АНДРЕЙ ЖУРАВЛЕВ

ПОХОЖДЕНИЯ ВИДОВ



ВАМПИРОНОГИ, ПАУКОХВОСТЫ И ДРУГИЕ ПЕРЕХОДНЫЕ ФОРМЫ В ЭВОЛЮЦИИ ЖИВОТНЫХ

ТРАЕКТОРИЯ

АНО
АЛЬПИНА НОН-ФИКШН

АНДРЕЙ ЖУРАВЛЕВ

ПОХОЖДЕНИЯ ВИДОВ



ВАМПИРОНОГИ, ПАУКОХВОСТЫ И ДРУГИЕ
ПЕРЕХОДНЫЕ ФОРМЫ В ЭВОЛЮЦИИ ЖИВОТНЫХ

АНО
АЛЬПИНА НОН-ФИКШН
Москва, 2022

Все права защищены. Данная электронная книга предназначена исключительно для частного использования в личных (некоммерческих) целях. Электронная книга, ее части, фрагменты и элементы, включая текст, изображения и иное, не подлежат копированию и любому другому использованию без разрешения правообладателя. В частности, запрещено такое использование, в результате которого электронная книга, ее часть, фрагмент или элемент станут доступными ограниченному или неопределенному кругу лиц, в том числе посредством сети интернет, независимо от того, будет предоставляться доступ за плату или безвозмездно.

Копирование, воспроизведение и иное использование электронной книги, ее частей, фрагментов и элементов, выходящее за пределы частного использования в личных (некоммерческих) целях, без согласия правообладателя является незаконным и влечет уголовную, административную и гражданскую ответственность.

Юрию Яковлевичу Шабанову — моему коллеге и учителю

Издание подготовлено в партнерстве с Фондом некоммерческих инициатив «Траектория» (при финансовой поддержке Н.В. Каторжнова).



Фонд поддержки научных, образовательных и культурных инициатив «Траектория» (www.traektoriafdn.ru) создан в 2015 году. Программы фонда направлены на стимулирование интереса к науке и научным исследованиям, реализацию образовательных программ, повышение интеллектуального уровня и творческого потенциала молодежи, повышение конкурентоспособности отечественных науки и образования, популяризацию науки и культуры, продвижение идей сохранения культурного наследия. Фонд организует образовательные и научно-популярные мероприятия по всей России, способствует созданию успешных практик взаимодействия внутри образовательного и научного сообщества.

В рамках издательского проекта Фонд «Траектория» поддерживает издание лучших образцов российской и зарубежной научно-популярной литературы.

Предисловие

Почти все виды животных (без малого 100%), когда-либо населявших Землю, вымерли…

Это не очередная пугалка на модную тему «Мы все умрем!». Хотя в последний год такая перспектива совсем не кажется нереальной. Если и дальше думать не обучимся, то коллективно сыграем в ящик. Ибо боги дают недвижимость, власть, депутатскую неприкосновенность (нужное подчеркнуть, вырвать страницу и быстрее бежать с ней в ближайшую церковь-мечеть-синагогу-костел, чтобы там зачитать вместе с молитвой). Вот только мозг они дать не способны: он должен эволюционировать из простого сгущения нервных клеточек в какой-нибудь хорошо заметный надглоточный ганглий и в конце концов — в сложную нейронную систему. Если не озадачить эти клеточки решением сложных проблем, ничего не произойдет. Цепь волшебных превращений быстро прервется. И нет ничего хуже бесцельного и бездумного вымирания.

Эта книга как раз о превращениях. О том, что в мире ничего постоянного не бывает. Никогда. Ведь говоря словами одного из персонажей Льюиса Кэрролла, которые положил в основу эволюционной «гипотезы Черной Королевы» палеонтолог Лей Ван Вален, «приходится бежать со всех ног, чтобы остаться на том же месте». И еще как приходится бежать! Иначе не просто останешься на месте, а исчезнешь, причем с концами. Действительно, если сравнить современных животных с их палеозойскими предшественниками, то почти все они двигаются намного быстрее. Даже те, кому вроде бы всю жизнь предписано

сидеть на том самом месте, куда занесло в раннем детстве — на личиночной стадии развития, — кораллы, двустворчатые моллюски, мшанки, морские лилии.

В эволюции нет места единственно правильным решениям: шаг влево — шаг вправо из общей шеренги не повод для стрельбы без предупреждения. Не приветствуется только бег на месте — имитация реформ. За это вымирают.

Чтобы избежать подобной участи и соответствовать новым темпам существования в иной среде, непрерывно менялись и сами животные. Ведь постоянство океана состояло лишь в том, что он постоянно становился другим. Что-то менялось циклически, например температура и содержание некоторых важных элементов и их изотопов, а что-то все время убывало (скажем, объемы растворенного железа) или прибывало (например, кислород, хотя и тут бывали исключения). В таких условиях попробуй только не измениться…

Потому-то современные животные не совсем похожи на своих мезозойских предшественников и мало похожи на позднепалеозойских. А если посмотреть на кембрийские формы, то мы часто вообще никого узнать не в состоянии. Это иглокожее или позвоночное? А это коралл или мшанка? Что же говорить про эдиакарский период, когда живых существ уже было много, причем совсем немаленьких, но поди догадайся, кто есть кто?

Конечно, всю цепочку, точнее множество линий постоянных превращений, невозможно уместить под одной обложкой. Особенно с картинками. А палеонтология — это такая наука, где без картинок обойтись никак нельзя. Иначе как представить себе вампиронога или паукохвоста (переходные формы между осьминогами и вампироморфами или мечехвостами и пауками)? Здесь мы сосредоточимся на беспозвоночных животных. Их совсем немало: на несколько порядков больше, чем позвоночных (да и всех хордовых вместе взятых, считая ископаемых). Это и губки, и кораллы с медузами, и кольчатые черви, и моллюски, и

мшанки, и пауки, и раки, и иглокожие, а также множество других современных групп, названия которых большинству читателей ничего не говорят. А ведь ископаемых гораздо больше, чем существующих. Кстати, о «группах»: в зоологии и палеозоологии всех принято делить на типы, классы и так далее до родов и видов. Здесь будут обозначены названия только самых важных из них, независимо от ранга.

Почти 100% исчезнувших существ — это необозримо много. Да мы и знаем-то из них не более процента. Даже такую малость невозможно отобразить, поэтому остановимся на наиболее интересных. Здесь, правда, без греко-латинских имен не обойтись, поскольку других у них и нет, но мы, по возможности, ограничимся только родовыми (в палеонтологии все равно не часто бывает, чтобы в роду было больше одного вида). Названия будем писать по-русски (и в скобках — по-латыни), причем имена позвоночных — без латинизированных окончаний (тираннозавр, а не тираннозаврус), а беспозвоночных, как это принято, вместе с латинским окончанием. Увы, принято не вполне грамотно, к тому же какой-нибудь «микроконхус» сразу напоминает о провинциальной семье гоголевских персонажей: «Фемистоклюс, скажи мне, какой лучший город во Франции?» Кстати, долгое время в русских и советских палеонтологических работах никаких «фемистоклюсов» не было и в помине.

Цитата из Николая Васильевича навевает воспоминания о еще одном его персонаже: «…живет в таком-то городе Петр Иванович Добчинский». Замечательно, конечно, что он там живет, но как выглядит, чем занимается? Так что если кто-то появится на этих страницах, то он должен как-то себя проявить, например кого-то укусить или хотя бы попытаться это сделать. Чтобы не получилось, как у некоторых нынешних «популяризаторов», нечто вроде: «Кембрийские приапулиды крайне многочисленны, но не слишком разнообразны — например, китайские *Palaeopriapulites parvus, Protopriapulites haikouensis* и *Paraselkirkia*

jinningensis, якутские *Vladipriapulus malakhovi, Piloscolex platum* и *Wronascolex lubovae*… а также многие-многие другие». Вам это фраза что-нибудь разъясняет? Мне — нет, хотя я лично половину этих червей и описал. (И кстати, многие персонажи в этом бухгалтерском перечне совсем не приапулиды, а два из трех китайских названий даны одному и тому же червю: вот что получается, когда тупо списываешь, не думая.) Обязательно нужны и портреты персонажей, хотя бы наиболее важных из них. Иллюстрации все-таки позволяют представить облик ископаемых организмов намного лучше, чем любые самые дотошные описания.

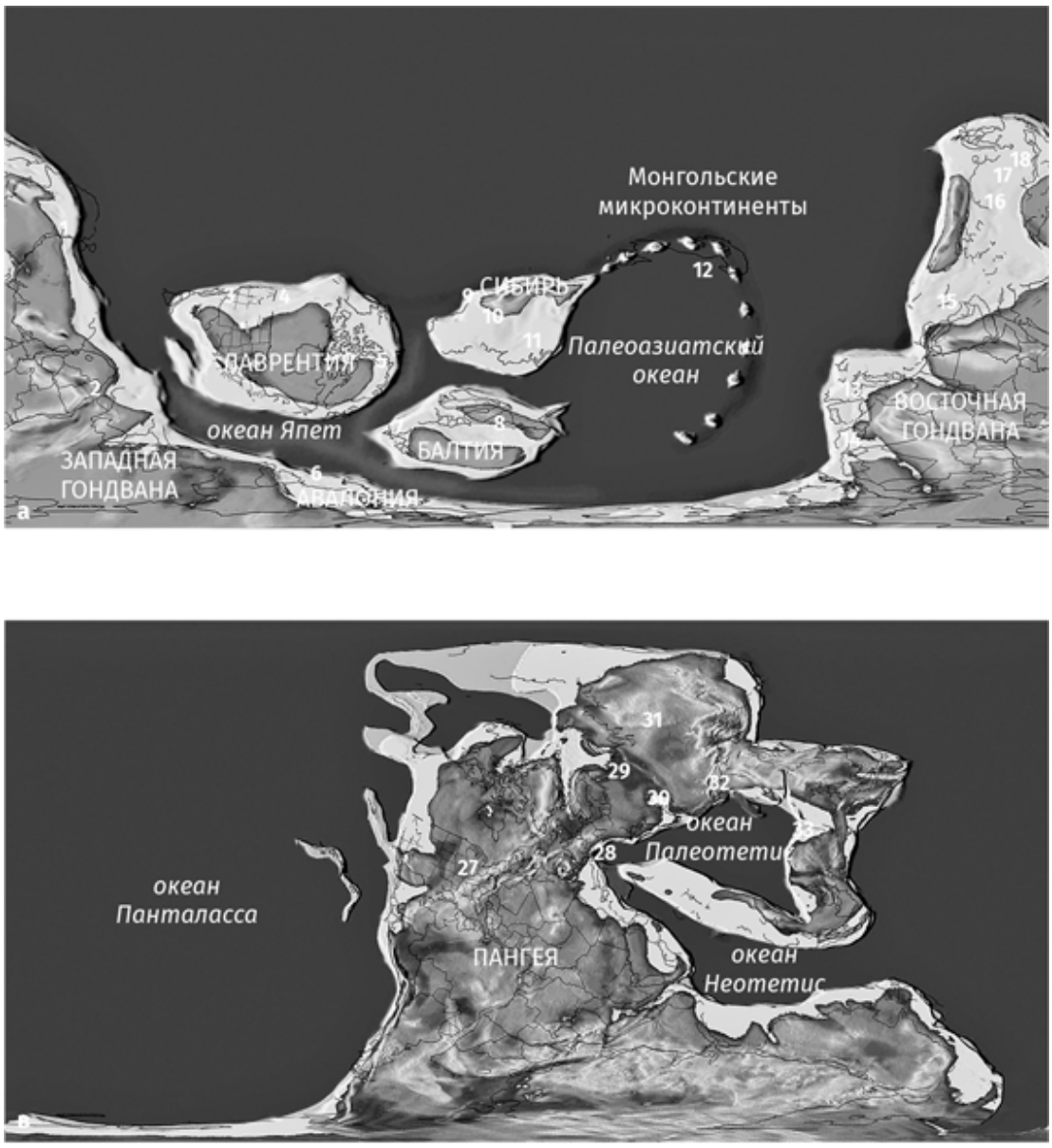
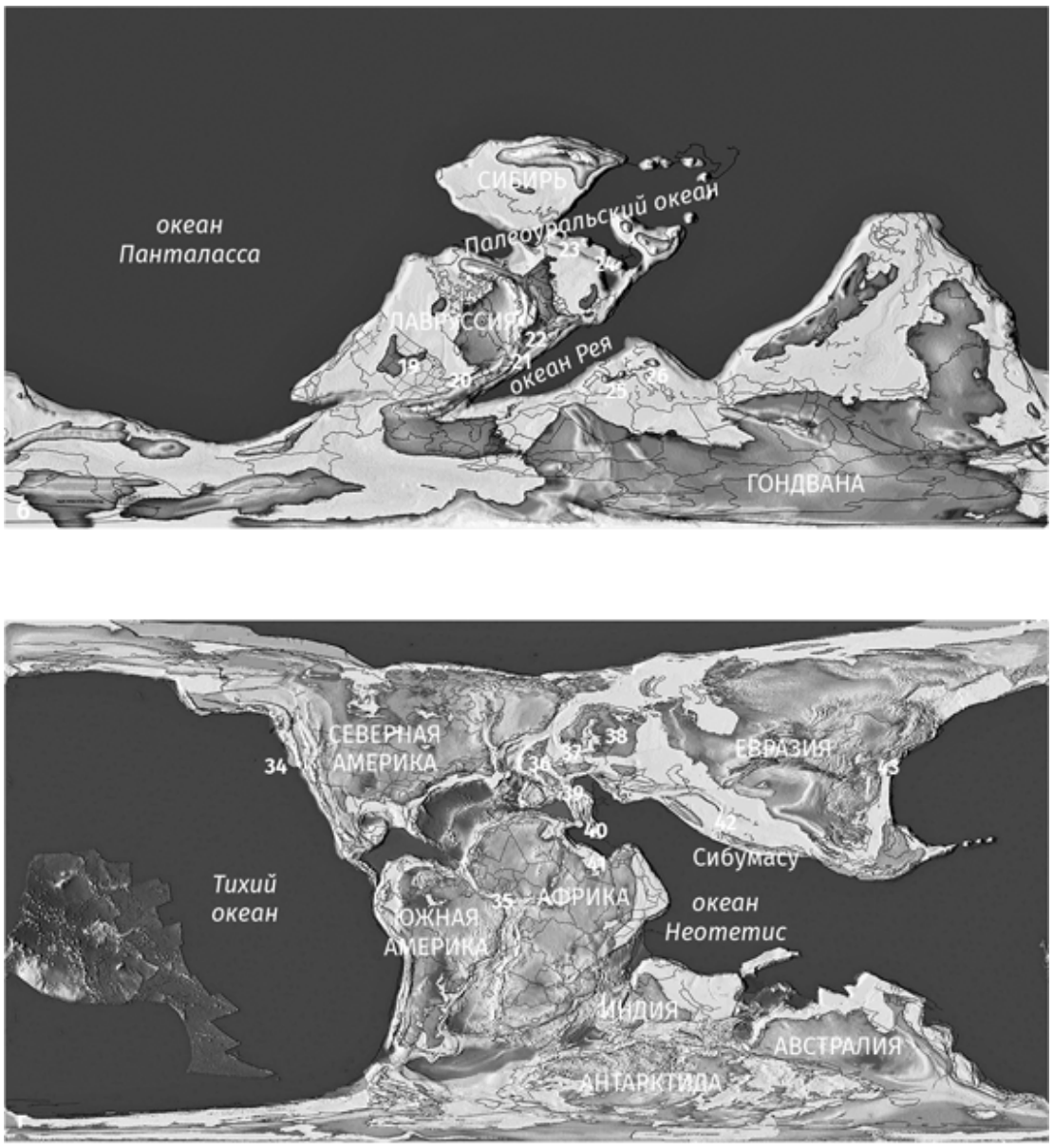


Рис. 0.1. Палеотектонические реконструкции Земли с интервалом 140 млн лет: а) раннекембрийская эпоха; б) среднедевонская эпоха; в) пермско-триасовый рубеж; г) раннемеловая эпоха (Scotese, 2016). Цифрами обозначены наиболее важные местонахождения ископаемых организмов: 1–18 — эдиакарские-кембрийские (1 — Эдиакарские холмы, 2 — Намибия, 3 — Калифорния / Невада / Юта, 4 — сланец Бёрджесс, 5 — Сириус-Пассет, 6 — Вост. Ньюфаундленд / Англия, 7 — Подолия, 8 — Зимний берег Белого моря, 9 — рр. Юдома / Мая, 10 — рр. Алдан / Лена, 11 — р. Анабар, 12 — хр. Хасагт-Хайрхан / хр. Сээр, 13 — Муреро, 14 — хр. Антиатлас, включая Фезуату, 15 — хр. Эльбурс, 16 — пров. Аньхой, 17 — Доушаньтуо, 18 — Чэнцзян);



19–26 — силурийские-девонские (19 — Уокеша / Мичиганский риф, 20 — Гилбоа / сланец Рочестер, 21 — Херефордшир, 22 — Райни, 23 — рифы Полярного Урала, 24 — гидротермы Юж. Урала, 25 — оз. Струд, 26 — сланец Хунсрюк); 27–33 — каменноугольные-триасовые (27 — Мэзон-Крик, 28 — сланец Оснабрюк, 29 — р. Мал. Сев. Двина, 30 — Юж. Приуралье, 31 — р. Ниж. Тунгуска, 32 — село Мадыген, Туркестанский хр., 33 — рифы Хоучан); 34–43 — юрские-палеогеновые (34 — Западно-Канадский губковый риф, 35 — Крато, 36 — Лайм-Риджис, 37 — Хольцмаден / Зольнхофен, 38 — Балтийская янтарная провинция, 39 — Ла-Вульт-сюр-Рон, 40 — Монте-Болька, 41 — пустыня Вади-эль-Хитан; 42 — бирмит Мьянмы; 43 — Яньляо / Чжэхоль)

Без временны́х геохронологических подразделений тоже не обойтись, но международных названий геохронологических эр, периодов и иногда эпох для изложения событий совершенно достаточно. Да и эпохи вполне приемлемо разделять на раннюю-среднюю-позднюю. Обойдемся без современных «изысков» вроде терреновской или лопинской эпох, которые никому не нужны, в первую очередь — практикующим геологам и палеонтологам. (И в этих дисциплинах есть своя бюрократия, в том числе международная, творящая дело, необходимое исключительно для оправдания собственного существования.) Все важные временны́е подразделения вместе с датами приведены в таблице.

Палеогеографию тоже исключить трудно. Ведь когда читаешь, что кто-то жил 600 млн лет назад в Сибири, представляешь в первую очередь таежно-тундряную северо-восточную часть Азии, а отнюдь не изолированный тропический континент. Четыре сводные карты помогут разобраться, о каких конкретно землях (а по большей части — морях) идет речь: достаточно соотнести дату, указанную в тексте, с нужным временны́м срезом. На те же карты вынесены важнейшие местонахождения ископаемых: эдиакарские Зимний берег Белого моря и Нама; кембрийские Чэнцзян, Сириус-Пассет и сланец Бёрджесс; силурийский Херефордшир; девонские Райни и Хунсрюк; юрские Хольцмаден и Зольнхофен и некоторые другие. Это подлинные палеонтологические сокровищницы, откуда постоянно извлекаются на свет все новые и новые необычные существа, продолжающие переворачивать наши представления о прежних мирах (рис. 0.1).

Конечно, нельзя не сказать несколько слов о предшественниках животных, которым посвящены несколько глав второй части этой книги, и о предшественниках современных палеонтологов, которым посвящена первая часть. Ну и немножко — о том, как, с чем и над чем работают

палеонтологи в наши дни. Ведь в новом тысячелетии эта наука пережила бурную революцию и занимается исследованием таких тонких материй, как, скажем, строение мозга у животных, которым более полумиллиарда лет, или расцветка мезозойских насекомых и динозавров, о чем всего лет 15 назад никто из нас и не мечтал.

А самое важное — палеонтологи продолжают работать в экспедициях, где и проходит важнейший этап исследований. Остальное — только приведение мыслей в порядок, поэтому набирать и складывать в коробочки образцы далеко не всегда требуется. Без экспедиций — никуда, и в этой книге — тоже.

Итак, почти дословно цитируя создателей сериала «Фарго»: «Это реальная история. События, о которых рассказывается <в книге, произошли на Земле в 2 500 000 000 г. до н.э. и буквально вчера. И поскольку выжившие ни о чем не просили, имена персонажей не были изменены (да и вообще мы им эти имена и придумали).> Из уважения к погибшим все показано так, как было на самом деле».

Благодарности

Автор выражает глубокую признательность палеонтологам и биологам, не поленившимся, несмотря на неимоверную занятость, прочитать главы по своей специальности и найти в них вопиющие ляпы и сумбур в мыслях, требующие незамедлительного устранения: Кириллу Еськову и Дмитрию Щербакову (Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН; ПИН РАН); Дмитрию Иванову (Зоологический музей МГУ им. М. В. Ломоносова), Юлии Краус и Александру Маркову (кафедра биологической эволюции МГУ); Андрею Лаврову, Надежде Римской-Корсаковой, Александре Савченко (кафедра

зоологии беспозвоночных МГУ) и Екатерине Чурсановой (кафедра клеточной биологии и гистологии МГУ).

Огромную благодарность хочется высказать коллегам, согласившимся поделиться прекрасными фотографиями своих бесценных палеонтологических находок: Николаю Бобкову, Елене Лыковой, Константину Наговицину и Николаю Сенникову (Институт нефтяной геологии и геофизики им. А. А. Трофимука Сибирского отделения РАН; ИНГГ СО РАН); Ольге Боголеповой и Александру Губанову (Uppsala universitet; PMU); Кириллу Еськову, Андрею Иванцову, Дмитрию Щербакову (ПИН РАН); Антону Колесникову (Геологический институт РАН); Алексею Котову (Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН); Артему Кучинскому (Naturhistoriska riksmuseet, Stockholm; NRM); Елене Синеок (Краснодар); Александру Федорову (Сибирский научно-исследовательский институт геологии, геофизики и минерального сырья, Новосибирск; СНИГГиМС); Наталье Шишлиной (Государственный исторический музей; ГИМ); Яне Шуруповой (кафедра биологической эволюции МГУ), Маояню Жу, Цуй Люо, Иню Цзончжуню, Фанченю Чжао (Нанкинский институт геологии и палеонтологии, Китайская академия наук; НИГПАН); Шухаю Сяо (Virginia Tech, Blacksburg); Тяньцзиньскому институту геологии и минеральных ресурсов Геологической службы Китая (ТИГиМС); Университету Юньнани; Geological Survey of Canada (Ottawa; GSC); København s Universitet (MGUH); National Museum of Wales (NMW); Royal Ontario Museum (Toronto; ROM); Royal Tyrrell Museum of Palaeontology (Drumheller, Alberta; TMP); South Australian Museum (Adelaide; SAMP); Stadtgeschichtliches Museum (Leipzig); United States National Museum of Natural History (Smithsonian Institution; USNM); Laetitia Adler (University College Dublin); Heda Agić & John Peel (PMU); Stefan Bengtson & Christian Skovsted (NRM); Nicholas Butterfield, Simon Conway Morris & Emily Mitchell (Department of Earth Sciences, University of Cambridge); Phoebe Cohen (Williams College,

Massachusetts); Mats Eriksson (Lunds universitet; LO); Andrew Gale (University of Portsmouth); José Antonio Gámez Vintaned & Eladio Liñán (Universidad de Zaragoza; MPZ); Russell Garwood (University of Manchester); Dale Guthrie (University of Alaska, Fairbanks); Michael Habib & Justin Hall (University of Southern California, Los Angeles; USC); Matúš Hyžný (Univerzita Komenského v Bratislave; NHMW); James Lamsdell (West Virginia University, Morgantown); Michael Lee (Flinders University, Adelaide); Corentin Loron (Liège Université; LU); Gerard Lucena (Museu de Ciències Naturals de Barcelona; MCNB); George Poinar, Jr. (Oregon State University); Susannah Porter (Harvard University); Iñaki Ruiz-Trillo (CSIC-Universitat Pompeu Fabra, Barcelona); Rolf Schmidt (Museum Victoria, Melbourne); Brigitte Schoenemann (Universität zu Köln); Consuelo Sendino (Natural History Museum, London; NHM); Derek Siveter (University Museum of Natural History, Oxford; OUMNH); Nicholas Strausfeld (University of Arizona, Tucson); Roger Thomas (Franklin & Marshall College, Pennsylvania); Jean Vacelet (Aix-Marseille Université); Patricia Vickers-Rich (Monash University, Melbourne); Samuel Zamora (Instituto Geológico y Minero de España, Zaragoza).

Большое спасибо художникам, которые рискнули заняться столь неблагодарным и необычным делом, как научная реконструкция давно несуществующих беспозвоночных животных: Всеволоду Абрамову, Андрею Атучину, Татьяне Герасимовой, Алине Коноваленко и Джону Сиббику.

ГЕОХРОНОЛОГИЧЕСКАЯ ШКАЛА: ЭОНЫ И ЭРЫ

ЭОН	ЭРА	ПЕРИОД	начало (млн лет)
фанерозойский	кайнозойская		66,0
	мезозойская		251,9
	палеозойская		541–538
протерозойский	неопротерозойская	эдиакарский	635
		криогеновый	720
		тонский	1000
	мезопротерозойская	стенский	1200
		эктазский	1400
		калиммский	1600
	палеопротерозойская	статерский	1800
		орозирский	2050
		ряский	2300
		сидерский	2500
архейский			4000

ГЕОХРОНОЛОГИЧЕСКАЯ ШКАЛА: ПЕРИОДЫ И ЭПОХИ

ЭРА	ПЕРИОД	ЭПОХА	начало (млн лет)
кайнозойская	четвертичный	голоценовая	0,0117
		плейстоценовая	2,58
	неогеновый	плиоценовая	5,33
		миоценовая	23,0
	палеогеновый	олигоценовая	33,9
		эоценовая	56,0
		палеоценовая	66,0
мезозойская	меловой	поздняя	100,5
		ранняя	145
	юрский	поздняя	163,5
		средняя	174,1
		ранняя	201,3
	триасовый	поздняя	237
		средняя	247,2
		ранняя	251,9
палеозойская	пермский	поздняя	259,5
		средняя	273,0
		ранняя	298,9
	каменноугольный	поздняя	307,0
		средняя	323,2
		ранняя	358,9
	девонский	поздняя	382,7
		средняя	393,3
		ранняя	419,2
	силурийский	поздняя	427,4
		ранняя	443,8
	ордовикский	поздняя	458,4
		средняя	470,0
		ранняя	485,4
	кембрийский	поздняя	497
		средняя	509
		ранняя	541–538

Часть I

Краткая история палеонтологии



Рис. 1.1. Наскальное изображение бизона (натурная копия); Альтамира, Кантабрия, Испания

Глава 1
Глубокое искусство троглодитов

Из-под входа в пещеру вытекала прозрачная речка Сан-Михель и по сглаженным плитам, похожим на ступени, устремлялась в Бискайский залив, омывающий астурийский городок с веселым именем Рибадеселья. Экскурсовод отпер три массивных замка, навалившись всем телом, открыл железную дверь и, скептически оглядев десяток туристов, пригласил всех проследовать за ним. Больше посетителей за раз запускать не полагалось, притом что в день, да и то далеко не в каждый, проводилось всего три-четыре экскурсии, и только с июля по сентябрь. В Алмазный фонд попасть проще! Впрочем, сокровища за железной дверью скрывались более редкие, чем в пресловутом Алмазном фонде, хотя это и не была пещера Али-Бабы. Называлась она Тито Бустильо — в честь спелеолога, открывшего ее в 1968 г. и вскоре погибшего в горах.

Скептический взгляд экскурсовода относился к легкомысленным одежкам визитеров — шортикам, маечкам и шлепанцам на босу ногу. Пять минут спустя всех начало заметно трясти (как-никак +18 °C вместо уличных 30 с лишним), а шлепанцы пришлось взять в руки, поскольку они разъезжались по сырой глине и слетали с ног в темноту.

Через четверть часа ходьбы к истокам речки мы попали в зал, где при свете диодного фонарика увидели на стенах, сводах и сталактитах удивительные вещи. Здесь были полосатые, похожие на зебр лошадки с короткой гривой и ослиными хвостиками;

стада быков (туров или бизонов), вписанных в рельеф пещеры так, что они, как живые, поигрывали мощной мускулатурой; пара человечков, пляшущих по разные стороны одного и того же сталактита. И еще нечто похожее на дерево, от которого остались лишь округлые плоды с продольными ложбинками, свободно парящие на своде. Так, наверное, могло бы выглядеть дерево познания. Экскурсовод же просто назвал все это гипертрофированными вагинами…

Выставке, где залы с живописью и гравюрами в канонах реализма сменяются гротами, расписанными в жанре абстракции, а все произведения выдержаны в единой красновато-сиренево-черной гамме (окись железа, окись марганца, сажа), 12 000–20 000 лет. Это один из памятников позднепалеолитического искусства — искусства троглодитов.

Выражение «троглодит», или «пещерный человек», введенное в обиход создателем системы природы Карлом Линнеем в 1758 г., до сих пор воспринимается большинством вполне по-линнеевски, как обозначение чего-то очень волосатого и нечленораздельно мычащего. Неудивительно, что в 1879 г., когда натуралист Марселино Санс де Саутуола и его восьмилетняя дочь Мария обнаружили знаменитую ныне наскальную живопись в кантабрийской пещере Альтамира, в древность рисунков не поверили даже опытные археологи (рис. 1.1). Лишь через 14 лет после кончины первооткрывателя один из его гонителей, Эмиль Картальяк, президент Археологического общества Южной Франции, принес публичные извинения в статье «Пещера Альтамира, Испания. Покаяние скептика», опубликованной в журнале *L'Anthropologie*. Впоследствии именно Картальяк стал одним из ведущих исследователей наскальной живописи.

Более ранние упоминания пещерного искусства — а о нем писали Мигель де Сервантес в «Дон Кихоте» (1615) и Лопе де Вега в «Ротозеях герцога Альбы» (1633) — просто обходили вниманием: мол, писатели-фантазеры, что с них возьмешь?

Самое первое известное рассуждение о необычном роде искусства тоже оставил поэт — Франсуа де Бельфоре. В своей «Космографии» (1575) он поведал о ныне знаменитом гроте Руффиньяк во французском департаменте Дордонь: «Недалеко от города Миромо можно увидеть пещеру, которую местные жители называют Лё Пузо (ударение на первом слоге). Вошедшего в нее встречают чудеса: в пяти или шести лье под землей располагаются красивые залы и комнаты, украшенные резными камнями, алтарями и росписями, во многих местах которых узнаются контуры зверей всяческого вида…»[1] Разумеется, о том, что это могли быть рисунки доисторических людей, никто тогда не думал, а само сочинение де Бельфоре, вскоре переведенное на английский язык, именно английские археологи вплоть до конца прошлого века считали подделкой. (Возможно, им просто претила мысль, что Уильям Шекспир позаимствовал у гасконца сюжет «Гамлета»?)

К настоящему времени открыто свыше 300 пещер с наскальными «полотнами», в основном на севере Испании и юге Франции. Однако не стоит думать, что творческая жилка билась исключительно у людей каменного века с европейского юго-запада. Шедевры наскального искусства были обнаружены и на противоположном краю континента — на Южном Урале в пещерах Шульган-Таш (Каповой), Игнатиевской и Колокольной. Есть надежда, что «картинные галереи» со временем найдут и в других местах Урала.

Пещерная живопись, вероятно, возникла более полумиллиона лет назад, но достигла своего расцвета к концу каменного века — в позднем палеолите (33 000–10 000 лет назад) и принадлежит «кисти» человека разумного. Интересно, что от Кантабрийских до Уральских гор все позднепалеолитические рисунки можно приписать одной «художественной школе». Удивительно похожи не только сюжеты и изображения конкретных животных — мамонтов, волосатых носорогов, бизонов, лошадей, оленей — и

гипертрофированные изображения половых органов (в конце концов, они должны напоминать свои прообразы), но и абстракции — исчерченные трапеции, ромбы, решетки. Некоторые шедевры пещерного пуантилизма ныне представляются изображениями созвездий: например, Южный Треугольник и Плеяды — в Ласко (Дордонь), Северная Корона — в Эль-Кастильо (Кантабрия).

Группу биофизика Габора Хорвата из Университета имени Лоранда Этвёша в Будапеште заинтересовал вопрос, насколько хорошо художники позднего палеолита да и других времен умели изображать реальных животных, а конкретно — четвероногих млекопитающих в момент ходьбы?

Биофизики разделили почти 1000 обработанных ими репродукций картин и фотографий скульптур на три группы: доисторическую, или пещерную (39); работы, выполненные до выхода альбомов Эдварда Майбриджа (272); более поздние полотна и статуи (686). Фотограф Майбридж стал временно́й вехой совсем не случайно: именно его в 1880-е гг. всерьез озаботила проблема ходьбы и бега четвероногих. Чтобы доказать, что лошадь при беге никогда не отрывает одновременно все четыре ноги от грунта, он провел скоростную покадровую фотосъемку на бегах в Калифорнии. Затем проделал подобную работу с несколькими другими видами, превратив свое увлечение в профессиональное изучение локомоции животных. Фотоальбомы Майбриджа с тех пор служат наглядными пособиями для художников-анималистов, не обходятся без них в своей работе и специалисты по локомоции.

Для того чтобы сравнить изображения разных эпох в деталях, исследователи составили матрицу, куда внесли все фазы движения лошади — отдельно для передних и отдельно для задних конечностей, причем не только реальные, но и все те, которые могут быть нарисованы. Лошадь была выбрана моделью, поскольку именно ее чаще всего запечатлевают художники и

скульпторы (авторы нашли 829 таких произведений искусства). С точки зрения биомеханики ритмичные изменения точки опоры каждой из конечностей во время полного цикла движения связаны со смещением центра тяжести тела и, следовательно, с силами, которые животное прилагает в каждой точке опоры, чтобы не упасть. Поэтому положение двух задних или двух передних ног относительно друг друга всегда не совпадает по фазе на половину полного цикла, а цикл (за исключением иноходи) осуществляется последовательно: левая задняя — левая передняя — правая задняя — правая передняя. Выяснилось, что художники позднего палеолита ошибались в 46,2% случаев. Эта погрешность не превышает даже ту, которая существует в учебниках по анатомии и на музейных реконструкциях, включая рисунки и чучела (46,6%). А вот 83,5% художников и скульпторов исторической эпохи, в том числе самые дотошные исследователи природы, к примеру Леонардо да Винчи, изображали походку животных неверно. Можно сказать, что классики если и запечатлевали лошадь правильно, то по чистой случайности. Ваятели грешили неточностями несколько реже живописцев, но только потому, что при некоторых положениях конечностей статуи просто не держались бы на ногах. Лишь с выходом в свет капитальных трудов Майбриджа количество ошибок сократилось до 57,9%. Впрочем, троглодитов превзойти все равно не удалось. И ведь вряд ли они рисовали в глубинах пещеры с натуры — только по памяти!

Долгое время считалось, что в пещерном мраке творили одержимые одиночки, нетвердой рукой, еще плохо умевшей удерживать «кисть», наносившие грубые контуры, по несколько раз обводя одно и то же изображение, пока не получится похоже. И все это лишь для того, чтобы обрести магическую милость «богов охоты». Так, во всяком случае, считал один из признанных исследователей живописи каменного века аббат Анри Брёйль, который досконально изучил одну из самых известных пещер —

Ласко. Он же предположил, что первобытное искусство преодолело долгий путь развития от примитивного хаоса линий до высокого творчества Альтамиры и Ласко.

Конечно, в самих пещерах «пещерные» люди не жили — слишком сыро и холодно даже жарким летом (как в Тито Бустильо). Были ли эти места столь же труднодоступны, как сейчас, сказать сложно: топография пещер меняется стремительно. Не стоит забывать, что сегодня мы легко попадаем внутрь благодаря проделанным для удобства туристов проходам. Сами же пещеры, как правило, были открыты спелеологами, всегда готовыми протиснуться в любую щель.

Труд первобытных художников, несомненно, был коллективным: требовалось возвести леса, чтобы расписать своды, выстроить сложную систему освещения, принести издалека минералы и растереть их. В музеях Франции собраны ступки для растирания красок, «палитры» для их смешивания и плошки для хранения. В ряде расписанных пещер найдены многочисленные очаги, пригодные для освещения целого зала, а также более 80 светильников — обычно каменных кругляшей с закопченным углублением в середине, но иногда и фигурно вырезанных ламп с гравировкой. Сажа позволяет достаточно точно установить время использования «осветительных приборов» (от 17 000 до 25 000 лет назад), температуру горения, а в некоторых случаях и природу горючего материала. Опыты показали: такой светильник, наполненный топленым конским жиром, с фитилем из лишайника, будучи в шесть раз слабее свечки, дает достаточно света, чтобы различать цвета. И не коптит! Красный цвет при таком освещении виден лучше других, и, возможно, поэтому в палитре каменного века преобладали окиси железа (охра) и марганца. Охру смешивали с углем, чтобы получить более естественные для окраски животных тона.

«Полотна» создавались на протяжении жизни поколений. Например, знаменитые бизоны Альтамиры «рождались» 15 000

лет, в промежутке между 25 000 и 10 000 лет назад.

Палеоантрополог Андре Леруа-Гуран из Музея человека в Париже 20 лет скрупулезно считал все изображения в 66 испанских и французских пещерах. Позднее его подсчеты уточнили: 1258 лошадей, 779 бизонов, 440 мамонтов, 318 козлов, 268 оленей, 220 туров, 135 ланей, 129 северных оленей, 112 баранов, 120 львов, 87 волосатых носорогов, 52 медведя, 22 большерогих оленя (лося?), а также 23 птицы, 13 рыб, 9 «монстров», 8 тюленей, 6 змей, 3 овцебыка, по 2 зайца, сайгака и белки, по одной кунице и серне. Он же обратил внимание на то, что численное соотношение фигур никак не отражает пищевые предпочтения людей, связанных с той или иной пещерой. Скажем, в Ласко на 355 рисунков лошадей приходится всего одна кость этого копытного, а на единственный рисунок северного оленя — останки 118 особей.

Однако в размещении изображений прослеживаются определенные закономерности: крупные травоядные (бизоны, туры, мамонты и лошади) сосредоточены в центральных залах, мелкие (козлы и бараны) — на периферии, а опасные (львы, медведи и носороги) — при входе. Леруа-Гуран предположил, что изображения зверей наделяли магической силой, но то была не магия охоты, а магия плодородия: большие фигуры отображали женский род, малые — мужской… Правда, непонятно почему. Художники той поры во всех анатомических подробностях умели изображать детородные органы; превращали полупрозрачные сталактиты в трехмерные изображения влюбленных, мягко говоря, пар; вырезали костяные и каменные фигурки женщин, сильно выпячивая или углубляя все достоинства. Скульптура из немецкой пещеры Холе-Фельс особенно показательна: более чем выдающаяся грудь книзу сразу переходит в обширный плодородный треугольник, а голова лишь обозначена. Зачем одновременно повторять взаимоотношения полов в звериных образах? И если мамонты — это женщины, а козлы и бараны —

мужчины, то что делать с «третьим родом» — носорогами и медведями? Вряд ли троглодиты были излишне политкорректны…

Может быть, разные животные представляли образы разных кланов, как на более поздних петроглифах, например в Карелии и на Кольском полуострове? Археолог Жан-Мишель Женест из Университета Бордо провел в Ласко эксперимент: привез в пещеру охотников-собирателей из племени нгариньери с северо-запада Австралии, и те распознали в абстрактных символах знаки кланов и ритуальные места, а в животных — фигуры мифических предков.

Как бы то ни было, изображения животных — это далеко не просто живопись или гравировка. Рисунки обычно объемны, трехмерны. Они нанесены с учетом естественного рельефа поверхности: трещины, сколы, выступы служат важными деталями образа. А многочисленные контуры, повторяющие друг друга в чуть различающихся ракурсах, создают анимационную иллюзию движения животного. При живом огне — свете костров или факелов — все гигантское панно, нередко занимавшее и своды, и стены грота, должно было оживать, обретая четвертое измерение — время. (Подобным приемом много позднее стали пользоваться актеры японского театра Но: резная раскрашенная маска меняет выражение «лица» при живом свете факелов, освещающих сценическое пространство.) Этим же искусство позднего палеолита разительно отличается от последующего, левантийского типа наскальной живописи — действительно плоской и упорядоченной, равноправным героем которой наряду с животными стал человек. «Полотна» рассчитаны на восприятие не с одной определенной точки, а под несколькими углами, что подразумевает постоянное нахождение зрителя в движении. Композиции тесно связаны и с акустикой пещерного зала: они всегда сосредоточены там, где рождается эхо, и звук шагов одного человека обращается топотом большого стада. Наконец, в

наскальных сюжетах практически полностью отсутствуют людские фигуры, хотя все животные поданы с удивительной точностью.

Вероятно, людей не требовалось изображать, поскольку их присутствие подразумевалось: человек был живым элементом пещерной живописи и участником действа, разыгрывавшегося под сводами. Этот спектакль-обряд, в котором все были одновременно и актерами и зрителями, совмещал в себе еще не разделившиеся жанры искусства: живопись-скульптуру, танец и, возможно, ритмичное звукообразование (известны палеолитические музыкальные инструменты, в том числе флейты, сделанные из костей птиц, мамонта, пещерного медведя). Сложные музыкально-танцевальные действа вокруг наскальных гравировок (правда, на открытом пространстве) еще можно увидеть на юге Африки, как часть ритуалов народа сан (бушменов). Причем важная роль в них отводится не только ритмичным хлопкам, притоптываниям или встряхиваниям трещоток, но и эху, многократно отраженному от скальных навесов и своего рода акустических ловушек из вертикально поставленных каменных плит. Ведь эхо — это голос предков.

Следы первобытной нераздельности жанров сохранялись в Древней Греции. Сами названия жанров намекают на их истоки: например, «лирический стих» на греческом означает буквально «хождение рядами под звуки лиры»; «трагедия» — песнь, восхваляющая жертвоприношение козла; «комедия» — шумное шествие с музыкой, пением и плясками; «гимн» — обнажение. Эти названия подсказывают, чем были искусства в понимании людей Античности — сиюминутным танцем, песнопением или ритмизованным рассказом на определенную тему; вся поэзия поется или пляшется. Незаурядный филолог Ольга Михайловна Фрейденберг считала, что именно обряды породили все жанры искусства. Почему бы нет? Вероятно, они же породили и науку.

Соучастие, сотворчество — это игра, в которую талантливый художник способен вовлечь зрителя. Ибо «человеческая культура возникает и разворачивается в игре, как игра» — к такому выводу пришел выдающийся философ XX в. Йохан Хёйзинга. Его книга «Homo ludens» (*лат.* — человек играющий) вышла в 1938 г., накануне Второй мировой войны. А ранее, незадолго до Первой мировой, в 1912-м, в работе «Театр как таковой» режиссер Николай Евреинов писал почти теми же словами: «…из рождения ребенка, из его обучения, из охоты, свадьбы, войны, из суда и наказания, религиозного обряда, наконец, из похорон — почти из всего первобытный человек, так же как и человек позднейшей культуры, устраивает представление чисто театрального характера»[2].

Так что за искусство театра мы должны быть благодарны троглодитам. И отдельно им спасибо от палеонтологов — за детальные портреты зверей ледникового периода. Благодаря этим рисункам мы знаем, что у мамонта был горб, пещерные львы не носили гривы, а лошади были полосатыми, словно зебры, и множество других верно подмеченных деталей, которые служат основой для научных реконструкций (рис. 1.2).

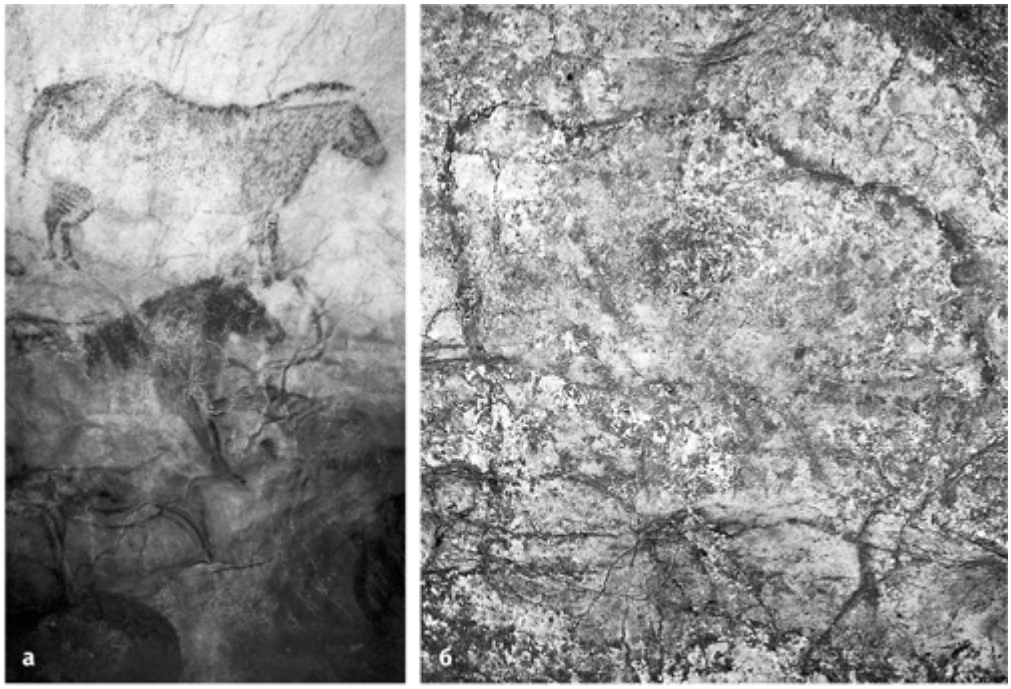


Рис. 1.2. Наскальные рисунки из пещер Астурии, Испания: а) лошади и олени, Тито Бустильо; б) мамонт с «разбитым сердцем», Эль-Пиндаль

Глава 2
Первые палеонтологи

Среди троглодитов уже встречались палеонтологи. Таковыми их можно считать вовсе не потому, что они рисовали ныне вымерших зверей, и современные ученые охотно пользуются их подсказками, реконструируя прошлое. Древние люди собирали настоящие окаменелости. Кстати, не исключено, что и зарисовывали их. В Намибии, например, там, где распространены эдиакарские ископаемые, встречаются наскальные гравировки, очень похожие на эрниетту (*Ernietta*) и птеридиниума (*Pteridinium*). Предположительно, они высечены художниками в VII–IV тыс. до н.э. (рис. 2.1).

