плечевой кости. Судя по строению цепких кистей, юрамаия вела древесный образ жизни. Впрочем, для существа размером 11–12 см с хвостом бегание по земле и лазание по ветвям не особо отличаются — веточки и листики приходится преодолевать и там, и там.

Конечно, по отпечатку даже хорошего качества мы не можем определить существование или отсутствие плаценты — самого важного признака плацентарных. Но весь комплекс специфических черт зубов, челюстей и конечностей не мог появиться случайно, а у всех плацентарных плацента имеется. Так что с очень большой долей вероятности можно утверждать, что не только живорождение, но и плацента уже существовали в конце юрского периода.

————— *Как вы там, потомки?* —————

Конечно, главная особенность плацентарных — плацента. Это удивительный орган, ведь он один, но состоит из тканей двух организмов. Из хориона — ворсинчатой оболочки плода (которая у рыб и амфибий составляет наружную плёночку вокруг икринки, а у рептилий и птиц преобразуется в скорлупу) получается детская часть плаценты, а из слизистой матки — материнская. Кровеносные сосуды матери и ребёнка тесно переплетаются, но нигде не соединяются, ведь лишний контакт опасен для дитятки — либо от матери может передаться какая-нибудь зараза, либо сработает иммунный ответ. Проблема в том, что геном ребёнка наполовину отцовский, а вторая половина, хотя и досталась от матери, но уже мутировала и рекомбинировала так, что тоже уже другая. С точки зрения иммунной системы мамы, ребёнок — какой-то паразит, сосущий из материнского организма полезные вещества, да к тому же выделяющий токсины.

У однопроходных всё решается просто: детёныш откладывается в яйце — и все дела. Правда, в отличие от рептилий, у которых из крупного яйца вылупляется вполне самостоятельное существо, яйцо однопроходных крошечное, так что проклёвывается оттуда эмбриончик, которого довольно трудно выходить, с очень большой вероятностью он погибнет. Неспроста эта группа никогда не была многочисленной.

У сумчатых дела обстоят чуть лучше: благодаря живорождению детёныш рождается более развитым. По крайней

Эзухии *Eusuchia* — «настоящие» крокодилы — появились в середине мела. Из альбско-сеноманских отложений Австралии происходит скелет *Isisfordia duncani* — древнейшей эзухии, внешне совершенно простецкой крокодилицы. Впрочем, быстро в этой новой линии пошла специализация. Головы позднемеловых *Thoracosaurus* вытянулись и сузились, как у гавиалов; между прочим, этот род успешно преодолел вымирание и существовал в начале палеоцена.

Очередных рекордов достигли позднемеловые североамериканские *Deinosuchus*, из нескольких видов которого наиболее знаменит *D. riograndensis*. Эти чудища вырастали до 8–10,6, а то и 12 м, а их черепа достигали 1,5 м. Такие монстры составляли неплохую конкуренцию даже самым крупным тероподам и наводили страх на растительоядных динозавров, а скрытый полуводный образ жизни делал их ещё опаснее.

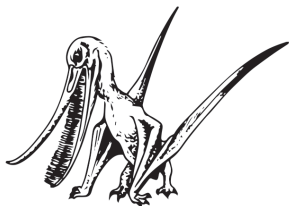
Работа над ошибками

Поскольку дейнозухов нашли в США, да ещё в XIX веке, они получили широкую славу «самых больших и ужасных крокодилов всех времён». Однако из Северной Африки и Южной Америки известны другие крокодилы не меньших размеров и порой с куда более впечатляющими мордами. Реклама далеко не всегда отражает действительность.



В то время как крокодилы пугали жителей вод и суши, в воздухе царили их родственники птерозавры. Раннемеловые птеродактили *Pterodactyloidea* в целом не сильно отличались от юрских, хотя в среднем подросли. Некоторые обрели экзотические специализации. Один из рекордсменов по несуразности — ближайший родственник ктенохазмы *Pterodaustro guinazui*

из альба Аргентины — был не самым мелким из птерозавров — череп 29 см, размах крыльев 2,5 м. У этого птерозавра челюсти стали узким и длинным клювом, прогнутым вниз, с задраным кончиком. Верхняя челюсть была снабжена мелкими лопатовидными зубками, но самое странное было на нижней: сотни длиннейших и тончайших волосовидных зубов образовывали плотную щётку. Видимо, такой фильтр использовался для отцеживания какого-то планктона. Судя по гастролитам,



Pterodaustro guinazui

найденным в желудке, птеродаустро могли есть мелких ракообразных с жёстким панцирем. Фильтровать их на лету было бы затруднительно; вероятно, птерозавры питались стоя на берегу или, судя по удлинённому туловищу, плавая по воде. Как обычно бывает, линия птеродактилей на птеродаустро достигла сверхспециализации и закончилась. Птеродаустро — один из тех редких птерозавров, для которых известны яйца с эмбрионами — шестисантиметровые, с крайне тонкой известковой скорлупой.