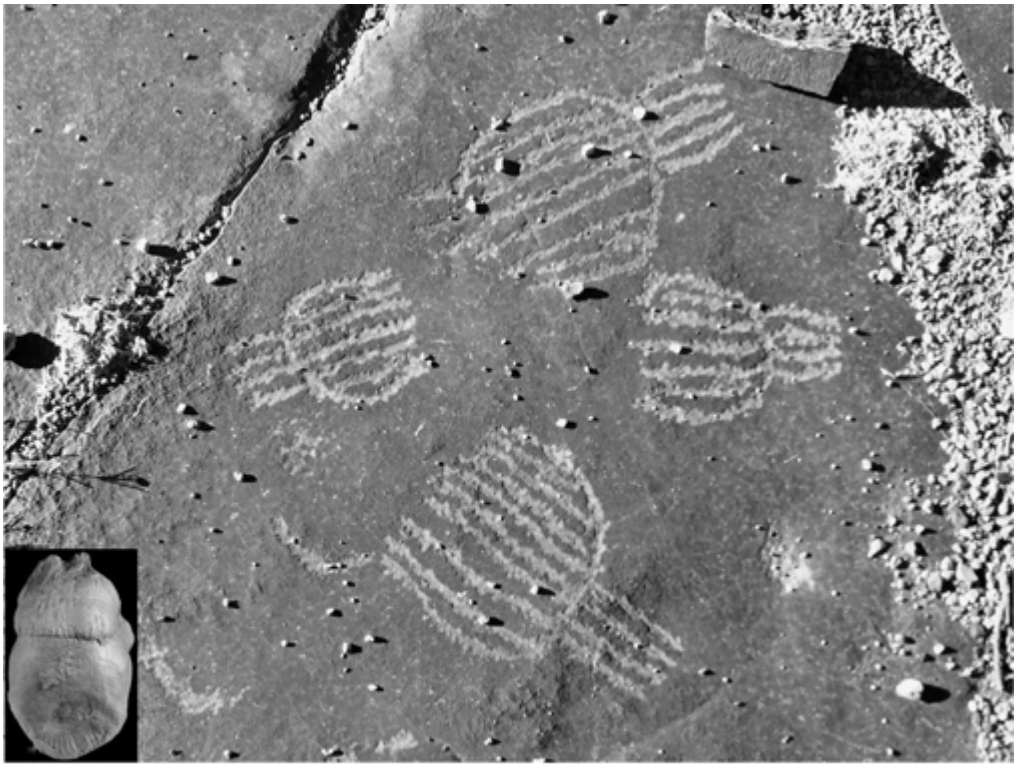


Рис. 2.1. Эдиакарское ископаемое эрниетта (*Ernietta*) и ее наскальные гравировки, сделанные в VII–IV тыс. до н. э.; Намибия (P. Vickers-Rich)

Почти в любом захоронении или на древней стоянке при раскопках находят раковины аммонитов и двустворок, серпулид (живущих в известковых трубочках кольчатых червей) и скафопод (лопатоногих моллюсков), панцири морских ежей. Все это попалось археологам среди палеолитического инвентаря таких знаменитых памятников, как Костёнки, Заозёрье, Сунгирь (Россия) и Дольни-Весьтонице (Чехия). Например, только в Сунгире — знаменитом поселении под Владимиром, которому около 30 000 лет, собрано более 200 кусочков раковин древних устриц (целые тоже есть), в основном рода грифея. Одна из раковин была положена в то самое парное захоронение, где, как считалось, лежат мальчик и девочка, а генетический анализ выявил, что «мальчик и мальчик». Глубокие раковины вполне могли служить черпаками. Или то были погребальные чаши? Другие — в виде осколков с проделанными в них отверстиями, —

наверное, использовали как подвески или бусины. Такие делают и сейчас (рис. 2.2.).

Не менее богаты окаменелостями и неолитические памятники, например Хвалынские могильники V тыс. до н.э., обнаруженные на берегу нынешнего Саратовского водохранилища на Волге. Здесь найдены трубчатые раковины серпулид и скафопод, створки глицимерисов и корбикол. Трубочки нанизывали на шерстяные нити — дырки-то в них уже были от природы — получались бусы (рис. 2.3).

Ребристые створки, вероятно, служили штампами для нанесения орнамента на глиняные горшки — такая посуда характерна для многих археологических памятников. Все эти моллюски и черви — обитатели морей и солоноватых водоемов — во времена хвалынцев жили в сотнях и тысячах километрах от Среднего Поволжья, зато раковины некоторых вымерших видов можно было отыскать в обрывах Волги и соседних балках. Они происходят из неогеновых отложений. Некоторые ископаемые раковины, похоже, приносили из отдаленных мест — с Кавказа, Карпат, из Закавказья и Средней Азии. Эти предметы ценили, раз они попадали на Среднюю Волгу сложными и долгими торговыми или миграционными путями.

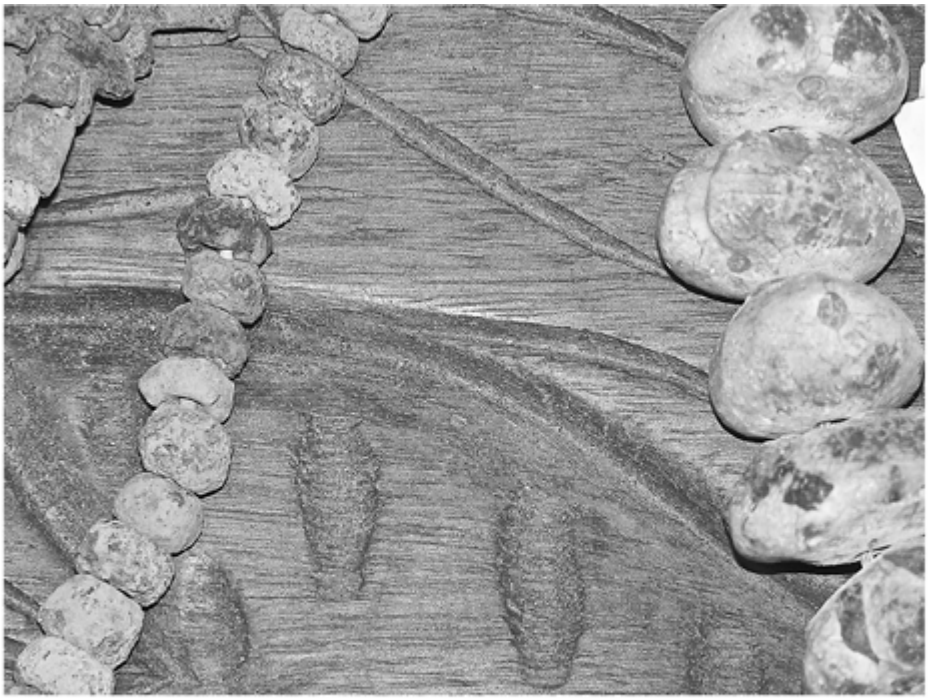


Рис. 2.2. Современные ожерелья из ископаемых панцирей морских ежей, сделанные в Западной Африке

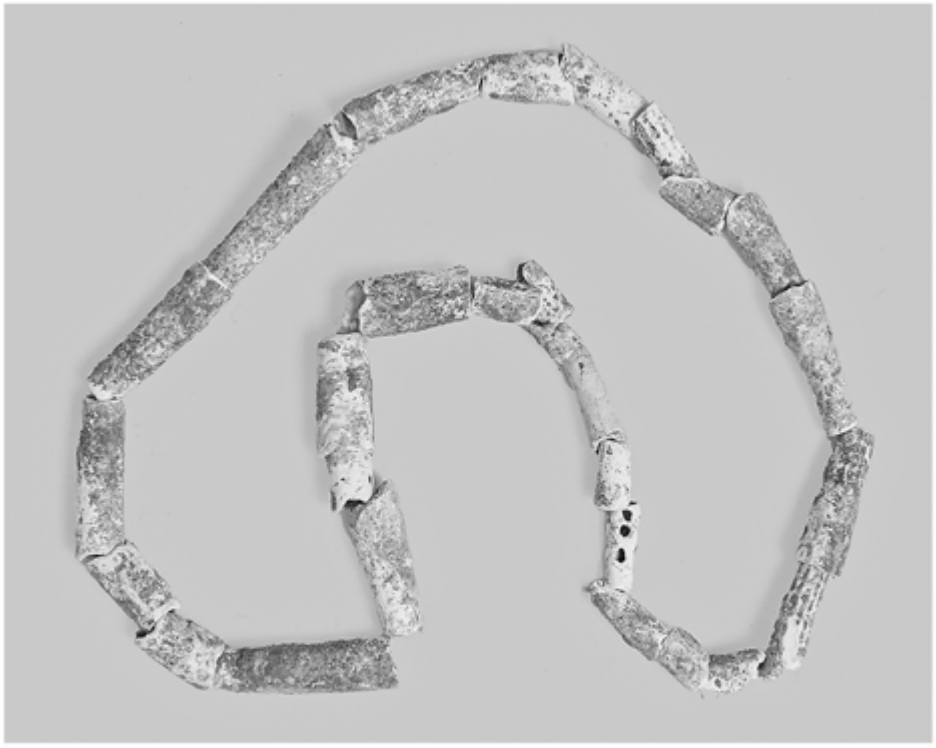


Рис. 2.3. Низка костяных цилиндрических пронизок (ископаемые раковины скафопод); V тыс. до н. э.; Хвалынские могильники, Саратовская обл. (ГИМ 107009/200 Оп.А 2087/200; © Исторический музей)

Понимали ли люди каменного века, что держат в руках ракушки, а не просто фигурную гальку? Скорее да, чем нет: их часто использовали вместе с современными раковинами и вместо них. Догадывались ли об их древней природе? Скорее нет, чем… А впрочем, кто знает?

Письменных памятников той поры, к сожалению, не осталось. Лишь люди бронзового и железного веков записали, что они думали об окаменелостях. Хотя о многих деталях можно только догадываться. Скажем, в английском Бедфордшире найдено погребение бронзового века, где юная женщина, свернувшись калачиком, прижимает к себе ребенка, и оба скелета окружены выкладкой из полутора сотен ископаемых морских ежей (рис. 2.4). Возможно, круглые панцири со звездчатым орнаментом были важным символом. Вот только чего?

Жители Средиземноморья — колыбели европейской цивилизации, находившие мезозойские и кайнозойские кости в обрывах и карьерах, понимали, с чем именно имели дело. Любой скотовод сказал бы, что таз или бедренная кость мамонта или вымершего носорога — это именно таз или бедренная кость, хотя и очень большая.

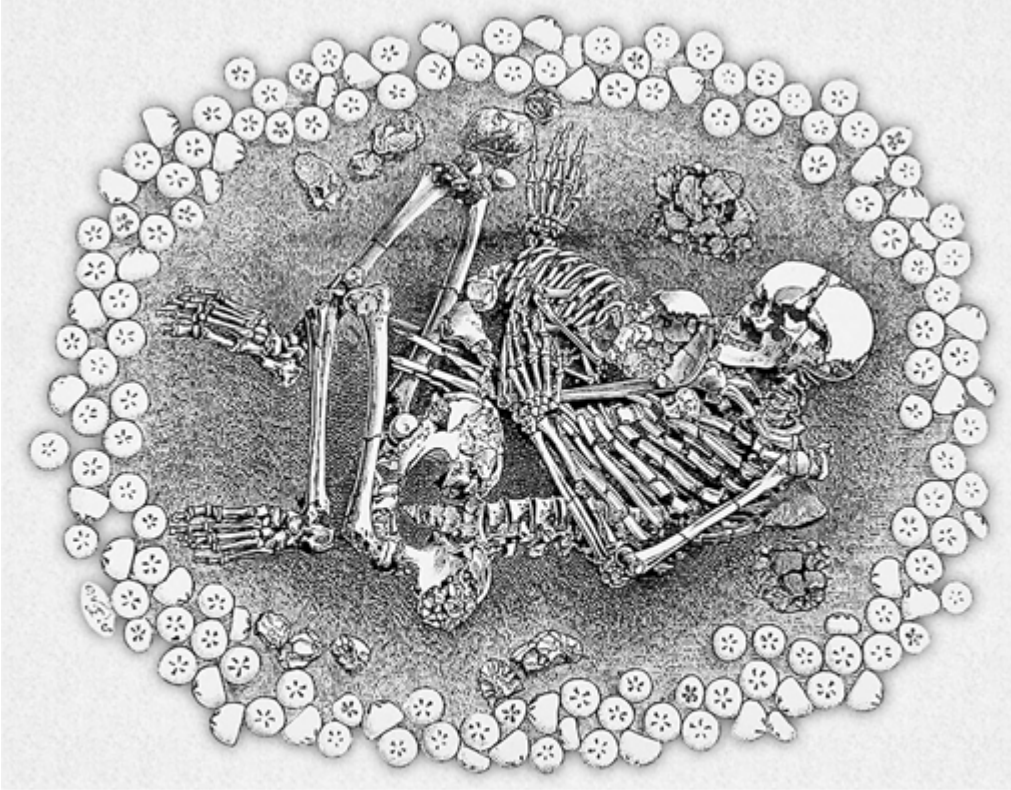


Рис. 2.4. Захоронение молодой женщины с ребенком, выложенное панцирями ископаемых морских ежей (*Micraster* и *Echinocorys*); бронзовый век; Бедфордшир, Англия (Smith, 1894)

Павсаний, известный греческий путешественник и писатель II в., сохранил для нас множество подобных фактов. Скажем, историю рыбака Дамармена, который закинул сеть у берегов острова Эвбея и выудил… Нет, не золотую рыбку, а гигантскую лопатку, т.е. лопатку гиганта. Дальше включилась логика: имеется лопатка — одна, гигант с одной лопаткой — тоже один. Это же Пелопс, правнук Зевса! Тот самый сын царя Тантала, в честь которого назван Пелопоннес. (Сам Тантал претерпел одноименные муки — а не надо было сына своего на обед богам готовить. Проголодавшаяся Деметра успела съесть плечо юного героя, вот и остался он с одной лопаткой.) И лопатку, обретенную рыбаком, с почестями отправили вокруг всего Пелопоннеса в Олимпию, где ей и положено было быть — ведь Пелопс и Олимпийские игры учредил. Почему лопатка гиганта вдруг

оказалась у берегов Эвбеи? Павсаний считает, что реликвию в далекие, даже для него, времена Троянской войны доставили к Трое, чтобы ее магическая сила помогла разрушить непреступные стены. На обратном пути корабль затонул у эвбейских скал. В еще одном рассказе Павсаний упоминает кости Идаса и других героев из древних храмов Мессении (на юге Пелопоннеса). Эти кости долгое время там и оставались, пока при раскопках акрополя VII в. до н.э. до них не добрались археологи и не увидели, например, головку бедренной кости крупного носорога.

Через 200 лет после Павсания на основании свидетельств о древних костях Блаженный Аврелий Августин в трактате «О граде Божием» даже развил теорию «о долголетии людей и о более обширных размерах человеческого тела до потопа»: «Я видел сам, и притом не один, а в сопровождении нескольких лиц, на Утическом побережье (Тунис. — *Прим. авт.*) коренной зуб человека такой величины, что если бы он был разделен на части, соответствующие нашим зубам, то из него можно было бы сделать сотню зубов. Думаю, однако же, что это был зуб какого-нибудь гиганта. Ибо, кроме того, что у всех тогда тела были гораздо больше наших, гиганты при этом далеко превосходили всех остальных»[3].

На то Аврелий Августин и блаженный — ему простительно считать доисторических зверей людьми. Но загадочные кости ставили в тупик и «весьма ученых» мужей. Геродот, писавший свою «Историю» около 430 г. до н.э., сообщал: «Есть в Аравии местность, расположенная примерно около города Буто. Туда я ездил, чтобы разузнать о крылатых змеях. Прибыв на место, я увидел кости и хребты в несметном количестве. Целые кучи [змеиных] хребтов лежали там — большие, поменьше и совсем маленькие; их было очень много… Существует сказание, что с наступлением весны крылатые змеи летят из Аравии в Египет. Ибисы же летят им навстречу до этой теснины и, не пропуская

змей, умерщвляют их. Поэтому-то, по словам арабов, египтяне воздают такие великие почести ибису»[4].

Благодаря географической привязке можно догадаться, что речь идет о месте, называемом ныне Вади-эль-Хитан, или Долина китов (во времена Геродота эта часть Египта тоже называлась Аравией), где в эоценовых морских отложениях залегают целые скелеты древних китов — многометровые и «совсем маленькие» хребты, с малозаметными ножками и длиннющими зубастыми черепами (рис. 2.5). Чем не змеи?

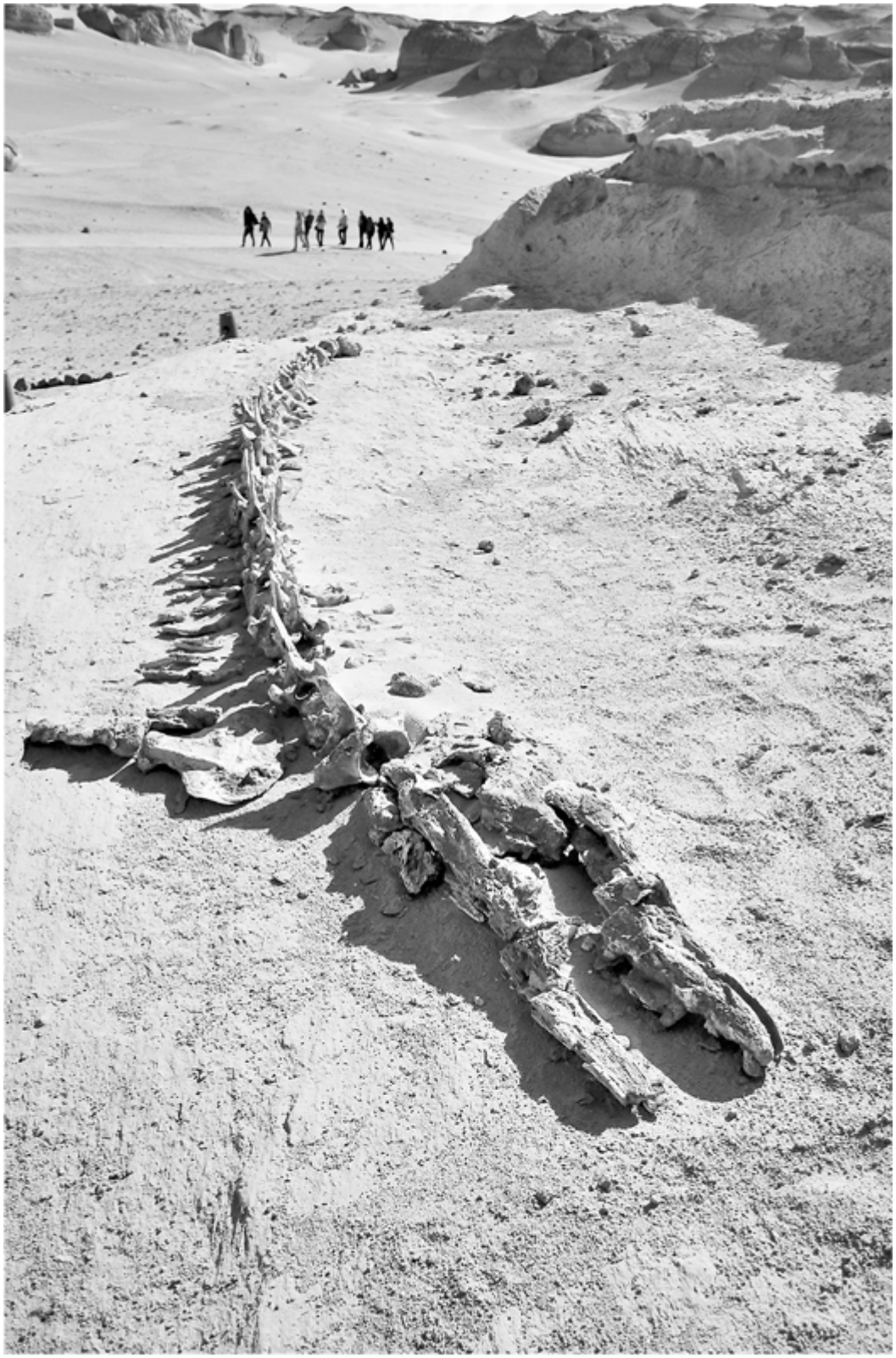


Рис. 2.5. Скелет эоценового кита дорудона (*Dorudon atrox*); Вади-эль-Хитан, Египет (commons.wikimedia.org)

Некоторые палеонтологи полагают, что за персонажами многих мифов и героями произведений древнегреческих классиков можно разглядеть древние кости. Так, первый палеобиолог (он же автор этого термина), Отенио Абель из Венского университета, в 1914 г. написал увесистый фолиант, где предположил, что остатки плейстоценовых карликовых слонов, обитавших на средиземноморских островах, могли подсказать людям Античности сюжет мифа о циклопах. У слоников из-за уменьшения черепа ноздри слились в единое овальное отверстие посреди «лба», а сами черепа приобрели почти человеческую округлость — чем не одноглазый Полифем? (Циклопия может проявиться у человеческого эмбриона, но подобное отклонение несовместимо с жизнью.)

Наша современница Эдриенн Мэйор из Стэнфордского университета нашла ископаемые прообразы грифона — это небольшие рогатые динозавры пситтакозавр (*Psittacosaurus*) и протоцератопс (*Protoceratops*). Их костями изобилуют меловые отложения Монголии и Кемеровской области. Значит, по мнению американской исследовательницы, горбоносые черепа могли видеть и скифы, кочевавшие здесь в VI–V вв. до н.э. Слухи о странных существах с клювом орла и лапами льва дошли от сибирских кочевников до их сородичей, обживших Северное Причерноморье, от тех попали в местные греческие полисы. А греческие ювелиры и художники воплотили мифические образы в золотых нашейных гривнах и агатовых камеях, росписи керамических сосудов и мраморных изваяниях. Впрочем, это не первая и не самая интересная небыль о грифонах за прошедшие два с половиной тысячелетия. Конечно, родственники протоцератопсов и крыльями обзавелись, но сами-то эти ящеры окрыленностью не отличались (рис. 2.6). Правда, перья на хвосте отрастили.

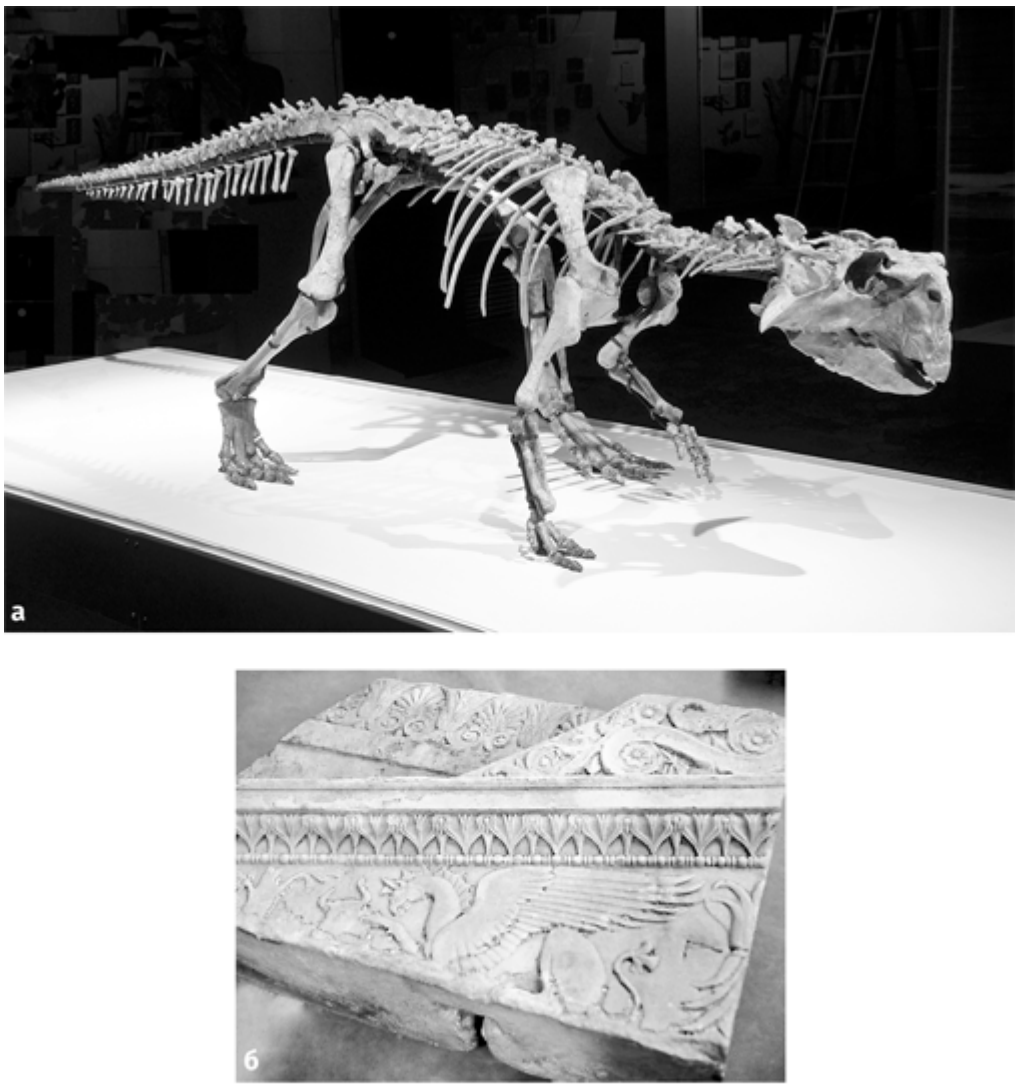


Рис. 2.6. Динозавры и грифоны: а) скелет раннемелового (125–100 млн лет) динозавра пситтакозавра (*Psittacosaurus sibiricus*) из Кемеровской обл. (ПИН РАН); б) фрагмент мраморного рельефа с изображением грифона в столице Боспорского царства Фанагории, IV в. до н. э.; Институт археологии РАН (Е. Синеок)

Не все античные ученые (и их современные последователи) увлекались только мифами. Геродот одним из первых, хотя и кратко, но весьма верно описал геологическую историю Египта, обратив внимание на древние морские раковинки (скорее всего, обычные здесь нуммулиты): «…именно заливом, как мне думается, был когда-то и Египет: он [залив] простирался от Северного моря к Эфиопии, тогда как Аравийский… тянулся от Южного моря к Сирии. Оба залива почти соприкасались друг с

другом своими вершинами, если бы они не расходились, отделенные только узким пространством земли. Если бы Нил вздумал переменить свое течение и направиться в этот Аравийский залив, то что помешало бы реке занести его илом за 20 000 лет? Я же думаю, что для этого нужно всего лишь 10 000 лет… Я вижу ведь, что египетское побережье выдается в море дальше соседних областей. Затем в горах находят раковины, и из почвы выступает соленая вода, которая разрушает даже пирамиды»[5].

Теофраст на рубеже IV–III вв. до н.э. заметил, что дерево и кость могут окаменеть, а Плиний Старший в I в. н.э. — что янтарь образуется из живицы, вытекающей из хвойных деревьев, и отвердевает под воздействием холода, жара или морских волн. Римский поэт Марциал тогда же обратил внимание на пчелу, муравья и змею, заключенных в янтаре. Вот одна из его эпиграмм янтарного цикла — «De vipera electro inclusa»[6]:

> Когда змейка ползла по плачущим ветвям Гелиад,
> Янтарная капля стекла на пойманного ею зверька:
> Пока изумляется он, что охвачен липкой влагой,
> Внезапно застыл, скованный в сгустке.
> О, Клеопатра, не гордись царственной усыпальницей,
> Если змейка покоится в роскошной гробнице.

И ведь все очень точно: Гелиады — дочери Гелиоса, обращенные деревьями и источающие живицу, в которую влипает бедное животное, застывшее потом в янтарной капле. Эпиграмма, кстати, с двойным смыслом: ведь в веках будет пребывать не царица, а существо, которое ее сразило, согласно всем известному в то время преданию.

Обиходное для Марциала слово «инклюза» (*лат*. inclusa — включение) стало теперь научным термином. (Вообще янтарь —

это «собирательный образ» твердых ископаемых смол, таких как сукцинит из Прибалтики, бирмит из Мьянмы и других, различающихся физическими и химическими свойствами.)

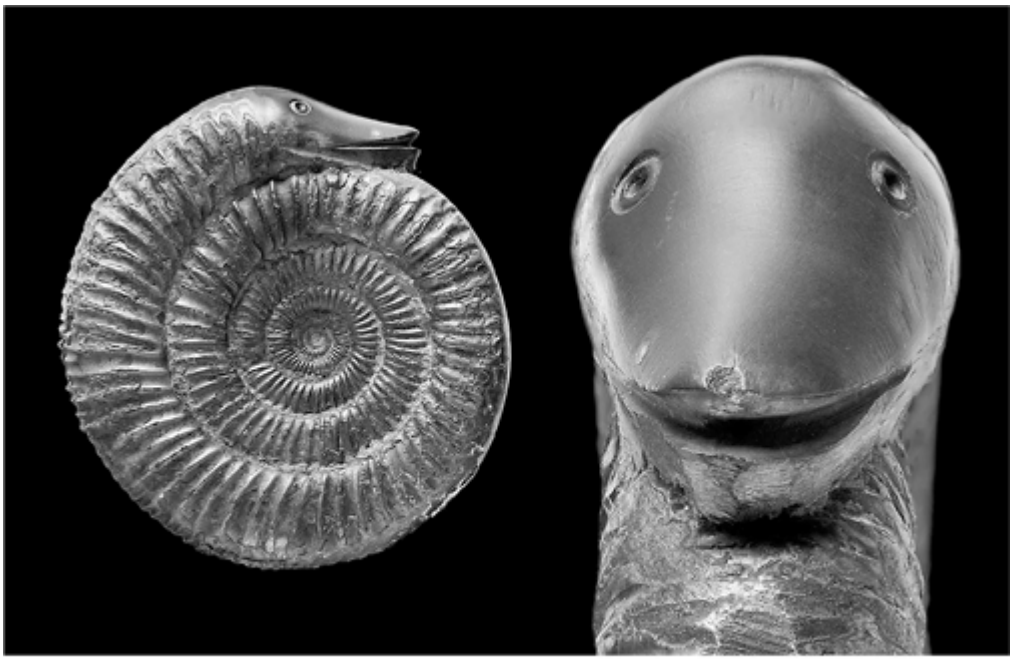


Рис. 2.7. Снейкстоун — раннеюрский аммонит дактилиоцерас (*Dactylioceras commune*) с вырезанной на нем головой змеи; Уитби, Йоркшир, Англия; NHM (commons.wikimedia.org)

Ксенофан еще в VI в. до н.э., согласно пересказу жившего спустя восемь столетий богослова Ипполита Римского, отмечал в горах раковины и отпечатки рыб, образовавшиеся в древности, когда земля смешивалась с морем. Конечно, сам богослов называл подобные заявления «небылицами» и «беспомощными мнениями», но спасибо ему за то, что донес до нас эти крупицы мысли. Лишь через 2000 лет к похожим выводам пришел Леонардо да Винчи, а еще через 200 лет после гения Возрождения — отцы-основатели геологии и палеонтологии.

По мере развития цивилизации необходимость добычи строительного камня и руд заставляла людей все чаще обращаться к окаменелостям и задумываться об их природе, хотя бы исходя из знаний своей эпохи. Не случайно ведь похожи

свернутые спиралью ракушки на змей (для пущего сходства можно им и глазки вырезать, рис. 2.7), а другие, расчлененные, на скорпионов? Подобное лечится подобным, и «змеиные камни» (аммониты) дробили для изготовления противоядия от змеиного укуса, а «скорпионные камни» (панцири трилобитов) — от скорпионьего.

Рога единорога (на самом деле бивни древних слонов и мамонтов) были особо востребованы, конечно, как афродизиак. Все, что нужно знать, описывали в специальной литературе: в европейских лапидариях (*лат.* lapis — камень) или китайских лечебниках. Так, в трактате «Нун Пэнь Чжао Чин» («Лечебник сельского небожителя»), созданном примерно в 200–270 гг., среди почти 400 объектов, которые следует нюхать, глотать или втирать, чтобы хоть от чего-то излечиться, значились кости, зубы и рога дракона (лун) — остатки динозавров и крупных млекопитающих. Драконьи кости, истолченные в порошок, вообще служили снадобьем от всего на свете. (Эта «панацея» в ходу и в наши дни.) Если же подобные БАДы не помогали, то молились избавителям той или иной земли от змей, обратившим опасных созданий в камень. Например, святому Патрику в Ирландии или святой Хильде в йоркширском городке Уитби — здесь нужная молитва для удобства прихожан выбита на одной из колонн местного аббатства. Читается она от лица святой:

Когда город Уитби наполнили змеи,
Я помолилась. — И Бог их похерил.
Поскольку те от меня удирали,
То обратились плотной спиралью.
А вот головы ни одной не осталось,
Если камень не подделали малость.

Теперь один из местных аммонитов называется хильдоцерас (*Hildoceras*). Особенно пугали ископаемые морские ежи: уж слишком правильная для природного объекта форма, да еще с пентаграммой — не иначе как козни дьявола! Называли их и ведьминым хлебом, и морскими орками (в английском языке это имя — sea urchin — прижилось). Кого-то, наоборот, подобная находка радовала: может, если подвесить ее над входной дверью вместе с подковой, избавит от слишком назойливой ведьмы? Такими окаменелостями выкладывали небольшой северный вход в церковь, известный как «дверь дьявола». В английских деревнях старые церковки сохранились, да и панцирь ежа на сельском домике увидеть можно. Следы ползания трилобитов на пласте морского дна, принявшем вертикальное положение вследствие горообразования, могли быть истолкованы как отпечатки копыт того самого мула, на котором Богородица въехала на небеса. В Португалии эти отпечатки лапок даже увековечены в керамическом панно «Наша Мать каменного мула», установленном в XVIII в. в часовне на мысе Эшпишел.

На других континентах бытовали иные легенды, создававшие свой фон для мифотворчества. В американских штатах Юта и Аризона трехпалые динозавровые следовые дорожки сопровождаются петроглифами той же формы, выбитыми художниками народов пуэбло и навахо. В языке пуэбло сохранилось название святилищ под открытым небом: «место, где ступали гиганты» и «следы большой ящерицы». «Просвещенные» европейцы окрестили их «следами Ноева ворона». И что с того, что длина лапки больше 40 см? Большому пророку — большой ворон… А в китайской провинции Ляонин известны многочисленные следы меловых динозавров разного размера, которые местный фольклор связывает с золотой курицей — прародительницей всех домашних кур — и ее цыплятами. (Курицу действительно одомашнили в Китае, и очень давно — не позднее 6000 лет назад, но все-таки это уже была птица, а не

динозавр.) Китайцам из Сычуани, жившим здесь в эпоху Сянь (XIII в.), огромный след гадрозавра показался похожим на цветок священного лотоса. Трилобитов жители Поднебесной считали каменными шелковичными червями, а прямые раковины наутилоидов — пагодами, которые вырубали из породы и выставляли в деревнях… В Индии аммониты, называемые салиграмами, представляли одним из перевоплощений Вишну.

В XIII столетии в литературе впервые упоминаются сибирские окаменелости. О них рассказывает историк Киракос Гандзакеци, который записал историю царя Малой Армении Хетума, совершившего путешествие в далекую Монголию ко двору великого хана Менгу, чья империя простиралась от Черного моря до Желтого. Вот что поведал Хетум: «Есть остров песчаный, на котором растет, подобно дереву, какая-то кость драгоценная, которую называют рыбьей; если ее срубить, на том же месте она опять растет, подобно рогам»[7]. Нетрудно догадаться, что речь идет о мамонтовой кости, ежегодно вытаивающей из многолетнемерзлых пород.

Впрочем, во все времена были люди, которые в окаменелостях могли увидеть не только следы богов и их творчества. В Китае, точнее в империи Сун, в XIII в. жил конфуцианец Чжу Си, который «высоко в горах узрел устрицы…», но не посчитал их игрой природы, а зная, что «горные слои были когда-то осадком, а устрицы обитали в море», понял, как «высоко вознеслись теперь низины и мягкое обратилось твердым камнем». Правда, самого философа в этом факте скорее интересовали цикличность и эфемерность всех явлений, чем собственно геология, а образ моря он видел в самой форме гор.

И конечно, каменные странности не ускользнули от внимательного взгляда Леонардо да Винчи. На одной из своих последних картин — «Святая Анна с Марией и младенцем Христом» — он прорисовал осадочные слои с такой тщательностью, будто ему важны были именно горные породы, а

не святые. Прекрасно различимо тонкое ритмичное переслаивание песчаников и алевролитов, характерное для приливно-отливных морских неогеновых отложений в бассейне реки Арно под Флоренцией. (Алевролит, как и песчаник, обломочная порода, но состоит из более мелких зерен: в сотую — десятую доли миллиметра.) В его записных книжках можно обнаружить зарисовки сетчатых ископаемых следов — палеодиктион (*Palaeodictyon*), обычных в глубоководной части Альпийского морского бассейна, и прочесть первое научное описание этих окаменелостей: «…среди тех или иных слоев породы также попадаются следы червей, которые ползали в них, когда те еще не лишились воды»[8]. Из чего следует вывод: «…над долинами Италии, где теперь летают стаи птиц, обычно проносились косяки рыб»[9]. Вывод очень похожий на тот, к которому пришел Чжу Си. Что есть гений? В первую очередь — человек, умеющий видеть сам, а не полагаться на то, что говорят другие, пусть этих других десятки и сотни тысяч.

Удивительно, что среди античных ученых было гораздо больше людей, которых можно назвать палеонтологами, чем среди профессоров и докторов Средневековья и даже Возрождения. В трудах основоположника науки о рудах Агриколы (Георга Бауэра) «О природе ископаемых» (1546) и естествоиспытателя и библиофила Конрада Геснера «О всякого рода ископаемых…» (1565), известного многим по безымянным репродукциям морских чудовищ из его книг, можно увидеть зарисовки окаменелостей. Порой они изображены даже рядом с их современными родственниками, но почти без комментариев, что бы это значило. Ход мыслей Геснера отчасти раскрывают названия рубрик, по которым распределены ископаемые формы. Например, членики морских лилий и панцири ежей оказались среди «небесных объектов» — то ли морские ежи, то ли каменные «змеиные яйца», падающие с неба. Это, правда, не он придумал. Согласно народным поверьям, «змеиные яйца» нужно ловить,

пока они не упали на землю и не лишились магической силы. А с небес они валятся, потому что там их сносит дракон.

Агриколе мы, кстати, обязаны словом «фоссилия» (*лат.* fossicius — вырытый из земли), скалькированного на русский язык как «ископаемое». Фоссилиями тогда называли все, что можно найти в горных породах: и минералы, и остатки когда-то живых организмов. Во многих книгах зарисовки подобных объектов сопровождались фразой: «То, что напоминает существа, живущие в море». Искусная игра природы, и не более. (Сегодняшним языком ходовое выражение тех времен «freaks of nature» переводится как «фрики естества».)

Большие кости по-прежнему нередко попадали в разряд человеческих останков, приписанных библейским гигантам, как это случилось с фрагментом бедренной кости динозавра. В 1676 г. профессор химии Роберт Плот, хранитель знаменитого Эшмоловского музея при Оксфордском университете, изобразил и описал его в «Естественной истории Оксфордшира» как фрагмент кости слона или гиганта, завезенного в Британию римлянами. Сто лет спустя Ричард Брукс, медик из графства Суррей, сравнив находку с определенной частью мужского тела, присвоил ей латинское название *Scrotum humanum*. Формально это и есть первое научное имя динозавра — «мошонка человеческая». Волосатому носорогу повезло больше, чем динозавру. Ему в 1590 г. даже памятник поставили на центральной площади австрийского города Клагенфурта. Правда, скульптор Ульрих Фогельзанг изобразил дракона, но голову чудовища он изваял, взяв за образец реальный череп, найденный в окрестностях города при осушении болот в середине XIV в. и привязанный к местной легенде о драконе. В итоге же получилось то, что можно назвать первой палеонтологической реконструкцией в натуральную величину, поскольку в пропорциях головы дракона носорожьи черты все же угадываются. Сам череп и сейчас выставлен в городской ратуше, в

отличие от черепа местного Ланселота: поклоняться ведь принято драконам…

Многие собирали окаменелости для личных коллекций — кунсткамер. Но лишь немногие пытались постичь истинную природу кунштюков. В большинстве научную элиту тех дней вполне устраивала мысль, что, если есть минералы и живые существа, должно быть и нечто среднее — камни, похожие на животных. Они либо сами зарождаются непосредственно в слоях земных, либо попадают туда в виде семени морских животных, принесенного ветром с моря, и прорастают в трещинах, отчасти уподобляясь своим пращурам. Последняя идея принадлежала Джероламо Кардано, многогранной личности из Университета Павии: он изобрел шарнирный механизм, известный как карданный вал, открыл мнимые числа и брюшной тиф, в книге об азартных играх набросал основы теории вероятностей, но зарабатывал в основном составлением гороскопов. Составив гороскоп Иисуса Христа, угодил в тюрьму — за ересь. В ту пору подобный удел ждал многих ученых. Французский художник-керамист Бернар Палисси, например, оказался за решеткой за то, что слишком буквально понимал Библию, а доктор медицины Улиссе Альдрованди из Болонского университета — за то, что слишком вольно. (Одна беда с этими мыслителями: не хотят они следовать общепринятым канонам и чиновничьим указаниям.)

Палисси, известный изобретатель особой разновидности керамики — «сельских глин» — и создатель керамических шедевров (гротов и блюд), на которых великолепно изображал морских животных, знал и вымерших (рис. 2.8). (Именно его искусство, восхищавшее высоких покровителей, спасло нераскаявшегося гугенота в Варфоломеевскую ночь.) В 1580 г. в книге «Восхитительные суждения о природе земли и источников…» он писал: «…законник показал мне два камня, совершенно похожих по форме на панцирь морских ежей (эхиноидов). Названный законник верил, что камни вытесаны

каменщиками, и был весьма удивлен, когда я дал понять ему, что они естественные, поскольку я уже посчитал их панцирем морских ежей, которые с течением времени обратились камнем»[10]. Художник сам изготовлял глиняные слепки с раковин разных существ и понимал, что всего-навсего повторяет процесс, давно осуществляемый природой. (Правда, сам он никогда посуду керамическими ископаемыми не украшал. Многие «шедевры Палисси», которыми гордятся музеи, — это искусные подделки, создававшиеся его подражателями вплоть до середины XIX в., они отличаются по составу глазурей и… фаун.)



Рис. 2.8. Фрагмент блюда в стилистике «сельских глин» Бернара Палисси с рельефными изображениями раковин ископаемых моллюсков; XIX в.; Кёльнский музей прикладного искусства (commons.wikimedia.org)

Альдрованди призывал тщательно собирать, зарисовывать и описывать необычные геологические образцы и создал, по сути, первую наглядную палеонтологическую коллекцию. Она и сейчас хранится в Болонье, в здании, украшенном фресками XVIII в., на которых запечатлен Альдрованди и его студенты. Изображения

его находок были опубликованы в работе, название которой с латыни можно перевести как «Горняцкий музей» (1648). Рисунок брахиоподы в расколотом образце сопровождается типичной для его времени подписью — «Порода, беременная ракушкой», указывающей на рождение зооморфных камней прямо в недрах. Сам Альдрованди так не считал, отмечая, что окаменелости — это зубы и раковины животных, но вот его издатель не преминул вставить пару прописных истин, тем более что книга стала посмертной. Философы справлялись с палеонтологическими головоломками не столь умело. Так, в 1663 г. в горном массиве Гарц при добыче гипса обнаружили изрядное скопление костей, к которым впоследствии проявил живейший интерес великий математик и философ (и один из инициаторов создания Российской академии наук и Кунсткамеры) Готфрид Вильгельм Лейбниц. На пару с художником Николаусом Зеландером он реконструировал из них скелет для своего труда «Протогея» (вышедшего уже посмертно в 1749 г.) — получился единорог! Судя по иллюстрации, череп, вероятно, принадлежал носорогу, в основании хвоста занял место шейный позвонок (атлант) мамонта, а бивень того же животного превратился в рог. На самом деле «Протогея» задумывалась как история Ганноверской династии, а отнюдь не Земли, и должна была сопровождаться подобными «изысками». Другие иллюстрации — ископаемого слоновьего зуба и репродукция зубов вымершей акулы из работы Николауса Стено (о нем дальше) — и посвященные им строки намекают на то, что философ понимал природу окаменелостей. По поводу зубов, которые в толченом виде использовались как панацея, он даже отметил, что в лучшем случае этот порошок годится в качестве зубного. («Протогея» потом не раз переиздавалась, но рисунки ископаемых зубов не публиковались как «слишком неестественные».)

Современник философа Роберт Гук (чью фамилию все помнят хотя бы по «школьному» закону Гука), куратор экспериментов

(позднее секретарь) при только что созданном Королевском обществе Лондона, в книге «Микрография» (1667) описал процесс петрификации — превращения распавшейся дубовой древесины в камень благодаря осаждению минералов на растительных тканях. Сходным образом, рассудил физик, «некий ил или глина, либо минерализованная вода или иная субстанция может заполнить раковину»[11], и она превратится в окаменелость. Так могли получиться, например, «своего рода наутилусы» — аммониты (рис. 2.9). И значит, это моллюски, а не окаменевшие со святого перепуга змеи и не забава природы. В прозорливой фразе о петрификации особенно хочется отметить и запомнить «некий ил или глину». Почему? Пройдет еще 350 лет, уложенных здесь примерно в 35 страниц, и узнаем.

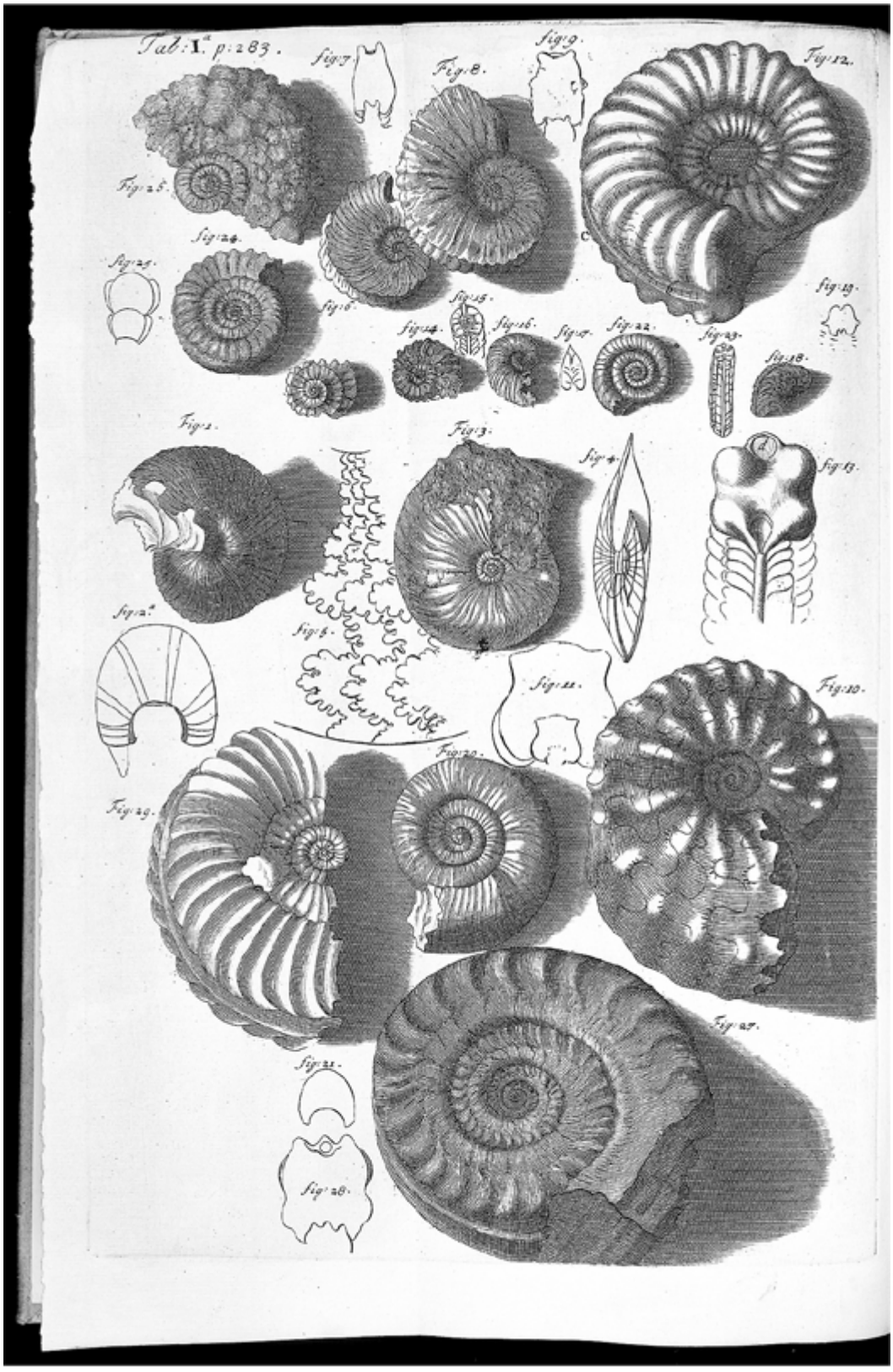


Рис. 2.9. Окаменевшие раковины аммонитов, рисунок из книги «Посмертные труды Роберта Гука» (1705)

В «Микрографии» впервые появилось и привычное нам слово «клетка», обозначившее элемент, из которого состоят все организмы, кроме вирусов. А еще этот многоплановый ученый (физик, медик, астроном) открыл известковые раковинки ископаемых амеб — фораминифер — и отметил, что «…фоссилии придают уверенности археологам-естественникам (так он назвал палеонтологов. — *Прим. авт.*) в том, что определенные территории однажды были погружены… а с Землей происходили определенные изменения и превращения… и все это записано гораздо более читаемыми знаками, чем древнеегипетские иероглифы, и на более прочном материале, чем величественные египетские пирамиды и обелиски»[12].

Через два года в «Философских трудах Королевского общества» появилась небольшая заметка с необычным заголовком «Рассеченная голова акулы». Ее автор Николаус Стено (Нильс Стенсен) — один из создателей геологии как науки, а также методов кардиостимуляции, королевский анатом в Дании, придворный ученый во Флоренции и священник в Шверине. Зачем геологу понадобилось превращать рыбью голову в анатомические препараты? Чтобы доказать принадлежность глоссопетров, или окаменелых языков, акулам, но в виде зубов, а не языков. Уплощенный, гладкий и огромный (до 20 см высотой) треугольный зуб мегалодона действительно внешне похож на совсем другую часть ротового аппарата. Кроме того, Стенсен был великолепным анатомом (открытый им проток околоушной слюнной железы так и называется стенсеновским). А в 1988 г. он, наверное единственный среди геологов, был канонизирован католической церковью, но, увы, не за научные работы, хотя это вполне заслужил.

Долго спорили о природе белемнитов — ну не считать же их чертовыми пальцами или окаменевшими стрелами? А ведь так похожи: прочные, гладкие, удлиненные, заостренные на одном

конце и с коническим углублением на противоположном, тупом. И на этом конце хорошо просматривается правильное радиальное расположение шестоватых кальцитовых кристаллов. Кораллы? Трубки червей? Иглы морских ежей? Рога копытных? Зубы крокодилокашалота? Лишь приступивший к диссертации о швабских белемнитах Бальтасар Эрхарт заметил, что в отверстии иногда сохраняется еще один элемент раковины, тоже конический, но разделенный поперечными перегородками на отдельные камерки. Причем новые слои раковины явно добавлялись снаружи, и следовательно, она была внутренней. У кого сейчас есть подобный скелет? У наутилуса, но наружный. И у кальмароподобной спирулы, причем внутренний! Вывод: белемнит — скелет кальмарообразного моллюска. А ведь раковина спирулы была описана всего за несколько лет до исследований Эрхарта, который по воле отца должен был стать аптекарем, а стал палеонтологом (но лекарства составлять тоже не разучился). Через столетие, когда ученые обратили внимание на сланцы Хольцмадена в Баден-Вюртемберге, там наряду с ихтиозаврами нашлись и целиком сохранившиеся белемниты — такие, какими их представлял Эрхарт.

Впрочем, многих все эти чудеса науки больше веселили. Декан собора Святого Патрика в Дублине Джонатан Свифт, один из величайших умов Англии, посвятил ученым весьма ироничную главу о Большой Академии в «Путешествиях Гулливера»[13]. В ней под именем «универсального искусника», в комнатах которого «размягчали мрамор для подушек и подушечек для булавок» и «приводили в окаменелое состояние копыта живой лошади», современники легко узнавали Гука.

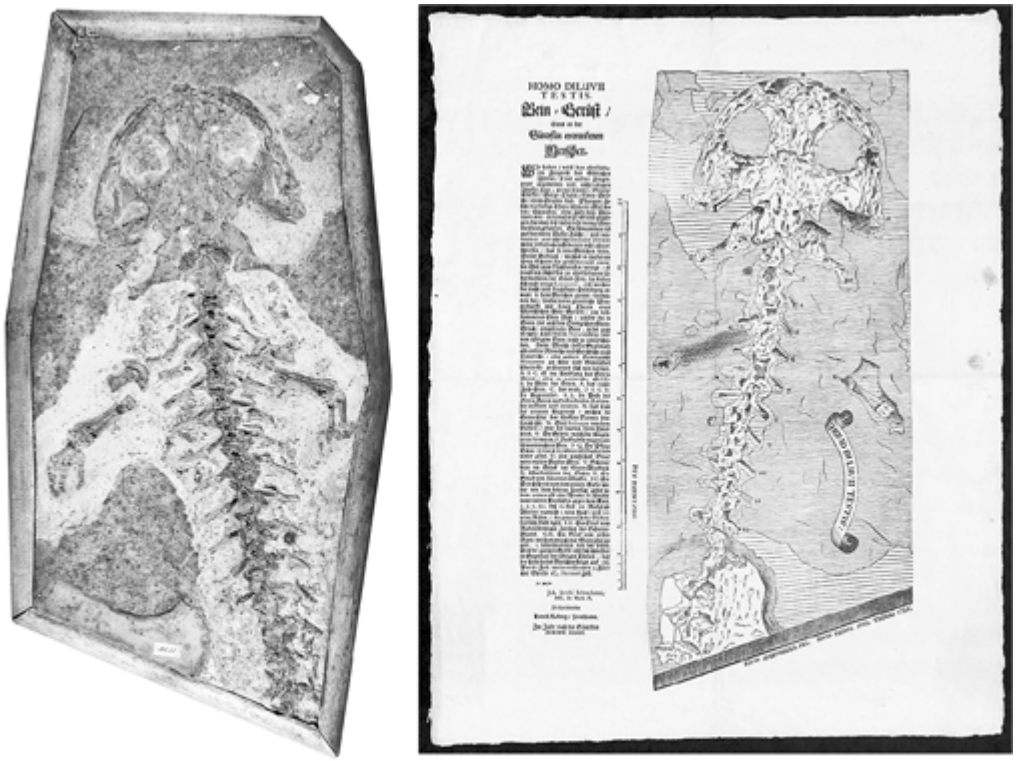


Рис. 2.10. Скелет «допотопного человека» (гигантская миоценовая саламандра *Andrias scheuchzeri*) и публикация Иоганна Шёйхцера о находке (1726); Музей Тейлора, Харлем (commons.wikimedia.org)

Время на месте не стояло, но топталось долго. Лишь в самом конце XVII в. появилась работа Джона Вудварда, попытавшегося связать стеблеподобные отпечатки на камнях с современными растениями. И хотя Вудвард, стоявший у истоков геологического образования в Кембриджском университете и сочинивший первое пособие для геологов-полевиков, понимал, что эти окаменелости не вполне похожи на растения, по его мысли, они попали в осадки вследствие Всемирного потопа. Он даже попытался определить время потопа и заключил, что хляби небесные разверзлись весной, поскольку «лесные орехи, раскапываемые в Англии, редко таковы, что выглядят созревшими», а «сосновые шишки также в весеннем состоянии»[14]. При всех заслугах Вудварда не стоит объявлять его первым палеоботаником, так как «побеги» — это ископаемые

следы разных морских животных (ихнофоссилии), а «орехи» и «шишки» — окаменевший помет (копролиты; от *греч.* κοπρος — навоз, помет, и λιθος — камень). В ихнофоссилиях (от *греч.* ιχνος — след) даже профессиональные геологи и палеонтологи еще долго видели отпечатки растений, но, понимая, что перед ними морские отложения, уточняли: это — водоросли, или фукоиды, нечто похожее на современную бурую водоросль фукус.

С приходом нового века в восприятии ископаемых остатков обывателями и учеными мало что изменилось. Так, медик Иоганн Якоб Шёйхцер из Цюрихского университета в книге с удивительным титулом «Жалобы и причитания рыб» (1708) настаивал от лица ископаемых рыб на том, что окаменелости суть остатки водных животных, высохшие после потопа. Здесь впервые появились изображения эоценовых рыб из богатейшего местонахождения Монте-Болька под Вероной. А скелет гигантской миоценовой саламандры, найденный в Швейцарских Альпах, с легкой руки доктора медицины превратился в останки нераскаявшегося грешника — *Homo diluvii testis* (*лат.* «человек, потопу свидетельствующий»; рис. 2.10). Саламандра возрастом около 10 млн лет теперь называется *Andrias scheuchzeri* и принадлежит к роду, существующему в Восточной Азии до сих пор. И потоп, значит, пережила…

Иоганн Беринger, декан медицинского факультета Вюрцбургского университета и главный медик при герцоге Франконии, любил прогуляться по окрестным мергелистым оврагам родного Вюрцбурга и поискать интересные камушки. «Добрые» университетские коллеги быстро поняли, как можно осчастливить декана, и начали подкидывать ему кунштюки, вырезанные на камнях, причем довольно грубо (известковые мергели до сих пор используются для каменных поделок и подделок). Сначала это были изображения, напоминавшие аммониты. Доверчивый Беринger принял их за настоящие, и вскоре в оврагах появились каменные спаривающиеся лягушки,

цветущие растения, только что вылупившиеся птенцы и даже парящие ангелы и летящие кометы (рис. 2.11). Похоже, что профессора географии и алгебры (их должности известны благодаря документам судебной тяжбы) не поскупились на производство: было вырезано более 2000 псевдоокаменелостей. В довершение всего Беринger нашел таблички с письменами, похожими на иврит, и со своим собственным именем. Декан обрадовался пуще прежнего и в 1726 г. выпустил весьма дорогую книгу с тщательно выполненными литографиями 204 находок, которые помпезно назывались иконолитами, поскольку послужили своего рода «черновиками Господа Бога». Творец, оказывается, избрал для своих экспериментов Франконию! На фронтисписе фолианта красовалась гора иконолитов, увенчанная гербом местного герцога. По иронии судьбы именно герцог стал одним из тех, кто засомневался в истинности слов своего «главврача», а иконолиты с тех пор стали называть врулитами.

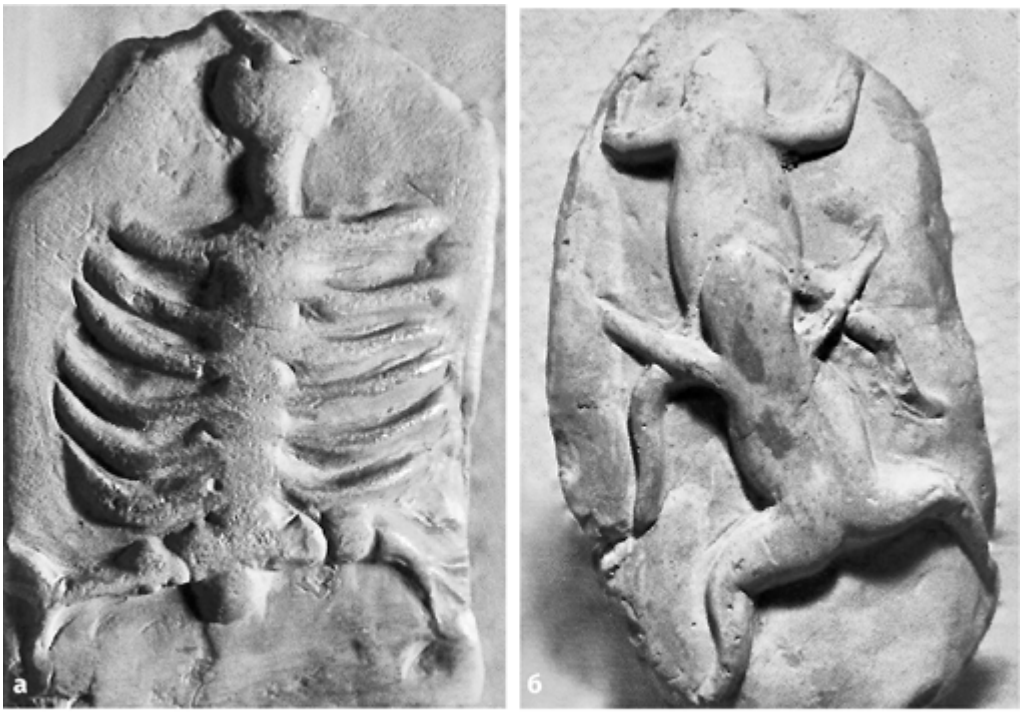


Рис. 2.11. Слепки с иконолитов Иоганна Беринgера, 1726 г.; Музей Университета Сарагосы: а) скелет птицы, б) спаривающиеся лягушки

Одним из лечебных снадобий, которым на протяжении веков пользовали от всех хворей, почитался янтарь. Солнечным камнем, оказывается, можно повышать иммунитет и регенерировать кожу, лечить артриты и щитовидную железу… Вообще все, «кроме родильной горячки». (На самом деле разве что морщины разгладить, и то если вы — мумия.) Этот «средневековый» перечень, кстати, взят из современных «лечебников». Что тут говорить о днях минувших? Тем более что даже самые блестящие умы, посвящавшие янтарю многотомные произведения, не могли взять в толк, откуда минерал берется? Большинство повторяло вслед за Агриколой, что это отвердевший на воздухе битум, просочившийся из недр. Другие пересказывали греческие мифы о выделяемой китами морской пене, которая, охлаждаясь, превращается в амбру в теплых морях и в янтарь — в холодных. Кто-то даже припоминал рассказы об окаменевшем меде и растительном масле, обработанном большими муравьями. Очевидцы указывали на живицу, которая стекает со стволов елок и сосен жарким летом и густеет зимой, и такую, еще не вполне застывшую, субстанцию вылавливают крюками со дна моря. Те же, кто обращал внимание на инклюзы, видел связь появления янтаря с лесными пожарами, когда насекомые влипали в расплавившуюся смолу.

В конце концов на янтарь обратил внимание Натанаэль Зендель, доктор медицины, практиковавший в родном Эльбинге (ныне Эльблонг, Польша). Да и как было не заметить камень, которым буквально жил прибалтийский городок? К 1742 г. Зендель изучил 250 инклюзов из собрания польского короля Августа II Сильного и посвятил им солидный том «Historia succinorum» (*лат*. succinctus — плотный; одно из имен янтаря, которое закрепилось в названии его балтийской разновидности — сукцинита). Десятки гравюр представляют каждый образец с двух сторон (он же прозрачный): многоножки, мокрицы, пауки, крылатые ручейники (автор называл их мотыльками) — любого

можно узнать без труда (рис. 2.12). В отдельной главе автор разоблачал фальсификаты, которыми в несметном количестве торговали еще со времен Марциала: куда как дороже можно продать «запеченную» в куске янтарной смолы змейку или лягушонка, чем паука или таракана. Это первое научное издание о палеонтологических находках в янтаре эоценовой-олигоценовой эпох быстро стало раритетом. Востребованной оказалась и коллекция: она передаривалась друг другу монаршими особами, пока не исчезла где-то при дворе мантуанских герцогов.

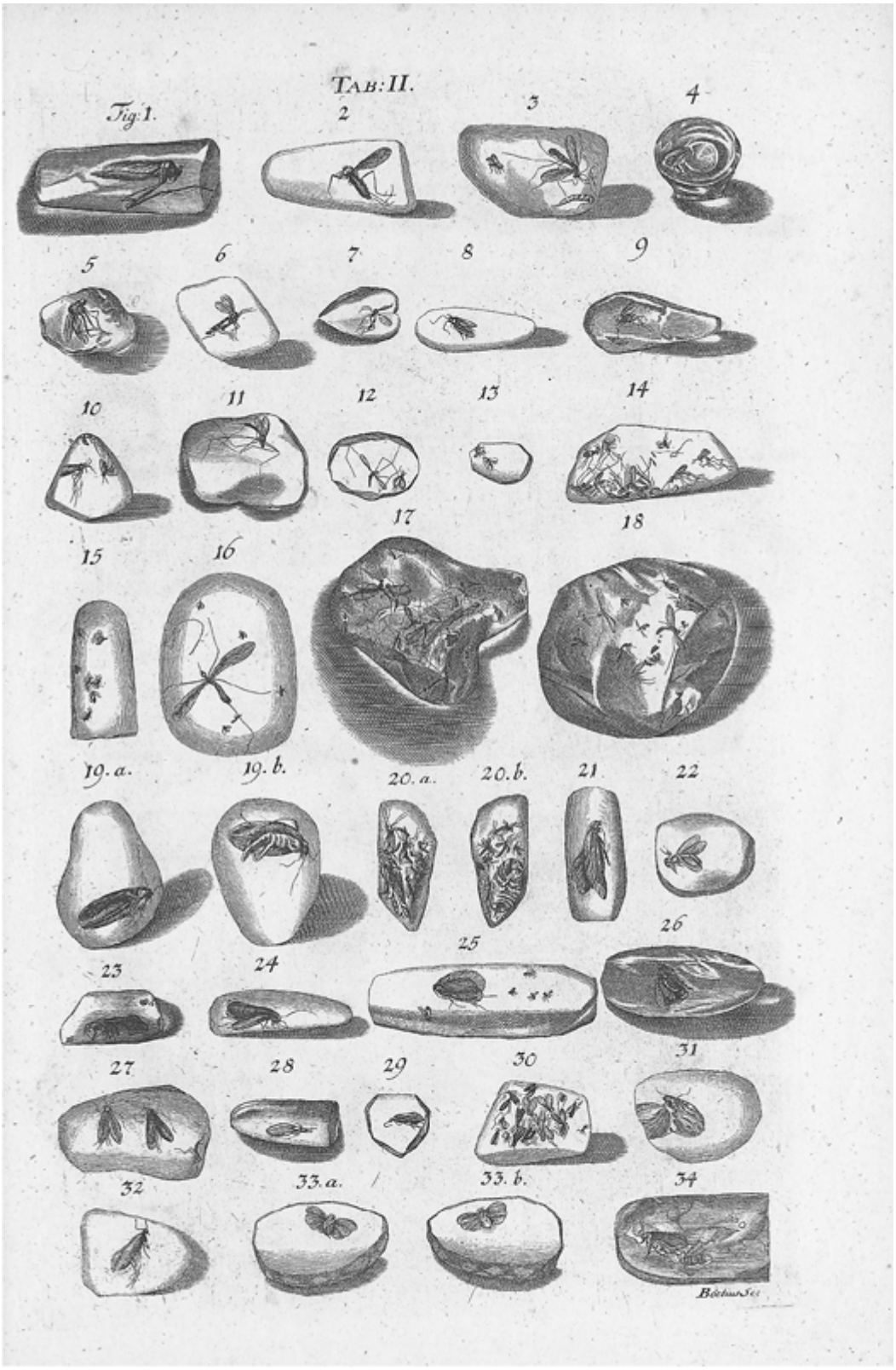


Рис. 2.12. Иллюстрация из книги Натанаэля Зенделя «История янтаря» (1742): балтийский янтарь с включениями насекомых

В то же время «просвещенные европейские умы», они же «свейские полоняники», отправленные императором Петром I поднимать образование по всей России (не пропадать же хорошо обученному добру общим числом 25 000!), достигли Тобольска. В итоге школа, где в тогдашней сибирской столице преподавали шведы, настолько прославилась, что, по свидетельству Вольтера, московское дворянство посылало туда своих недорослей на обучение. (Впрочем, даже Вольтеру не стоит слишком доверять, но об этом дальше.) Пленные офицеры ни в чем не были стеснены и занимались географией, геологией и этнографией, путешествуя по Сибири. После заключения Ништадтского мира они получили полную свободу, и большинство вернулось на родину. В Швецию исследователи принесли множество чудесных рассказов, в том числе о необычных существах. И в 1722 г. на собрании Шведского общества словесности в Упсале барон Леонард Кагг представил мегемота, изображенного им со слов сибиряков при участии известного составителя карты Сибири капитана Филиппа Иоганна Страленберга. На рисунке красовался бык с далеко торчащими, плавно закрученными вперед рогами и длинными, словно у черта, когтями и хвостом. По словам барона, длина мегемота достигала 50 локтей (примерно 20 м), а диаметр рогов — пол-аршина (35 см), жил зверь под землей и, оказавшись на поверхности, сразу погибал. После сообщения завязалась бурная дискуссия: члены общества Олаус Рудбек и Петрус Мартин убеждали всех, что докладчик не прав и зверь — водный, поскольку, по словам других очевидцев, чаще всего трупы мегемотов находят по берегам рек, и рога не рога вовсе, а длинные зубы. (В этом они буквально вторили ирокезам, которые по другую сторону Атлантического океана так же воспринимали бивни мастодонта.)

Сам Страленберг, вернувшийся на родину на пару лет позднее Кагга, знал о мамонте — так он вслед за сибиряками называл

мегемота — гораздо больше других. Ведь он путешествовал с опытным естествоиспытателем Даниэлем Готлибом Мессершмидтом, которому инструкцией, выданной в Иркутской земской конторе, предписывалось: «Где найдены будут мамонтовы роги, приложить крайнее сыскание, чтоб кость до последнего члена того зверя, буде возможно, собрать в целости»[15]. Таковые компаньонами были отчасти найдены, отчасти выкуплены у торговцев, и Страленбергу повезло даже увидеть кости в обнажении. Вывод же географа был таков: мамонты — допотопные обитатели Северного Ледовитого океана, чьи кости Библейский потоп вынес на просторы Сибири.

Почти каждый каролинский военнопленный, побывавший за Уралом, возвращался с кусочками необычных костей и новыми байками. Мамонт стал в Европе салонным фольклором. Тогда в дело вмешался статский советник Василий Никитич Татищев, который лично бил некоторых из рассказчиков под Полтавой и решил побить в научной дискуссии, пусть и заочной. Его заметка «Мамонтова кость…», облеченная в форму письма на немецком языке (и опубликованная в 1725-м на латыни — языке науки), стала первой российской палеонтологической статьей и, по сути, первой печатной научной работой об ископаемом млекопитающем вообще. Письмо было зачитано на собрании все того же ученого общества. Татищев определил, что кости — это кости, а не странные минеральные наросты (один двухметровый бивень он преподнес Петру Великому для токарных работ), и отверг всякие сказки про потоп хотя бы потому, что «…слонам нуждно было до сих мест бежать более полугода», и про «жидов», что «множество слонов с собою завели, которые от стуж померли», а также про гигантских кротов. Следы же «ходов сего зверя» — огромные воронки, на которые обращали его внимание жители Пермской земли, Василий Никитич объяснил вымыванием легкорастворимого гипса грунтовыми водами, а появление костей из-под земли — результатом оттаивания

мерзлых грунтов. Впрочем, не имея на руках ни одного прилично сохранившегося черепа, первый российский палеонтолог полагал, что «роги оные… по кривизне более бычачью рогу, нежели слоновию зубу подобны, а великостью далеко оных превосходят»[16].

После ответа Татищева рецензентам — собрату по академическому цеху Иоганну Георгу Гмелину и архиепископу Новгородскому Феофану Прокоповичу — статья «О костях, которые из земли выкапываются…» появилась в журнале «Примечания на Ведомости». Однако в ней было больше от Гмелина, чем от Татищева. Что касается «смиренного Феофана», то он требовал признать мамонтовые кости, включая упомянутый Татищевым кусок черепа, игрой природы или объектами, сотворенными Богом вместе с Землей. Убеждение, что окаменелости по большей части зарождаются сами собой, разделяли и гении века Просвещения. Но если служители культа пытались этим обосновать правдивость Библии, то просветители — ее лживость. Даже Вольтер, один из тех, кому «осьмнадцатое столетие» обязано своим звучным именем, в трактате «О феноменах природы» (1768), возражая Вудварду и другим сторонникам потопа, приводил в пример свидетельство господина Ле Руайе де Ла Соважера, владельца поместья в Турени, о том, «что в окрестностях его замка часть почвы дважды перерождалась на протяжении восьмидесяти лет» и «там опять появляются ракушки, сперва различимые лишь под микроскопом, но затем растущие вместе с камнем»[17]. Разве можно не верить господину де Ла Соважеру, который не только владел поместьем, но и был инженером-аншефом и членом Академии изящной литературы в Ла-Рошели, а также «всем его вассалам и соседям»? Со сторонниками потопа спорил, но с других позиций, и основатель Московского университета Михаил Васильевич Ломоносов, заметивший в трактате «О слоях земных» (1763), что «не меньше смеху и презорства достойны оные любомудрецы, кои

видя по горам лежащие в ужасном множестве раковины… показующими характерами, сходные с живущими в море… не стыдясь утверждают, что они не морское произведение, но своевольной натуры легкомысленные затеи»[18]. Там же он размышлял о растительном происхождении каменного угля и янтаря, отмечая появление янтарной гальки в результате размыва береговых отложений, близость удельного веса этого минерала и смолы кипарисов и его особое свойство содержать «… включенные разных родов ползающие и летающие гадины: мухи, бабочки, стреказы мелкие…»[19]. А далее от лица этих мелких гадин повествует: «В рудные жилы пришли мы не иначе и не в другое время, как находящиеся с нами окаменелое и мозглое (прогнившее. — *Прим. авт.*) дерево»[20].

Лишь во второй половине XVIII в. появился первый палеонтолог, профессионально изучающий позвоночных, и вышла первая настоящая книга по палеонтологии (даже раньше, чем наука обрела свое название). Это был многотомник «Естественная история окаменения» с прекрасными цветными гравюрами, общим счетом 270 штук, изданный в 1768–1773 гг. за авторством Иоганна Эрнста Иммануэля Вальха в Нюрнберге. Чего в этой книге только не было! И гигантские вымершие двустворки — иноцерамы, и древние раки с креветками, и ходы морских животных, не говоря уж об аммонитах, белемнитах и прочих давно исчезнувших головоногих (рис. 2.13). Не обошлось, конечно, без казусов. Например, марганцевые детриты (особая форма роста марганцевых окислов, очень похожая на тончайшие многократно ветвящиеся ростки) тоже попали в разряд ископаемых организмов. Вполне простительное заблуждение для натуралиста XVIII столетия, если уж современные «профессионалы» их то и дело как следы жизни публикуют.



Рис. 2.13. Иллюстрация из книги Иоганна Вальха «Естественная история окаменелостей» (1768): раковина меловой иноцерамидной двустворки

«Научные сотрудники» еще долго делились только на гуманитариев — докторов философии и естественников — докторов медицины, которые в большинстве умели и врачевать. Один из них — известный лондонский акушер и владелец частной анатомической школы Уильям Хантер, с подачи которого в 1774 г. Ян ван Римсдейк сделал рисунок «Плод во чреве матери», навеки ставший учебным пособием для медиков. Хантер изучал кости ископаемых млекопитающих Старого и Нового света, которых мы теперь знаем как большерогого оленя и мастодонта. Первого он именовал ирландским лосем, а второго — incognitum (неведомый). Остатки последнего попали к нему через Бенджамина Франклина: «отец-основатель» Соединенных Штатов пребывал тогда в самом сердце врага — в столице Британской

империи. Труд Хантера «Соображения о костях, обычно принимаемых за слоновьи…», опубликованный в 1768 г., увы, в незавершенном виде, заканчивался словами: «…хотя, как философы, мы можем сожалеть об этом, но, как люди, мы не можем не благодарить Небеса за то, что весь его род, вероятно, вымер»[21]. Казалось бы, что в этой фразе необычного, тем более крамольного, за что уважаемый медик был нещадно раскритикован современниками? Отнюдь не за то, что он посчитал хоботного гиганта — хищником, почему и благодарил Небеса за своевременное избавление от неведомого. Он усомнился во всесилии Божием! Не должно его творениям вымирать…

Глава 3
По следам Петра Симона Палласа 220 лет спустя

Сегодня совершенно невозможно представить, как работали палеонтологи в экспедициях прошлого: на чем перемещались, как одевались, какой инструмент использовали. Они редко поминали повседневную жизнь в дневниковых записях: важно было отметить, что нового увидел, открыл, зафиксировать в деталях все особенности находки. Повторить такую экспедицию нереально, как полет на Луну, совершенный в конце 1960-х: средства никто не выделит да и на несколько лет не отпустит. Попробуем проехать хотя бы часть маршрута, проложенного академиком Петербургской и Римской академий, членом Лондонского королевского общества, доктором медицины и профессором натуральной истории Петром Симоном Палласом. Во второй половине XVIII в. он объездил пол-России, впервые описал множество видов рыб, птиц, млекопитающих и других животных, современных и вымерших. С именем Палласа у нас принято связывать начала всех естественных наук. Я отправляюсь в путь в те же весенние дни, когда он отправился в дорогу, и лет мне примерно столько же.

В 1770-х гг., когда проходила первая экспедиция Палласа на юго-восток Европейской России, его друг академик Самуил Готлиб Гмелин (племянник Иоганна Георга Гмелина) сгинул в плену у одного из жадных горских князьков, а профессора Георга

Морица Ловица убили пугачевские бунтовщики. Астронома по велению самозванца повесили «поближе к звездам», говорится в пушкинской «Истории Пугачёва».

В 1793-м обширная Астраханская губерния оставалась неспокойной: горцы, ногайские, калмыцкие и киргизские кочевники, беглые волжские разбойники считали любой плохо охраняемый обоз или барку законной добычей. Зимой путника ожидали метели, выметающие степь до песка (и не разобрать, то ли воет ветер, то ли стая изголодавшихся волков), летом — зной без намека на тень, ураганные пожары и комары, лютые как волки. И все же пожилой академик собрался в путь, не пожалев на сей раз собственных сбережений. (Большая экспедиция 1768–1774 гг. состоялась по поручению Академии наук и на ее, хотя и не слишком щедрые, но достаточные средства.) Уж больно интересны были его острому, все подмечающему взгляду те края, где исстари пересекались караванные пути, военные дороги и богомольные тропы.

С собой академик берет третью супругу — Каролину (Катарина Ивановна Польман), 19-летнюю дочь от первого брака Альбертину и молодого художника из Лейпцига Кристиана Готфрида Генриха Гейслера, который запечатлел в деталях перипетии той поездки. Меня вместо обычного художника сопровождает фотохудожник Евгений Полонский из Астрахани и, конечно, томик «Заметок о путешествии в южные наместничества Российской империи» Палласа. Дам решено было не брать.

Что видел Паллас на юге России? Вот, к примеру, Сарепта — совершенно немецкий городок, уютно устроившийся у впадения тихой Сарпы в Волгу: виноградники, сады, мельничный пруд, белая кирха с братским и сестринским домами в торцах, розовый постоялый двор и желтая аптека. После пугачевского разорения городок лишь окреп и расцвел стараниями гернгутеров, людей странных даже по меркам много повидавшего ученого. Вся их

жизнь протекает в трудах под скорбным черным циферблатом курантов, обращенным на центральную крестообразную площадь. В сторону кладбища смотрит белый циферблат: туда уносят бренное тело, там душа наконец воссоединится с Христом. И ведь именно в Сарпинском селении, где нет частной жизни, супруг дается жребием, а весь семейный уклад, вплоть до цвета ленточек на женском чепце, строго подчинен общинным нормам, процветают медицина и наука. Об этом, возможно, думает Паллас, сидя на прочном дубовом стуле в аптеке и глядя на прозрачный фонтан в центре крестообразной площади. С мейсенской фарфоровой чашечкой пахнущего корицей кофе в руке (или, быть может, бокалом прохладного белого траминера — местного вина из винограда тирольского сорта) он ждет, пока врач и аптекарь Карл Август Зайдель подберет и составит для него препараты, необходимые в экспедиции. Предыдущий хозяин аптеки, давний друг академика Иоганн Иоахим Вир, основатель первого в России курорта минеральных вод, уже встретил свою настоящую жизнь за белым циферблатом, а его вдова в чепце с белыми лентами ухаживает за одним из лучших в этой местности виноградником.

Спустя 220 лет Сарепта, по прихоти судьбы почти не тронутая ни немецким генералом-фельдмаршалом и советским военнопленным Фридрихом фон Паулюсом, ни градоначальниками всех партийных мастей, все так же прочно стоит на берегу Волги (в южной части Волгограда). Лишь надгробие доктора Вира перекочевало с исчезнувшего кладбища в его аптеку, а виноградники и сады уступили место волгоградским новостройкам.

Осип Мандельштам представлял академика «ласковым путешественником» с «белыми руками концертмейстера» и «большим избалованным сибирским котом на коленях». На рисунке работы Кристиана Гейслера вдаль всматривается почти что лондонский денди: короткая косица с бантом, круглая

английская шляпа, похожая на цилиндр, удобный зеленый сюртук, атласный желтый жилет, бордовый галстук на шее, кюлоты из синей замши и сапоги с плотными отворотами, под мышкой — гербарная папка, а в руке у левого бедра — лопатка и заостренный штырь для подкопки растений, которые ученый сжимает, словно шпагу (рис. 3.1). Такой человек мог не только гербарии собирать, но и напиток изобрести, известный сегодня как «Советское шампанское»…



Рис. 3.1. Петр Симон Паллас; акварель, художник Кристиан Гейслер, 1793 г. (Stadtgeschichtliches Museum, Leipzig)

«Скажите, аптека открыта?» — прерывает размышления неожиданный, но в общем-то уместный вопрос: с трудом удерживая тяжелую дверь, на пороге стоит мужчина в шляпе. «Уже лет сто, как закрыта», — отвечаю я.

«Я торопился со своим художником в степь по ту сторону Волги, чтобы не пропустить редкие весенние растения»[22], — записывает в путевых заметках Паллас, и его дорожный экипаж одвуконь в сопровождении дюжины казаков и татарских проводников покидает надежные стены Сарепты.

Что ж, причина достойная. Дикие тюльпаны Шренка, которые Паллас сравнивает с самыми яркими и крупными садовыми сортами, лишь на два-три дня расцвечивают весеннюю зелень степи. Ветер скоро сорвет нестойкий красно-желто-розовый классицизм. На смену ему, также на считаные дни, придет импрессионизм черно-красных маков и нежно-сиреневых и неярко-желтых ирисов.

Тюльпановые волны 200 с лишним лет назад колыхались на всем пространстве степи. Теперь живописные участки, достойные кисти художника или объектива фотографа, можно найти разве что в заповедниках, таких как гора Большое Богдо. Гора — это по местным, прикаспийским, меркам, где все находится метров на 20 ниже уровня моря. Текучие соли прародителя нынешнего Каспия выдавили на 150 м вверх багрово-красную толщу древних глин и песчаников, чтобы те по прошествии геологического мгновения вновь обратились пустынными и речными песками. Российские палеонтологи, чьим предшественником был все тот же Паллас, находят в этих слоях черепа огромных капитозавроидных и ритидостеоидных земноводных (способных напугать даже своими названиями), обитавших здесь 250 млн лет назад. Среди окаменелых костей в корнях джузгуна днем прячутся пискливые гекконочики. У этих ночных существ, открытых

Палласом, глаза, кажется, занимают бóльшую часть четырехсантиметрового тельца…

Впрочем, не ящерицы и не тюльпаны привлекают сюда неугомонного естествоиспытателя, а подушки любимых розовых и желтых астрагалов (с астрагалом ученого запечатлел и Гейслер) да солеросы — растения, приспособившиеся выживать в просоленной степной сухости. Именно их Паллас и разыскивает по весне, пока они не превратились в колючие кусты, занесенные песком вперемешку с крупицами соли и иссохшими белесыми трупиками саранчи. Неизвестные прежде виды солянок, теперь носящие его имя — петросимония, облюбовали берега озера Баскунчак. Паллас описал 220 новых видов растений, из них 62 — из Астраханской губернии, но солеросы, одним свои обликом выдающие присутствие в почве избыточных солей, ему были особенно интересны. Сопоставив их распространение в Прикаспии с находками морских раковин и древним рельефом, ученый делает совершенно справедливый вывод о том, что Каспийское, Аральское и Черное моря некогда были единым морским бассейном. Остатками этого моря он считает и Баскунчак.

Когда смотришь издали, да и вблизи, на это крупнейшее в мире самосадочное озеро (насколько позволяет подобраться к кромке рассола вязкая жижа), создается впечатление зимнего пейзажа: лужицы, затянутые тонкой ледяной коркой, запорошенный тростник, ровная блестящая иссиня-голубая поверхность. Лишь гигантские шестоватые «снежинки» выдают кристаллическую природу «зимы». Даже поезда перевозят соль по насыпи из соли.

«Я все-таки забрался еще раз… на эту особенную, возвышающуюся в середине безграничной равнины скалистую гору и восхитился богатствами превосходной соли, которую содержит белоснежное озеро, не без сожаления, что это богатство, будучи частной собственностью, остается

неиспользованным, в то время как для посола рыбы берут соль из намного более худшего озера, загрязненного горькой солью»[23], — продолжает академик путевое повествование.

Что изменилось сейчас? Представьте себе, почти ничего. Разве что частные собственники по сложившейся ныне традиции держат капитал в каком-нибудь офшоре, а превосходной соли не отыскать ни в поселке соледобытчиков Нижнем Баскунчаке, ни в самой Астрахани. А ведь если соль не выламывать в советских масштабах — по 6 млн т в год, ее при естественном обновлении озера за счет источников, поставляющих 2500 т в сутки, надолго хватит. Для посола рыбы уж точно…

По инструкции для академических экспедиций, составленной при живейшем участии самого Палласа, ученым путешественникам предписывалось: «…подробно исследовать свойства вод, почв, способы обработки земли, состояние земледелия, распространение болезней людей и животных и изыскать средства к их лечению и предупреждению, исследовать пчеловодство, шелководство, скотоводство, особенно овцеводство. Затем обратить внимание на минеральные богатства и минеральные воды, на искусства, ремесла, промысла каждой провинции, на растения, животных, на форму и внутренность гор и, наконец, на все отрасли естественной истории. Путешественники должны заняться географическими и метеорологическими наблюдениями, астрономически определять положение главных местностей и собрать все, касающееся нравов, обычаев, верований, преданий, памятников и разных древностей»[24]. Получи такую инструкцию любой современный ученый, счел бы за издевку.

А Паллас скрупулезно выполнял задачу, которая и всей нынешней Академии наук показалась бы непосильной. Так, обширная глава его записок посвящается рыболовству: «Трудно, пожалуй, найти в мире рыбный промысел, за исключением, наверное, отмелей Ньюфаундленда, который так богат и так

выгоден для государства, как каспийский вместе с волжским… и тысячи людей заняты кто самой ловлей, кто доставкой рыбы на санях или другом транспорте, кто, в конце концов, продажей и живут потом в достатке»[25].

Справедливо по сей день — в отношении и отмелей Ньюфаундленда, и занятости населения. Есть, конечно, и различия. Во-первых, в последние два десятилетия XVIII в., по скрупулезным подсчетам дотошного академика на тонях Астрахани и владельцев крупнейших учугов, включая высших чиновников, помещиков, купцов и архиепископа (куда же без чиновников, ряженных в рясы?), вылавливали без малого 1,5 млн голов осетровых рыб в год. «Малое» — это вылов на тонях в Персии и закавказских ханствах, которые тоже арендовали астраханские собственники. А учугом называли свайный частокол со страшными острыми крючьями, свисающими на цепях в единственном узком проходе, куда устремлялись спешившие отнереститься осетры и белуги. Во-вторых, ценную рыбу почти не ели, а черную икру не вывозили, пока не изобрели своего рода икорный жмых — паюсную икру. Из рыбы извлекали плавательные пузыри, которые шли на выработку «самого благородного и дорогого продукта от вылова осетровых рыб»… рыбьего клея! Клей, наряду с солью, служил важной частью российского экспорта (до 110 т в год): в Англии, Испании, Голландии, Франции без него не мыслили пивоварение, изготовление хорошего портера и осветление вин. Из «низких сортов» — сазанов, судаков, сомов — топили жир.

Вокруг рыбных запасов разыгрывались нешуточные драмы: князья и чиновники норовили приобрести земли якобы под землепашество и поселение крестьян, а на деле лишь городили учуги на богатых волжских затонах, ильменях да ериках и, кроме забоя рыбы, ничем другим не промышляли. Доходило до анекдотов, подмеченных Палласом: на крупнейшем волжском рукаве — Ахтубе — пытались наладить шелководство, но

крестьяне повадились опрыскивать шелковичных червей соленой водой, чтобы убить их и беспрепятственно заняться рыбной ловлей…

Ныне же и балык из сома за деликатес почитается. Про осетровых и говорить нечего: были бы рады украсить ими стол и в Англии, и в других странах, но… Сейчас благородную рыбу не столько ловят, тем более варварскими учугами, сколько разводят. Один осетровый рыбоводный завод «Лебяжий» (на месте, где он стоит, Палласу когда-то «пришлось с трудом продвигаться по песку») ежегодно выпускает в Волгу 7,5 млн трехграммовых мальков, заботливо — в прохладной проточной воде — выращенных из икры, которую дает ремонтно-маточное стадо. В других хозяйствах Астраханской области разводят и судака, и почти забытую ныне белорыбицу (местного сига) — ремонтируют потихоньку волго-каспийское рыбное поголовье. И по-прежнему тысячи людей заняты кто ловлей, кто продажей, кто созданием удобных баз, куда стремятся рыбаки со всей России… А вот что «живут потом в достатке», сказать нельзя. Браконьерство доход приносит мизерный, а без него вообще не выжить.

Отмечает Паллас и другие отрасли и «внутренности гор», могущие послужить процветанию Астраханской губернии. Например, селитроварение, для возобновления которого, по мнению академика, можно использовать отходы рыбных промыслов и «выращенные самой природой селитряные растения». А среди холмов на востоке от Чапчачей он отмечает «блекло-черный пирит, который пенится в кислоте и при этом издает сильный запах нефти»[26], и гипсовые месторождения. И то и другое 220 лет спустя Астраханской области очень пригодилось.

Промышляли купцы и ватажным ловом — ставили сети. Одна из крупных ватаг конца XVIII в. принадлежала жителю крепости Черный Яр, или Черноярск, Михаилу Баранову. С ним Паллас,

возможно, вел дела в свою предыдущую экспедицию, потому возвращался постоянно с Богдо и из других левобережных местностей на крутое волжское правобережье — в крепость, обслуживавшую переправу.