— *Маленькая тонкость* —

Глаз многих рептилий и птиц укреплён склеральными (или склеротикальными) кольцами — костяными пластинками, очень похожими на пластинки диафрагмы фотоаппарата. Кольца рептилий и птиц, активных в разное время суток, наглядно различаются. У ночных пластинки в кольце узкие, а внутреннее отверстие — большое, вмещающее большой хрусталик и позволяющее зрачку сильно расширяться. У дневных пластинки кольца широкие, а отверстие — ма-

нения. И опять же, как в случае с аллозаврами, патологии на костях мапузавров, в том числе травматические, свидетельствуют об активной жизни кархародонтозавровых.

Самый нестандартный и, кстати, почти самый древний кархародонтозавровый теропод — *Concavenator corcovatus* из баррема Испании. Он был ещё сравнительно небольшим — 6 м, но имел крайне странный гребень из удлинённых остистых отростков одиннадцатого и двенадцатого туловищных позвонков, то есть прямо перед крестцом, и нескольких первых хвостовых, то есть сразу за крестцом. В отличие от спинозавровых, гребень не распространялся на многие позвонки, а торчал острым треугольником перед тазом и возвышением пониже — за тазом. Получалось почти готовое седло прямо над центром тяжести! Какой простор для фантазёров сочинять про скаковых теропод с удобной спинкой и лукой седла, выведенных неведомыми селекционерами! Другая любопытная особенность конкавенатора — ряд пупырышков вдоль локтевой кости. Подобные же у современных птиц, например, индеек, служат для прикрепления крупных перьев. Возможно, конкавенаторы были оперены или, по меньшей мере, имели какие-то пероподобные выросты на передних лапках? Впрочем, и расположение, и форма бугорков на кости динозавра и птиц не идентичны, так что есть не-



Concavenator corcovatus

сколько альтернативных версий их назначения, например прикрепление связочного аппарата.

Целурозавры Coelurosauria в мелу расцвели пышным цветом. Кое-кто сохранял удивительно примитивное строение: *Bicentenaria argentina* из сеномана Аргентины выглядит как основатель всех целурозавров, несмотря на позднюю датировку, то есть была «живым ископаемым».

Некоторые примитивные линии не дожили до конца периода. Например, компсогнатовые первой половины мела не особо отличались от юрских: мелкие китайские



Confuciusornis sanctus

Xunmenglong yingliangis, *Huaxiagnathus orientalis* и *Sinocalliopteryx gigas* выглядят совсем простенько. На отпечатках синокаллиоптерикса видны пухоподобные протоперья. В желудке и кишечнике двух экземпляров обнаружены перья и кости птицеподобных *Confuciusornis sanctus*. Тоже китайский *Sinosauropteryx prima* известен по множеству отличных отпечатков пушистых тел с очень длинными хвостами. По меланосомам удалось реконструировать своеобразную окраску: рыжеватую сверху, белую снизу, с полосой-маской поперёк глаз как у енота и полосатым рыже-белым хвостом. У самки

скул, часто тоже увенчанные шипами. Головы цератопсовых — это просто праздник дизайнера! Каких только форм тут не было! Эта феерия, впрочем, создаёт большие сложности для систематики, возникают вечные сомнения: может, данный вариант — видовая характеристика, а может — возрастная особенность, а не исключено, что половая или индивидуальная... Для некоторых видов, представленных сотнями находок, как в случае с трицератопсами и центрозаврами, с этим ещё можно разобраться, а более редкие виды часто так и подвисают в таксономической паутине.