Прежний центр Черноярска срезан вешними волжскими водами. От крепостицы 200-летней давности остался лишь западный вал, теперь обрывающийся в реку, да «внушительная каменная церковь с двумя башнями и позолоченными куполами» в степи. Рядом с церковью, возведенной на деньги Баранова, украшенной необычными полами из фигурных литых чугунных плит и освященной во имя святых апостолов Петра и Павла, в мусорной куче лежат две плиты. «Под сим камнем погребено тело купца Михайлы Иванова Баранова, которому от роду было 63 года», — сообщает резная надпись на одной из них. Под второй похоронена его супруга. «Я пережил почти всех попутчиков моих прежних путешествий и скорбел о них»[27], — пишет в примечаниях Паллас…

По какой причине нынешнему батюшке пришло в голову оттащить надгробия основателя церкви и его супруги в мусорную кучу, одному богу известно…

Зная, что в волжских обрывах под Черноярском были найдены кости ископаемого слона, Паллас извещает местных купцов о своем интересе к таким редкостям. Его перу принадлежат первые подробные описания остатков сибирской мамонтовой фауны (эти образцы станут основой палеонтологической коллекции Зоологического института РАН), и ему очень интересно, кто в доисторические времена населял обширные территории других российских губерний. Вскоре Паллас получает челюсть, «сильно минерализованную и занесенную песком и раковинами». Палеонтологи новой эпохи, следуя указаниям академика, найдут здесь богатую плейстоценовую фауну с бизонами, гигантскими оленями, мощными единорогами-эласмотериями и, конечно,

слоном, названным хазарским (одним из ранних видов или подвидов мамонта).

И вновь наблюдения. «Вокруг Черноярска нередко встречаются татарские курганы, но по большей части в них ничего нет, отчего они и остались ненарушенными, — замечал все интересное естествоиспытатель. — Возможно, это ногайские могилы более раннего времени»[28]. И в этом Паллас был не так далек от истины: могильники на самом деле оказались древними, но не ногайскими, а античными — сарматскими. Два столетия спустя археологи обнаружили здесь и далее под Енотаевкой удивительные вещицы: золотые серьги в виде всадников на колесницах, поясные пряжки в форме ушастого ежика, детали конской упряжи с грифонами.

Другие археологические изыскания академик предпринимает на левом берегу Волги, вдоль ее рукавов — Ахтубы и Бузана. Здесь на продолговатых ярко-рыжих буграх под Красным Яром, Казаном (ныне Лапас), Селитренным городком, Царевыми Подами (Царев), исполосованных косыми линиями древних морских песков, он находит все еще внушительные остовы средневековых татарских склепов и зданий. По большей части они сложены из больших квадратных кирпичей — плинфы. Особенно ученого удивляют глиняные трубы. Он даже пересказывает легенду о том, что по трубам в лагерь ордынского хана Джанибека подавали кобылье молоко, но склоняется к мысли, что проложили их для подъема воды на орошение. Мысль о том, что ордынцы строили настоящие города, Палласу не близка: большинство кирпичных стен и полов он считает руинами молелен и «могилами монголо-татарских князей и влиятельных лиц».

Последнее оказалось верным лишь в отношении Лапаса: здесь, как предполагают археологи, могли быть усыпальницы Узбека, Джанибека и других великих ханов Золотой Орды. А раскопки по всему Ахтубинскому левобережью, начатые через десятилетия

после путешествия Палласа, выявили на древних буграх непрерывную полосу городков, селений и крепостей, построенных в XIV в. — в годы правления ханов. Среди них выделялась столица Сарай (*тюрк.* — дворец), располагавшаяся у нынешнего села Селитренного и являвшаяся одним из крупнейших по площади и развитых городов своего времени — с мечетями, дворцами, усадьбами, жилыми домами, банями и общественными уборными. Дома были украшены изразцами и майоликовыми панно с изречениями поэтов, оснащены канализацией и топкой — каном. Отходивший от кана дымоход — суфа (те самые трубы) — обогревал лежанки и полы в домах. На месте самого Селитренного находилась своеобразная промзона с кузницами, оружейными, ювелирными, стеклодувными и гончарными мастерскими и кирпичными печами, в каждой из которых единовременно обжигалось до 100 м^3 кирпичей. В те годы в Сарае проживало около 75 000 человек (больше, чем, к примеру, в тогдашнем Эдинбурге или Париже). На соседнем с древним городищем обрыве, омываемом Ахтубой, три года назад кинематографисты соорудили натурные декорации «Сарай-Бату» для съемок фильма «Орда». Фильм вышел неправдивым, а вот декорации запоминаются, хотя и не дают представления об ордынском городе и тех строениях, кирпичные остовы которых застал Паллас.

Из тех же кирпичей, взятых с ордынских городищ за неимением другого строительного материала, русские зодчие в 1582–1589 гг. возвели мощный астраханский кремль с семью башнями и трех-пятиметровой толщины стенами. В Астрахани, которую академик относит к городам первого ранга Российской империи, его интересуют торговля, ценообразование, виноградарство, необычные общины. Он приглядывается к тому, как проводят молебны индийский дервиш из Мультистана (Пакистан) и армянский архимандрит. Заходит в Персидское подворье и в дом управляющего аптекарским садом и огородом,

где отмечает косметическую воду из цветков лотоса и удивительные свойства самого растения, совершенно не пораженного паразитами. Ученые раскроют химические и структурные секреты листьев лотоса через два с лишним столетия…

Персидское подворье было перестроено в середине XIX в., но внутренний двор этого караван-сарая изменился мало: глубокие тенистые арки, опоясывающие веранды с огромными, выкрашенными масляной краской деревянными сундуками, в которых можно запереть весь скарб путешественника, разноцветные широкие лестницы, выстланные ворсистыми коврами, чтобы ночные шаги вновь прибывшего не потревожили постояльцев. В обмелевшем Кутуме отражаются желтые стены и красная черепица немецкой аптеки, и все так же загадочно улыбаются львы на воротах дома-усадьбы купца-рыбопромышленника Федорова, а по набережным гуляет разноплеменный астраханский люд.

Из Астрахани, Черного Яра и Сарепты, где Паллас оставляет жену и болезненную дочь, он стремится забраться как можно дальше на восток губернии — в степи с фиалковым запахом вечерницы и в плещущие барханами пески на поиски удивительных растений и минеральных диковин. Одинаково легко справляется 52-летний профессор и с конской сбруей, и с парусом на ялике.

«Живых созданий дальше в этой степи почти не видно, кроме как журавля-красавки (рассредоточено), дрофы и стрепета, черного, полевого и хохлатого жаворонков, отдельные суслики и долгоноги (тушканчики); однако часто встречается быстрая ящурка, также воинственный, двигающийся вперед с приподнятой передней частью тела и поднимающийся, когда его преследуют, против лошади или наездника, но неядовитый желтобрюхий полоз (желтопузик), который часто достигает в длину одну сажень; также ядовитые виды — гадюка и

щитомордник… кусачие ушастые круглоголовки и симпатичные маленькие ящерицы, без бородки, которые, если пугаются, закручивают хвост на спину»[29], — в подробностях и в оригинале, конечно, на латыни приводит ученый список обитателей степи, весьма скудный, по его мнению.

Сегодня увидеть в одном месте всех этих животных, даже исключая почти истребленных дрофу и тушканчиков, — большая удача. Удача сопутствует нам отчасти в песках Батпайсагыр (палласовой пустыне Салтан-Мурат), отчасти в Богдинском заповеднике и заказнике Степном, на землях которого Паллас наблюдал сайгаков. На солнечных барханах все так же топорщат свои «страшные» воротники ушастые круглоголовки и на бегу закручивают черные кончики хвостов круглоголовки-вертихвостки; шипят, не желая уступать дорогу, степные гадюки и бегают, оставляя рельефные следы, толстые жуки-чернотелки. Ранним утром в весенней степи гуляют парами взъерошенные красавки, призывно скачут и поют жаворонки, причем самки стараются даже усерднее самцов и соперничают с круглоголовками за научное имя вертихвосток, и высоко подпрыгивает, развернув во всей красе черно-белое оперение и поднимая росяную радугу, токующий стрепет. А сайгаки, прежде чем принести потомство, кружат по холмам и почти на ходу пьют горькую, пахнущую метаном воду рядом с кипящим источником.

…Дорожный экипаж, груженный ящиками с пухлыми гербарными папками и бесценными записками и зарисовками, пылит по желтой осенней степи к южным границам Астраханской губернии и далее — в новые земли Тавриды. Колесные оси густо смазаны дегтем, чтобы скрип их не мешал размышлять. Не устающий удивляться людям и природе профессор высматривает еще не известных ему (а значит, и никому в мире) живых и ископаемых существ…

Глава 4
От мамонта до археоптерикса

Петр Симон Паллас считается отцом отечественной палеонтологии. «Отцом» же всех палеонтологов и первым специалистом по ископаемым позвоночным был барон Жорж Леопольд Кретьен Фредерик Дагобер Кювье. В его время младенцам было принято давать много имен. Случись тяжелая болезнь, можно ведь сменить имя на следующее — вдруг смерть ошибется и уйдет по другому адресу. Кювье имя менять не пришлось ни разу, хотя он пережил и революцию, и Директорию, и воцарение Наполеона (дважды), и реставрацию власти Бурбонов, и еще одну революцию, пусть и не столь кровавую. Возможно, удачная судьба академика и пэра была связана с его ролью во Франции. Постоянно занимаясь научными изысканиями в Парижском бассейне, он стал непревзойденным знатоком строительного камня, способным указать, где закладывать карьеры и катакомбы для добычи наиболее прочных горных пород и как правильно это делать, чтобы Париж стоял, где стоит. Как следствие, он возглавил Комитет внутренних ресурсов. Именно к нему в Парижский ботанический сад (Национальный музей естественной истории) стекались палеонтологические образцы со всего света, в том числе из далекой Южной Америки и не менее далекой Сибири. Изучив сибирские кости, прекрасный знаток сравнительной анатомии Кювье сказал свое веское слово: мамонт — слон, но таких слонов сейчас нет, и он настолько отличается от современных, что отныне (с 1796 г.), так же как и

другое хоботное, мастодонт, должен быть признан отдельным видом. Так мамонт стал первым научно описанным ископаемым животным и символом всей палеонтологии (силуэт его скелета увековечен, например, на эмблеме Всероссийского палеонтологического общества). Само же открытие вымершего животного привело Кювье к более глобальной идее, которой он посвятил целую книгу — «Рассуждение о переворотах на поверхности земного шара» (1830). В ней ученый предположил: поскольку суша то погружается в пучины моря, то всплывает, населяющие ее животные время от времени вымирают. Потому-то мы и видим древние слои с остатками только рыб и моллюсков, более молодые — с «яйцеродящими четвероногими» (пресмыкающимися) и новые — с живородящими млекопитающими. То была первая теория, опиравшаяся на палеонтологический материал. Теперь она известна как «теория катастроф». (Кстати, Кювье нигде не упоминал никаких повторных актов творения, что незаслуженно ему приписывают.)

К научной истории самого мамонта необходимо добавить, что первым о родстве исполина со слонами догадался за несколько десятков лет до Кювье Даниэль Готлиб Мессершмидт, но увы, как это часто бывает, из-за рутины опубликовать свои мысли не успел, и они стали достоянием науки лишь в середине прошлого столетия. А видовое название *primigenius* (*лат.* первичный, исходный) предложил в 1799 г. Иоганн Фридрих Блюменбах из Гёттингенского университета: ему тоже перепала часть сибирских находок, но этот ученый считал мамонта просто другим, древним видом слона. О хоботных один из ведущих, наряду с Кювье, анатомов своего времени знал немало, поскольку именно он составил научное описание африканского слона. Само же название «мамонт» было увековечено в родовом имени *Mammuthus* в 1828 г.

В августе того же 1799 г. в дельте реки Лены эвенки из общины Осипа Шумахова, «тунгузского князца», как его

именовали в тогдашних грамотах, обнаружили почти целую мумию мамонта. Хотя среди эвенков бытовало поверье, что, кто увидит мертвого мамонта, сгинет сам, в 1804-м, когда кадавр полностью вытаял из обрыва, Шумахов вырубил бивни и продал их купцу Роману Болтунову за 50 рублей. Купец оказался любознательным — добрался до обрыва и зарисовал тушу, правда, по словам Михаила Адамса, адъюнкта по зоологии Российской Императорской академии наук, «очень неверно… нечто среднее между свиньей и слоном». Сам Адамс попал в Якутск по пути в Китай. Когда зоолог узнал о находке и проделал огромный путь к ней (последние версты верхом на северном олене), от мумии еще оставался скелет с большими кусками шкуры, две ноги, усохшие мозг и глаз с ресницами, а также целый пуд выпавших волос — прочее уничтожили песцы, волки и собаки. Тем не менее этот остов, выставленный впоследствии в Кунсткамере (ныне — в Зоологическом музее Санкт-Петербурга) и известный как «мамонт Адамса», является одним из наиболее полных скелетов шерстистого исполина. По рисунку Болтунова в 1859 г. художник и издатель крестьянского происхождения Иван Александрович Голышев напечатал раскрашенную литографию «Мамутъ» — единственное лубочное изображение ископаемого животного (рис. 4.1). Мамут на ней был полосатым, ушастым и толстокожим, с мощными бивнями, но без хобота и длинной шерсти, и стоял на фоне пальм (дикий зверь все-таки). Если учесть, что сама зарисовка Болтунова была опубликована позднее, то лубок мстёрского крестьянина — это первая научная реконструкция мамонта!



Рис. 4.1. «Мамутъ»; лубочная картинка Ивана Голышева, 1859 г.

В XIX в. палеонтология прочно занимает свое, особое место среди естественных наук. После работы Уильяма Смита «Слои, распознанные по собранным фоссилиям» (1819) геологи понимают, что любые осадочные отложения содержат уникальный для них комплекс ископаемых. Такие ископаемые называются руководящими и позволяют надежно датировать данные отложения. Благодаря их изучению появляется геохронологическая шкала — научная периодизация истории Земли. Палеонтологию начинают преподавать, в том числе в Московском университете, куда из Саксонии приезжает незаурядный естествоиспытатель Иоганн Готтгельф Фишер фон Вальдгейм. Его стараниями в русский язык входит само понятие «палеонтология» и развенчиваются побасенки о сибирских

чудищах. Так, в 1822 г. немецкий натуралист и писатель Готтгильф Генрих фон Шуберт описал мифического грифа (*Gryphus antiquitatis*) по «когтям» почти метровой длины. «Когти», считавшиеся остатками гигантской птицы (или быкообразного чудища — именно они были изображены на рисунке мегемота), находили и раньше, но фон Шуберт присвоил им научное название. Фишер фон Вальдгейм отождествил «когти», пусть и плоские, с рогами шерстистого носорога, хотя подобных рогов у современных носорогов нет. Также он отметил, что Геродот, на которого ссылался немецкий натуралист, подразумевал под грифами некий зауральский народ, а отнюдь не гигантских птиц. Более того, за полстолетия до фон Шуберта академик Паллас описал и зарисовал в деталях мумифицированные ноги и голову волосатого носорога. Он также обратил внимание на поперечную полосатость рогов и предположил, что она отражает годичные циклы роста. (И оказался совершенно прав, хотя прошло два с половиной столетия, прежде чем его предположение подтвердилось.) А совершенно верное утверждение Фишера фон Вальдгейма, что при жизни зверя носовой рог был плоским, ученые оспаривали еще долго, ссылаясь на сибирских умельцев, якобы раскалывавших рога вдоль для своих нужд. Исследователь Сибири (впоследствии иркутский чиновник) Матвей (Матиас) Геденштром, объездивший весь этот край в начале XIX в., действительно упоминал, что юкагиры используют «сии когти» для придания упругости лукам.

Пока российские ученые разбирались с мохнатыми северными слонами и носорогами, Западная Европа переживала рептильный бум. Козимо Алессандро Коллини, хранитель коллекции Карла Теодора, курфюрста Пфальца и Баварии, ранее успевший поработать секретарем у Вольтера, описал в 1784 г. странное существо, попавшее в собрание редкостей из знаменитого ныне верхнеюрского местонахождения Зольнхофен в Баварии. Хранитель решил, что имеет дело с морским животным,

передвигавшимся с помощью огромных парных плавников. Ученые долго не могли взять в толк, что это: необычная летучая мышь, летающее сумчатое млекопитающее или, может, морская птица… Профессор Жан Эрманн из Страсбургского университета изобразил его в виде носатой летучей мыши с растянутыми между передними и задними лапами перепонками и пушистым хвостиком. По краю перепонок проходил необычный суставчатый обод (рис. 4.2). Набросок сопровождался письмом к Кювье, где Эрманн отмечал, что «благодаря вандало-республиканскому мародерству… сам образец, без сомнения, уже находится в твоем распоряжении»[30]: войска Наполеона только что оккупировали часть немецких земель и разграбляли частные и муниципальные коллекции. Академик с реконструкцией не согласился: слишком нефункционально. Он дождался зарисовок зольнхофенского образца, сделанных Коллини, и распознал в необычном скелете остатки представителя полностью вымершей группы летающих ящеров, назвав его «пальцекрылом» — птеродактилем (*Pterodactylus*): ведь перепонка крепилась к одному, летательному (четвертому) пальцу. На титуле первого издания работы Кювье «Записки об ископаемом скелете летающей рептилии…» ящер по ошибке значился «петро-дактилем» — каменным пальцем, а рисунок Эрманна был опубликован лишь через 200 лет.

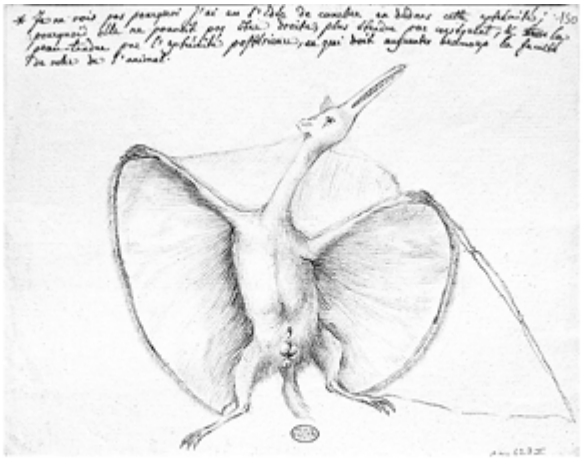


Рис. 4.2. Первая реконструкция птеродактиля (*Pterodactylus*), сделанная Жаном Эрманном для Жоржа Кювье, 1800 г.

Баварская находка не превышала в размахе крыльев полуметра. Гораздо больше ученый мир удивился, когда в Лайм-Риджисе (Дорсет) на побережье Ла-Манша собирательница ископаемых Мэри Эннинг обнаружила среди остатков морских ящеров зубастого птерозавра с размахом крыльев почти полтора метра. Поначалу на поиск окаменелостей ее подвигло отсутствие средств, пришлось даже бросить школу: отец-мебельщик рано умер, оставив долги. А может быть, причиной был удар молнии, которая поразила годовалую девочку и еще трех человек, но выжила только Эннинг. Во всяком случае, по мнению очевидца, после столь необычного случая «из бирюка она превратилась в общительную и смышленую персону». А это немаловажное качество для продвижения любого дела, даже такого, как торговля фоссилиями. Уже в 12 лет она сумела найти почти полный скелет ихтиозавра, а вскоре — один из первых скелетов длинношеего плезиозавра, который по просьбе Кювье у нее купили для музея в Париже. Чтобы лучше понять, где и что можно отыскать, мисс Эннинг начала штудировать книги по геологии и анатомии и, проведя всю жизнь за сбором окаменелостей, узнала о них столько, что могла спорить с ведущими профессорами

своего времени, став в ту пору единственной женщиной в мире мужчин и ящеров.

Юрские обрывы Лайм-Риджис на юго-западе Англии, каменоломни Хольцмаден и Зольнхофен в Швабском и Франконском Альбе, где добывали сланцы для кровель, столовых плит и печатных станков (потому они также известны, как литографические сланцы), в XIX в. преобразились в копи по извлечению целых скелетов удивительных морских гигантов, о природе которых яростно спорило не одно поколение ученых. Рыбообразные ящеры то ли с добычей, то ли с детенышами внутри, длинношеие плезиозавры и длинномордые плиозавры, морские крокодилы, покрытые крепкой фигурной чешуей длиннорылые рыбы, причудливые «кусты» гигантских морских лилий — вот лишь немногие удивительные окаменелости, добытые здесь и разошедшиеся по музеям всего мира (рис. 4.3).



Рис. 4.3. Юрские обитатели Лайм-Риджиса, Англия; рисунок «Ужасные изменения», Генри де ла Беш, руководитель Геологической службы Великобритании и первый президент Палеонтологического общества, 1830 г.

Тогда же в английских графствах Оксфордшир и Сассекс нашли первых динозавров, которые получили научные имена мегалозавр (*Megalosaurus*) и игуанодон (*Iguanodon*). Одного из них в «Сообщении о мегалозавре, или огромной ископаемой ящерице из Стонсфилда» (1824) увековечил лектор по геологии Оксфордского университета (позднее декан Вестминстерского аббатства) преподобный Уильям Бакленд. По коническим зубам с пильчатым краем, торчащим из зубной кости, ребрам, тазовым позвонкам и некоторым другим фрагментам ученый определил, что перед ним, несмотря на гигантские размеры, скорее родственник ящериц, чем млекопитающих. Используя методы сравнительной анатомии, разработанные Кювье, он рассчитал по размерам бедренной кости длину гиганта — 12 м. Поскольку

Бакленд за стандарт принимал пропорции ящериц, получилось многовато, но и 7 м — истинная длина этого зверя — величина впечатляющая. Ящерица слоновьего размера! (С тех пор описано свыше 2000 родов динозавров.)

В слое с мегалозавром Бакленд обнаружил и верно определил кости птерозавров, которые прежде считались птичьими, и кусочки челюсти примитивного сумчатого. Впоследствии подтвердилось, что это древнее млекопитающее, хотя и не сумчатое. Бакленд написал много интересных работ и даже первым отметил, что причудливо изогнутые перегородки могли укреплять раковину аммонита, обратил он внимание и на копролиты. («Роясь в сегодняшнем окаменевшем…», можно судить не только о хорошем пищеварении у древних животных, но и изучать их паразитов, иначе вообще почти не сохраняющихся, а также многие аспекты поведения.) Он же провел первые актуопалеонтологические исследования (так называют раздел науки, связанный с постановкой опытов на современных организмах по превращению их в ископаемые): раскатал тесто и пустил ходить по блину черепаху, а полученные отпечатки ног сравнил с теми, что находили на поверхности пермских песчаников. Оказалось, что разлапистые ямки — это следы пресмыкающихся, а не случайные выбоины или что-то в этом роде. Их Бакленд назвал хелихнус (*Chelichnus*, от *греч*. χελυζ — черепаха и ιχνοζ — след).

Большую известность приобрела история игуанодона, поскольку его первооткрыватель из Сассекса бросил вызов самому барону Кювье. Большой ребристый зуб ящера, согласно легенде, конечно приукрашенной, подобрала в куче строительного щебня Мэри Энн Мэнтелл, жена коллекционера-любителя Гидеона Мэнтелла. Сам Мэнтелл родился в семье зажиточного лавочника и в 15 лет был отдан в обучение к хирургу. Хирургией он потом и занимался, имея собственную успешную практику, а с будущей супругой познакомился,

посещая одного из пациентов. Свободное время Мэнтелл проводил в поисках окаменелостей с Джеймсом Паркинсоном, тоже врачом, а миссис Гидеон Мэнтелл делала гравюры для книг о находках, сидя в доме мужа — с капителями в виде аммонитов вместо волют. Ко времени находки зуба Мэнтелл уже имел большой опыт поиска окаменелостей и знал литературу о них. Он быстро понял — ему досталось нечто, доселе неизвестное. Дальнейшие поиски позволили собрать фрагменты ребер, ключицы, позвонки, кости конечностей и таза огромного невиданного зверя, вероятно гигантской ящерицы. Некоторые кости и их изображения из коллекции Мэнтелла известный геолог Чарльз Лайель привез для подтверждения выводов своего друга Жоржу Кювье. Маститый ученый не согласился с мнением хирурга: академик посчитал, что зуб принадлежал носорогу, а плюсневые кости — бегемоту. Однако Мэнтелл решился поспорить, ведь все эти кости происходили из слоев более древних, чем любые находки крупных млекопитающих. Как и всякий хирург того времени, он понимал в зубах и назвал ископаемое игуанодоном («игуанозубом»). У современной игуаны действительно очень похожие зубы, но они намного меньше, чем у необычной находки. О новых костях он продолжал извещать Кювье, помогла сделать выводы об особости вымершей группы позвоночных и статья Бакленда о мегалозавре.

Наконец, даже Кювье согласился с его доводами и ответил в письме от 20 июня 1824 г.: «Эти зубы совершенно не известны мне. Они не принадлежат хищным; при этом, я полагаю, они относятся… к отряду рептилий… Не имеем ли мы здесь дело с новым животным, растительноядным пресмыкающимся?»[31] И Мэнтелл восторженно написал, что «…было время, когда Земля была населена откладывающими яйца четвероногими потрясающего размера и господство рептилий предшествовало человеческому роду!»[32] Ему вторил Бакленд: «…и которые

должны были быть столь велики, что по сравнению с ними слон смотрелся бы не более чем креветкой…»[33]

Джеймс Паркинсон тоже оставил заметный след в науке — и не только палеонтологической. Его имя не случайно созвучно с названием весьма распространенной ныне болезни: именно он тщательно описал симптомы «дрожательного паралича». Как и все ученые-собиратели той поры, Паркинсон, бывало, приобретал фоссилии на особых аукционах, где продавались коллекции разорившихся музеев и частных лиц (например, эта судьба постигла богатую коллекцию Хантера). Такие распродажи иногда длились по два месяца, с молотка на них уходили десятки тысяч лотов. Собрав изрядное число окаменелостей, Паркинсон использовал их изображения, в том числе цветные, для книги с неброским названием «Органические остатки прежнего мира» (1804–1811, в трех томах). По сути, это была первая популярная книга по палеонтологии, или, выражаясь языком тех лет, ориктологии. В следующем, более фундаментальном сочинении «Основные принципы ориктологии» (1822; рис. 4.4) он отдал должное Бакленду, рассказав о мегалозавре, но и поддел ученого-священника, отметив, что в допотопных слоях не встречаются остатки людей, даже грешников, и не значит ли этот факт, что Великий потоп случился до сотворения человека? Далее он развил еще более еретическую даже для XIX в. мысль — раз все вымирают, вымрет и венец творения… Впрочем, сам он старался этого не допустить: врачевал людей и даже вернул к жизни повесившегося, за что был награжден медалью Королевского гуманистического общества. Удивительно, но ни одного портрета этого выдающегося человека не сохранилось.

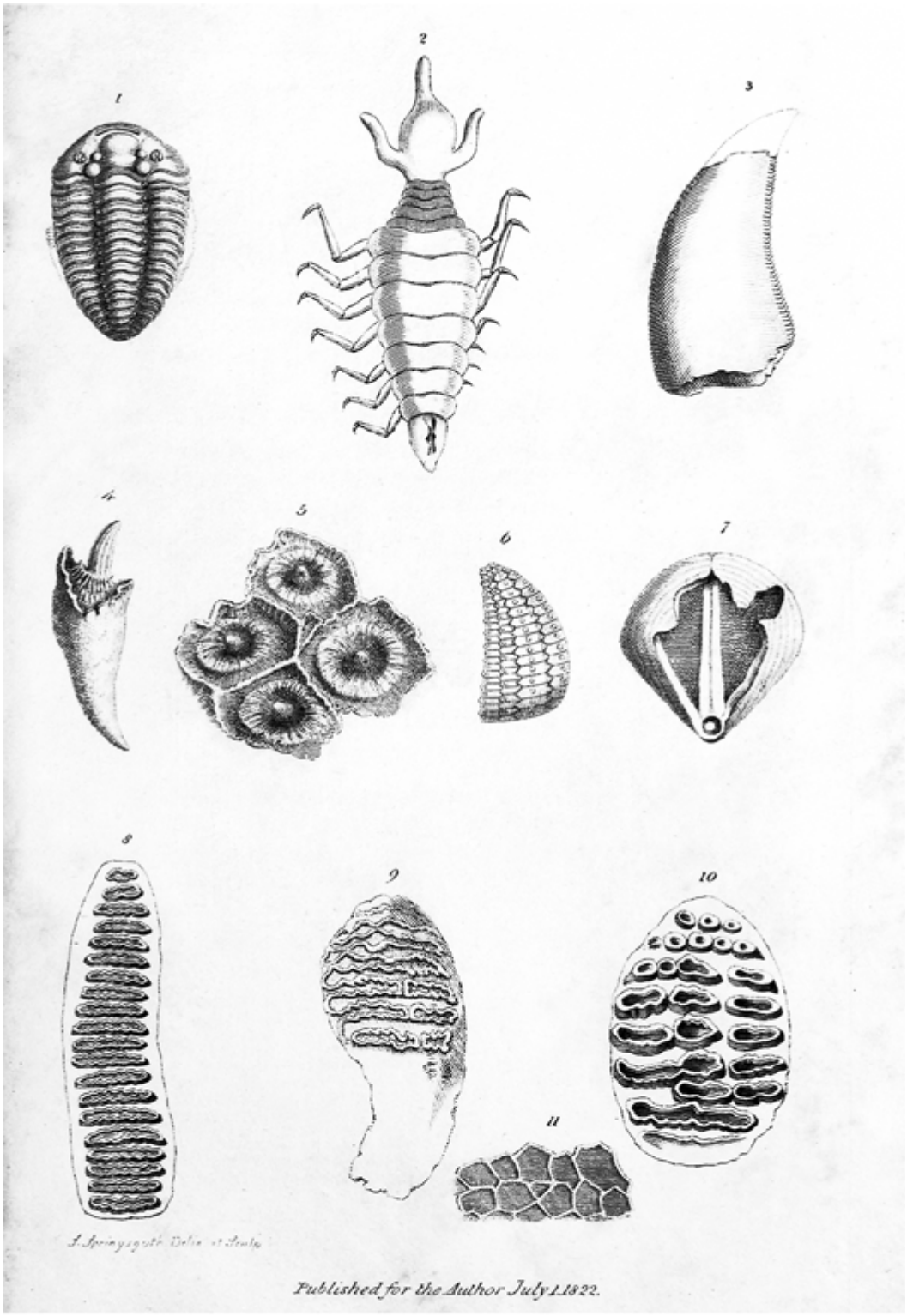


Рис. 4.4. Иллюстрация из книги Джеймса Паркинсона «Основные принципы ориктологии» (1822): 1) панцирь трилобита; 2) равноногий рак (возможно, реконструкция трилобита); 3) зуб динозавра; 4) шестилучевой коралл; 5–6) фрагменты панциря морского ежа; 7) раковина брахиоподы; 8–10) зубы хоботных

Меж тем Мэнтелл описал панцирного динозавра гилеозавра (*Hylaeosaurus* — «лесной ящер»), гигантского морского варана мозазавра (*Mosasaurus* — «ящер с реки Моза») и разобрался с анатомией новозеландских гигантских птиц моа. Свои открытия он описал в книге «Чудеса геологии» (1838), украшенной знаменитой гравюрой Джона Мартина «Страна игуанодона», на которой под крики птерозавра сцепились рычащие драконоподобные мегалозавры и игуанодон (рис. 4.5).



Рис. 4.5. Картина «Страна игуанодона», изображающая схватку игуанодона (*Iguanodon*) и мегалозавров (*Megalosaurus*); на заднем плане гилеозавр (*Hyleosaurus*) и мозазавр (*Mosasaurus*) в озере, на переднем — птеродактиль (*Pterodactylus*); художник Джон Мартин, 1838 г.

Самым необычным поступком врача-палеонтолога стало вызволение молодой вдовы Ханны Расселл из рук правосудия: по обвинению в отравлении мужа мышьяком ей грозила виселица. Мэнтелл подробно расписал судье, какие симптомы должны были сопровождать смерть мужчины, если бы он принял мышьяк, как

выявить наличие этого яда, и заключил, что тот скончался от сердечного приступа. Свои криминалистические выводы он опубликовал в книге «Замечания о медицинских свидетельствах, необходимых для доказательства наличия мышьяка в человеческом теле…». На самом деле не прав был Мэнтелл: протоколы вскрытия трупа Расселла однозначно указывают на серьезные, несовместные с жизнью повреждения органов пищеварения ядом, притом что сердце оставалось здоровым. Но отравила его, вероятно, не Ханна Расселл, и оправдана она была стараниями Мэнтелла. Возможно, эта книга или сам случай, широко обсуждавшийся в газетах и достойный сюжета о Шерлоке Холмсе и докторе Ватсоне, привлек в свое время внимание Артура Конан Дойла. Узнав больше о Мэнтелле, писатель заинтересовался древними ящерами и написал одно из лучших литературных произведений, посвященных давно исчезнувшим существам, — «Затерянный мир». Среди героев романа — игуанодон.

Некоторое время спустя, когда было собрано больше костей этого ящера, сэр Ричард Оуэн, один из самых сведущих палеонтологов XIX в. (сам-то он считал себя самым сведущим), занимавший высокий пост хранителя Хантеровского музея при Королевском колледже хирургов в Лондоне, попытался восстановить облик целого динозавра. На нос игуанодону он, следуя Мэнтеллу, водрузил необычный костяной шип (на самом деле — коготь), обнаруженный вместе с остатками скелета. Однако, в отличие от предшественника, Оуэн не стал изображать зверя в виде поджарой гигантской игуаны. В его представлении толстокожий ящер выглядел словно объевшийся бегемот.

Этому ящеру и его автору повезло: Оуэн не стал переиначивать его название, что неоднократно проделывал с другими находками, например с птерозавром, описанным тем же Мэнтеллом, пусть и под птичьим именем. (Для урегулирования вопроса приоритета зоологических и ботанических названий

существуют особые своды правил — кодексы, которым неукоснительно должны следовать все ученые, иначе имя останется непризнанным. В середине позапрошлого века эти правила еще не всеми воспринимались однозначно, чем и пользовался Оуэн, желая умалить значение открытий коллег.)

Именно сэр Оуэн в «Докладе о британских ископаемых рептилиях» (1841) ввел знакомое сегодня всем слово «динозавры» (Dinosauria; от *греч.* δεινός — ужасный и σαῦρος — ящер). Среди особенностей новой группы ученый отметил мощный крестец из пяти позвонков, значительные высоту и ширину невральных дуг спинных позвонков, двойное сочленение ребер с позвонками, длинные кости конечностей с обширными костномозговыми полостями. «Творец» динозавров препарировал самых разных животных (однажды жена застала его в холле дома, когда муж расчленял труп только что павшего в зоопарке носорога) и прекрасно разбирался в строении тела очень разных позвоночных. Гусиным пером зоолога описаны гигантские ленивцы и броненосцы Южной Америки, остатки которых собрал Чарльз Дарвин во время кругосветки на бриге «Бигль», огромные сумчатые, когда-то обитавшие в Австралии.

Одновременно Оуэн придумал и осуществил блестящий маркетинговый ход: «ужасные ящеры» одним своим именем привлекли публику и спонсоров, и этот интерес не спадает доныне. Созданная при его участии скульптором Бенджамином Хокинсом модель игуанодона, выполненная даже несколько больше, чем в натуральную величину, стала одной из достопримечательностей Лондона. В еще не достроенном каркасе Оуэн устроил торжественный обед на 21 персону. А мегалозавр попал на страницы «Холодного дома» Чарльза Диккенса. Но главное — сэру Оуэну удалось обратить внимание на беды Музея естественной истории в Лондоне, где он получил место суперинтенданта, и добиться выделения внушительного участка на дорогой столичной земле под строительство нового

просторного и изысканного здания, превратившегося в один из притягательных центров города на Темзе.

К середине XIX в. стало очевидно, что вымирали не только виды, подобные шерстистому мамонту, но и большие группы животных — динозавры, аммониты, белемниты, конодонтофориды. Последних по гребенчатым и коническим блестящим фосфатным зубам описал палеонтолог и один из основоположников эмбриологии Христиан Генрих Пандер в трудах Санкт-Петербургской Императорской академии наук (1856). Изучая эти мельчайшие окаменелости, обильные в палеозойских отложениях Прибалтики и Центральной России, ученый практически лишился зрения, но верно определил, что это именно зубы позвоночных. По распределению фосфатных наслоений Пандер понял, что конодонты закладывались в мягких тканях, и считал их зубами рыб или бесчелюстных. Он был гораздо ближе к истине, чем многочисленные исследователи конодонтов в последующие 150 лет, которые куда их только не прикладывали — от хвоста до желудка.

Время великих палеонтологических открытий еще не наступило. Даже Чарльзу Дарвину не удалось весомым (т.е. каменным) материалом подкрепить теорию происхождения видов, хотя посвященная этой теории книга при жизни автора выдержала шесть переизданий — с 1859 по 1872 г. Ни тебе переходных форм, ни постепенного, пошагового преобразования видов, только молчащие многокилометровые докембрийские толщи, охватывающие семь восьмых истории Земли. Лишь одинокий археоптерикс (*Archaeopteryx*), добытый в Зольнхофене, сочетал признаки птиц и ящериц. Оставалось надеяться, что все это явится на свет по мере исследования обширных, еще практически непознанных территорий Восточной Европы, Азии, Африки, Америки, может быть даже Антарктиды.

Так оно и вышло. Сначала палеонтологи начали осваивать богатые окаменелостями просторы Северной Америки, где

остатки древних растений и животных, особенно динозавров, превратились в объект вожделения множества музеев и коллекционеров, не жалевших средств на их покупку. Эпицентр скандалов, всегда сопутствовавших динозаврам, сместился в США, и разразились «костяные войны»…

Непонятно, почему об этом не снят еще блокбастер, который мог быть куда более захватывающим, чем очередная лубочная история из «Мира юрского периода». Только представьте: ночь в музее…

В пыльной тиши, за стеллажами и картотеками скрипит перо бородатого старца, который дрожащей рукой покрывает лист бумаги знаками. Рука не слушается хозяина: вместо ровных строчек она выводит расползающиеся во все стороны каракули. И с кончика пера одна за другой шлепаются жирные черно-коричневые кляксы. Старик злобно ломает ручку, разбивает синюю фарфоровую чернильницу об стену и шаркающими, но все еще уверенными шагами выходит в зал музея. При свете редких шипящих газовых рожков здесь по плафонам и колоннам гуляют странные решетчатые тени: их отбрасывают огромные скелеты чудищ, подвешенных под куполом на мощных тросах. Мерцающие отсветы мертвенного пламени будто заставляют их шевелиться. Старик поднимает голову и взглядом впивается в самый большой скелет.

Наплыв на грудную клетку… Перебивка…

Мы видим ту же огромную грудную клетку, точнее, отдельные ребра, торчащие из ярко-малинового каменного пласта в огромном карьере. Дрон с камерой уходит вверх. Внизу открывается панорама, на которой просматриваются кости многометрового скелета и вереница рабочих вдоль него, как у конвейера. Вокруг зубастой пасти уже

аккуратно пробивают канавки для заливки монолита гипсом и покрывают кости вощеной бумагой; хребет расчищают устричными ножами; на участке, где должен быть хвост твари, два здоровяка поочередно с сильным замахом бьют по камню мотыгами, переделанными в заступы.

Наплыв: широкое черное лицо с залитыми потом покрасневшими от пыли глазами… Камера отъезжает.

Это уже глаза не землекопа, а старого индейца из племени черноногих с лицом, испещренным морщинами, оспинами и татуировками.

— Эй, вождь, — к индейцу на норовистом вороном мустанге подъезжает будущий музейный работник, а сейчас мужчина в полном расцвете сил с лихо торчащими усами и бородкой-эспаньолкой (поводья в левой руке, шарповская винтовка с залощенным прикладом — через седло в правой). — Все по-честному: вы нам землю, мы вам виски. Между прочим, односолодовый, а не какой-то там бочковый. Я тебя уважаю.

Не говоря ни слова, вождь поднимает голову ко всаднику. «Это наша земля», — читается немой укор в слезящихся, но мудрых глазах старца.

— Мистер Коп, люди Марша в одном переходе отсюда, — обращается к первому всаднику второй, только что подскакавший к нему на разгоряченной белой кобыле.

— ***, — рыкает Коп и смачно сплевывает под ноги индейцу.

— ***, — вторит ему помощник и смачно сплевывает жевательный табак.

— Мазер***, — присоединяется к ним кобыла и сплевывает жвачку с особым цинизмом.

Лихим галопом всадники спешат с утеса, где остается индеец, вниз. Из-под подков летят искры.

Остановившись у раскопа, но не спешившись, Коп звонко щелкает кнутом. Все замирают.

— Кончай работу! Грузимся на подводы и уходим, — орет он рабочим. — Подрывники — на позицию.

Начинается суета. Каменные плиты, так и не залитые гипсом и не упакованные в ящики для сохранности, передают по цепочке рабочим на подводах. Просевшие на рессорах подводы, запряженные шестерками лошадей, медленно ползут вверх по насыпи. Возницы нещадно лупят спотыкающихся лошадок бичами. Когда трогается последняя повозка, к ней изо всех сил спешит землекоп, орудовавший киркой. В мощных растопыренных руках он едва удерживает огромную глыбу с хвостовыми позвонками.

— Масса Коп! Масса Коп! — задыхаясь, кричит он. — Подождите! Как же вы без хвостового отдела будете новый род динозавра описывать? Вы только взгляните, какие здесь необычные невральные дуги! Это был водный динозавр!

— Что бы ты понимал в невральных дугах, ***, — бурчит Коп. — Не останавливаться!

Землекоп все-таки догоняет набирающую ход подводу, но в последний момент оступается и падает навзничь. Глыба обрушивается на его грудную клетку. Изо рта ярко-красным фонтанчиком вылетает струйка крови.

— Я не могу дышать, — сипит он сквозь синеющие губы.

Смена плана. Последняя подвода въезжает на утес.

— Давай! — рыкает гарцующий вдоль обрыва на вороном жеребце Коп.

Подрывник, внимательно следивший за его перемещениями, сплевывает жвачку и жмет на ручку взрывателя.

Смена плана. Вся стенка карьера, где добывали ящера, взлетает на воздух. Клубы дыма, мощные языки огня. (Примечание сценариста: взяться им, конечно, неоткуда, зато красиво и списать на спецэффекты можно много.) Рушится скала со стоящим на ней одиноким вождем. (Для тех, кто не понял: это символ — индеец возвращается в свою землю.)

Смена плана. На горизонте под синими с виноградной лозой флагами штата Коннектикут, натянутыми словно паруса, появляются фуры Марша.

— А вот *** тебе, коллега Марш, а не публикация в Американ джорнал! — показывает фурам два средних пальца Коп и удаляется в закатную прерию.

Конец.

Титры. При объединенной поддержке Минкультуры РФ и Бюро по делам образования и культуры США. В процессе съемок ни один динозавр не пострадал, только налогоплательщики.

Не совсем так, конечно, все это происходило. Но палеонтологический Дикий Запад имел место быть: и чужих землекопов подкупали, и мустангов объезжали, и от голодных гризли спасались, попутно изобретая способы сохранения бесценных находок, используемые до сих пор (гипсовые «пироги», особые инструменты для раскопок). Увы, в спешке реконструировали ископаемых монстров задом наперед (с черепом на хвосте вместо шеи), халтурно описывали динозавров (до сих пор научный мир до конца не разобрался, какому скелету должен принадлежать тот или иной череп). И ехидные заметки друг о друге писали, и обидные названия страшненьким окаменелостям давали, вроде *copehater* (*англ.* «злопыхатель Копа»), которые из научного обихода уже не вычеркнуть (рис. 4.6). Главным же итогом работы непримиримых соперников

Эдварда Дринкера Копа из Пенсильванского университета и Отниела Чарльза Марша из Йельского стали внушительные собрания вымершей живности (Музей естественной истории Пибоди, Академия естественных наук Филадельфии и Национальный музей естественной истории в Вашингтоне), тысячи незаурядных книг и статей и тысячи видов всевозможных существ, возвращенных из геологического небытия. Среди них такие знаковые формы, как эласмозавр (*Elasmosaurus*) — самое длинношее животное на свете (пусть это и тот свет), гиганты диплодок (*Diplodocus*) и апатозавр (*Apatosaurus*), украшенный пластинами и шипами стегозавр (*Stegosaurus*; рис. 4.7), живой планер — птеранодон (*Pteranodon*), зубастая морская птица гесперорнис (*Hesperornis*). И конечно, немалая толика важных обобщений, которые называют законами природы.

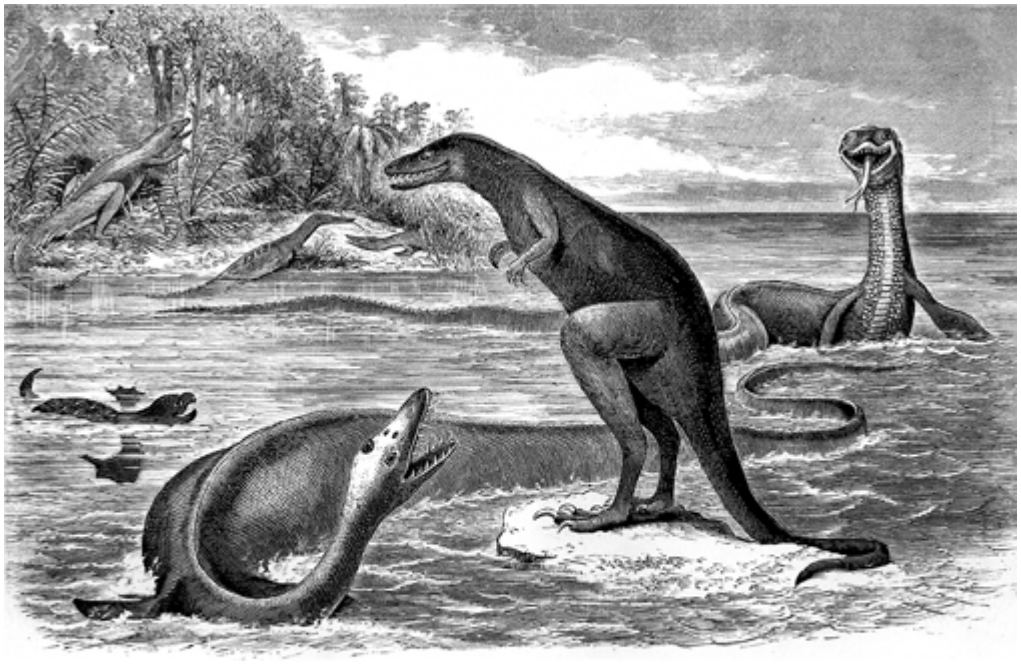


Рис. 4.6. Рисунок из статьи Эдварда Копа «Ископаемые рептилии Нью-Джерси» (1869): дриптозавр (*Dryptosaurus aquilunguis*) и эласмозавр (*Elasmosaurus*) с головой, помещенной на кончике хвоста; в море мозазавр (*Mosasaurus*) и морская черепаха (*Osteopygis*); на противоположном берегу гадрозавр (*Hadrosaurus*) и крокодилы (*Thoracosaurus*)

Как оказалось, палеонтологические находки можно использовать не только для привлечения публики и меценатов и не только для определения возраста горных пород, необходимого для составления точных геологических карт. Окаменелости важны, в первую очередь, для понимания законов эволюции и закономерностей развития планеты Земля в целом. Сам Коп в письме (1895) к одному из главных американских «охотников за ископаемыми» своего времени Чарльзу Штернбергу так определил смысл работы палеонтологов: «Наша наука такого рода, что не дает больших доходов при жизни, но через некоторое время, когда нас уже не будет, наш труд окажется очень нужным»[34].

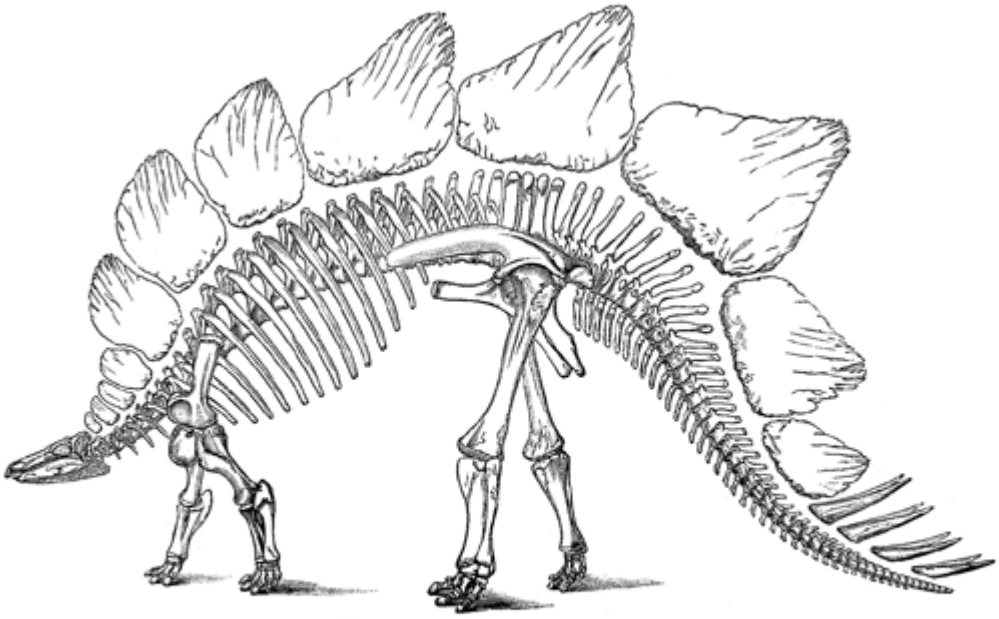


Рис. 4.7. Рисунок из статьи Отниела Чарльза Марша «Реконструкция стегозавра» (1891): скелет позднеюрского *Stegosaurus ungulatus* с преувеличенным числом хвостовых шипов

Первыми в ряду палеонтологических обобщений стали правило Копа (1875) и закон Копа (1887).

Правило предполагало, что в эволюционной линии тех или иных существ потомки становятся все крупнее и крупнее предков,

пока не превращаются в гигантских монстров вроде диплодока или апатозавра среди завроподов. Изучая динозавров, такое вполне можно было себе представить. Но насколько универсально это суждение? Споры об этом длятся и через 100 с лишним лет после работ великого палеонтолога. Действительно, многие группы, скажем ракоскорпионы, палеозойские морские лилии, семейство псовых, превратившихся в Северной Америке в суперхищников, и даже морские животные в целом эволюционировали, «сверяясь» с правилом Копа. Конечно, Коп выводил правило умозрительно, но сейчас такие работы проводятся на огромном статистически выверенном материале. Например, исследование морских животных, которое показало, что за последние 540 млн лет их размеры в среднем увеличились в 150 раз, охватило 17 208 родов. И конечно, все не так просто: некоторые группы со временем мельчают, у других размер тела сильно зависит от условий среды.

Закон Копа утверждал, что предки любой крупной группы живых существ, будь то динозавры или птицы, должны быть «невзрачными» — мелкими и мало специализированными (на языке науки это означает, что они могли одинаково хорошо существовать в разных условиях и есть практически что угодно). Но закон только тогда закон, когда он применим ко всем без исключения. Это утверждение вроде бы было похоже на правду, и целое столетие палеонтологи занимались поиском «невзрачных» предков, а неонтологи выводили их облик теоретическим путем. Почти никто не подумал, что в постоянно меняющихся условиях выжить можно, только приспосабливаясь к ним — специализируясь. Искали не тех и не там. И конечно, долго никого не находили.

Если о правиле Копа можно сказать, что оно подтверждается, о его законе — что не очень, то третье его интересное высказывание до сих пор вызывает серьезные споры. Незаурядный палеонтолог согласился с Дарвином в том, что виды

появляются и исчезают путем естественного отбора, но заявил, что роды и другие высшие систематические группы организмов тоже являются эволюционирующими единицами (этому вопросу посвящалась его статья с вызывающим заголовком «Происхождение родов», 1868). Они происходят друг от друга благодаря ускорению или замедлению зародышевого развития и формируют группы с похожими наборами видов. Такие группы он назвал гомологичными. (Не нужно думать, что это мысль совсем уж наивна или устарела, к ней мы еще вернемся.)

Не менее спорный «палеонтологический закон» предложил Луи Долло из Королевского музея естественной истории в Брюсселе, который он же и создал. Долло в большей степени известен своими оригинальными взглядами на облик динозавров: он воссоздал игуанодона как двуногое существо (в Бельгии открыли целое «кладбище» этих ящеров, которое им было тщательно изучено; рис. 4.8).

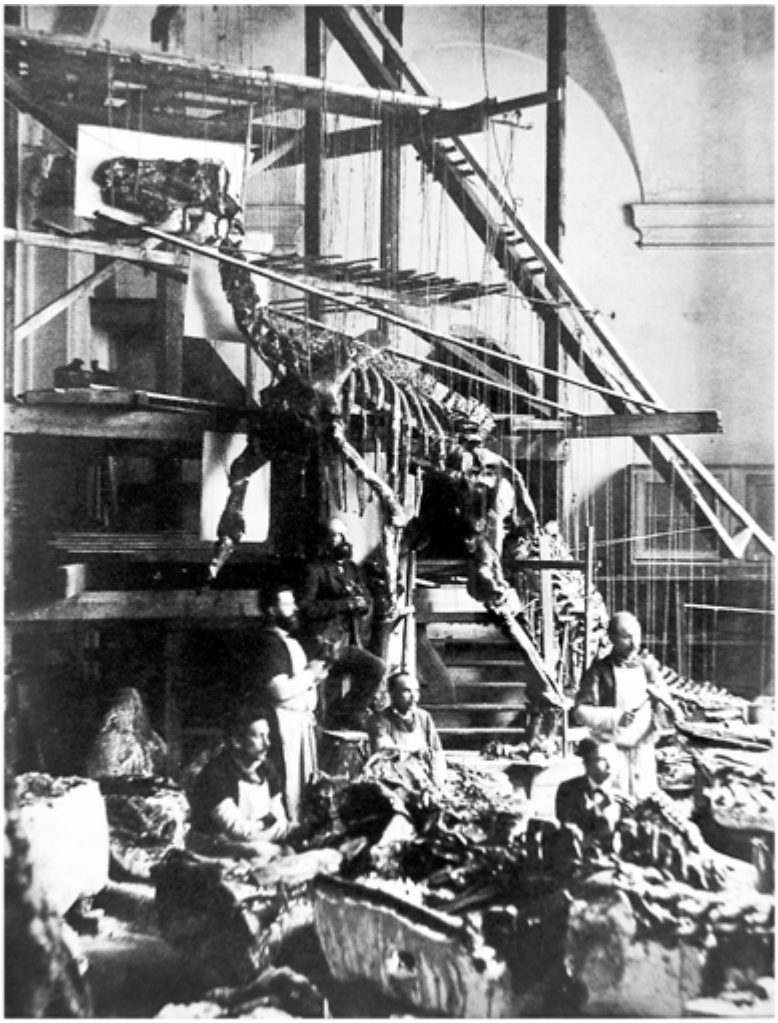


Рис. 4.8. Монтаж скелета раннемелового игуанодона (*Iguanodon bernissartensis*) в часовне Святого Георгия, Брюссель, 1882 г. Каркас еще не установлен, и каждая кость подвешена на веревке (commons.wikimedia.org)

Исследовал он и ископаемых головоногих, панцирных рыб, мозазавров со всей дотошностью математика, которым он, собственно, и был. И статьи писал, как математик: в одну-две странички. В такой статье Долло и изложил закон необратимости эволюции (1893): «…эволюция — прерывиста, необратима, конечна». Да, те же головоногие приобретают то свернутую, то развернутую раковину, но все равно они далеко не те же самые, что были раньше. Значит, потомки уже никогда не уподобятся предковым формам. (Он также отметил, что каждая группа существ проходит определенный жизненный цикл: зарождается,

расцветает и угасает; всем рано или поздно предначертано вымереть.) Отдельные признаки возврата с тех пор нашлись: у кур в запястье появляются косточки, которые исчезли еще у их манирапторных предков, а палочники вновь обретают способность к полету. Но все-таки при этом куры не обращаются динозаврами, а палочники — прямокрылыми.

Великие палеонтологические открытия лишь начинались, а сама дисциплина только становилась настоящей наукой. Коп, например, живо интересовался новыми методами изучения окаменелостей и даже выезжал во французский Реймс, где местный врач Виктор Лемуан работал с костями эоценовых крокодилоподобных хампсозавров и гигантских птиц рода гасторнис (*Gastornis*). Он понял, что по тонким срезам можно изучать гистологию ископаемых костных тканей, а по гипсовым отливкам черепной полости — строение мозга. (Отниел Марш, разглядывая такие отливки, сформулировал закон увеличения мозга в ходе эволюции.) В 1896 г. Лемуан уже использовал для работы рентгеновский аппарат, хотя с момента знаменательного открытия Вильгельма Конрада Рентгена не прошло и года. О природе рентгеновского излучения тогда знали крайне мало, и какие-либо защитные приспособления отсутствовали, поэтому подобные опыты были совсем не безопасны.

Изучение уже классического к тому времени Хольцмадена, которое предпринял препаратор Бернгард Гауфф из Тюбингенского университета, показало, что подобные местонахождения содержат не просто скелеты и отпечатки вымерших существ. В них сохраняются покровные ткани, что позволило увидеть, например, у ихтиозавров кожистый спинной и двулопастной хвостовой плавники, убедиться, что рыбоящеры гребли широкими ластами. (В нынешнем тысячелетии выяснится, что можно изучать разные слои шкуры и понять, что их покровы были эластичными, как у дельфинов, с хорошей теплоизоляцией, распознать их расцветку.) Правда, для этого требуется бережно,

порой месяцами, извлекать каждую находку из породы и потом еще столько же времени препарировать.

Полярный исследователь Альфред Натхорст, работавший в Геологической службе Швеции, разгадал природу ископаемых, которых все привыкли считать остатками водорослей — фукоидами. Подобно Бакленду, он занимался актуопалеонтологией: запускал разных беспозвоночных в кюветы, наполненные жидким гипсом, чтобы изучать оставленные ими следы. Натхорст убедился, что фукоиды — ходы животных, причем проложенные в осадке, а не на его поверхности. Так палеонтологи обрели новый увлекательный объект для исследований, но понадобилось еще 70 лет и столь незаурядный ум, как у Адольфа Зейлахера из Тюбингенского университета, чтобы понять значение ископаемых следов для изучения таких, казалось бы, нематериальных субстанций, как психология животных и их поведение.

В 1890-е гг. экстраординарный профессор Варшавского университета Владимир Прохорович Амалицкий начал масштабные работы на пермских отложениях (260–252 млн лет), обнажающихся на реке Малая Северная Двина (ныне Архангельская обл.), где обнаружил удивительные создания — причудливых предшественников динозавров и млекопитающих. Попутно Амалицкий сделал еще одно важное открытие: заметив явное сходство пермских фаун Северной России, Южной Африки и, возможно, Индии, он предположил существование единого Русско-Индо-Африканского материка, отчасти предвосхитив идею Пангеи Альфреда Вегенера. (Правда, у Вегенера суперматерик образовывался и распадался в результате движения континентов, а у Амалицкого — как итог разрастания суши или ее затопления.) Северо-Двинская галерея Амалицкого ныне является одной из жемчужин собрания Палеонтологического музея им. Ю. А. Орлова РАН, а работы на открытых им местонахождениях успешно продолжаются.

На другом российском континенте — в Азии — случилось не менее сенсационное открытие. Вот что писал журнал «Научное обозрение» за 1901 г.: «Как сообщают газеты, найден прекрасно сохранившийся труп мамонта. В желудке оказались мох, трава. По распоряжению Императорской академии наук местные власти должны позаботиться о сохранении драгоценной находки вплоть до прибытия специалистов, посланных для изучения условий нахождения туши в залежах льда и доставки ее в Петербург. Мамонт найден в местности, находящейся в 300 верстах от Средне-Колымска, над рекою Берёзовою, впадающей в Колыму… казаком колымской команды Иннокентием Николаевым Явловским». (Эту якутскую реку и местную мамонтовую кость указывал в своих записках еще Татищев.) Частично вытаявшую мумию заметил в береговом откосе реки охотник-эвен Семен Тарабыкин, преследовавший оленя. Он вырубил единственный бивень и продал его казакам. Те знали об объявленном вознаграждении и выкупили у охотника право на владение тушей. В сентябре 1901 г., проделав изрядный путь, к месту прибыла экспедиция под руководством консерватора Зоологического музея Отто Федоровича Герца. «Мы долго не в силах были отойти от этого легендарного существа, один вид которого наполнял суеверным страхом первобытных жителей тундры и тайги»[35], — записал первые впечатления препаратор экспедиции Евгений Васильевич Пфиценмайер (рис. 4.9). Чтобы извлечь мамонта, над трупом возвели деревянный сруб, круглосуточно отапливаемый печами. Вывозили гиганта (более 4 м длиной и 2,8 м высотой) на санях, запряженных лошадьми, затем на оленьих упряжках, для чего махину пришлось расчленить: одна упряжь не могла сдвинуть с места даже ногу. Последние две недели (от Иркутска до Санкт-Петербурга) мамонт хоть и по частям, но с комфортом ехал в особом вагоне-холодильнике, прицепленном к почтовому поезду. В 1903 г. Берёзовского мамонта — уникальный экспонат, одну из наиболее

полно сохранившихся мумий взрослого животного — выставили в Зоологическом музее.



Рис. 4.9. Раскопки Берёзовского мамонта, справа стоит палеонтолог Евгений Пфиценмайер, впервые описавший мягкие ткани вымершего животного; бассейн р. Колымы, Якутия, 1901 г. Возраст находки 44 000 лет

В Северной Америке находки совсем древних мумий были не столь внушительными, зато обильными: в 1909 г. Чарльз Уолкотт, палеонтолог (впоследствии руководитель) Геологической службы Соединенных Штатов, в почти недоступных Скалистых горах на западе Канады (пров. Британская Колумбия) открыл удивительное местонахождение кембрийских (505 млн лет) организмов, известное как сланец Бёрджесс. Чего здесь только не было: водоросли, губки, всевозможные черви и членистоногие, причем все это не в виде кусочков скелетов, а целиком — с лапками, покровными чешуями, кишечником! Никто не ожидал, что столь эфемерные и столь древние создания могут так прекрасно сохраниться. За несколько полевых сезонов семья

Уолкотта (он и его дети Элина и Стюарт) собрали здесь более 65 000 экземпляров ископаемых. Среди них такие знаковые формы, как банффия (*Banffia*), опабиния (*Opabinia*), элдония (*Eldonia*) и ханцеллория (*Chancelloria*). Ученый посвятил находкам из Бёрджесса несколько увесистых томов. Его богатая коллекция, хранящаяся в музее Смитсоновского института в Вашингтоне, до сих пор служит источником новых открытий. Всего этого Уолкотт добился вопреки обстоятельствам: он не получил высшего образования и до 26 лет работал в скобяной лавке, в свободное время занимаясь сбором фоссилий.

Не обошла череда важных открытий и колыбель современной геологии — Шотландию. В 1912 г. Уильям Макки, один из последних практикующих врачей, кто прекрасно разбирался в тонкостях науки об окаменелостях, обнаружил в кремнистых сланцах возле местечка Райни под Абердином остатки растений и пресноводных рачков удивительной сохранности. Разрезав на тонкие прозрачные пластинки — шлифы, их можно было изучать под оптическим микроскопом, словно современные препараты, и видеть органы, ткани, клетки, поселившиеся в них симбиотические грибы и цианобактерии. Эти организмы, благодаря пропитке горячими вулканическими растворами, окремнели в начале девонского периода (408–411 млн лет) и сохранились в мельчайших деталях, так что по ним можно изучать весь состав одного из древнейших сообществ. А состояло оно из очень разных предков современных растений, включая, конечно, ринию (*Rhynia*), многометровых грибов и множества первых наземных членистоногих.

Именно изучение ископаемых сообществ помогло профессору метеорологии и геофизики Альфреду Вегенеру из Грацкого университета понять, что лик Земли тоже меняется, эволюционирует. Суть его теории, которую мы знаем теперь как тектонику плит, заключается в том, что континенты не застыли раз и навсегда в том или ином положении, а движутся. Все это

Вегенер изложил в книге «Происхождение континентов и океанов» (1915).

Долгое время проведя в экспедициях на закованной во льды Гренландии, он обратил внимание на особость ледниковых отложений и понял, что по характерным признакам можно найти следы древних оледенений. По таким каменноугольным и пермским следам, оставшимся в Южной Америке, на юге Африки, в Индии и Австралии, он понял, что все это — части некогда единого континента, пребывавшие в те периоды совсем в других, приполярных широтах. А значит, и весь мир был другим. Чтобы окончательно доказать теорию континентального дрейфа, Вегенер использовал другие индикаторы древнего климата: комплексы ископаемых растений, распределение которых по земному шару показало не только положение тропических широт (их трассируют остатки теплолюбивых угольных лесов), но и опять же — единство южных континентов, где произрастали холодоустойчивые листопадные глоссоптерисовые леса, состоявшие из близких видов растений. В свою очередь, распределение комплексов ископаемых животных помогло выявить еще более тонкие детали прежних взаимосвязей разных ныне континентов.

В 1920-е гг. знаток нескольких азиатских языков Рой Чэпмен Эндрюс, которого считают одним из прообразов Индианы Джонса, отправился из США в Монголию. Здесь он впервые обнаружил яйца динозавров, а также множество великолепно сохранившихся скелетов ящеров, включая велоцираптора (*Velociraptor*), протоцератопса и древних млекопитающих, в том числе крупнейшего хищника в истории этой группы — эндрюсарха (*Andrewsarchus*, или «начальник Эндрюс», был назван в честь первооткрывателя другим именитым палеонтологом, Генри Осборном), только длина черепа которого превышает 80 см. Исследования Монголии продолжили Иван Антонович

Ефремов и Совместная Советско-Монгольская палеонтологическая экспедиция.

Главной заслугой И. А. Ефремова, а также Романа Федоровича Геккера, еще одного ученого из Палеонтологического института АН СССР, было создание новых направлений в палеонтологии — тафономии и палеоэкологии. Они поняли, что для проникновения в природу вымерших организмов нужно изучать среду их обитания, особенности взаимоотношений с другими членами древних сообществ и череду посмертных изменений, т.е. внимательно исследовать сами отложения.

В 1930-е гг. Роман Козловски (после войны он создаст Институт палеобиологии Польской академии наук — один из флагманов науки об ископаемых существах) придумал новый способ высвобождения органических остатков из каменных гробниц: растворял кварцевые породы в плавиковой кислоте и извлекал органические скелеты разных животных. Особенно интересных результатов Козловски добился с граптолитами, спор о природе которых длился уже два столетия: ему удалось проникнуть в тонкую структуру их трубчатых скелетиков и понять, что эти колониальные организмы относятся к полухордовым. Физхимик и изобретатель Адольф Мите из Берлинской высшей технической школы выяснил, что зольнхофенские ископаемые по-разному отражают излучение ртутной лампы (флюоресцируют), и это дало возможность понять, где расположены почти невидимые при обычном свете органы животного, а где вмещающая порода. (Имя этого ученого, правда, больше известно благодаря афере — получению золота путем испарения ртути; лишь много лет спустя выяснилось, что ничтожное количество золота происходит из сплава медных проводов, подведенных к лампе.)

В середине XX в. пришло время «немых» — так в геологии называют породы, не содержащие палеонтологических остатков. Речь идет о толщах докембрия возрастом свыше 540 млн лет: в

СССР, Австралии, Америке из них научились извлекать оболочки и слепки всевозможных организмов — одноклеточных и многоклеточных водорослей, грибов, удивительных вендобионтов. Для советской науки 1960–70-е гг. стали «золотым веком»: геологи и палеонтологи освоились на просторах Сибири, и оказалось, что слоям с кембрийскими трилобитами и брахиоподами, с которых начиналось летоисчисление земной жизни при Дарвине, здесь предшествуют сотни и тысячи метров морских осадочных отложений. Чего в них только не было! Ажурные скелетики губок-археоциат, спирально закрученные, как у улиток, раковинки алданелл, конические створки хиолитов и множество тогда еще не известных науке существ, имена которых увековечили названия труднодоступных сибирских рек и редких поселков — Анабара (анабариты), Томмота (томмотииды), Ой-Мурана (оймурании) и всей Республики Саха (Якутии) (сахитиды). Поскольку это были мельчайшие (1–3 мм) фосфатные и известковые раковинки, древнейшую скелетную фауну окрестили мелкими раковинными фоссилиями. Был открыт знаменитый ныне триасовый озерный лагерштетт (*нем.* Lagerstätten — залежные места) Мадыген в Кыргызстане, где несколько экспедиций Александра Григорьевича Шарова собрали более 15 000 экземпляров насекомых, а также остатки доселе неизвестных летающих рептилий (*Longisquama, Sharovipteryx*) и птерозавра с «волосяным» покровом. Последовали открытия богатейших юрских и меловых пресноводных отложений Казахстана, Сибири и Забайкалья.

В конце 1970-х гг. палеонтологи из Кембриджского университета задумали вернуться на сланец Бёрджесс, чтобы выяснить, как образовалось это необычное местонахождение. Итогом многолетней экспедиции стали не только находки новых удивительных созданий, подобных галлюцигении (*Hallucigenia*), нектокарису (*Nectocaris*), ктенорабдотусу (*Ctenorhabdotus*) — мы

еще познакомимся с ними поближе, но и понимание условий захоронения в нем ископаемых (рис. 4.10).

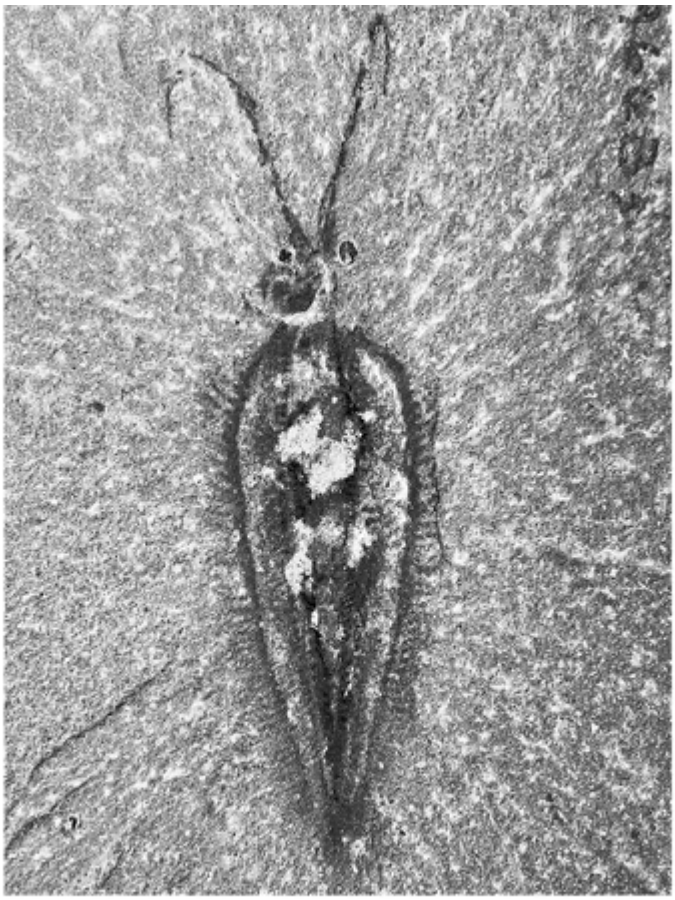


Рис. 4.10. Аномалокаридид нектокарис (*Nectocaris pteryx*), длина тела 4 см; среднекембрийская эпоха (505 млн лет); сланец Бёрджесс, Британская Колумбия, Канада (ROM)

Это позволило найти целый ряд сходных древних местонахождений, также получивших название лагерштетты и отличающихся исключительной сохранностью окаменелостей: Сириус-Пассет на севере Гренландии, Муреро в Иберийских горах Испании, Чэнцзян в китайской провинции Юньнань, Фезуата на марокканском хребте Антиатлас, Синские на реке Лене в Якутии (рис. 4.11). (Эти слои с мощами древних существ стали для палеонтологов святыми местами, куда каждый стремится осуществить паломничество.) И выяснилось, что многие мелкие

раковинные ископаемые — это не личные домики каких-то организмов, а детальки — покровные элементы более крупных животных, целиком сохранившихся в лагерштеттах. Эти элементы были названы склеритами, а цельный составной панцирь — склеритомом.

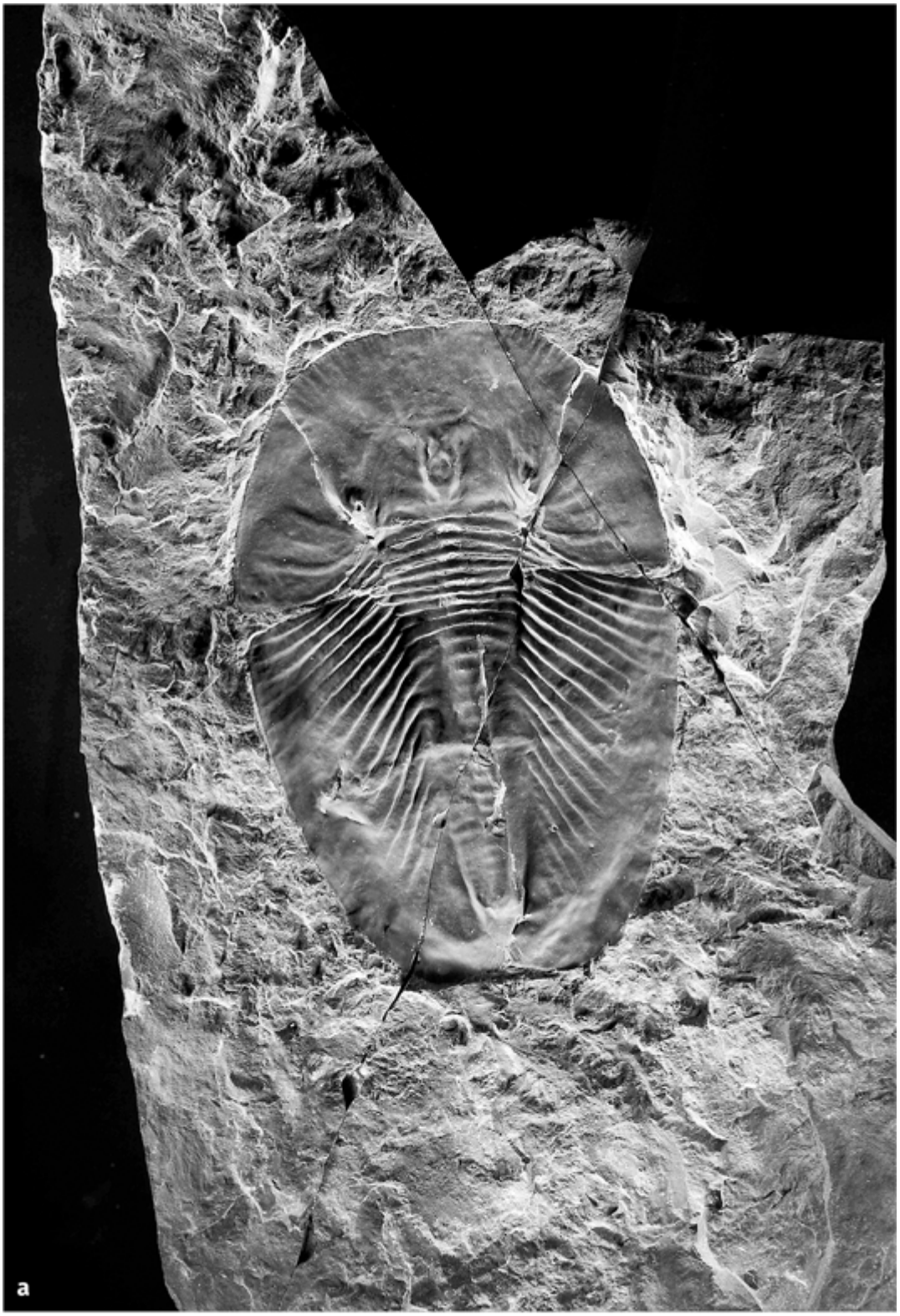
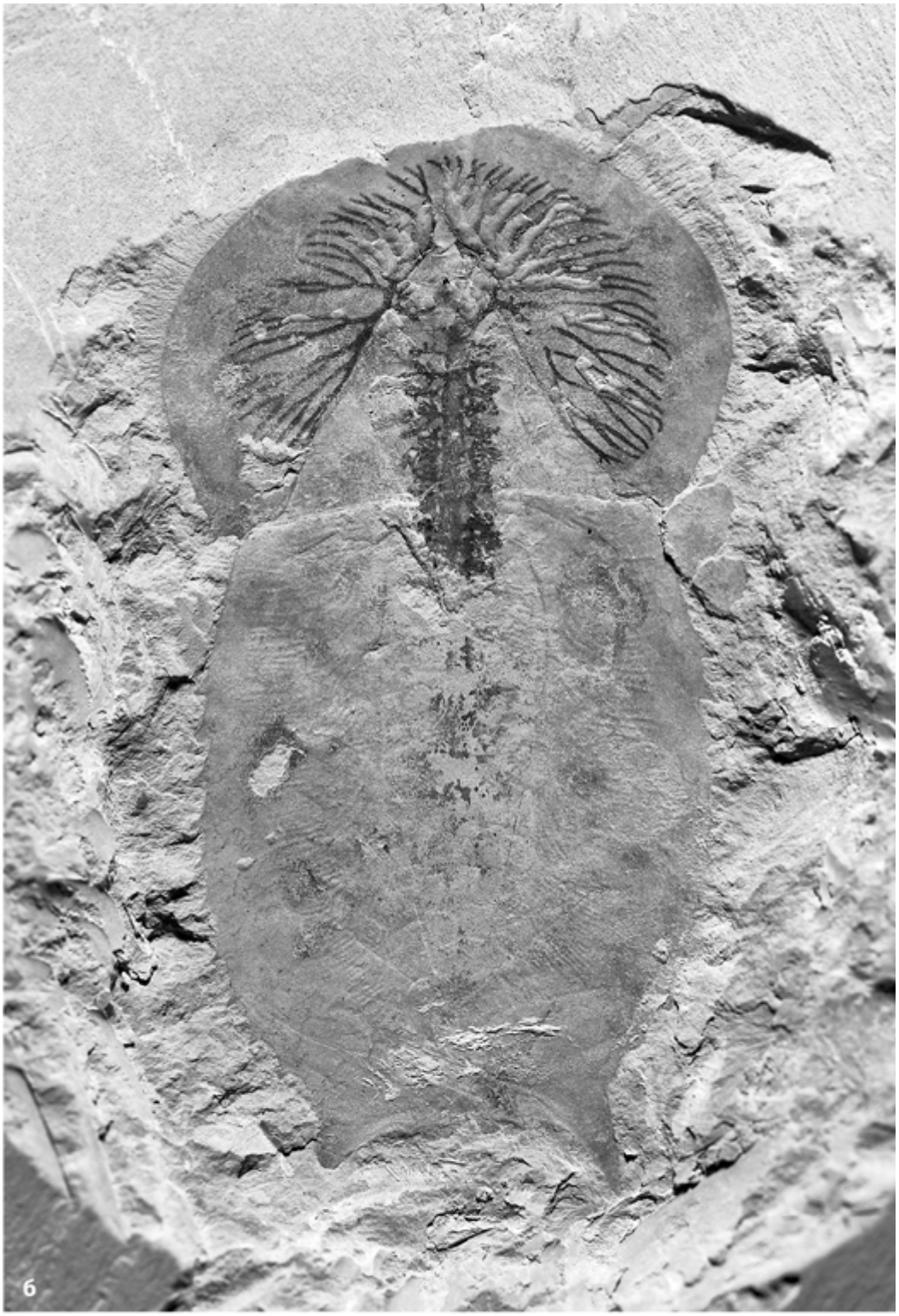


Рис. 4.11. Раннекембрийские трилобитоморфы: а) фосфатный панцирь фитофиласписа (*Phytophilaspis pergamena*), длина 14 см; 512 млн лет; р. Лена, Якутия (ПИН РАН);



б) органический панцирь нараойи (*Naraoia spinosa*), под которым просматриваются пищеварительные железы кишечника (под головным щитом) и широкие жаберные придатки конечностей (под туловищным щитом), длина 2 см; 518 млн лет; Чэнцзян, Юньнань, Китай (Фанчень Чжао; НИГПАН)

Если юго-запад Китая до поры до времени скрывал кембрийские сокровища, то северо-восток, особенно провинции Ляонин, Хэбэй и Внутренняя Монголия, — юрские и меловые; в первую очередь верхнеюрский лагерштетт Яньляо (160 млн лет) и нижнемеловой Чжэхоль (135–120 млн лет). В середине 1990-х здесь начали разрабатывать буквально Клондайк пернатых динозавров и всевозможных крылатых существ (*Caudipteryx, Confuciusornis, Sinosauropteryx, Anhiornis*), которые еще не успели определиться, быть им птицами или пресмыкающимися. Впрочем, благодаря самим этим находкам границы между рептилиями и птицами стали прозрачными до полной невидимости. Данные открытия позволили точнее определить место на эволюционном древе прежних разрозненных остатков всевозможных птицеподобных существ из Монголии, Испании, Аргентины, включая самого археоптерикса: для каждой «птицы» нашелся свой шесток. В тех же местонахождениях обнаружили полные скелеты с остатками шкурок древних сумчатых, многобугорчатых и других млекопитающих, а всего Чжэхоль и Яньляо «выдали на-гора» примерно по 1000 новых видов древних существ, включая около 200 интереснейших позвоночных.

Образование этих китайских лагерштеттов тесно связано с вулканической деятельностью (многие животные, вероятно, погибли, задохнувшись вулканическими газами, а их остатки уцелели благодаря тонким пепловым покровам), поэтому их часто называют «мезозойскими Помпеями». Но настоящие палеонтологические «Помпеи» были открыты в английском графстве Херефордшир. Здесь в раннесилурийскую эпоху пепел, выброшенный вулканами Авалонского микроконтинента, окутал тельца морских животных, будто везувианский пепел тела людей в Помпеях в 79 г. Только для того, чтобы получить человеческие слепки, археологи заполняют пустоты гипсом, а раннесилурийские полости, находившиеся в морском осадке,

сами заполнились кальцитом. Правда, слепки получились мелкие — от 0,05 до 25 см. Зато рассматривать остатки примерно 60 совершенно новых видов можно в мельчайших деталях. Точнее — изучать трехмерные изображения древнейших морских пауков, усоногих раков, разных иглокожих, созданные на основе тонких (20–50 мкм) распилов каждого образца с последующей компьютерной реконструкцией по 200–400 отдельным изображениям.

И когда эдиакарские, палеозойские и мезозойские мозаики собрались воедино, ученому миру предстало множество переходных форм, но совсем не таких, какими их думали увидеть, и отнюдь не «невзрачных».

Основа же всех этих потрясающих открытий закладывается в экспедициях — не столь длительных, как во времена Петра Симона Палласа, но не менее масштабных.

Глава 5
К ближнему морю. Западная Монголия

Монголия — морская держава. То, что вокруг только горы, — иллюзия. Все это — море, лишь притворившееся горами. Надолго ли? Как знать. Изрядно «волнуется» холмами и пустыня Гоби, где в мезозойскую эру чахли динозавры. (Если они повсюду процветали, то где-то должны были и чахнуть?) И в какую сторону не повернешь из Улан-Батора, везде только горы…

Первое правило экспедиции — поскорее вырваться за пределы города. Поэтому день прилета и день отъезда — это один день. Благо монгольский геолог и палеонтолог Чимэд Цэрэн — опытный полевик и к нашему приезду (моему и шести коллег из Нанкина) уже все заготовил. Правда, сбежать из современного Улан-Батора не проще, чем из Москвы, да еще в июльский выходной, да еще в Надом (главный праздник страны). Народ потянулся за город на шашлыки, и наш караван выползает за столичные пределы три с половиной часа. Караван — это два пикапа «форд» и бывалая ульяновская «буханка», механика. С электронной начинкой в Монголии далеко не уедешь, хотя асфальтированных дорог за 30 лет, что я здесь не был, прибавилось изрядно. Раньше примерно в 100 км от центра асфальт заканчивался, и во все стороны разбегались грунтовки. Без привычных теперь навигаторов и почти без карт (секретные материалы!) путешествие превращалось в угадайку: взял чуть правее, где грунтовка не такая заезженная, и укатил в соседнюю

долину с выходом в перпендикулярном направлении. И конечно, никаких гостиниц: ставь палатку, где ночь застала.

Катим мы на юго-запад в сторону Монгольского Алтая, перед которым притулился невысокий — всего-то 3500 м над уровнем моря — хребетик Хасагт-Хайрхан. И это только начало пути: предстоит «кругосветка» по всей Западной Монголии, поэтому не тратим время на разбивку придорожных лагерей, а ночуем в гостиницах. Они тоже появились, и очень неплохие. При выборе места для ночлега в Баянхонгоре натыкаюсь на почти такую же «буханку», как наша, только поновее. Около нее копошится бородатый человек, похожий на старовера. «День добрый!» — говорю я. «Hi!» — слышится в ответ. Конечно, возникает вопрос: «Where are you from?» — «From Australia», — поясняет «старовер» и, видя мой недоуменный взгляд, направленный на его транспортное средство, добавляет: «Good track! I like Russia!» — «But why?» — вырывается у меня. «More freedom», — доверительно ответствует австралиец.

Для китайских коллег главное, чтобы был Wi-Fi: они нигде, даже в придорожных кафе-юртах, ни на секунду не выпускают смартфоны из рук. Хозяева этих кафе здесь и живут, и готовят, и кормят проезжих: везде — куски сырой баранины, раскатанное и нарезанное в лапшу тесто и дети. Выбор из двух блюд: жирный бараний суп с лапшой или лапша с жирной бараниной. (Продукты для блюда от шефа пасутся тут же за юртой.) Мы переходим на монгольскую диету: жирная баранина с чем-нибудь три раза в день. Веганам здесь не место.

Первый лагерь разбиваем в русле реки Баян-Гол, текущей (изредка) в сторону Большого Завхана прямо через сердцевину хребта Хасагт-Хайрхан. Водители Гэралтугбаяр и Сахно тут же берутся что-то подкручивать и даже подвязывать, скрывшись под капотами. Дети Чимэда — школьники Суглэгмаа и Анхбаяр, которым предстоит готовить и ходить по воду всю нашу полевую жизнь, развешивают свежую баранину, чтобы заветрилась и не

портилась, и сооружают кухню и столовую из складных столов и стульчиков. Китайские коллеги выкапывают из кучи личного скарба чемоданчик (не очень большой, с такими российские дамы летают куда-нибудь в Милан или Барселону) и извлекают оттуда семь палаток, семь надувных матрасов, столько же спальных мешков, небольшой компрессор, фонари и плащ-палатки. Я предпочитаю свой спальник (горные монгольские ночи — весьма нетеплые) и пенку вместо «надувастика» (это только внешне Земля выглядит плоской, в палатке на резиновом матрасе сразу приходит понимание, что она — круглая). Пока разбираюсь с многосуставчатым скелетом палатки, ко мне подходит самый младший участник экспедиции со стороны Нанкина — аспирантка Чэ. Она кланяется и робко вопрошает: «Чинцэй, вам поставить палатку?» За «чинцэя», конечно, спасибо (в этом звании, а также в должности «их дарга» — большого начальника — мне предстоит пробыть почти месяц), но с резво выгибающей пружинящую спину палаткой как-нибудь справлюсь.

Язык международного общения решаем не утверждать и, в зависимости от надобности, говорим на английском, русском, китайском и монгольском — все хоть немножко слов знают и осваивают новые.

На всякий случай сообщаю китайцам, что козий и бараний помет с места стоянки слишком тщательно выгребать не нужно: так мягче и теплее… Просыпаемся под громкую перекличку многочисленных производителей этой субстанции, следующих своим ежедневным маршрутом на пастбище через лагерь, который мы поставили у них на пути. Впереди идущие бараны о чем-то предупреждают коз. Те откликаются. Значит, тоже владеют языком международного общения…

Утром — первый маршрут: сначала 3 км к истокам Баян-Гола, затем обратно до лагеря и вниз по течению (если представить, что оно есть) еще километров пять. Можно было бы и на пикапе

проехать, но мы не кататься сюда прибыли, а внимательно изучать все ущелье. Пересчитываю нанкинцев (хорошо бы их количество утром и вечером сошлось): Айхуа — главная, Ван Бин — геохимик (прочие — палеонтологи), Фанчэнь, Чэнь, Чэ, Ху и примкнувшая к ним аспирантка Чимэда — Бэмутэй.

Наше поле деятельности начинается от ярко-малинового горного массива: это мезозойские яшмы и радиоляриты (кремневые скелетики самих радиолярий — при жизни амеб с лучистыми ложноножками — украшают поверхность породы мелким зеленым горошком), накапливавшиеся вблизи вулканов на океаническом дне. Вдоль Хасагт-Хайрхана в широтном направлении тянется глубокий шов, по которому древний кусок Монголии когда-то состыковался с мезозойской территорией. По ту сторону шва 850–550 млн лет назад начинался Китай, причем Южный, являвшийся частью суперконтинента Гондвана, куда вошло все, кроме Сибири, Балтии (Северо-Восточная Европа), Лаврентии (большая часть Северной Америки) и Авалонии (небольшого затерянного у Южного полярного круга континента, кусочки которого уцелели в Англии, Уэльсе, Восточном Ньюфаундленде и Новой Шотландии). А вот Монголии тогда не было вообще — ни как части Азии, ни как отдельной территории. Были только разрозненные микроконтиненты, вроде Завханского, где мы сейчас находимся. В течение криогенового и эдиакарского периода они отделились от китайской части Гондваны и двинулись… Куда — скоро поймем.

Жизнь любого морского бассейна начинается с мелководной «колыбели», куда с соседней суши сносится галька, застывшая теперь в виде конгломерата, слагающего основание геологического разреза, — последовательного напластования горных пород. Море развивается, его кромка наступает, и на смену конгломератам приходят песчаники, тоже обломочная порода, но более дробленая (зерна 0,05–2 мм в поперечнике), раскрошившаяся в песок во время длительного переноса. Еще

более мелкие частицы (0,005–0,05 мм) образуют алевролит. Это все понятно: подобные осадки и слагаемые ими породы существует и сейчас и составляют четверть осадочных отложений за всю историю Земли. А вот выше по разрезу, т.е. ближе к нашему времени, начинаются криогеновые странности: доломиты, которые коркой покрывали морское дно, ломались при штормах на плитки и вновь спаивались вместе в виде причудливых пирамидок, похожих на постройки индейцев — типи, или вигвамы; их так и называют «типи-структуры». Сейчас ничего подобного нет, и долгое время считалось, что доломит (карбонат магния) может образоваться только при высоком давлении в результате сильного нагрева известняка или промывания его горячими магнезиальными растворами. Однако доломит может осаждаться и при комнатной температуре. Для этого нужно, чтобы из раствора постоянно удаляли более активные, чем ионы карбоната, ионы сульфата, что и делают некоторые бактерии. Поскольку эти микроскопические существа могли активничать только в насыщенной сульфидами среде, необычные доломиты, слагающие криогеновую и эдиакарскую толщу Хасагт-Хайрхана, осаждались в почти бескислородном морском бассейне.

Лишь с наступлением раннекембрийской эпохи, около 538 млн лет назад, уровень кислорода несколько повысился — до 3–7% (современный — 20,9%), и сразу появились многочисленные скелетные животные. Ведь создание минерального скелета — очень энергоемкий процесс, а главный энергетик для нас, животных, — кислород. Ископаемых «зверей» в разрезе видно сразу: ракушняки слагают мелкие и однообразные раковинки анабаритов — спирально закрученные рожки до 5 мм длиной и менее 1 мм в диаметре (кто такие анабариты, узнаем позже). Еще выше по разрезу животный мир становится разнообразнее: появляются моллюскоподобные существа, томмотииды и многие другие, которых принято называть мелкими раковинными

ископаемыми. А еще возникают первые кембрийские рифовые постройки, образованные всевозможными микроскопическими трубочками и шариками — ренальцидами. Их считают обызвествленными цианобактериями, но что это было на самом деле, доподлинно неизвестно.