Раньше динозавроведы были склонны делить цератопсовых по соотношению «воротников» и рогов: у моноклонин «воротник» короткий и с маленькими отверстиями или вообще без них, а носовой рог хорошо развит и часто превосходит надглазничные; у цератопсин, или хасмозаврин, «воротник» длинный и с большими отверстиями, а носовой рог маленький. После возобладал другой принцип: в группе центрозарин морда короткая и высокая, по центру задней части «воротника» имеются длинные шипы, носовой рог большой, а надглазничных может вообще не быть (впрочем, есть и обратные исключения); в группе же хасмозаврин морда длинная и низкая, «воротник» лишён особо крупных шипов, носовой рог сравнительно невелик, а надглазничные — большие. Впрочем, и это не универсальная схема, многие роды и виды «кочуют» из группы в группу в разных сводках. Например, согласно третьей версии, к центрозавринам относятся почти все роды и виды, а в группе трицератопсин остаются только трицератопс и регалицератопс.

Achelousaurus horneri отличался толстыми шероховатыми пеньками на месте всех трёх рогов и двумя огромными шипами позади «воротника». У похожего

Pachyrhinosaurus lakustai носовой бугор достигал огромных размеров, на основании «воротника» за глазами торчал растроенный шип, а шипы позади «воротника» загибались дугами вбок и вперёд. Близкий вид *P. perototum* жил на Аляске, полярная жизнь удивительным образом не изменила заметным образом его строение — ни форму, ни размер. Предполагалось даже, что пахиринозавры по сезонам мигрировали через половину континента, хотя их телосложение вряд ли это позволяло. *Centrosaurus apertus* и *C. nasicornis* (он же *Monoclonius*) в целом похожи друг на друга, но у первого носовой рог загнут дугой вперёд, а у второго — прямой и вертикальный; над глазами рожки были маленькие. У обоих «воротник» был небольшой, по центру его заднего края имелся глубокий вырез, обрамлённый сходящимися небольшими шипами, а два больших шипа от того же края загибались строго вперёд, нависая над крупными отверстиями «воротника». Центрозавры известны по сотням целых скелетов, некоторые с отпечатками кожи; предполагается, что они жили большими стадами и, возможно, иногда совершали миграции, во время которых массово гибли, например, при переправе через реки. «Воротник» родственного *Coronosaurus brinkmani* в целом такой же, но шипы по краям вырезки расходящиеся, а основания направленных вперёд шипов украшены множеством дополнительных шипиков. У близкого *Einosaurus procurvicornis* носовой рог загибался не просто вперёд, но фактически вниз вдоль клюва, а два длиннющих шипа торчали из «воротника» строго назад. Ещё большего развития это



Rubeosaurus ovatus

достигло у *Rubeosaurus ovatus* с двумя парами огромных и несколькими меньшими шипами позади воротника (причём самые длинные центральные сходились), а апогея — у *Styracosaurus albertensis* с его тремя шипами на каждой половине «воротника» (причём самые длинные центральные расходились). Иногда все вышеперечисленные ящеры с большим носовым рогом и крохотными надглазничными относятся к одному роду *Centrosaurus*.

Обратная тенденция преобладала у иных центрозаврин, у которых носового рога почти не было. У *Diabloceratops eatoni* зато длинные надглазничные загибались вверх и назад, а длинные тонкие изогнутые шипы на обрамлённом дополнительными небольшими шипиками «воротнике» расходились в стороны совершенно демонически. У похожего *Albertaceratops nesmoi* на этом же месте расходились широкие плоские крючки, а у *Machairoceratops cronusi* толстые длинные шипы воротника плавно загибались вперёд. У *Xenoceratops foremostensis* были и толстые шипы «воротника» назад, и загнутые там же вперёд, и большие по бокам «воротника», и загнутые вперёд и в стороны надглазничные. Растопыренные и изогнутые шипы-пластины по краям «воротника» *Medusaceratops lokii* дали ему родовое название, а долгая путаница с определением останков, которые относили к нескольким разным родам, дала видовое, отсылающее к богу обмана Локи (кстати, и с определением группы не всё гладко: были как предложения считать его центрозаврином, так и примитивным хасмозаврином). У *Nasutoceratops titusi*, напротив, воротник был окаймлён лишь небольшими тупыми треугольными шипиками, а надглазничные рога были изогнуты совершенно по-бычьи: почти горизонтальными дугами вбок и вперёд, с приподнятыми кончиками. Это при-

давало ему поистине насупленный вид, хотя название происходит не от этого русского слова, а отсылает к тупоносости и вздутости передней части морды, где настоящего рога не было, зато имелись три параллельных гребня.