Перемещаемся во времени и пространстве и оказываемся на другой речке хребта — Салааны-Голе, бегущей тем же курсом к Завхану. Поскольку лагерь теперь стоит в амфитеатре долины, то и вид оттуда открывается театральный: в реке есть вода, орошающая долину, и вся она цветет белым курильским чаем. Величественно ступают яки, на юртах висят бурдюки с бродящим ячьим молоком, а на войлочных крышах сушатся сладкие сливки и солоноватый овечий сыр, похожий на белые пряники. Любуясь этой пасторалью, мы завтракаем. Чэ берет ломоть хлеба, кладет несколько кружков варено-копченой колбасы, пласт обычного твердого сыра, несколько шпрот (рижских) и, немного подумав, густо смазывает все это шоколадной пастой… По мне, так лучше баранина…

На Салааны-Голе можно увидеть, что было дальше. Несмотря на обилие обломков, поступающих в море, ренальциды умудрялись выжить даже в столь неподходящих для них условиях. Они цеплялись за песчинки, за гравий, разрастались мелкими бугорками всего-то пару сантиметров высотой и, как только обломки переставали нагромождаться, вздымались к поверхности моря огромными, по нескольку десятков метров в поперечнике куполами (на которых теперь вытянулись столбиками суслики). Купола сливались в гигантский риф, который до сих пор топорщится мощными километровыми гребнями по всему Хасаг-Хайрхану. Образовался он очень вовремя, поскольку для новых обитателей завханского моря была нужна обширная известковая площадка. К прежним малозаметным рифостроителям присоединяются обызвествленные губки — археоциаты. И эти новые персонажи исторического романа подсказывают, что здесь

было 520 млн лет назад. Ведь до этого момента археоциаты жили только в одном месте — в мелководном море Сибирского континента. Значит, за прошедшие 300 с гаком миллионов лет Завханский микроконтинент полностью порвал со своим китайским прошлым и сблизился с Сибирью.

Эти перипетии микроконтинентальной жизни мы обсуждаем за ужином: на столе плов, в котором мяса больше, чем риса, ящик с китайскими приправами (содержимое еще одного чемодана), ячий сыр, похожий на макароны, бутыль с парным ячьим же молоком и пол-литровый сосуд с прозрачной жидкостью — архи (монгольский бренд крепостью ровно 39,5°) с портретом Чингисхана на этикетке. За тостом с «чингисхановкой» я объясняю, что во время правления Великого хана и его преемников предки всех, собравшихся в этой палатке, — и монголов, и китайцев, и русских — были подданными одного государства. «Ну, за землячество!»

На следующий день мы уже были на южных отрогах хребта, где нам предстояло пройти 15 км в одну сторону и вернуться. Вот туда даже пикап не мог бы пробиться при всем желании: настоящее ущелье с километровым слоем (и это по вертикали, которая, правда, стала здесь горизонталью) конгломератов. Видимо, то была краевая часть бассейна, ограниченная островами. Но…

Давешний сыр был слишком похож на макароны, а молочные продукты не всем «землякам» показаны. Двое даже ушли в палатки и больше оттуда не выползали. Еще двоих пришлось вернуть с первого же подъема: смотреть на то, как они, пошатываясь, бредут и поминутно присаживаются на камушки и за камушки, было невмоготу. Намеченную на день программу все-таки выполнили и, минуя водопад в грандиозном гранитном ущелье, двинулись на запад — в Котловину Больших Озер…

Глава 6

Внятные отпечатки: о том, что можно увидеть в окаменелостях и даже услышать

Пока палеонтологи разбирались с окаменелостями, помощь пришла с неожиданной стороны. В 1993 г. на мировые экраны вышел фильм «Парк юрского периода» (Jurassic Park) Майкла Крайтона (сценарист) и Стивена Спилберга (режиссер). Хейтеры сразу отметили, что в юрском парке почти все главные герои — меловые (ужасающий тираннозавр, коварные велоцирапторы, в муках от несварения желудка умирающий трицератопс). Впрочем, этот коммерческий ход авторам можно было простить: попробуйте выговорить Cretaceous Park. Ход сработал так, что в главном холле факультета наук о Земле Кембриджского университета декан лично был вынужден прикрепить объявление, что курсовые работы под титулами Jurassic arc (вулканическая дуга юрского периода), Jurassic shark (это и так понятно) и тому подобными больше приниматься не будут!

Успеху блокбастера и у зрителей, и у Американской академии кинематографических искусств и наук (не поскупившейся на три «Оскара», пусть и в технических номинациях), конечно, способствовал выбор научного консультанта — специалиста по динозаврам Джека Хорнера из Музея Скалистых гор в Монтане, не признающего никаких авторитетов. Его неиссякаемая энергия превратила киношных ящеров из медлительных, страдающих

ожирением и тупоумием тварей в стремительных, весьма сообразительных и общительных существ, почти как птицы. (Идея, что птицы — это динозавры, пережившие мел-палеогеновое вымирание, большинству специалистов тогда еще казалась ересью.) А главное, позволила палеонтологам понять, что с помощью компьютерной графики можно воссоздавать доисторический мир гораздо точнее: исследовать движение конечностей, сокращение отдельных мускулов, мощь челюстей — и все это в трехмерном формате. Сейчас, четверть века спустя, во многих научных статьях можно найти приложение с трехмерной реконструкцией самой окаменелости в дополнение к обычным фотографиям и рисункам (и даже фильм, где она показана со всех сторон), что, конечно, позволяет понять ее природу гораздо лучше.

Так фантастический фильм стал одним из предвестников технической революции в палеонтологии, превратившей ее в XXI столетии из «конкурса баек» в серьезную и в то же время захватывающую своими возможностями науку.

В начале 1990-х было проведено первое всестороннее исследование самых молодых лагерштеттов — образовавшихся в ледниковом периоде (плейстоценовая эпоха). Дэйлу Гатри, заслуженному профессору Аляскинского университета в Фэрбенксе, повезло самому извлечь из породы почти целого (по палеонтологическим меркам, конечно) первобытного бизона (*Bison priscus*) Блу Бэйба, или Синего красавца (рис. 6.1). Около 36 000 лет назад бизон жил на северо-западе Америки — восточной окраине обширной суши Берингии, охватывавшей ушедшие ныне под воду шельфы арктических морей. Его остатки золотоискатели обнаружили при разработке небольшого прииска в Центральной Аляске. Сначала Гатри с командой более месяца тщательно изучал место находки. Было установлено, что сплющенный бизон находится как бы в ореоле своих волос, вытянутых из шкуры, и все это покоится в яйцевидном «хрустальном гробу» — вода,

когда-то выжатая из тела, образовала полую ледяную линзу. Вся поверхность шкуры и рога были покрыты синим налетом, подсказавшим имя находки. «Синька» представляла собой тонкую корку водного фосфата железа — вивианита. В бескислородной среде вивианит белый, но, оказавшись на воздухе, быстро окисляется и синеет.



Рис. 6.1. Чучело первобытного бизона (*Bison priscus*) Синего красавца; плейстоценовая эпоха (36 000 лет); Аляска, США (D. Guthrie, University of Alaska)

Значит, остатки млекопитающих ледникового периода вовсе не мороженые тушки, как принято было считать после статьи Адамса о первой находке сибирской мумии, переизданной в 1890 г. Именно иллюстрация в ней, где ученый был изображен перед прозрачной глыбой льда, в которой виден целехонький мамонт, породила миф о кладбищах вмороженных в лед зверей. На всякий случай Гатри провел показательный опыт: оставил «зимовать» в аляскинской тайге труп крупного лесного бизона, полученный из национального парка Биг-Дельта. Температура упала до –34 °C, и тело казалось совершенно промерзшим. Однако бактериальное

брожение и разложение в брюхе не прекращались. Пришлось экспериментаторам принять чрезвычайные меры и извлечь все внутренности на радость окрестным воронам. Но и в таком виде труп долежал лишь до первых теплых дней, когда за неделю был полностью съеден мелкой живностью вроде опарышей. Избежать подобного разложения можно только в одном случае: если труп будет быстро захоронен естественным путем — под оползнем, в глубокой проталине, в болоте. Прежде чем попасть в водную среду Синий красавец был убит и частично объеден пещерными львами. Почерк хищников узнается по следам на шкуре: один лев душил быка, сомкнув челюсти на его морде, другой набросился сзади, оставив глубокие раны от когтей. Съесть всю тушу звери не успели — ее унесло паводком. Что было дальше, подсказывает вивианит, который образовался в бескислородном, насыщенном железом растворе на поверхности туши, поскольку именно в ней в избытке содержится второй главный компонент этого минерала — фосфор. Раз так, можно заключить, что именно бескислородная кислая среда уберегла остатки от микроскопических падальщиков. Позднее все, что осталось, было засыпано осадком, давление которого привело к обезвоживанию кадавра и превращению его почти в лепешку. На этом посмертная «жизнь» бизона не закончилась: из-за протаивания грунта корни волос разрушились и почти все шерстинки выпали.

Оказалось, что мумии ледникового периода отличаются от остатков мезозойских пернатых динозавров и кембрийских червей только степенью минерализации. У более древних окаменелостей от тела сохраняется лишь тончайшая, в несколько десятков микронов, органическая пленка, а разные системы органов замещаются минералами — в основном фосфатами, серным колчеданом (пиритом) и глинистыми алюмосиликатами. Экспериментально показано, что превращение погребенного тела в коллекцию минералов даже при комнатной температуре происходит за считаные недели и месяцы. Главное — остатки

животного должны как можно быстрее оказаться в осадке и «дозреть», лучше без притока кислорода, чтобы отрезать к ним доступ хищников и падальщиков. Переходящая из одного учебника в другой (и во многие популярные книжки) серия картинок с изображением «дохлой тушки», которая долго плавает в воде, медленно оседает на дно и постепенно засыпается осадком, совершенно неверна: рано или поздно растащат и съедят, и ничего не останется.



Рис. 6.2. Естественный слепок трилобита эккапарадоксидеса (*Eccaparadoxides brachyrhachis*), выполненный глинистыми минералами иллитом и хлоритом, длина 3 см; среднекембрийская эпоха (500 млн лет); Иберийские горы, Арагон, Испания

Способов «после непродолжительной гражданской панихиды… тело было предано земле» совсем не мало, например мутьевой поток, пеплопад, паводок. Важно, чтобы частицы осадка были тонкие («некий ил или глина», как правильно отметил Роберт Гук) для плотной упаковки. Деятельность бактерий ускоряет минерализацию. Даже самые плоские остатки животных, которые принято называть «отпечатками», это на самом деле сложные слепки, где часто сохраняется и органическое вещество (рис. 4.10, 4.11, 6.2). Знания о том, как живые организмы превращаются в окаменелости — предмет тафономии, необходимы для того, чтобы разобраться, какие органы сохранились, а какие нет и кто это был при жизни.

По мере накопления материала (бесчисленных палеонтологических описаний) ученые пытались понять, а можно ли из него извлечь что-то еще, кроме факта существования в каком-то месте в определенное время некоего вида? Один из основоположников палеоботаники, как настоящей науки, и замечательный популяризатор Сергей Викторович Мейен из Геологического института АН СССР вернул почти из небытия гомологичные группы Эдварда Копа и закон гомологических рядов в наследственной изменчивости великого ботаника Николая Ивановича Вавилова. (Открытие в изменчивости видов регулярных повторов, которые позволяли предсказывать существование еще не открытых в природе форм или правильно выбирать направления селекции культурных растений, сделанное Вавиловым, современники сравнивали с созданием периодической системы элементов Дмитрием Ивановичем Менделеевым.) На палеонтологическом материале гомологические ряды прослеживаются гораздо лучше: существующие сейчас растения и животные еще не закончили свой эволюционный путь, а вымершие уже «перепробовали» все варианты изменчивости, которые им, возможно, были доступны. Например, многообразие форм листьев у растений, оказывается,

не бесконечно: вымершие папоротники, голосеменные и множество промежуточных групп разыгрывали всю ту же «тему с вариациями», которую повторяют современные цветковые. Мейен считал вавиловский закон «неизбежным следствием многообразия природы» и лишь частным случаем развития всего живого и неживого. Причем переход от одного упорядоченного сочетания внешних (морфологических) признаков к другому, затем к третьему и так далее тоже происходит не случайным образом, а как по накатанным рельсам, в строго определенных направлениях. Множества форм, связанных общим правилом преобразования, Сергей Викторович назвал рефренами.

На палеонтологическом материале прекрасно видно, что параллелизмы были весьма распространенным явлением при становлении многих групп. Первым на это обратил внимание Леонид Петрович Татаринов из Палеонтологического института АН СССР: на начальных этапах эволюции звероподобных рептилий сразу в нескольких линиях вырабатывались признаки млекопитающих, такие как шерстяной покров, новое челюстное сочленение и сопряженный с этой структурой скелет среднего уха. Это явление было названо маммализацией. Примерно так же проходило становление членистоногих (артроподизация), цветковых растений (ангиоспермизация), птиц (наверное, «авизация», хотя в этом случае термин еще не придумали), наземных четвероногих (тетраподизация) и, вероятно, многих других крупных групп организмов.

Лей Ван Вален из Чикагского университета больше интересовался не морфологическими, а количественными закономерностями. Он заметил, что темпы вымирания в пределах каждой группы организмов постоянны, и связал это с невозможностью для одного вида из данной группы достичь преимущества перед всеми другими в доступе к ресурсам, поскольку другие в ответ начнут улучшать свое положение. Эта идея известна теперь как «Гипотеза Черной Королевы», поскольку

ее автор отсылает к известной фразе из «Алисы в Зазеркалье» Льюиса Кэрролла: «…здесь, знаешь ли, тебе приходится бежать со всех ног, чтобы остаться на том же месте». Гипотеза, по сути, переводила дарвиновское понятие «борьба за существование» на язык проверяемых статистических моделей, а также объясняла причину, по которой не бывает «невзрачных предков». Статья Ван Валена «Новый эволюционный закон» появилась на первых страницах нового журнала *Evolutionary Theory* (1973), созданного им самим, чтобы уйти с рутинных дорог тогдашней биологии, уже сильно подсевшей на правительственные гранты.

(А теперь взглянем, например, на раннекембрийские рифы Сибири или каменноугольный лес Западной Пангеи: что произошло с этими сообществами за несколько миллионов лет? Виды в сообществах менялись, а совокупность признаков, которыми они обладали, оставалась неизменной: получается «бег на месте» Ван Валена по «рефреновым рельсам» Мейена.)

Работавший в том же университете палеобиолог Джон (Джек) Сепкоски решился посчитать вообще все роды (сначала, конечно, отряды и семейства), попавшие в палеонтологическую летопись и, позднее, в издания, собранные в американских научных библиотеках, благо на службу науке пришли компьютеры. (Статья, вышедшая в 1993 г., так и называлась — «Десять лет в библиотеке: новые данные подтверждают палеонтологические модели».) Ему удалось построить количественную кривую разнообразия морских организмов за весь фанерозойский эон, включая эдиакарский период (примерно с 600 млн лет назад до настоящего времени). Примечательно, что Джон Филлипс из Оксфордского университета, племянник и ученик Уильяма Смита, начертил подобный график еще в 1860 г. Его сугубо эмпирическая кривая напоминает ту, которую 120 лет спустя вывели на основе количественных данных: относительно низкое палеозойское плато и мезокайнозойский взрывной рост разнообразия, прерванный на границе мелового и палеогенового

периодов. Опираясь на летопись морских скелетных животных как наиболее полную, Сепкоски не только выявил три главные волны нарастания разнообразия (раннекембрийская, среднеордовикская эпохи и середина мезозойской-кайнозойской эры), но и подтвердил наличие по крайней мере пяти массовых вымираний: ордовикско-силурийского, франско-фаменского (конец девонского периода), пермско-триасового, позднетриасового и мел-палеогенового. Кроме того, он обнаружил, что фанерозойская история морского мира представляла собой наложение относительно независимых летописей трех эволюционных фаун (кембрийской, палеозойской и современной). Причем каждая последующая из них достигала пика своего разнообразия медленнее, но сам пик был в три–пять раз выше предыдущего.

Одни из лучших популяризаторов палеонтологии — Стивен Гулд из Гарвардского университета и Нил Элдредж из Американского музея естественной истории — в начале 1970-х гг. стали соавторами новой эволюционной теории, названной теорией прерывистого равновесия. Изучая кайнозойских улиток и палеозойских трилобитов, они заметили, что отдельные виды на протяжении миллионов лет пребывали как бы в неизменности (по крайней мере, внешне), а затем в одно мгновение превращались в новые виды. Правда, «мгновение» это — геологическое, и длилось оно сотни тысяч лет. Встреченный сначала с большим энтузиазмом или, наоборот, в штыки, пунктуализм, который противопоставлялся дарвиновскому градуализму (буквально «постепенности»), объявленного авторами переворота в науке не совершил. Хотя бы потому, что и Чарльз Дарвин не исключал перепадов в темпах видообразования. Вероятно, в определенные времена, например в кембрийском периоде, виды животных действительно менялись на «повышенных скоростях». Ведь заполнялось практически

пустующее пространство планеты. В иные эпохи все могло развиваться совершенно иначе.

Палеонтолог Герат Вермей из Калифорнийского университета (Дейвис) не ограничился количественным анализом окаменелостей. В книге «Эволюция и эскалация: экологическая история жизни» (1987) он показал, что история дырок в раковинах даже в большей степени, чем история зубов, клешней и прочих приспособлений для взламывания, прокусывания и дробления чужих защитных приспособлений, позволяет выстроить историю хищников и столь зависимого от них остального мира. У него получилось три этапа: раннекембрийский большой эволюционный взрыв (540–515 млн лет назад), великая ордовикская революция (480–450 млн лет назад) и мезокайнозойская эскалация (240 млн лет назад — настоящее время).

На суше мир был не менее тесно взаимосвязан, что позволяло биоте выдержать любой удар извне (падение астероида, взрыв вулкана), хотя и не без потерь. Более того, поступательное развитие самой биоты могло приводить к периодическим кризисным явлениям, на что обратил внимание палеоэнтомолог Владимир Васильевич Жерихин из Палеонтологического института АН СССР. Так, меловые насекомые, составлявшие основу биоразнообразия суши, кризис, связанный с падением метеорита, как-то не ощутили. По мнению ученого, они испытали его гораздо раньше — в середине мелового периода, примерно за 35 млн лет до ужасного события. Именно тогда древние, мезозойские, группы стремительно стали замещаться современными: наступила пора мотыльков, общественных насекомых (пчел, ос, муравьев, термитов, жуков-короедов), а также жуков — златок и долгоносиков. Все эти «шестиножки» питаются разными тканями и выделениями цветковых, и поэтому Жерихин предположил, что на суше свершилась революция: на смену голосеменным пришли цветковые, или покрытосеменные,

составляющие 90% разнообразия современных наземных растений. Конечно, появились они раньше — к началу мелового периода, но главенствующее положение действительно начали занимать в середине этого интервала, и к моменту образования Чиксулубского кратера и сопутствующих геохимических аномалий от прежнего великолепия гингково-беннеттитовых и ногоплодниково-пельтаспермовых лесов и гнетовых лугов остались жалкие рощицы в дальних горах и на затерянных островах. (Сегодня известно, что сделать это цветковым удалось благодаря более плотному жилкованию листовой пластины, позволившему захватывать больше углекислого газа, а значит, углерода, при меньших потерях влаги.) В итоге кайнофит («новая поросль») опередил кайнозой («новую жизнь») на те самые 35 млн лет и повлиял на суше на все остальное: вслед за растениями должны были измениться или исчезнуть прежние растительноядные животные, а затем и хищники, а им на смену — подоспеть новые, которым трудно было влиться в существующие сообщества, или ценозы. А вот «полуразрушенная» система могла быстро перестроиться на новый лад. Ученый назвал это событие «среднемеловым ценотическим кризисом». Как только ни пересчитывали после него вымерших насекомых, все равно получалось, что сильнее всего фауна «шестиножек» менялась в меловом периоде: появилось множество новых форм, а темпы вымирания замедлились и насекомых становилось все больше и больше. (Побочным выводом из этих построений следует предсказуемая непредсказуемость нынешнего биоценотического кризиса, который, увы, не сводится к пресловутому «глобальному потеплению».)

Для обозначения некоторых явлений пришлось изобретать новые термины, порой довольно забавные. Видами Лазаря назвали формы, которые надолго исчезали из геологической летописи, а потом возникали вновь, как бы воскресали. Правда, оказалось, что во многих случаях это не те же виды, а их

двойники — Элвис-виды (названные в честь традиционного конкурса двойников короля рок-н-ролла Элвиса Пресли). Ведь довольно просто устроенные скелетные губки и кораллы исчезают, а их место занимают бывшие мягкотелые, которые, пользуясь случаем, обзаводятся скелетом и вписываются в те же сообщества, приобретая форму своих предшественников. Некоторые наиболее прочные окаменелости, вроде зубов, могут превратить своих хозяев в зомби-виды, продлевая их посмертную жизнь на миллионы лет. Зубы вымываются из древних отложений и перезахораниваются в более молодых. Так, одна из палеонтологических страшилок, акула мегалодон (*Otodus megalodon*), вымерла более 3 млн лет назад, но «дело ее живет»: зубы гиганта встречаются в морских отложениях, которым несколько тысяч лет, будоража воображение обывателей — вдруг пойду я купаться на пруд, а зомби-мегалодон как укусит?! В большинстве случаев виды Лазаря, Элвиса и зомби появлялись после великих массовых вымираний — еще одного важного явления, открытого палеонтологами. С этими непростыми временами связан и «эффект лилипутов», когда на смену крупным видам в массовом количестве приходили измельчавшие родственники. Природа этого явления становится понятной, если всех посчитать, измерить и проанализировать изотопный и элементный состав отложений, вмещающих окаменелости: либо недостаток кислорода, что ограничивает темпы обмена веществ у многих животных, либо скудность пищевых ресурсов. Случалось и то и другое сразу. Рост при этом замедлялся, рано останавливался, и мы получали лилипутов. Могло быть и наоборот (ведь не будем мы обижать других героев Джонатана Свифта?), и тогда на смену мелким формам приходили великаны — «эффект бробдингнегов». (А теперь попробуйте произнести это слово вслух раз 30 подряд, как приходится делать во время научных докладов.) Бробдингнеги получаются из тех, кто способен расти медленно, но упорно: просто в битком набитом всякой быстро

развивающейся живностью мире — до вымирания — им этого делать не давали конкуренты. Когда конкурентов нет, можно вымахать до размеров б… — в общем, «по это самое».

Что касается собственно массовых вымираний, то на это явление впервые обратил внимание Жорж Кювье почти 200 лет назад в работе «Рассуждение о переворотах…». Век спустя об этом «вспомнил» геолог и палеонтолог Дмитрий Николаевич Соболев из Харьковского университета, который впервые связал вымирания с вулканизмом и изменением состава атмосферы. Количественные выкладки Сепкоски подтвердили существование такого явления, но вот что касается природы катастроф, то мнения о «спусковом крючке», причем в каждом конкретном случае, весьма разнятся. Нужно внимательно изучать «поведение» очень разных изотопов и элементов на критических рубежах, считать, считать и считать ископаемых в каждом слойке, и даже не роды-виды, а каждый обломок кости или раковины, и, конечно, строить модели круговорота базовых элементов. Последние всегда обуздают любую разбушевавшуюся фантазию, поскольку и доступное количество любого элемента, и темпы его оборота имеют строго определенные рамки.

«Обобщение обобщений» привело к примечательным выводам об эволюции жизни на Земле в целом. Во-первых, экосистемы становятся стабильнее — «увереннее в себе». Если в эдиакарском-кембрийском мире каждый «чих» (например, повышение уровня моря, ведущее к подъему бескислородных масс на мелководье) приводил к драматичным перестройкам морских сообществ и массовым вымираниям, то на мезокайнозойском этапе понадобился мощнейший метеоритный удар по уже ослабленной внутренним разладом биоте, чтобы исчезли часть динозавров (повторяю, только часть, поскольку птицы тоже динозавры) и еще несколько заметных групп животных и растений. Во-вторых, темпы оборота элементов в экосистемах повысились, что вызвало

общий рост биомассы, активности животных, особенно хищников, и, конечно, разнообразия организмов.

Все эти исследования обусловлены бурной научной революцией в палеонтологии, которая также привела и к возрождению масштабных экспедиционных работ, но уже совершенно другого плана, нежели «приехал — нахапал — уехал». Стало ясно, что картирование всех ископаемых на поверхности отдельных слоев, когда-то являвшихся морским дном, с последующей статистической обработкой позволяет в деталях восстановить структуру древнего сообщества: выяснить, кто кого ел и в каких количествах, кто на ком или с кем жил. Значит, сравнивая разные по возрасту сообщества, можно понять, как они усложнялись, как усиливалось влияние хищников и паразитов, что вообще представляют из себя сообщества — сложную систему взаимосвязанных видов или набор случайных попутчиков, просто приспособившихся жить в одинаковых условиях. Все эти изыскания сопровождаются тщательным изучением самих пород. И здесь важно все, особенно размер и степень окатанности зерен, взаимное залегание слойков разного типа (косых, волнистых, коробчатых и так далее). Эти признаки позволяют понять, на месте ли захоронились окаменелости или остатки организмов принесло за несколько километров, а жили они в совершенно другой обстановке, или, возможно, они перемывались и концентрировались десятки тысяч лет.

Обыденное расколачивание горной породы, чтобы собрать кости или раковины в коробочку и изучить их в тиши кабинета, отныне стало уделом дилетантов. Более того, в некоторых палеонтологических заповедниках, таких как, например, полуостров Авалон на Ньюфаундленде, где под вулканическим пеплом сохранилось одно из древнейших сообществ многоклеточных организмов — Авалонская биота (565 млн лет; рис. 6.3), сбор каких-либо ископаемых остатков вообще запрещен! В случае острого приступа палеонтологической

жадности за соседним утесом, конечно, не расстреляют, но солидный штраф и позор во всем научном сообществе последуют неотвратимо.

Для пространственного и структурного анализа на месте с точностью до миллиметра требуется всего-навсего устройство GPS высокого разрешения, сопряженное с ноутбуком. Неплохо бы еще обзавестись дроном, оснащенным лидаром (лазерным сканнером), что позволит охватить бóльшие площади и наметить наиболее интересные участки. (Поскольку все это съедает много энергии, лучше сразу притащить переносной дизель и несколько канистр бензина. Такое действо может растянуться на несколько суток: с дизелем на плечах быстро не побегаешь, особенно по пересеченной местности. А дрон пусть сам добирается.) На ноутбуке нужно установить программу для пространственного точечного анализа, которая поможет найти закономерности в распределении древних организмов по площади и по отношению друг к другу (и хорошие программы по статистике, конечно). Не пропадать же долгим вечерам в палатке! К концу полевого сезона можно не только понять, что получилось, но и вернуться с готовой статьей (и это не шутка!).

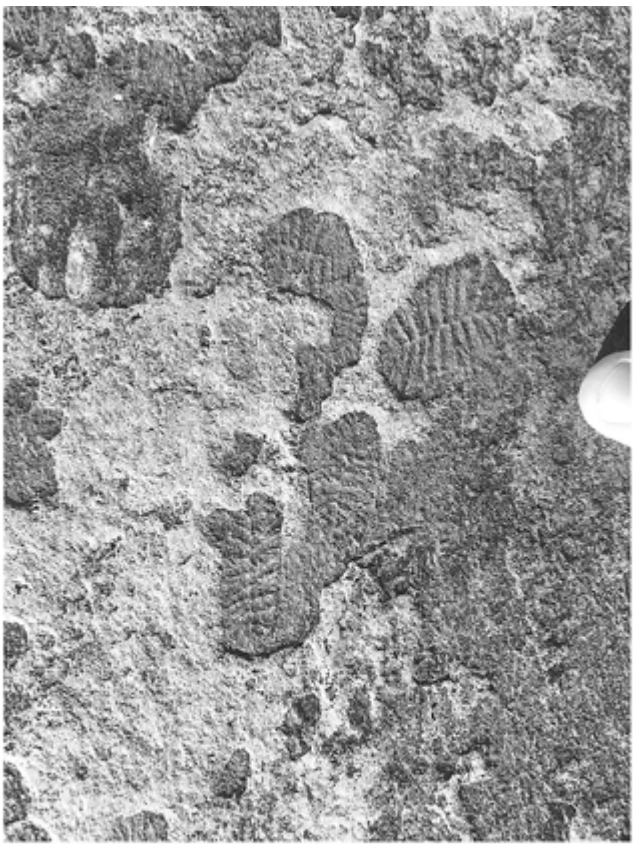


Рис. 6.3. Авалонская биота: ювенильные фрактофузусы (*Fractofusus andersoni*), покрытые вулканическим пеплом и пиритовой корочкой, длина экземпляров до 1 см; эдиакарский период (565 млн лет); п-ов Авалон, Вост. Ньюфаундленд, Канада (E. Mitchell)

Оказывается, эдиакарские и раннекембрийские сообщества разительно отличались от современных не только удивительным обликом организмов, но и формой их сосуществования. Говоря «страшными» научными словами, в этих поселениях наблюдалось избыточное бета-разнообразие. Это всего-навсего означает, что соседние сообщества так отличались друг от друга по составу видов, будто они жили в разных морях, удаленных на тысячи километров друг от друга. А теперь наглядный пример: вы пришли в березовую рощу, прошли пять шагов и оказались среди эвкалиптов, еще пять — и в мангровом лесу… Такое бывает? Сейчас — нет (ботанический сад и приусадебный участок не в счет), а тогда было.

А все потому, что животные тогда почти не взаимодействовали друг с другом (на уровне конкретных видов) и не нуждались друг в друге. «Дружить» — жить взаимосвязанными сообществами — они еще не научились.

Высокоточная техника позволяет в деталях изучить строение организмов, их рост и размножение — если, конечно, при жизни они обладали контрастным рельефом, как многие эдиакарские существа. Но бывает, что, не озаботившись созданием комфортных условий для палеонтологов, они лежат-сидят-стоят вровень с поверхностью (так часто происходит, когда скелет известковый и вмещающая порода такая же). Тогда берется еще кусочек известняка (мел), рулетка и вся поверхность расчерчивается на одинаковые квадратики, которые нумеруются, фотографируются… и вести подсчеты уже приходится в ручном режиме, лежа с лупой и блокнотом на камне.

Ну и конечно, необходимо подробное описание всех геологических слоев: вмещающих, чтобы понять, в какой среде жили организмы, а также ниже- и вышележащих — надо же знать, как эти условия сложились и почему изменились. Это тоже важная, многокилометровая, всепогодная, камнедробильная, нередко скалолазная часть полевых исследований, которые проходят под девизом «Все или никогда». Кусочков породы должно быть как можно больше (их собирают через каждые 5–10 см), а сами они — как можно мельче (иначе средств не хватит все это вывезти, а иногда и сил все это вынести — зачем тогда брали?). И если они в конце концов попадут в лаборатории изотопного и элементного анализа, то мы будем знать, почему те или иные организмы появились, процветали или вымерли именно здесь. Насколько был насыщен кислородом морской бассейн, позволит установить комплексный анализ соотношения стабильных изотопов серы и углерода, атомов йода и кальция (в совокупности с магнием) в карбонатных породах, изотопов урана и разных форм железа — в глинистых. Чтобы понять, отличался

ли этот бассейн продуктивностью, вновь потребуется соотношение стабильных изотопов углерода, и не только в осадочных карбонатах, но и в органическом веществе. Кто создал это вещество (какие группы бактерий и водорослей) и где (в водной толще или на дне), подскажут биомаркеры — остатки органических молекул, которые различаются для разных групп организмов. Непросто узнать температуру морских вод, поскольку для этого требуется работать со стабильными изотопами кислорода, а их соотношение постоянством не отличается и страдает от любых термических и химических изменений минералов. Из последних следует выбирать наиболее устойчивые, такие как фосфатный минерал гидроксилапатит, который содержится в раковинах некоторых брахиопод и в конодонтах, и отслеживать, чтобы структура микрослоев в этих скелетных остатках была первичной. Увы, такая живность существовала не везде и не всегда.

При желании можно даже определить, с какой скоростью вымирали или эволюционировали организмы, превращаясь из одного вида в другой. Правда, высокоточные датировки пород по радиоактивным изотопам здесь не помогут. Для этого нужны кристаллы циркона, которые содержатся в вулканических пеплах, обрушившихся на морской бассейн, или в лавах, выжегших его дно, — в тех случаях, когда понятно, что пеплопад или лавоизлияние случились во время существования бассейна. Вот только эволюция конкретных видов при этом прекращается ввиду «безвременной кончины» оных. Чтобы выяснить скорость эволюции организмов, требуется более изощренный подход. И снова в поле, на поиски приливно-отливных или климатических циклов, запечатленных в осадочных породах. Если повезет — ведь осадки постоянно не только откладываются, но и размываются, — удастся вычленить интервалы в десятки и сотни тысяч лет и понять, насколько быстро изменялись организмы. Спойлер: исключительно медленно…

Наконец драгоценный образец можно положить под… А что мы, собственно, хотим увидеть? Если просто полюбоваться красотой его микроскульптуры и микроструктуры, достаточно «обычного» сканирующего микроскопа. При условии, конечно, что поверхность окаменелости хорошо видна. Если же она плохо различима или нам интересно, что там внутри объекта изучения (а это всегда интересно), можно воспользоваться фазово-контрастным синхротронным микротомографом — прибором, сочетающим возможности рентгеновского аппарата и компьютерного томографа. Для этого необходимо, чтобы остатки по минеральному составу резко контрастировали с породой. И тогда в результате последовательной, буквально помикронной, «считки» всего объема кости, раковины или даже минерализованного тельца, пытавшегося навсегда укрыться внутри раковины, мы получим трехмерное изображение (и при желании — стереофотографию), где все видно в мельчайших подробностях. Причем любое: вместе с породой, отдельно, «вывернутое наизнанку». В последнем случае мы, например, увидим полости в скелете, которые в зависимости от того, что изучается, могут представить и расположение клеток — остеоцитов, когда-то контролировавших обмен веществ между костной тканью и кровеносной системой, и сосудистую кровеносную систему, и детали мозга со всеми важнейшими парами черепных нервов. По этим данным можно реконструировать скорость роста и темпы обмена веществ у «подопытного» животного, мощь его мускулатуры, сезонные и суточные ритмы жизни, поведение.

На компьютере можно ввести поправки на искажения, связанные со сдавливанием и растягиванием остатков в породе, и получить трехмерное изображение исходного организма, даже распечатать его на 3D-принтере, лучше в увеличенном масштабе.

А если скелет известковый и порода такая же? Тогда используем старинный, нудный и шумный способ, освоенный

палеонтологами в начале XX в. — серийные пришлифовки. На механический шлифовальный круг капаем очень тонкий (обычно алмазный) абразивный гель и слой за слоем с образца снимаем «стружку» по нескольку десятков — сотен микронов толщиной. Раньше каждый такой последовательный срез либо зарисовывали (есть рисовальные аппараты, позволяющие усилить точность контура), либо протравливали в слабой кислоте и отпечатывали на ацетатной пленке. Если же ученый решал изобразить все настолько подробно, чтобы затем по серии зарисовок создать трехмерную модель, на это уходили годы. Так, специалисту по ископаемым рыбам Эрику Ярвику из Шведского музея естественной истории в середине прошлого века понадобилось 25 лет на лепку по 500 последовательным рисункам восковой модели кистеперой рыбы эустеноптерона (*Eusthenopteron*) — вида, важного для понимания происхождения наземных позвоночных. Сейчас поверхность каждого слоя можно отсканировать и, совместив все изображения, получить трехмерное изображение того, что скрывалось в камне, гораздо быстрее. Если образец один-единственный, лучше этот метод не использовать, иначе на память может остаться лишь его портрет. А если что-то рассмотреть не удалось?

Трехмерную реконструкцию, полученную тем или иным способом, можно «мучить» и дальше. Скажем, мы получили виртуальный слепок черепа нашего палеонтологического «всего» — короля ящера-деспота (так дословно переводится имя *Tyrannosaurus rex*). Можно ли установить, был тираннозавр свирепым хищником или медлительным падальщиком? Последнюю идею в 1990-х воскресил Джек Хорнер, хотя в снятом при его участии фильме «Парк юрского периода» этот ящер показан совсем не таким.

Сама по себе картина, где без малого 10 т мяса, поминутно теряя зубы и куски челюстей и ничего не соображая, не могут угнаться за годовалым детенышем гадрозавра, по меньшей мере

нелепа. Но для достоверности попробуем использовать современные методы. Томография мозговой полости тираннозавра показывает, что коэффициент энцефализации у него выше, чем у многих манирапторов, стремившихся стать птицами, — 2,2–2,4. Этот показатель рассчитывается довольно просто:

$$EQ = m/0{,}12M^{2/3},$$

где

EQ — коэффициент энцефализации;
m — масса мозга;
M — общая масса тела.

Сама по себе масса мозга не вполне отражает уровень умственных способностей (у большинства позвоночных с увеличением размеров тела пропорционально увеличивается и этот орган), а вот данный коэффициент как мерило смышлености использовать можно. Приложение метода конечных элементов позволяет рассчитать нагрузки на самые слабые сочленения черепа и убедиться, что челюсти этого существа могли сжиматься с силой большей, чем у аллигатора, обладающего самым мощным укусом среди современных животных; лев кусается почти в четыре раза слабее, чем король динозавров, а мы уступаем ему по этому показателю в 20 раз. (Суть метода в том, что любую непрерывную величину — в нашем случае давление — можно представить в виде модели ее дискретного распределения, построенной на основе приложения этой величины к конечному числу элементов, или точек.) Следов укусов тираннозавра на костях других ящеров заметно больше, чем застрявших в них его же зубов. А зарубцевавшиеся раны в костной ткани жертв свидетельствуют о том, что из пасти пыталась (порой удачно)

вырваться живая добыча. Анализ строения и крепления мышц, приводивших в движение задние конечности, и опять же исследование определенных отделов мозга показывают, что в маневренности девятитонный великан превосходил всех прочих современников сравнимого размера. (Вы все еще уверены, что хотите встретиться с тираннозавром лицом к лицу?)

Если в руках в итоге оказалась модель морского животного, например какого-нибудь кембрийского иглокожего вроде цинкты (сейчас неважно, кто это, потом узнаем), у которой даже непонятно, где зад, а где перед, ее модель можно запустить в аквариум, хотя бы виртуальный, и по распределению потоков воды вдоль поверхности и внутри тела определить, куда поток втекал, а откуда вытекал. А если вы воссоздаете модель летающего четырехкрылого динозавра микрораптора (*Microraptor*), то ее можно поместить в виртуальную аэродинамическую трубу и рассчитать подъемную силу, маневренность и другие особенности живого биплана (рис. 6.4). Оказывается, не отступая от динозаврового плана строения скелета, это существо неплохо чувствовало себя в воздухе. Благодаря жесткой конструкции хвоста и задней пары крыльев, снижавших проблемы рыскания, а также пластичности передней пары, создававшей подъемную силу, оно легко, в случае необходимости, увернулось бы от атаки более изощренного летательного аппарата — птерозавра.

Можно даже ходячего робота построить, который будет оставлять на воображаемом иле точно такие же отпечатки лап, как одно из древних (раннепермских) наземных четвероногих позвоночных — оробат (*Orobates*), и убедиться, что он был еще тот ходок (в приличном смысле этого слова). Оробат не волочил пузо по земле, а центр масс этой ранней рептилии (или поздней амфибии?) располагался так, что на перемещение не приходилось затрачивать слишком много усилий.



Рис. 6.4. Трехмерная реконструкция четырехкрылого динозавра микрорапто-ра (*Microraptor gui*), длина 80 см; раннемеловая эпоха (125 млн лет); Чжэхоль, Китай (M. Habib, J. Hall)

Подобные исследования породили новую науку — палеобиотехнологию, задача которой состоит в использовании миллионолетних «наработок» эволюции на благо человеческого общества. Почему бы не создать робота, плавающего с помощью четырех гребных конечностей, как плиозавр? Или тонкую, гнущуюся, но не ломающуюся антенну, как многометровый стебель юрской морской лилии? Или платформу, способную лежать на илистом грунте, не утопая в нем, как гигантская меловая двустворка — иноцерамус?

Сегодня, конечно, нельзя обойтись без приборов для элементного анализа окаменелостей и вмещающей породы. Изучение биомаркеров и рамановская спектроскопия помогут разобраться с разного рода органическими веществами: что свое, что наносное (сформировалось в результате деятельности сапрофагов сразу после гибели организма или миллионы лет спустя). Разного рода минералогические исследования дадут представление о степени сохранности скелета и его первичном

составе (рис. 6.5). Катодолюминесцентный анализ выделит остатки организма на фоне вмещающей породы, даже если они почти невидимы, и покажет ткани разного состава, если они есть (рис. 6.6). Конфокальная микроскопия очертит микрорельеф. Карта распределения элементов в сочетании с компьютерной томографией подскажет, где ткани и органы сохранились в виде органических пленок, а где заместились разными минералами (рис. 6.7).

Так, с момента открытия археоптерикса в 1861 г. велись споры о подделке первого и долгое время единственного его экземпляра. Сегодня, когда число образцов «древнекрыла» перевалило за десяток, а видов пернатых полудинозавров-полуптиц — за сотню, сам факт подделки не так уж и важен, но все-таки любопытно… И да поможет нам синхротронная рентгеновская флюоресценция, которая выявляет в породе присутствие элементов даже в мизерных концентрациях: под действием рентгеновских лучей высоких энергий атомы разных элементов начинают испускать световые волны — флюоресцировать, каждый в своем диапазоне. Сканируем в рентгеновском спектре весь образец, предварительно закрепив его на подвижной платформе, и получаем карту спектрограмм. Кальция много во вмещающей породе — морском известняке, когда-то накопившемся в обширной лагуне. Высокие концентрации цинка четко обрисовывают каждую косточку животного; фосфор накопился в перьевых стержнях и бородках. Эти мельчайшие структуры, которые, сцепляясь, превращают опахало пера в единую плоскость, пригодную для полета, без использования подобной аппаратуры вообще не были различимы. А молибден, сосредоточенный в минералах, образовавшихся по трещинам в породе, показывает, что это не швы от склейки, а древние образования. Все у археоптерикса свое, всамделишное.

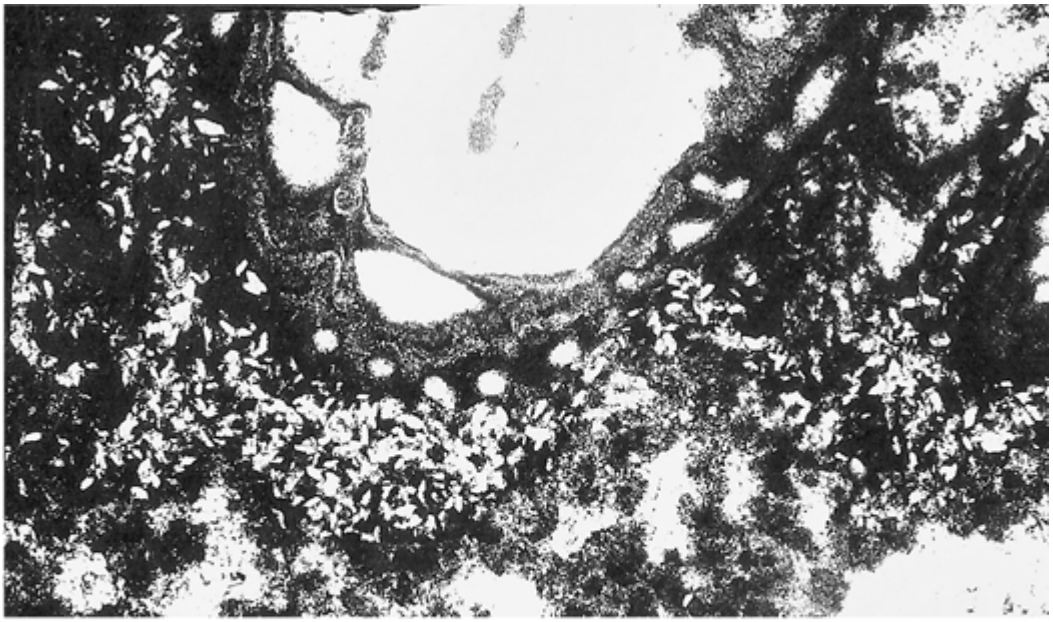


Рис. 6.5. Петрографический шлиф скелета раннекембрийского археоциата со скоплением микрокристаллов доломита, сформировавшихся по первичному магнезиальному кальциту, ширина кадра 2 см

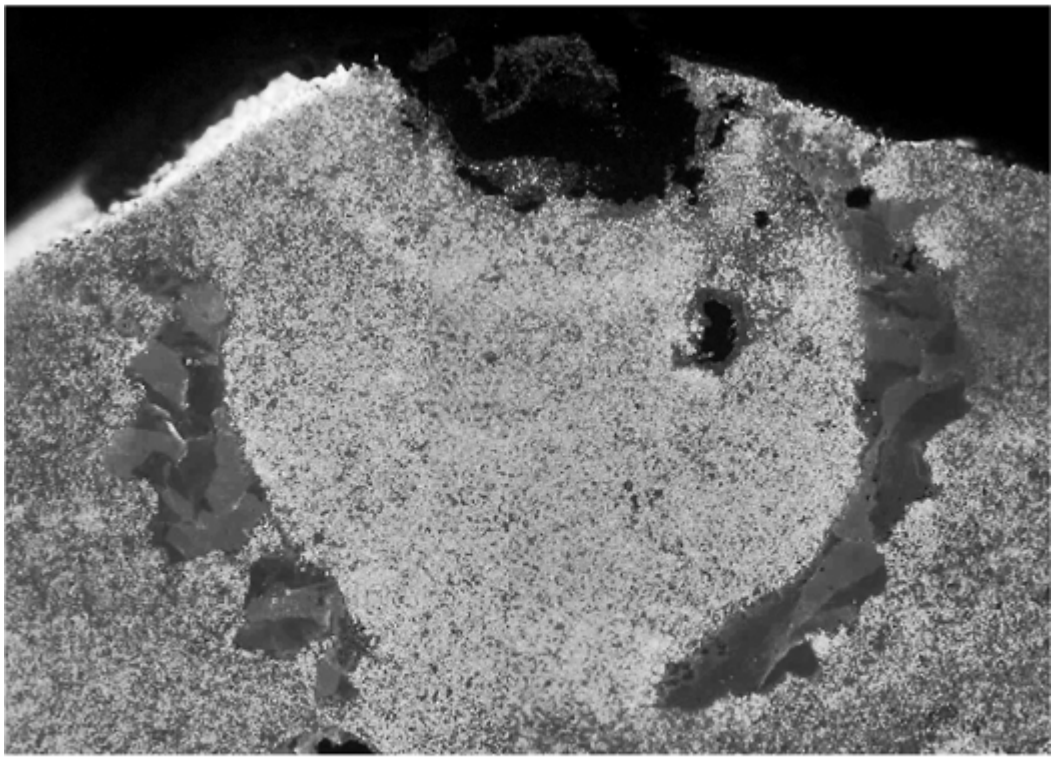


Рис. 6.6. Катодолюминесцентное изображение среза эдиакарского намакалатуса, на котором видны отдельные кристаллы, слагающие измененный скелет, диаметр 1 см

Даже расцветка оперения определима. Лет 20 назад это высказывание показалось бы еретическим: в главе о цвете из «Энциклопедии динозавров» знающие специалисты Майкл Райан и Энтони Расселл из Университета Калгари с грустью отмечали: «Динозавры, вероятно, использовали цветовые узоры… но который из видов какие признаки имел, возможно, никогда не будет известно с определенностью»[36]. Современная наука может и это, хотя далеко не всегда и не везде. О цвете ископаемых организмов написаны сотни исследований, и это только начало. Проще всего с мумиями ледникового периода: у них можно найти даже гены, ответственные за окрас шерсти, и выяснить, например, что мамонты были немного похожи на неандертальцев, поскольку имели сходный аллель гена «рыжести» (рис. 6.8).

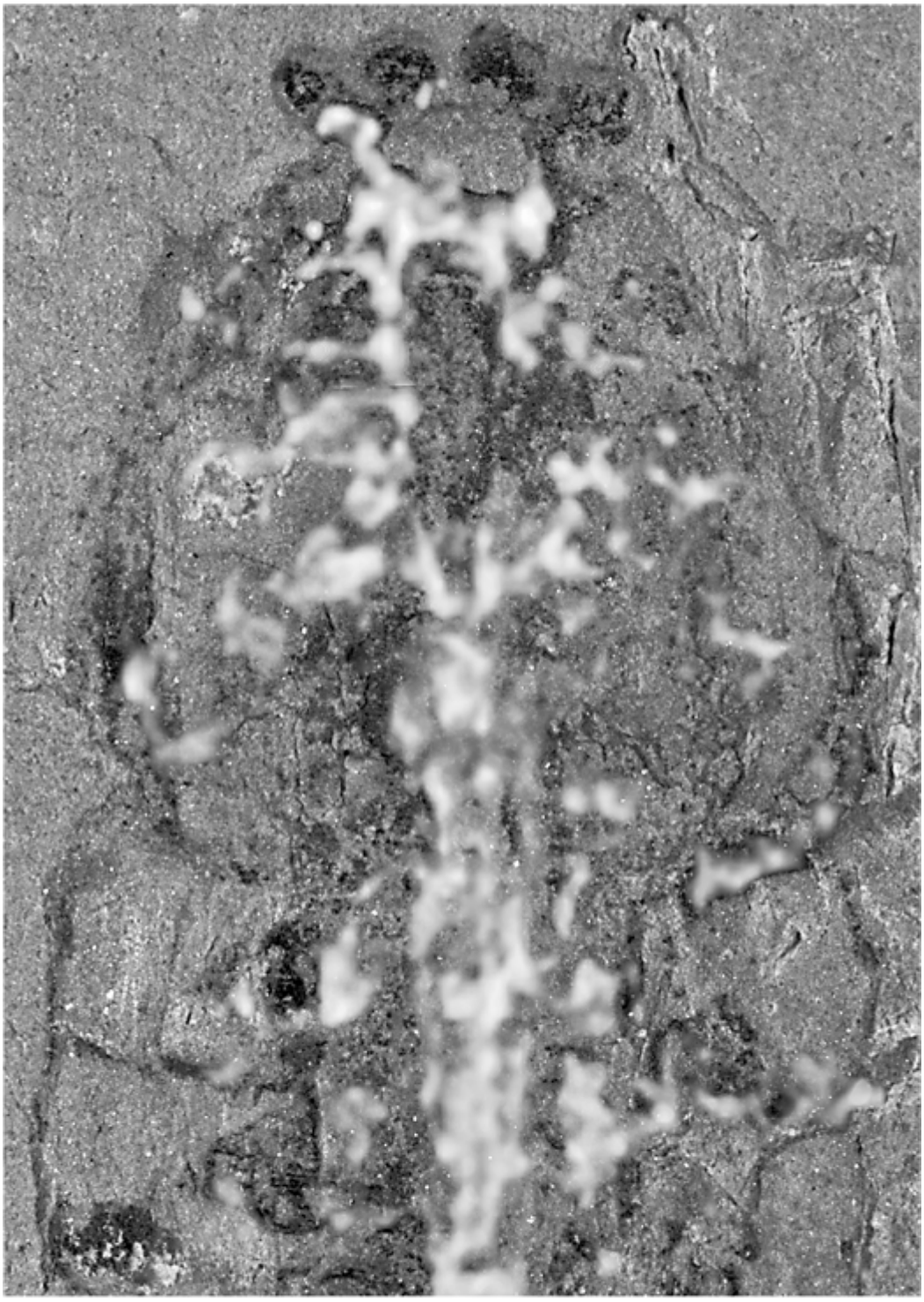


Рис. 6.7. Строение нервной системы мегахейры алалкоменеуса (*Alalcomenaeus*), вид сверху, совмещение компьютерной томографии и дисперсноэнергетической флюоресцентной рентгенограммы, показывающее распределение железа и меди в минералах, заместивших нервную ткань, ширина головного панциря 0,6 см; раннекембрийская эпоха (518 млн лет); Чэнцзян, Юньнань, Китай (N. Stausfeld; Университет Юньнани)

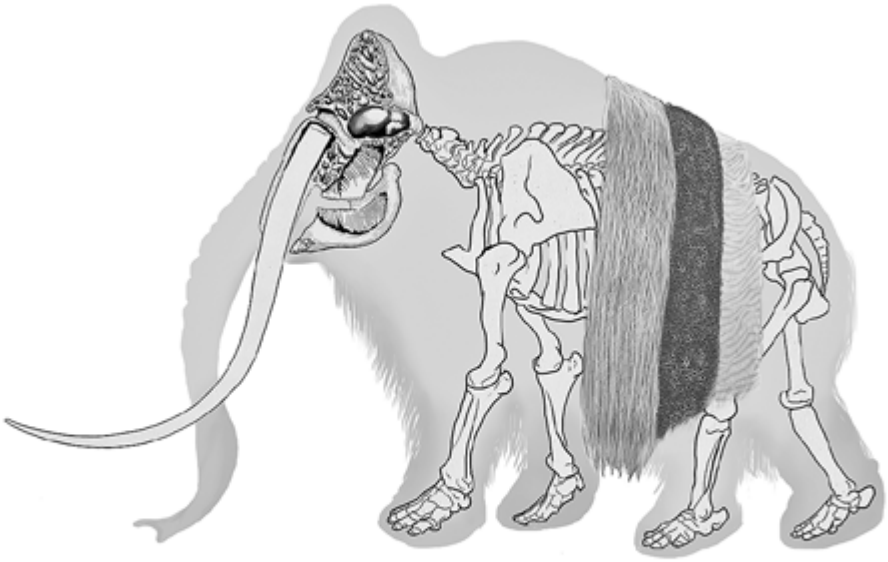


Рис. 6.8. Реконструкция скелета шерстистого мамонта с ячеистым черепом в срезе, общий контур тела и тройной волосяной покров воссозданы в том числе по данным гистологии тканей и анализа ДНК (А. Коноваленко)

Все прочие цветовые вариации по большей части ограничены лагерштеттами, где у окаменелостей сохраняются клеточные структуры. В данном случае микроскопические (от 200 до 900 нм) пигментные тельца — клеточные органеллы меланосомы, содержащие меланин (рис. 6.9а). Именно меланин является основным пигментом позвоночных, поскольку необходим также для защиты от ультрафиолетового излучения и активных форм кислорода. (Вторые по распространенности — красно-желто-оранжевые каротиноиды, окрашивающие шкуру и перья тех, кто, например, ест много креветок или морковки, поскольку, в отличие от меланина, они попадают в организм позвоночного только с пищей.) Поскольку меланин должен быть устойчив, очень живучи и его молекулы: они плохо растворимы даже в щелочах и кислотах и сохраняются до 300 млн лет.

По размеру меланосом можно определить, преобладали в окрасе животного черные или рыжие тона, а по их

распределению — были ли, например, перья переливчатыми, как у колибри. Радужное оперение создается структурными цветами, которые возникают при преломлении и отражении лучей от полых уплощенных меланосом, уложенных правильными слоями. (Теми же оптическими законами разложения белого света при многократном отражении от разных поверхностей обусловлена переливчатая окраска насекомых, которая тоже сохраняется в «веках» — по крайней мере, на 100–120 млн лет, если преломляющие свет чешуйки или ребрышки остались на месте; рис. 6.9б.) Так, четырехкрылый микрораптор был, на наш взгляд, черен. Однако не будем забывать, что, в отличие от птиц и динозавров, мы не можем похвастаться хорошим цветовым восприятием. У нас зрение трихроматическое (мы видим красный, синий, зеленый пики световых волн и их производные), у них — тетрахроматическое (с добавлением ультрафиолетового), к тому же усиленное особыми фильтрами (масляные капли в глазах). Поэтому микрораптор в глазах его партнерши выглядел не хуже павлина, а до наших узких зрительных возможностей динозаврам и птицам «ультрафиолетово». Наличие пигментных сгущений укажет на защитную полосатую или пятнистую окраску и позволит заключить, что в меловом периоде даже многометровые, закованные в броню панцирные динозавры не чувствовали себя в безопасности (рис. 6.9в). А изучение цвета пингвиньих перьев показало, что эти птицы не сразу приобрели свои благородные черные фраки: первые пингвины, появившиеся около 60 млн лет назад, были бурыми. Почернели они оттого, что научились плавать. Как это связано? Очень просто: в черных перьях меланосомы образуют гладкие, укрепленные кератином поверхности; гладкими становятся и сами перья, что снижает лобовое сопротивление воды при стремительном движении сквозь ее толщу.

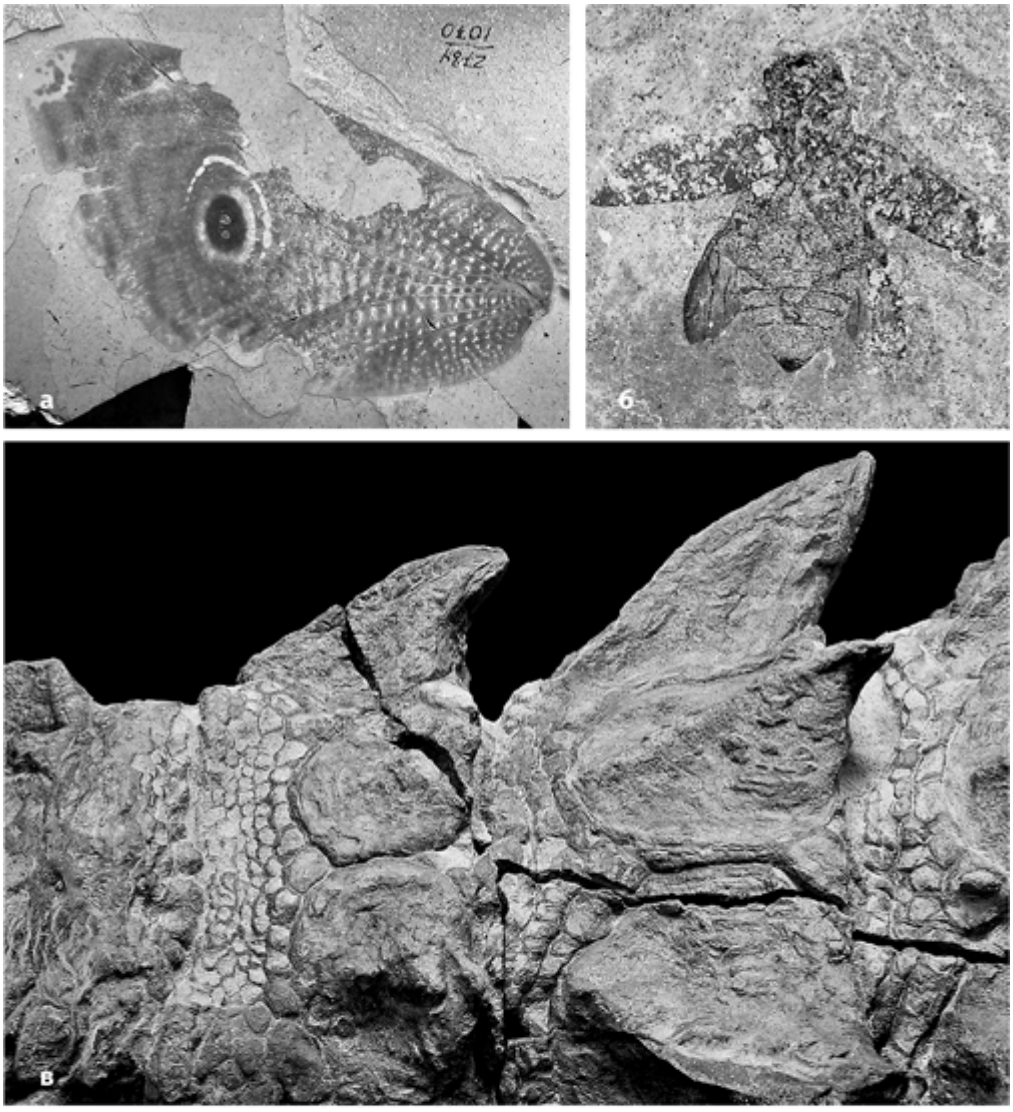


Рис. 6.9. Окаменелости в цвете: а) пигментные глазки на крыле позднеюрского сетчатокрылого насекомого каллиграмматиды, длина 10 см; хр. Каратау, Казахстан (Д. Щербаков; ПИН РАН); б) переливчатая поверхность кутикулы эоценового жука златки, брюшная сторона, длина 3 см; Мессель, Германия; Музей земли Гессен (commons.wikimedia.org); в) пятнистая пигментная окраска шкуры у раннемелового панцирного динозавра (*Borealopelta markmitchelli*), длина фрагмента 40 см; Альберта, Канада (TMP)

Изучая странные особенности разных внутренних органов, даже если от самих органов, казалось бы, ничего не осталось, палеонтологи заметили, что в них есть меланины, которые еще в живом организме накапливали металлы, причем разные. Получилось, что, составляя карту распределения металлов в окаменелости, можно понять, где у нее располагался кишечник,

где кровеносные сосуды и даже нервная система с мозгом. Конечно, все это возможно только при изучении лагерштеттов, которых на сегодняшний день найдено немало: более 700 для отложений возрастом 600 млн лет и моложе.

Если определение прижизненного окраса вымерших животных перестало быть чем-то из ряда вон выходящим, то выяснить, как звучало время, непросто: «ископаемые звуки» исключительно редки. Например, на левом надкрылье полосатого среднеюрского кузнечика архабойлуса музыкального (*Archaboilus musicus*) из Внутренней Монголии сохранился «смычок» — зазубренная стридуляционная жилка. Трение «смычка» о зеркальце на правом надкрылье — прозрачную перепонку, окруженную толстой жилкой, — и производит звуки. Сделав копию древнего инструмента (благо надкрылье оказалось большим — 7,2 см длиной), палеонтологи и биоакустики воспроизвели стрекотание, звучавшее 165 млн лет назад. В современном мире этот кузнечик привлек бы внимание и сверчков противоположного пола: он использовал спектр звуков, общий для предков и тех и других.

Даже не столь хорошо сохранившиеся надкрылья насекомых, клешни раков-щелкунов, косточки слухового аппарата разных позвоночных и другие приспособления для воспроизведения и восприятия акустических сигналов позволяют воссоздать мир живых звуков в его эволюции. В триасовом периоде зазвучало стрекотание (трели выводили титаноптеры — похожие на богомолов хищные прямокрылые), в юрском — кваканье, в меловом в общий хор влились писк гекконов, кряканье птиц и пение цикад. Крякали позднемеловые «куроутки» вегависы (*Vegavis*) — предки и утиных, и куриных. У них появился сиринкс, или «певчее горло», — голосовой орган птиц в виде хрящевой трубки, расположенный в основании трахеи.

Еще шире возможности у палеонтологов, изучающих фауну и флору ледникового периода (плейстоценовой эпохи). Растения

этого времени удается прорастить, а ДНК и древние белки, выделенные из шкур, волос и костной ткани, особенно из зубной эмали (отнюдь не из мягких тканей!), северных животных позволяют судить об удивительных особенностях гемоглобина и бурого жира мамонтов, о генетическом разнообразии их популяций, о происхождении волосатого носорога, о множественности межвидовых гибридов между различными хоботными или медведями. На всякий случай: мамонты и слоны — отдельно, пещерные и прочие медведи — отдельно. Многие тут же задаются вопросом: когда клонируют мамонта? Никогда! Удачно клонировать даже обычных современных крупных животных удается нечасто. И никто (надеюсь) не решится уничтожить все поголовье слоних ради рождения одного полудохлого мамонтенка. В пробирке ведь его не вырастить, а удачи при клонировании даже современных животных, размером с овцу и больше, можно по пальцам пересчитать. Если уж поставить такую цель, проще генетически модифицировать индийского слона. Результат обойдется дешевле, и достичь его можно быстрее. Так, группа Джека Хорнера выводит кур с разными признаками динозавров…

Невнятными отпечатками окаменелости остаются только для тех, кто не знает возможностей современной техники, не умеет видеть, а главное — думать. Теперь, вооружившись всем этим арсеналом, попробуем разобраться, кто когда появился и из кого.

Часть II

От одинокой клетки до многоклеточности

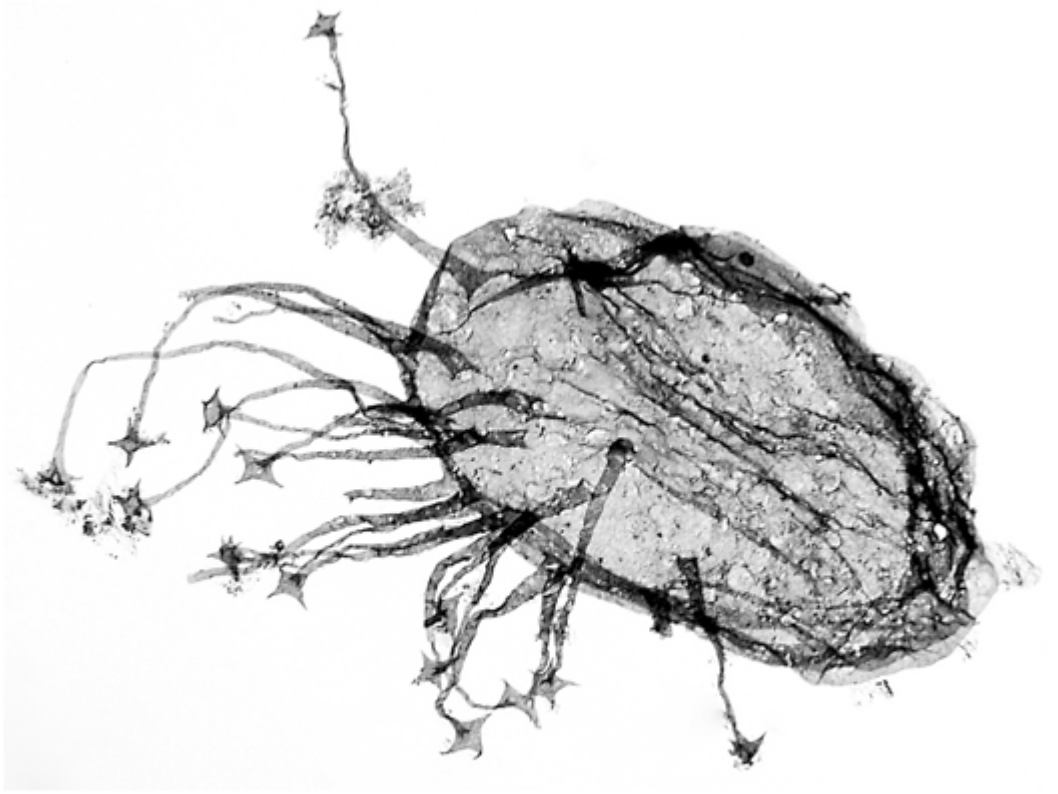


Рис. 7.1. Акритарх анкоросферидиум (*Ancorosphaeridium magnum*) со сложными выростами оболочки, большой диаметр — 0,35 мм; эдиакарский период (600–570 млн лет); Патомское нагорье, Якутия (К. Наговицин, ИНГГ СО РАН)

Глава 7
Китайские стены. Провинция Аньхой

Поднебесная — это наше палеонтологическое все. Многоклеточные эмбрионы, мозговитые аномалокарисы, летающие пернатые динозавры и самые разные другие ископаемые — урожденные китайцы. Причем никто за стенами сокровища не прячет: приезжай и изучай. А ведь стен здесь хватает, не считая Великой. Они опоясывают очень немаленький Нанкин, и каждый кирпич имеет клеймо производителя (прямо в стене, благо ее толщина позволяет, даже есть музей кирпичных клейм). Очень практичная была традиция: если где-то постройка обвалилась, по знакам находили производителя, чтобы больше такие кирпичи никто не делал.

На правобережной, если считать от Янцзы, части провинции Аньхой тоже есть стены, но поменьше. Огораживают они небольшие — конечно, по местным меркам — деревеньки вроде Сиди. Каждый дом в Сиди тоже прячется за каменной стеной, потому деревня и стоит на своем месте вот уже четыре с лишним века, если считать по сохранившимся постройкам. (В 2000 г. она была внесена в список Всемирного наследия ЮНЕСКО.) Сами дома — деревянные, и высокие ступенчатые каменные перегородки с черепичными коньковыми навершиями спасали их от пожаров. Если где-то загоралось, огонь не мог быстро перекинуться на соседнее строение, а два больших пруда обеспечивали воду для тушения пожаров и орошения. Чтобы старинное поселение не казалось вымершим, в нем разрешили

поселиться крестьянам со своим нехитрым скарбом: цепами для обмолота вручную, мотыгами, метлами и совками для сгребания высушенного на дворе зерна, бамбуковыми термосами для прохладной воды. Все эти предметы постоянно востребованы. (Вот только одного не учли: красный стручковый перец и желтые початки кукурузы придают яркий колорит улицам и дворам, но в Древнем Китае эти культуры не выращивали.)

Если внимательно присмотреться к домам, можно найти множество интересных деталей, выполненных из дерева и камня, даже остатки росписи на бытовые темы: решетка на окне в виде бамбуковых зарослей, медальон с драконом или тигром. Еще можно попробовать местные лакомства: свежие ростки бамбука и выпечку из черного риса с похожим на безвкусный финик плодом зизифуса. Все туристы делают селфи около высокой ажурной арки, но это бетонная реплика. Настоящие каменные ворота были разобраны на строительный камень во времена «культурной революции», символы которой — тарелки с изображением вождя, так мечтавшего остаться китайским «всегда», и его же бронзовые бюстики — продают местные старьевщики. Авось хоть приезжим он еще пригодится…

Холмы, окружающие Сиди и другие исторические деревни Аньхоя, — это, как водится, хорошо замаскированное море. Причем самая глубокая его часть, где в эдиакарском и даже в кембрийском периодах не было ни рифов, ни обильной мелководной живности. Местный разрез — тоже достопримечательность, куда стремятся попасть геологи и палеонтологи всего мира, — представляет собой одну из самых полных последовательностей начала эдиакарского периода, когда в морях Земли наконец обосновались сложные многоклеточные организмы. Для удобства требовательных посетителей здесь даже была проложена дорога и вырублены ступени в скалах.

Теперь на дороге расположилась пасека, а ступени заросли бамбуком. По счастью, пчелы на пасеке правильные и не особо

любопытные, а бамбук — не крапива и не ежевика: протиснуться можно. Слои лежат практически горизонтально, и поэтому низ — внизу. (Бывает и сбоку, и сверху: геологические силы об удобстве ученых не беспокоятся.) Метровый пласт, залегающий в основании разреза, более всего похож на груду строительного мусора — глина с обломками камней разной величины, расцветки и степени угловатости. Так постараться мог только ледник, который катком прошелся по суше, содрав и протащив в своей подошве все, что попалось, сполз в море и растаял. Вытаявшие обломки попадали вниз и в беспорядке застряли в донном илу. Их так и называют дропстоуны (*англ.* упавшие камни), а вмещающую породу — тиллиты (от *шотл.* till — тилль, валунная глина). Случилось это около 635 млн лет назад, когда закончилось маринойское всесветное оледенение, а с ним и криогеновый период. Выше лежат желтоватые ноздреватые доломиты, осевшие на дне во время внезапного потепления. Их тоже накопилось не более метра. А поскольку воды в океане прибавилось, да еще и эта область южнокитайской части Гондваны просела, образовался довольно глубокий (несколько сотен метров) краевой прогиб, где 630–575 млн лет назад накапливались иссиня-черные кремнистые илы, насыщенные органическом веществом. Теперь же мы видим 200-метровую толщу тонкослоистых сланцев Ланьтянь (обособленные наслоения горных пород получают имена ближайших топонимов, например округов, как в данном случае). Точнее, должны были бы видеть, но вместо них — один бамбук, очень много бамбука. На естественных фосфатно-органико-кремнистых удобрениях этой древовидной траве хорошо растется. Лишь местами проглядывают жалкие сланцевые плитки.

— А где колотить-то? — вопрошаю я у Айхуа. На сей раз — она мой проводник и чинцэй.

Вопрос закономерный. Статей и даже книг о знаменитой ланьтяньской биоте каждый год печатается множество. Еще бы: в

ней встречаются остатки, напоминающие многоклеточных животных, и, учитывая ее возраст (первая половина эдиакарского периода), достаточно древних. Значит, должны быть карьеры, выдолбленные палеонтологами, которые в поисках этих окаменелостей не могли не перелопатить всю горку. Саму горку, конечно, трогать нельзя — это музей и эталон, но пласт — на то и пласт, чтобы распространяться во все стороны весьма далеко. (На знании этого незамысловатого правила зиждется нечестный способ отъема денег у дачников так называемыми лозоходцами — жуликами, которые вращают веточки или проволочки. Будучи геологической породой, грунтовые воды тоже залегают пластами, поэтому можно ткнуть пальцем в любое место: на той или иной глубине вода обязательно есть.)

— Спросим в деревне, — отвечает Айхуа, и мы идем в Цяньчунь среди полей чайной хризантемы. (В отличие от чайной розы этот мелкий пушистый цветок действительно заваривают, хотя бы для запаха, но лично мне такой суп с цветами не по вкусу.)

Цяньчунь — небольшой поселок, который я поначалу принял за военную часть: одинаковые трехэтажные белые корпуса с яркими «серпомолотами» на торцах и немного китайского колорита — черепичные крыши с керамическими золотыми рыбками на коньках. Только на широких улицах грузовые скутеры вместо танков. Находим открытую дверь, за которой обедает обычная китайская семья — двое взрослых и девочка лет десяти (результат программы по сокращению населения). Нас приглашают за стол, но мы отказываемся — времени мало. Тогда проводить нас отправляют ребенка, который не расстается с куриной ногой. «Азазелло» в беленьком платье в крупный лотос ведет нас по закоулкам деревни и почти в ее центре тыкает обглоданной лапкой в небольшой холм. За холмом прячется карьер глубиной метра три, где явно поработало не одно поколение студентов и аспирантов. Мы отпускаем проводницу,

выдав ей несколько юаневых червонцев, но девочка не уходит, а наблюдает за нами любопытными глазами. Поняв, что мы разбираем тонкие черные плитки и выискиваем на них блестящие загогулины, принимается нам помогать. У нее получается не хуже.

Загогулины сантиметрового размера — это и есть знаменитые ланьтяньские многоклеточные. Одни из них похожи на мелких сплющенных червячков, другие — на полосатые равнобедренные треугольники. Еще попадаются мелкие кустики, тоже плоские (рис. 7.2). Если бы я был палеонтологом прошлого или позапрошлого века, то описал бы увиденное как червяков, медуз (есть сейчас такие сидячие конические медузки) и многоклеточные водоросли. Их и сегодня пытаются так описывать. Но, увы, если у всех ископаемых сохранность и вещественный состав одинаковые и часть из них точно водоросли, то и все остальные — не животные. Впрочем, столь древние и разнообразные многоклеточные водоросли — это все равно интересно.

За полчаса удается набрать целую стопку плиток с окаменелостями, благо они тонкие и веса чемодану не добавят. При перевозке образцов ископаемых рифов за вес приходится частенько доплачивать…

Последовательность слоев продолжается вдоль дороги, ведущей на свеженасыпанную дамбу. Скошенные складки породы, которые случайным образом рассредоточены по всей придорожной выемке, указывают на то, что здесь когда-то был подводный склон материка, вдоль которого 540 млн лет назад сползали и сминались под собственной тяжестью набухшие водою темные илы. На поверхности напластования видны даже «русла», где жидкие осадки стекали по вязким. Сланцы становятся все более кремнистыми, их обломки теперь напоминают битое стекло. Зато их можно расшлифовать и рассматривать, как стеклянные препараты (потом — в лаборатории). В этом

кремнеземе скрываются похожие на мелкие бусы ископаемые, название которым ученые придумали еще 45 лет назад — палеопасцихнус (*Palaeopascichnus*), но объяснить, что это, не смогли до сих пор.

Еще выше — в более молодых морских отложениях — появляются губки, причем в каких-то немыслимых количествах. На поверхности любого тончайшего слоя площадью в несколько десятков квадратных метров (возможно, и больше) виден правильный крестообразный рисунок: среди крестиков побольше (сантиметровых) лежат такие же элементы поменьше и совсем маленькие (миллиметровые). Из кремневых крестиков, скрепленных органическими тяжами, когда-то состояли тонкие ажурные скелеты бокаловидных губок.



Рис. 7.2. Ланьтяньская многоклеточная водоросль доушаньтуофитон (*Doushantuophyton cometa*), высота 3 мм; эдиакарский период (630–575 млн лет); Аньхой, Китай

Вот и кембрий наступил…

Правда, кембрий здесь, на глубине, не задался: губки, и губки, и губки. Ланьтяньские раннеэдиакарские организмы гораздо интереснее, пусть они «всего лишь» водоросли, но они сложные, многоклеточные и разные. А значит, их корни, хотя в отношении водорослей лучше говорить «ризоиды», уходят гораздо глубже в протерозой.

Глава 8

Как различить ископаемых животных, растения и грибы по одной клетке

Клетку прокариота (бактерии или археи) отличить от таковой эукариота очень просто. Хотя бы по размеру. Редкую бактерию можно «раскормить» до того, что она будет видна невооруженным глазом — 0,08 мм. Это существо — бесцветная серная бактерия тиомаргарита намибийская (*Thiomargarita namibiensis*) — даже удостоилось чести быть изображенным на почтовой марке Намибии, поскольку именно у берегов этой страны открыли тиомаргариту. Проживает «серная жемчужина» (так с греческого переводится ее название) в зоне апвеллинга, где холодные глубинные воды поднимаются к самой поверхности. Из-за этого купаться там даже в январе, в разгар южнополушарного лета, не хочется, а вот ловить рыбу и собирать морепродукты можно в свое удовольствие: эти же воды выносят к поверхности массу питательных веществ, в первую очередь — растворенные фосфаты. На них и откармливаются тиомаргариты, планктонные водоросли и так далее по всем ступеням пищевой пирамиды вплоть до китов и человека. (Первый вопрос, который задает пограничник в аэропорту Виндхука — столицы этого южноафриканского государства, увидев иностранный паспорт: «Вы моряк?» По-английски вопрос звучит поэтичнее: «Are you a sailor?»)

В большинстве же бактерии, даже нитевидные, не превышают 0,004 мм в ширину и 0,5 мм в длину (некоторые спирохеты). Археи и того мельче: считаные нанометры, а то и доли нанометров («гиганты» — 0,0015 мм). Поэтому резкий скачок размерности ископаемых от средней величины 10^{-5} мм^3 до 10^2 мм^3, т.е. в миллион раз, случившийся в середине палеопротерозойской эры (около 2 млрд лет назад), подсказывает: вот где началось время эукариот. Можно смело проводить на этом рубеже воображаемую линию и говорить: отсюда будем отмерять фанерозой. Ведь по-гречески «фанерозой» означает «открытая жизнь», т.е. жизнь, видимая невооруженным глазом, а все мельчайшие архейские ископаемые, даже если есть надежные изотопные и молекулярные свидетельства их живой природы, невидимы.

Да и как могло быть иначе, если эукариотическая клетка должна вместить различные органеллы (своего рода органы), включая самую крупную из них — ядро (отсюда и название всех этих существ: *греч.* εύ — совершенно и καρυον — ядро). В ядре в виде очень длинных линейных молекул ДНК (10^7–10^{10} пар нуклеотидных оснований), входящих в состав хромосом, хранится наследственный материал. У прокариот (*греч.* προ — прежде), предшественников эукариот, нет ни ядра, укрытого пористой мембраной, ни каких-либо других органелл, а генетический материал сосредоточен в кольцевой молекуле ДНК — нуклеоиде. Ее иногда называют бактериальной хромосомой. Также в цитоплазме разбросаны плазмиды — маленькие двухцепочечные молекулы ДНК, необходимые для повышения приспособляемости бактерий к изменчивой окружающей среде. (К этой среде теперь относятся и наши антибиотики.)

Если у прокариот цитоплазма, в которой растворены всевозможные вещества, свободно переливается внутри клетки, то у эукариот она разделена на сектора эндоплазматической сетью. Есть у эукариот и цитоскелет: трехмерная сетка из

белковых (актиновых) нитей (5–6 нм в диаметре), филаментов (10 нм) и микротрубочек (25 нм). Крупная клетка не может существовать без внутренней опоры. Органеллы, как и настоящие органы, выполняют строго определенные функции и заключены в оболочки. Некоторые из них весьма причудливой формы. Так, эндоплазматическая сеть — это единая система уплощенных мешочков, сообщающихся посредством канальцев, а аппарат Гольджи напоминает тончайшие листы, сложенные в стопки, хотя каждый такой лист — тоже сосуд. (Сосуд по-гречески — κυτοσ; от этого слова и происходят названия многих клеточных структур, таких как цитоплазма и т.п.)

Есть и другие отличия прокариотической и эукариотической клеточных конструкций, но они не столь важны для палеонтологических изысканий, поскольку, увы, совершенно не оставляют следов. Прежде чем мы вплотную займемся поиском древнейших ископаемых эукариот, необходимо отметить, что, хотя они и потомки прокариот, но очень своеобразные, как если бы общие дети родились у дерева, сидевшей на нем белки, ну и жуков-короедов в придачу…

И здесь нельзя не назвать трех выдающихся ученых, которые поняли, что эукариотическая клетка не просто подросшая и усложнившаяся бактериальная.

В 1867 г. профессор Санкт-Петербургского Императорского университета Андрей Сергеевич Фаминцын выяснил, что в лишайнике соединились два разных существа: похожие на шарики органы, способные существовать самостоятельно, — это водоросли, а сплетения трубочек — гифы грибов. Фаминцын также отметил, что, вероятно, гриб и водоросль легко вступают в тесные отношения, оказавшись рядом. Лишь 150 лет спустя его предположение полностью подтвердили микробиологи. Они поместили вместе пекарские дрожжи (сумчатый гриб) и хламидомонаду (одноклеточную зеленую водоросль), которые не более чем за десять дней объединились. Обусловлено это тем, что

дрожжи поглощают глюкозу и аммиак — продукты жизнедеятельности водоросли — и выделяют углекислый газ, необходимый растению для фотосинтеза.

Константин Сергеевич Мережковский, современник Фаминцына и старший брат известного писателя и философа Д. С. Мережковского, отметил, что диатомовые водоросли тоже симбиотические существа, результат давнего слияния простейших и цианобактерий. Последние за время совместной эволюции превратились в фотосинтезирующие органы всех водорослей и растений — хлоропласты. (Ведь хлоропласты могут быть утеряны клетками диатомовых, но те продолжат существовать, питаясь уже подобно животным.) Кроме того, какие-то бактерии, по его мнению, стали предшественниками клеточного ядра. «Настоящая моя работа, — заявлял незаурядный биолог из Казанского университета в книге “Теория двух плазм как основа симбиогенезиса, нового учения о происхождении организмов” (1909), — и составит предварительное изложение новой теории происхождения организмов, которую, ввиду того что выдающуюся роль в ней играет явление симбиоза, я предлагаю назвать теорией симбиогенезиса»[37]. «Новое учение» — весьма смело, хотя вполне созвучно русскому Серебряному веку, населенному «покорителями литературы», «Председателями Земного шара» и просто «гениями». А «две плазмы» — это способная существовать без кислорода при высоких температурах и вырабатывать белок из неорганического вещества микоплазма и требующая органической пищи в насыщенных кислородом умеренных условиях амебоплазма. Понятно, что первая по времени появления должна была предшествовать второй, а следовательно, Земля прошла через этап развития, когда ее единственными обитателями были микробы.

В первой половине XX в. теорию симбиогенеза развивал ботаник Борис Михайлович Козо-Полянский в Воронежском университете. Он допускал, что не только хлоропласты и ядро

(центр и сосредоточие всего), но и другие важные органеллы клетки — ее «силовые станции», митохондрии, и двигательный аппарат, ундулиподии (жгутики или реснички), суть пришельцы, когда-то бывшие самостоятельными организмами, т.е. клетка представляет собой сложный симбиотический организм! «Полет воображения Мережковского приводит его к допущению, что… зеленые растения возникли от симбиоза бесцветных ядросодержащих клеток и мельчайших синезеленых водорослей, из которых последние дали начало хлоропластам… Без сомнения, многим такие спекуляции могут показаться слишком фантастическими, чтобы о них можно было упоминать теперь в приличном обществе биологов…»[38] — откликнулся на труды основоположников теории симбиогенеза видный цитолог Эдмунд Уилсон, профессор Колумбийского университета. Лишь к концу 1960-х с появлением электронной микроскопии, позволившей биологам заглянуть в потаенные закоулки клетки, выяснилось, что русские биокосмогонисты оказались во многом правы.

Что же показали микроскопия и биохимия? Митохондрии и хлоропласты в отличие от прочих органелл отгорожены от цитоплазмы двойной мембраной. Эта усиленная конструкция отделяет их личный мир от остальной клетки, и в этом мире сохранилось уникальное наследственное вещество! Их собственная ДНК по-прежнему имеет больше общего с ДНК бактерий, чем с ДНК клеточного ядра, и потому генетики используют теперь для выяснения родства разных организмов не только ядерную — «свою» — ДНК, но и митохондриальную. Обе эти органеллы, кроме того, наследуются независимо от ядерного генома клетки, что заметил Козо-Полянский. К примеру, это может быть синхронное с ядром деление (зеленые водоросли); распределение среди дочерних клеток многочисленных бесцветных пропластид, из которых начинают развиваться хлоропласты (эвгленовые); обволакивание хлоропласта ядерной мембраной (бурые и золотистые водоросли). Существуют и

разные механизмы сохранения митохондрий на последовательных стадиях жизненного цикла.

Главным возражением против теории симбиогенеза оставалось отсутствие случаев симбиоза между разными бактериями, поскольку строение их клеточных мембран (они не могут впячиваться) не позволяет одному микробу поглотить другого, чтобы тот остался цел и невредим. И если одному такому существу очень понравилось другое, оно его просто высосет. В новом тысячелетии выяснилось, что по крайней мере разнородные протеобактерии способны существовать одна внутри другой, делиться продуктами обмена веществ и даже обмениваться генами. А молекулярная биология поставила две жирные точки.

Во-первых, митохондрии — это не просто родственники неких бактерий, а прямые потомки альфа-протеобактерий, использующих кислород как акцептор электронов для ускорения процессов биосинтеза. Благодаря митохондриям и их способностям, более экономным путем происходит синтез аденозинтрифосфата (АТФ) — нашего главного внутреннего энергетического ресурса. Одна митохондрия производит пять молекул АТФ на каждую молекулу условной глюкозы, тогда как в результате ферментации таких молекул вырабатывается только две–четыре. А ведь митохондрий очень и очень много. В итоге масса АТФ, образовавшаяся за сутки в клетках, например, человека, достигает всей массы его тела и практически полностью расходуется.

За длительное, по меньшей мере 2 млрд лет, время сосуществования с хозяевами митохондрии передали значительную часть своего генного аппарата клеточному ядру, где кодируется свыше тысячи необходимых им белков. (За собой они оставили производство лишь 13 таких компонентов.) Поэтому в ядре оказались чужеродные гены все тех же альфа-протеобактерий, например те, что отвечают за белки, устойчивые

к высоким температурам. Взамен эти органеллы вовлечены в синтез белков и жиров, необходимых для жизни клетки, а некоторые белки могут использоваться для запуска апоптоза (процесса естественного отмирания клеток, без которого немыслимо развитие многоклеточного организма). Природа не терпит узких специалистов…

Во-вторых, хлоропласты — это несомненные потомки свободно живущих цианобактерий. Сегодня известно, что эти цианобактерии были близкими родственниками одноклеточных шаровидных хроококков — обычных обитателей пресных и соленых вод, нередко вызывающих их «цветение». Хроококки улавливают в дневное время азот, для чего используют запасенные ночью полисахариды и крахмал (не многие другие цианобактерии на это способны). Обретение фотосимбионта оказалось выгодным вдвойне: сразу — и органические запасы, и азотистые «удобрения». Как и в случае с митохондрией, часть генетической информации новой органеллы была передана ядру, геном которого у растений почти на 20% состоит из генов цианобактерии.

Что касается происхождения прочих органелл, то здесь пока можно поставить не точку, а лишь многоточие. Было ли когда-то и ядро самостоятельным организмом? Пока неизвестно: у него одна мембрана, к тому же пористая. Ничего похожего нет ни у архей, ни у бактерий. А может быть, в формировании ядра помогли вирусы? Двухцепочечный поксвирус (от *англ.* pox — оспа) облачен в мембрану, проницаемую для РНК и ДНК, — чем не предтеча пористой ядерной мембраны? У него есть и энзимы, характерные только для эукариот. Неясно и происхождение ундулиподий — двигательных органелл. Когда-то их предков пытались разглядеть среди спирохет — бактерий, которые относительно быстро перемещаются и легко внедряются в самые разные клетки (вызывая у людей сифилис, маниакально-депрессивные психозы и другие малоприятные последствия).

Спирохеты, действуя синхронно, как гребцы на галере, способны, например, передвигать в кишечном тракте термита трихомонад. Однако эти бактерии отличаются от любых ундулиподий по биохимии и внутреннему устройству. Существует уже несколько десятков гипотез, объясняющих, как появилось клеточное ядро, цитоскелет и другие органеллы, которые не имеют прямых аналогов в мире бактерий. Какая из них ближе к истине?

Главными претендентами на роль гостеприимного хозяина, обеспечившего жилплощадью прокариот — будущих органелл, казались бактерии. Они обладают чертами эукариот, отсутствующими у архей: например, синтезируют определенные жиры и важные белки, из которых строится цитоскелет. Вообще их клетки много крупнее.

Правда, и археи имеют целый ряд особенностей, сближающих их с эукариотами. Гены, задействованные в важнейшем процессе — передаче генетической информации, — практически те же, что и у эукариот. Есть сходство в строении рибосом — производящих белки органелл. Наличествуют белки (актин и тубулин), без которых невозможно построить цитоскелет. Имеется даже набор особых рибосомных белков с сигнальной меткой, которая распознается ядром, пропускающим их на основании этой молекулярной «визы» через свою мембрану. А значит, важная задача перемещения белков в ядро была решена археями еще до появления ядра как такового.

Среди архей, согласно молекулярным данным, по ряду биохимических признаков наиболее подходят на роль клетки-хозяйки обитатели горячих и кислотных источников, а также метанобразующие формы. Именно те, кто мог существовать в условиях повышенных температур и отсутствия кислорода на Земле архейского времени. Вот только мелкие они очень (хотя встречаются и шестимикронные «гиганты»). Выходит, не годятся эти клетки в качестве гостеприимного пристанища для постояльцев с весьма разными потребностями — других

микробов, не смогут они здесь прижиться и превратиться в органеллы.

Недавнее открытие новой большой группы архей, получивших общее имя асгардархеи, позволило не то чтобы решить эту проблему, но понять, насколько мало мы знакомы с необычным микромиром. Началось все с находки первых представителей этой группы в черных курильщиках (глубоководных горячих вулканических источниках) в Северной Атлантике. Из-за необычного рельефа, напоминающего развалины крепости, этот гидротермальный очаг назвали Замком Локи в честь одного из богов скандинавского пантеона. Так новые археи стали локиархеями. Родственные им прокариоты, чтобы легче запоминались, стали получать имена других небожителей, которым поклонялись викинги, — благих асов Одина, Тора, Хеймдалля. И где же им вместе быть, как не в Асгарде, божественном граде асов?

Самих асгардархей никто не видел: их присутствие и разнообразие выявляли с помощью метагеномики, анализируя геномный материал непосредственно из проб донных осадков. Этого оказалось достаточно, чтобы выяснить: у асгардархей есть важные гены и белки, ранее считавшиеся присущими исключительно эукариотам. Особенно интересны среди этих генов те, что отвечают за построение цитоскелета, подвижность клетки и ее мембраны, обеспечивая возможность активного захвата инородных тел, т.е. способ питания, почти недоступный прокариотам, но важный для эукариот.