Хасмозаврины тоже превосходны. *Chasmosaurus russelli* и *Ch. belli* имели сравнительно небольшие носовой и надглазничные рога, зато огромный треугольный «воротник» с небольшими шипиками по углам и боковым краям, почти ровный сзади и со здоровенными отверстиями почти по всей площади. При поднятой голове такой щит закрывал не только всю шею, но и почти половину спины впридачу. И это было не простой прихотью: найденные в Монтане наложившиеся друг



Kosmocerotops richardsoni

на друга скелеты хасмозавра и родственника тиранозавра *Nanotyrannus lancensis* хотя и не столь однозначно выразительны, как сцепившиеся велоцираптор и протоцератопс, но как бы тонко намекают на окружение, в котором жили рогатые ящеры. Очень близкий и иногда включающийся в тот же род *Vagaceratops irviniensis* имел фестончатый и завёрнутый вперёд задний край треугольного «воротника», а *Kosmocerotops rich-*

Самые древние и одновременно самые примитивные веерохвостые птицы — *Otogornis genghisi* с границы юры и мела Китая (впрочем, его положение в системе



*Archaeornithura
meemannae*

очень шатко, с большой вероятностью он был энанциорнисом), *Archaeornithura meemannae* из готерива Китая и синхронный *Ambiortus dementjevi* из Монголии, выделяемые в группу *Ambiortomorphae* и отряд *Ambiortiformes* (между прочим, скелет амбиортуса был описан советским палеонтологом Е.Н. Курочкиным в 1984 году — это было первое открытие несомненной раннемеловой веерохвостой птицы). Родственны им

аптские *Chaoyangia beishanensis* (иногда выделяемая в отряд *Chaoyangiformes*), *Zhongjianornis yangi* и *Archaeorhynchus spathula* — примитивнейшие беззубые пернатые; археоринхус известен по мутному отпечатку, на котором очень плохо видны детали строения костей, зато парадоксально различимы лёгкие. Аптский *Hongshanornis longicresta* (*Yanornithiformes*) размером с голубя имел очень длинные ноги. *Yixianornis grabaui* (*Yixianornithiformes*) ещё обладал зубами и когтями на крыльях.

Чайкоподобные *Gansus yumensis* и *G. zheni* известны по многим отпечаткам из аптских отложений в китайском Ганьсу; на их лапках видны перепонки, почему мы точно знаем, что эти птицы были плавающими и даже ныряющими. Из всех китайских раннемеловых пернатых они самые прогрессивные и вполне могли быть предками современных птиц, тем более что все известные позднемеловые веерохвостые были

водными. При этом они ещё сохраняли очень мелкие зубки в передней части клюва, а в кисти пальцы были ещё несслившимися и когтистыми, хотя боковые пальцы истончились и плотно прижимались к центральному, так что функционально кисть была вполне птичьей.

Намного меньше известно про нижнемеловых *Wyleyia valdensis* из Англии и *Gallornis straeleni* из Франции, но эти находки важны, так как показывают, что и по европейским лесам кто-то порхал. Впрочем, вилейя могла быть целурозавром или вообще птерозавром, а галлорнис — энанциорнисом, очень уж фрагментарны их останки.

Часть ранних птиц отличается существенно и иногда выделяется в группу *Apsaravithes* и отряд *Apsaraviformes*. *Schizooura lii* на десять миллионов лет моложе археорнитурсы и амбиортуса, она в целом веерохвостая, но имеет более или менее «энанциорнисовое» строение коракоида и вилочки. У *Apsaravis ukhaana* из кампана-маастрихта Монголии некоторые признаки энанциорнисов и веерохвостых сочетаются, так что он мог бы быть переходным звеном, не живи на полсотни миллионов лет позже амбиортуса. Жили такие птицы и в Северной Америке, чему свидетельством *Palintropus retusus* из маастрихта Вайоминга (однако ж, и его родство непонятно).

Ещё одна группа-исключение — *Voronithes*, чьи представители иногда считаются самыми примитивными веерохвостыми, иногда включаются в энанциорнисов, но могут быть модифицированным пережитком той древней стадии, когда веерохвостые и энанциорнисы ещё не разошлись; некоторые тонкости строения указывают, что вряд ли эта группа была предковой для более поздних веерохвостых, скорее —