Еще удивительнее оказалась живая локиархея, которую совместными усилиями удалось культивировать микробиологам из нескольких японских научно-исследовательских коллективов. Для этого они поместили донную пробу, взятую на белых курильщиках (метановых просачиваниях) из тихоокеанского глубоководного желоба Нанкай (к югу от Японии), в специально разработанный биореактор, в который на протяжении

нескольких лет постоянно подавался метан, поддерживая жизнедеятельность архей и способствуя их размножению.

Да, живая архея оказалась весьма мелкой (около 550 нм), живущей в бескислородной среде и разлагающей остатки аминокислот, чтобы их впитать. Поскольку при усвоении аминокислот вырабатываются водород и соли органических кислот, этот организм должен сосуществовать с микробами, забирающими «отходы производства», — с метанобразующими археями и сульфатвосстанавливающими бактериями. Замыкая круг, они обеспечивают архею аминокислотами.

Вот чего никак не ожидали, так это увидеть длиннющие, извивающиеся и даже ветвящиеся выросты клетки. Необычный внешний вид этого организма позволил сразу придумать новую модель симбиогенеза, названную «опутать-захватить-подчинить». Согласно модели, подобная архея сначала опутала протеобактерию «нанощупальцами», затем подключила ее к своим каналам обмена веществ и в итоге превратила в полностью зависимую органеллу — митохондрию. Выросты и отдельные пузырьки, облаченные в собственные мембраны, тесно срастаясь и сплетаясь, по сути могли создать первичную эндоплазматическую сеть, которая теперь пронизывает цитоплазму каждой эукариотической клетки. Одновременно такая сеть подразделяла клетку на отдельные участки, часть из которых отводилась под строго заданные функции, превращаясь в органеллы, в том числе ядро (самое внутреннее отделение). Нужно было только заменить одни фосфолипиды в мембранах на другие: у бактерий и эукариот эти фосфолипиды — одни и те же, у архей — другие. И недавно в бескислородных глубинах Черного моря открыли бактерии, действительно обладающие мембранами смешанного бактериально-архейного состава.

Откуда взялась протеобактерия? Она всегда была под боком. Ведь асгардархеи разлагают в бескислородной среде аминокислоты и выделяют водород, который необходим

проживающим с ним в тесном контакте метанобразующим археям (водород требуется для восстановления двуокиси углерода до метана) и дельта-протеобактериям (для восстановления сульфата до сероводорода). Вот такая протеобактерия и могла оказаться в «сетях» асгардархеи. Оставалось поменять букву — дельту на альфу, т.е. заменить дельта-протеобактерию на ту, которая и стала предком митохондрии. Подобное замещение в микромире отнюдь не редкость: одноклеточные «нерастительные» водоросли способны избавляться от одних пластид и использовать вместо них другие, иначе говоря, новые фотосинтезирующие бактерии вместо старых. При этом еще прихватывается часть чужих генов, благодаря механизму горизонтального переноса (это отнюдь не сложно — как снять деньги с чужого счета, зная необходимые коды). Так, бактериальные гены, которых в современной эукариотической клетке заметно больше (55–70%), чем архейных (20–40%), вероятно, достались ей от митохондрий. Это и те гены, которые собственно являются митохондриальными (их немного, менее 9%), и те, которые эта органелла нахватала за счет горизонтального переноса от других бактерий, пока она была самостоятельным организмом. У бактерий обмен генами и даже целыми генными комплексами происходит постоянно.

Получается, что для создания эукариотической клетки никому никого глотать не пришлось, что почти всем прокариотам и несвойственно. Сплошной социализм и кооперация, а совсем не капитализм, где человек человеку — волк и тираннозавр. А теперь оставим вопрос о симбиогенезе неонтологам (должны же и они чем-то заниматься) и попробуем разобраться, когда все это случилось. Можно ли определить время событий симбиогенеза по ископаемой летописи?

Альфа-протеобактерия, вероятно, стала симбионтом около 2 млрд лет назад. В то время повысился уровень кислорода, пусть его пик — примерно десятая часть современного уровня — и был

недолог. Однако даже сотые доли содержания этого активного газа в атмосфере и верхних слоях океана оказались избыточны для анаэробных организмов. Поэтому им пришлось либо уходить глубже, где гораздо меньше фотосинтетиков, производящих питательное органическое вещество, либо искать новых партнеров. Причем лучше всего держаться на границе двух сред — кислородной и бескислородной: здесь всегда в избытке скапливаются всевозможные вещества, причем по обе стороны барьера разные. Партнером, готовым принять на себя смертельный удар «кислородных радикалов», для архей и оказалась альфа-протеобактерия, с которой они не преминули вступить в тесные взаимоотношения, со временем становившиеся все теснее и теснее. Для организмов, живущих в «приграничной полосе», такое приобретение было бы особенно удачным: митохондрии способны и сульфиды окислять, превращая их из ядовитых веществ в готовые для употребления сульфаты. Одновременно это событие обеспечило нарождавшихся эукариот необходимыми запасами дешевой энергии, поскольку из всех возможных путей обмена веществ именно кислородное дыхание дает наибольший выход свободной энергии в пересчете на затраты по переносу одного электрона (кислород и служит для удаления этой частицы). Без достаточных запасов энергии не могли бы появиться ни подвижные организмы, ни многоклеточные, ни даже крупные одноклеточные. Происходила такая притирка мирным путем или не очень, пока можно только гадать. Ведь среди ближайших бактериальных родственников митохондрий встречаются и паразиты (риккетсии). Они вполне могли внедриться в клетку-хозяина исключительно для того, чтобы поживиться на дармовщинку, но со временем из своенравных приживал превратиться в обходительную прислугу.

Все это, хотя и правдоподобное, но предположение. А единственные материальные свидетельства былых событий — это остатки вымерших организмов. Здесь уже отмечено, что около 2

млрд лет назад произошел резкий скачок в средней размерности ископаемых. Одним из таких ископаемых является грипания *(Grypania)*, найденная в Индии и Канаде, — крупная (несколько сантиметров длиной) спирально-свернутая форма с отчетливой внешней оболочкой и внутренним трихомом (сплетением многоклеточных цепочек).

Прокариоты не могут сильно вырасти, так как питаются осмотрофно — впитывая все съедобное поверхностью клетки. Поскольку с ростом площади поверхности объем тела возрастает в кубе, внутри этот «куб» остается на голодном пайке. Тиомаргарита смогла преодолеть (но тоже ненамного) обычный бактериальный размерный барьер, поскольку цитоплазма буквально размазана вдоль поверхности ее клеточной оболочки. Значит ли это, что грипания и подобные ей протерозойские «гиганты» несомненные эукариоты?

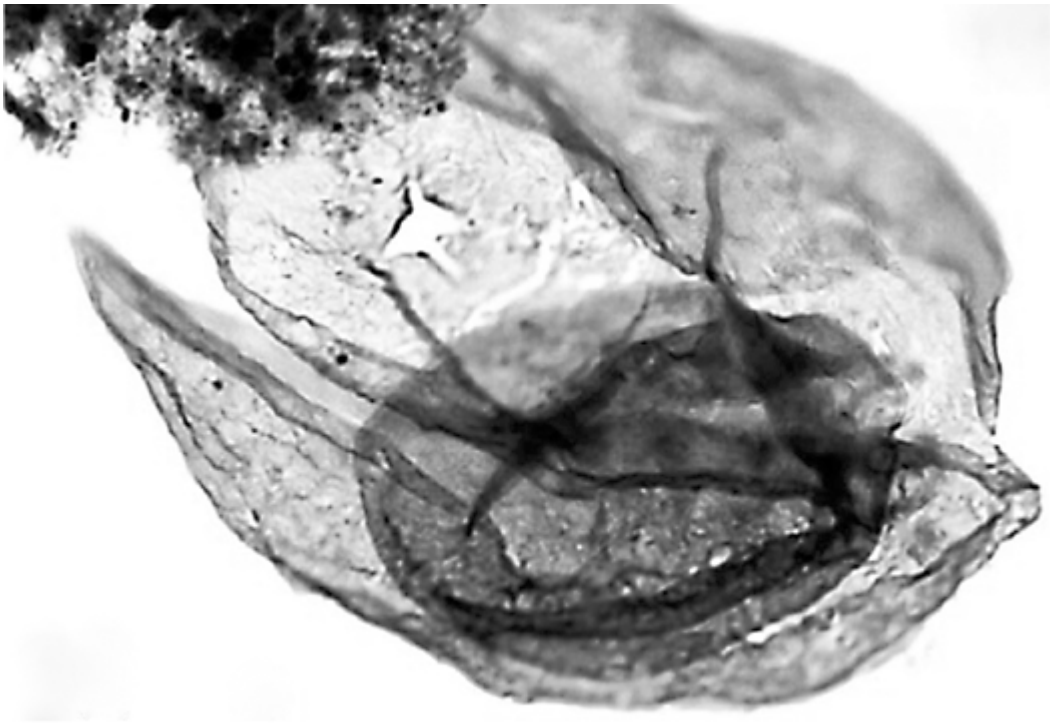


Рис. 8.1. Щель разверзания и сгусток цитоплазмы у акритарха птероспермопсиморфы (*Pterospermopsimorpha insolita*), большой диаметр — 75 мкм; тонский период (1010–890 млн лет); Канадский Арктический архипелаг (C. Loron, UL)

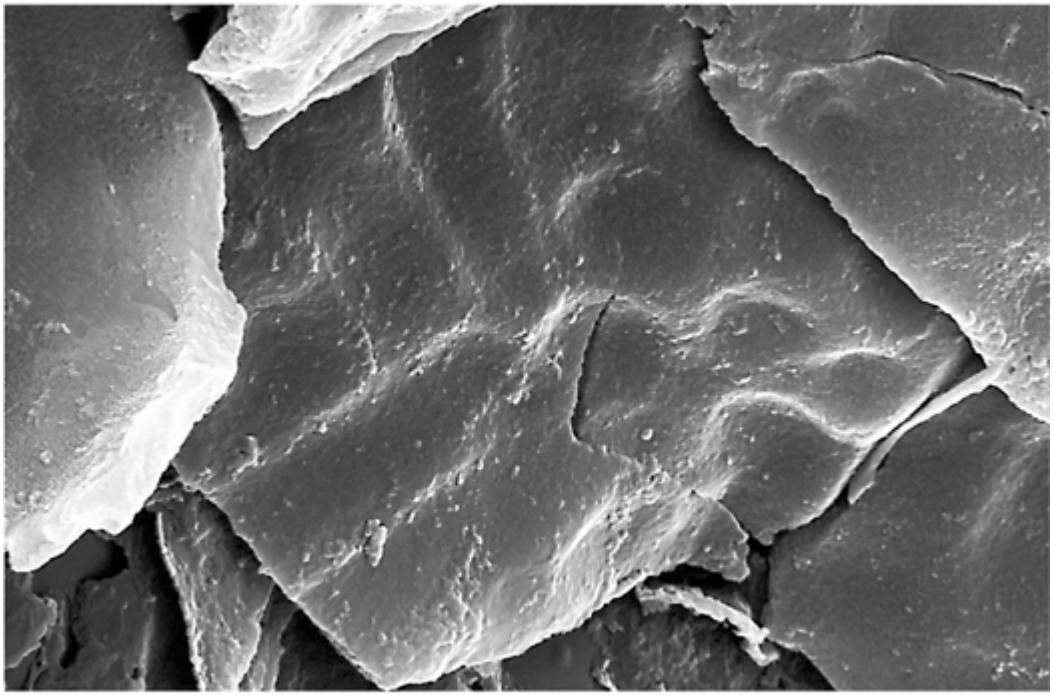


Рис. 8.2. Трехслойная оболочка акритарха дедалосферы (*Daedalosphaera digitisigna*), ширина фрагмента 5,5 мкм; тонский период (1010–890 млн лет); Канадский Арктический архипелаг (C. Loron, UL)

Скорее, «сомненные». Бактерии способны создавать колонии, которые живут под общей оболочкой. И отличить подобную колонию в ископаемом виде от многоклеточных эукариот непросто. Увы, величина может оказаться дутой. Попробуем поискать у протерозойских ископаемых другие признаки эукариотической клетки, например органеллы. Их мы не увидим. Ну и не надо. Поскольку органеллы обеспечивают различные функции клеток, можно отследить процессы обеспечения.

Наиболее подходящими объектами являются акритархи, которые долгое время считались организмами неясной природы (отсюда и название: *греч.* α-κριτος — неопределенный и αρχη — начало). Их много даже в протерозойских морских отложениях, они очень разные, хотя и сопоставимы по размерам с тиомаргаритой — не более 0,8 мм в диаметре (обычно до 0,2 мм). И возраст древнейших акритархов вполне почтенный: 1,8 млрд лет (палеопротерозойская эра). А главное, они прекрасно сохранились, так что различимы тончайшие структуры оболочек. Обычно мы находим акритархов в виде микроскопических сморщенных дисков золотистого цвета (рис. 8.1). Особенности этой морщинистости и разрывов сплошности позволяют восстановить их исходную форму — шарик. Все эти признаки еще не позволяют увидеть в акритархах что-то такое, чего не было у бактерий, вместе с которыми они слагают комплексы протерозойских ископаемых.

Новейшие методы микроскопии и анализ состава вещества позволили выяснить, что шарики упакованы в очень устойчивую к воздействию кислот трехслойную клеточную оболочку, образованную биополимерами (рис. 8.2). Среди биополимеров выявлены особо прочные полиароматические и разветвленные алифатические углеводороды, близкие к альгенанам зеленых водорослей. Появление подобной оболочки у шарика

подразумевает наличие белкового цитоскелета: без надежной опоры она просто схлопнулась бы под давлением водной толщи.

Оболочка у ряда акритархов похожа на правильную сеточку, которая состоит из листовидных шестигранников (примерно 2 × 2 мкм) или других «чешуек» и легко разрывается вдоль их стыков (рис. 8.3). Это значит, что «чешуйки» представляют собой отдельные пластинки, которые формировались в листовидных полостях эндоплазматической сети или аппарата Гольджи, как это происходит у многих современных одноклеточных эукариот.

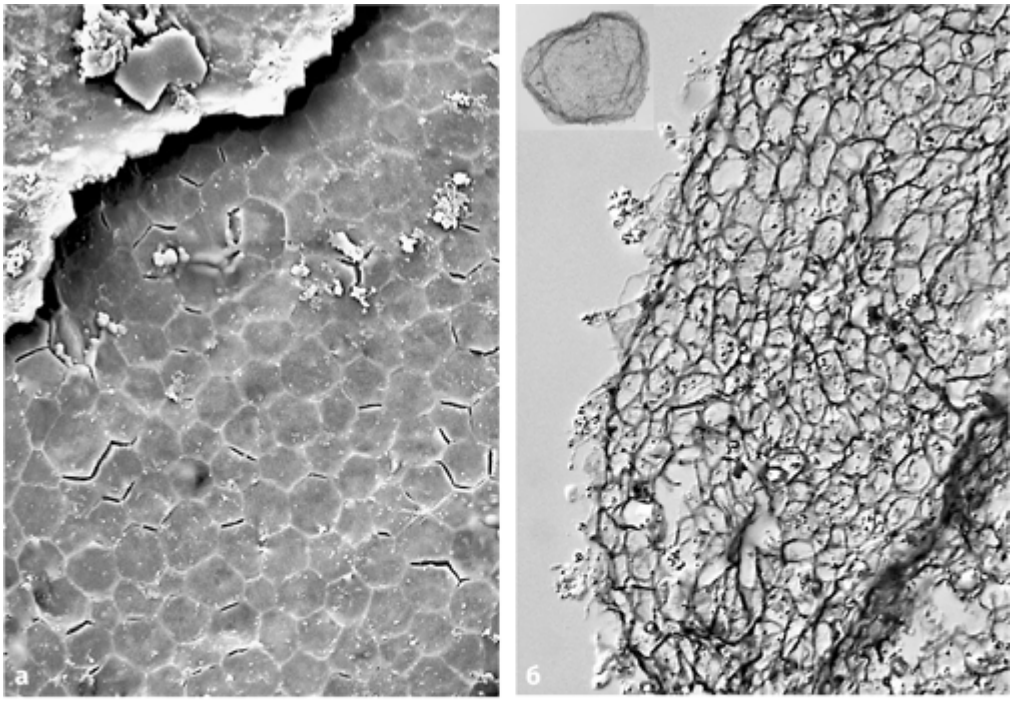


Рис. 8.3. Пластинчатая оболочка акритархов: а) диктиосфера (*Dictyosphaera macroreticulata*), ширина пластинок до 2 мкм; мезопротерозойская эра (1600–1400 млн лет); Шэньси, Китай (H. Agić, PMU); б) сетчатая акантоморфа, ширина пластинок до 5 мкм (общий вид на врезке, диаметр 400 мкм); эдиакарский период (545–540 млн лет); бассейн р. Оленек, Якутия (К. Наговицин, ИНГГ СО РАН)

То, что оболочки легко распадаются, предполагает наличие внутри еще одного шарика, который должен был высвободиться на определенной стадии развития одноклеточной водоросли (рис. 8.4). Таким образом, гладкий пластинчатый акритарх

представлял собой цисту покоя, которая лежала на дне до лучших времен (наступление теплого сезона или привнос питательных веществ, например). Сама по себе циста с прочной стенкой тоже признак эукариота: представители почти всех групп «настоящих клеточных» образуют такие оболочки, инцистируются. Прокариоты этого не умеют.

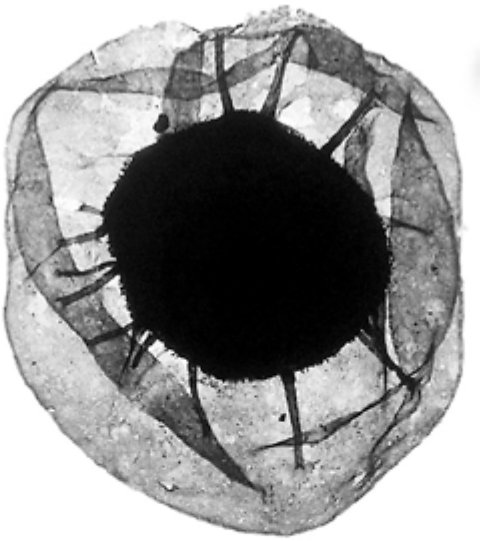


Рис. 8.4. Оболочка акритарха трахихистрихосферы (*Trachyhystrichosphaera polaris*) с цистой внутри, диаметр оболочки 200 мкм; криогеновый период (850 млн лет); Канадский Арктический архипелаг (N. Butterfield)

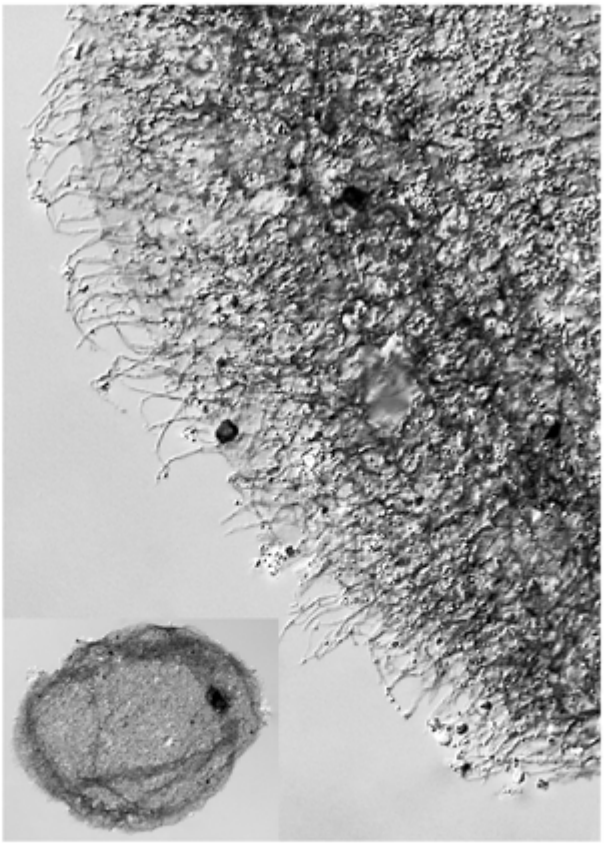


Рис. 8.5. Шипастый акритарх аппендисфера (*Appendisphaera setosa*), деталь оболочки, длина выростов до 10 мкм (общий вид на врезке, диаметр 400 мкм); эдиакарский период (545–540 млн лет); бассейн р. Оленек, Якутия (К. Наговицин, ИНГГ СО РАН)

Циста, вероятно, содержала зиготу, образовавшуюся при слиянии половых клеток. Не случайно у подобных цист имелось правильное, обычно трапециевидное отверстие с крышечкой, которая легко отваливалась, когда созревала зигота, позволяя жгутиковым зооспорам или автоспорам, лишенным жгутиков, выбраться наружу. Кроме гладких пластинчатых акритархов, были точно такие же, но с многочисленными оторочками, шипами, ветвящимися трубочками или выростами, видимо удерживавшими слизь (рис. 7.1, 8.5 и 8.6). Эти поверхностные структуры повышали плавучесть. Будучи очень сложными, они свидетельствуют о наличии цитоскелета и продвинутой клеточной машинерии. Внутри такой оболочки тоже мог находиться небольшой шарик — половая клетка (гамета). Ее саму мы не видим, но можем обнаружить щель разверзания, открывавшую гамете ворота в мир (рис. 8.1). Все это значит, что акритархи размножались половым путем и у них чередовались половое (планктонные формы) и бесполое (покоящиеся цисты) поколения. Мы получили косвенное доказательство существования еще одной важнейшей органеллы — ядра, без которого эти явления вряд ли были возможны. (Увидеть клеточные ядра у ископаемых организмов — большая удача. Пока их удалось разглядеть только в клетках корневища раннеюрского королевского папоротника, где благодаря быстрому обызвествлению уцелели даже хромосомы; в сперматозоидах некоторых ископаемых остракод, у которых эти клетки отличались невероятными размерами; в фосфатизированных эдиакарских венъянских «эмбрионах». В последнем случае понадобился синхротронный рентгеновский томографический микроскоп и очень много килограммов растворенной породы.)

Другим косвенным свидетельством существования ядра служат все те же шестигранные пластинки: ведь эндоплазматическая сеть является продолжением ядерной

мембраны. А представить ядерную мембрану без ядра довольно сложно.

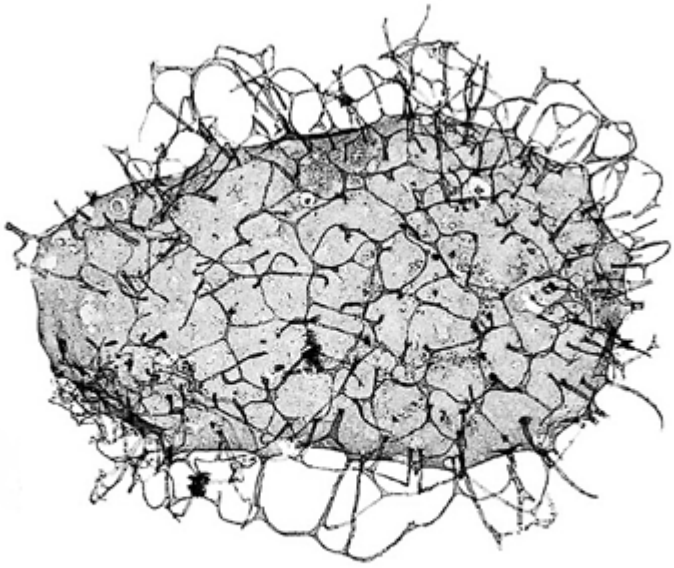


Рис. 8.6. Акритарх со сложными перегородчатыми выростами оболочки: таппания (*Tappania*), длина 300 мкм; тонский период (1000–850 млн лет); Сев.-Зап. территории, Канада (N. Butterfield)

Митохондрии подразумеваются: производство толстых органических оболочек и их элементов — процесс энергозатратный, он требует дешевого и при этом очень активного горючего. Им и является кислород, обращаться с которым по всем правилам безопасности для самой клетки могут именно митохондрии. Вычисляется наличие у акритархов и хлоропластов: если у них есть альгенаны, то они водоросли, а водоросли живут за счет фотосинтеза, который происходит в хлоропластах. Синтез основных пигментов — различных хлорофиллов, сосредоточенных в хлоропластах, тоже требует доступа к свободному кислороду как к окислителю. (Будь на Земле до сих пор бескислородная среда, предками хлоропластов могли бы стать зеленые серные бактерии.)

При наличии всех этих органелл должна быть и цитоплазма. Ее-то как раз нередко видно: это темные органические комочки

внутри акритархов (рис. 8.1). Комочки долго принимали за ядра, пока не обратили внимание, что наиболее темные из них, почти черные, — самые мелкие, а крупные желтовато-коричневые занимают почти все пространство клетки. На ядра это не похоже, а вот на скукоженную цитоплазму — вполне. И от степени ее уплотнения зависит размер и цвет комочков. Иногда клетки акритархов сохраняются в процессе деления, тогда видно, что ровно пополам делилась не только клетка, но и ее когда-то жидкое содержимое.

Итак, к 2 967 000 000 г. со дня сотворения/образования (нужное подчеркнуть) Земли на ней появились клетки с многослойной оболочкой, поддерживаемой цитоскелетом и заключавшей цитоплазму, где располагались ядро, эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, митохондрии и хлоропласты. К этому времени завершился сложный процесс симбиогенеза прокариот, в результате которого появилась на свет эукариотическая клетка. Ну, плюс-минус 200 млн лет. Смешно? Ничуть. Выявление малейших деталей организмов, которым более миллиарда лет и от которых вроде бы и остаться ничего не должно, — это очень серьезная наука. И очень занимательная.

Дальше — как в Новом Завете: «Авраам родил Исаака; Исаак родил Иакова…» А если по науке, то примерно так…

1600–1500 млн лет назад существовали эукариоты — по крайней мере одноклеточные зеленые водоросли (Chloroplastida; от *греч.* χλωροζ — зеленый и πλαξ — плита), они же акритархи, о которых говорилось раньше. Важно, что оболочки, тоже относимые к акритархам, у которых наблюдаются отдельные признаки эукариот, — на 200 млн лет древнее.

1560 млн лет назад появились возможные многоклеточные водоросли: они представлены крупными (до 30 см длиной и 8 см шириной) листовидными слоевищами из Северного Китая. Эти органические остатки достаточно многочисленны и одинаковы внешне, чтобы быть просто обрывками какой-то бактериальной

пленки. Они имеют прикрепительный вырост и состоят из небольших угловатых телец одинаковой величины (около 0,01 мм в поперечнике), похожих на клетки (рис. 8.7). Все это мало напоминает бактериальные колонии.

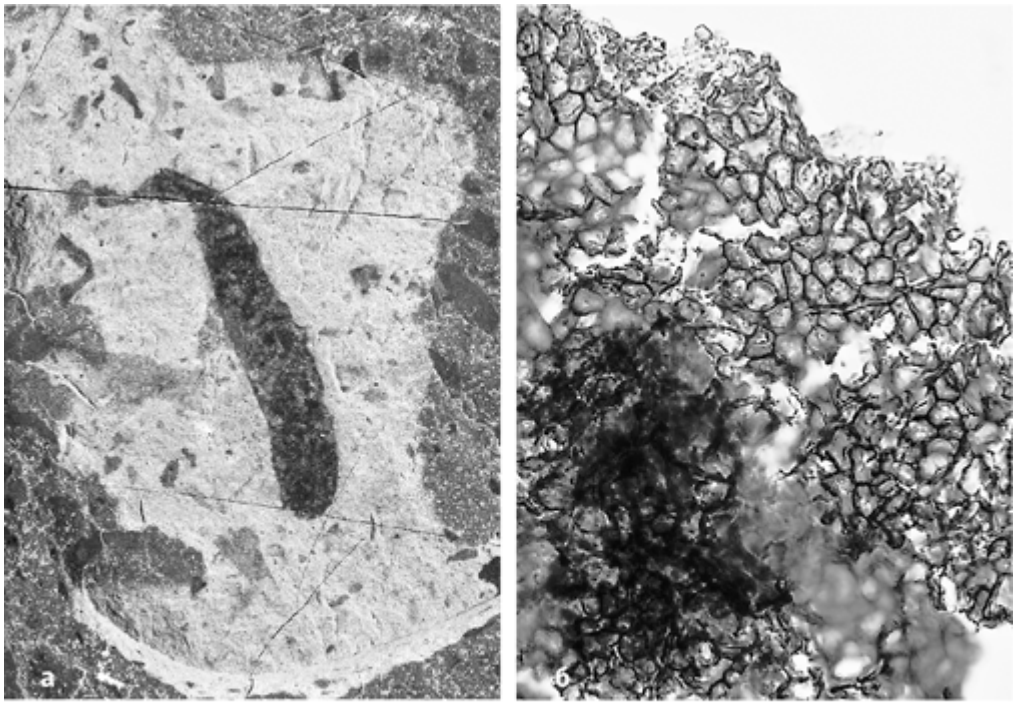


Рис. 8.7. Крупная многоклеточная водоросль; мезопротерозойская эра (1560 млн лет); Хэбэй, Китай (Маоянь Жу; ТИГиМС): а) слоевище, длина 2 см; б) фрагмент слоевища с клетками, диаметр клеток 6–18 мкм

1500 млн лет назад поползли предположительные слизевики, или амебозои (Amoebozoa; от *греч.* αμειβω — меняться и ζωον — животное), — городиския (*Horodyskia*). Эти ископаемые состоят из небольших (1–4 мм) сферических телец, соединенных тонкими нитями в довольно длинные (до 10 см) цепочки (рис. 8.8). Кто это — разберемся дальше.

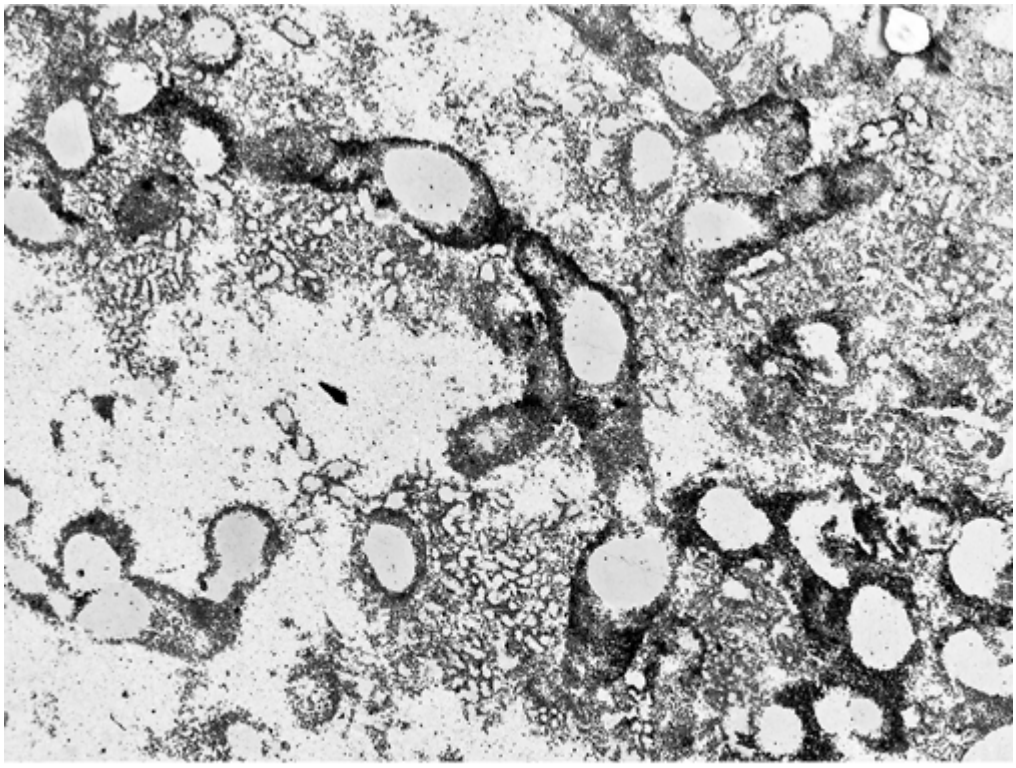


Рис. 8.8. Городиския (*Horodyskia*), длина сферических объектов до 2 мм; эдиакарский период (550–540 млн лет); Хунань, Китай (Цуй Люо, НИГПАН)

1050 млн лет назад возникли красные водоросли (Rhodophycea; от *греч*. ροδοειζ — розовый и φυτον — растение) — бангиморфа (*Bangiomorpha*). Эти вертикально сидевшие на дне дернинки (2 мм длиной и до 0,07 мм в диаметре) мало отличались от современных колониальных бангиевых, образующих длинные многорядные цепочки с радиально расположенными клиновидными клетками, окруженными общей прозрачной оболочкой (рис. 8.9а). К грунту они прикреплялись многоклеточной фестончатой пластинкой.

1010–890 млн лет назад проросли многоклеточные грибы (Fungi; *лат*. грибы) — урасфера (*Ourasphaira*). Грибы узнаются буквально по тонкой «ножке» и гладкой круглой «шляпке». Вот только размер «шляпки» чуть более 50 мкм, и она представляет собой орган размножения — спорангий, а «ножка» (около 5 мкм диаметром) — это часть разветвленной трубчатой грибной гифы

(рис. 8.10а). Гифы — орган, предназначенный для осмотрофного впитывания разложившейся органики, поэтому они должны быть тонкими и многократно ветвящимися, чтобы охватить как можно большую площадь. В ветвистой трубке, как и положено, есть пористые септы. Это опорные пластинки, призванные сохранять цилиндрическую форму гифов, а поры позволяют питательным веществам и даже органеллам свободно перемещаться. «Шляпка» двуслойная, ее внутренний слой состоит из тончайших волокон, и эти волокна (спасибо инфракрасной микроспектроскопии и Жану-Батисту Жозефу Фурье, заложившему основы гармонического анализа спектрограмм!) очень похожи по составу на особый полисахарид хитин — тоже как у грибов. А то, что спорангиев, связанных единой сетью трубок, много, указывает на многоклеточность древнего гриба, кстати, сочетавшего признаки разных современных представителей этой группы.

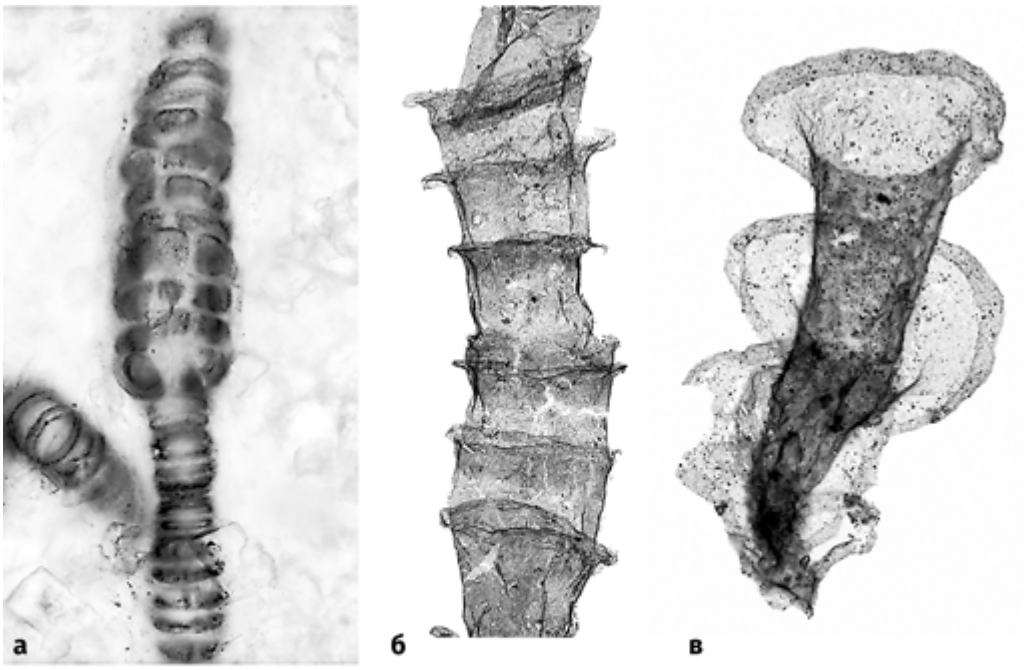


Рис. 8.9. Многоклеточные водоросли: а) красная водоросль бангиоморфа (*Bangiomorpha pubescens*), длина 200 мкм; стенский период (1050 млн лет); Канадский Арктический архипелаг; б, в) возможная зеленая водоросль хейлофилум (*Cheilofilum hysteriopsis*), длина 150 мкм; тонский период (1000–850 млн лет); Сев.-Зап. территории, Канада (N. Butterfield)

Урасфера с Канадского Арктического архипелага не единственный гриб столь почтенного возраста. Еще в середине прошлого века советские палеонтологи открыли на реке Мае, разделяющей Якутию и Хабаровский край, удивительно богатую морскую донную ископаемую биоту (лагерштетт) возрастом более миллиарда лет (конец мезопротерозойской эры), которую назвали лахандинской (от реки Лаханды, притока Маи). В биоте представлены свыше трех десятков весьма разнообразных нитчатых и сложных коккоидных бактерий, одно- и многоклеточные водоросли, многие из которых трудно сравнить с современными организмами, а также грибы. К сожалению, отсутствие надежной техники в то время не позволило во всех деталях прояснить их природу (этим палеонтологи занимаются сегодня), но лахандинские ископаемые — весьма сложные.

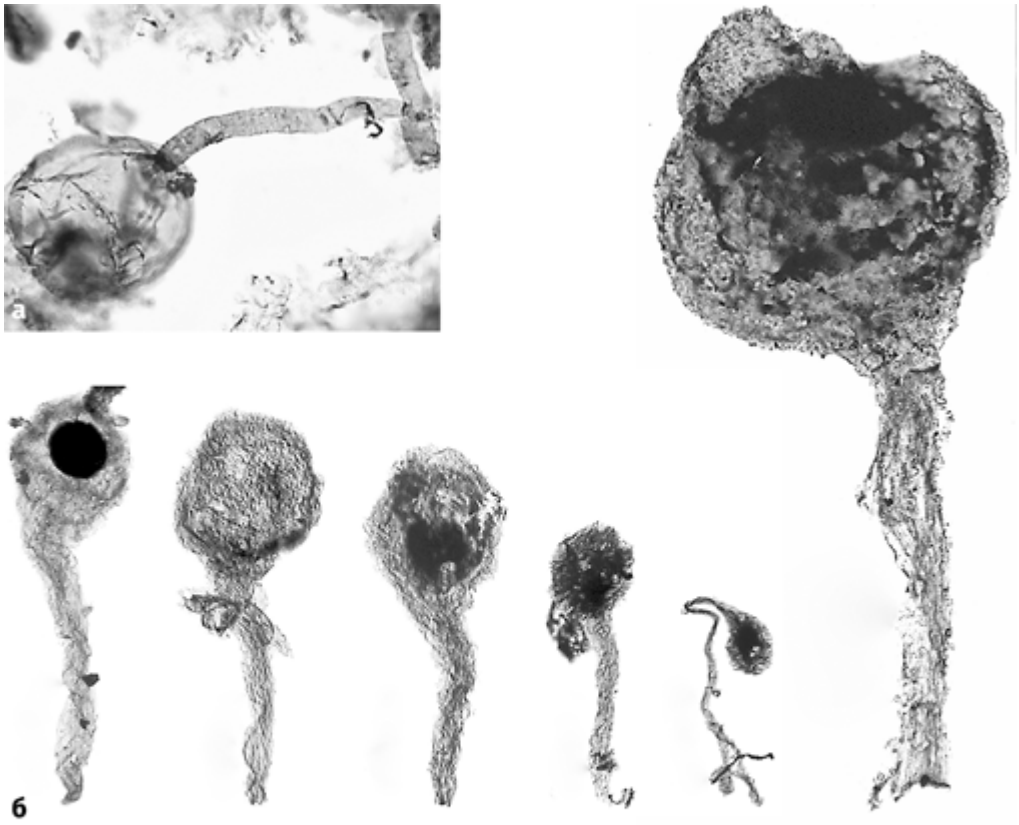


Рис. 8.10. Хитридиеподобные грибовидные микрофоссилии: а) урасфера (*Ourasphaira giraldae*), диаметр сферы 50 мкм; тонский период (1010–890 млн лет); Канадский Арктический архипелаг (C. Loron, UL); б) реконструированный цикл развития каудосферы (*Caudosphaera expansa*), диаметр сфер от 20 до 250 мкм; лахандинский лагерштетт, стенский период (1030–1000 млн лет); р. Мая, Хабаровский край (К. Наговицин, ИНГГ СО РАН)

Одни из них — каудосфера (*Caudosphaera*) — представляют собой мелкие (до 0,4 мм) одноклеточные спорангии, от которых отходят тонкие неветвящиеся нити, похожие на ризомицелий (рис. 8.10б). Эти формы напоминают водные хитридиевые грибы (Chytridiomycota; от *греч*. χυτριζ — горшочек и μυκηζ — гриб), которые сегодня истребляют по всему миру земноводных. Другие — маясферидиум (*Majasphaeridium*) — всего лишь микроскопические пережатые комочки (рис. 8.11а). Пережим разделяет каждый комочек на две неравные части, и все это очень напоминает почкующиеся пекарские дрожжи, которые относятся к аскомицетам (Ascomycota, от *греч*. ασκοσ — мешок, сумка), или

сумчатым грибам. Третьи — мукоритес (*Mucorites*) — похожи на присевших на веточку многоголовых головастиков (менее 0,5 мм величиной) и, как следует из названия, сравниваются с мукоровыми (Mucoromycota; от *лат*. mucor — плесень) — весьма полезными уничтожителями всевозможной отмершей органики. Ими часто пугают безграмотные журналисты: «Вот придет серая плесень…» Не придет, если продукты правильно хранить, а если уже пришла, то ей все лучше и оставить. И несомненно, это далеко не все: ходить на Маю по грибы, даже современные, всегда интересно.

С самого своего рождения грибы занимаются разложением накопившихся органических веществ — сапрофитствуют. На это указывают как молекулярно-генетические данные, выявившие, что древняя часть грибных генов вовлечена в производство соединений, способных разложить даже самую стойкую клеточную стенку, так и палеонтологические. Многие лахандинские органические остатки буквально испещрены мельчайшими дырками: отверстия проели сапрофиты (рис. 8.11). Грибы с самого начала избрали свой путь — потребление чужих органических веществ, но не вместе с их живыми создателями, а вместе с мертвыми. Без них мир давно превратился бы в зловонную кучу, куда уходит все, созданное человечеством, и откуда возвращается в лучшем случае в виде парниковых газов. Около миллиарда лет назад грибы двинулись своим, только им ведомым путем к созданию многоклеточного организма: все их отнюдь не простые органы формируются за счет плотного переплетения, удлинения и специализации гифов. С помощью этих вроде бы незамысловатых трубочек они смогли образовать петли, чтобы ловить и душить мелких животных, катапульты, чтобы разбрасывать споры, и своего рода домкраты, чтобы разрушать кристаллы.

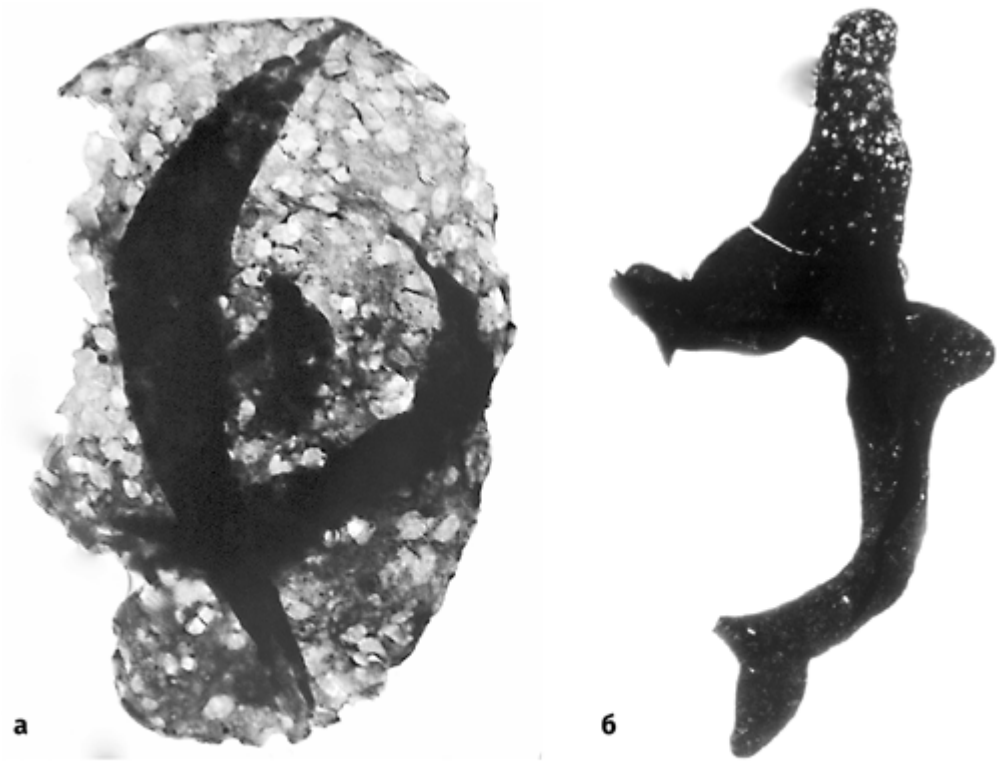


Рис. 8.11. Прободенные микрофоссилии: а) гриб маясферидиум (*Majasphaeridium carpogenum*), большой диаметр — 150 мкм; б) водоросль маяфитон (*Majaphyton antiquam*), длина 750 мкм; лахандинский лагерштетт, стенский период (1000–1030 млн лет); р. Мая, Хабаровский край (К. Наговицин, ИНГГ СО РАН)

В том же лахандинском лагерштетте встречаются возможные желто-зеленые водоросли (Xanthophycea; от *греч.* ξανθοζ — желтый и φυτον — растение) — маяфитон (*Majaphyton*) и палеовошерия (*Palaeovaucheria*), очень интересные и довольно крупные (до нескольких сантиметров длиной) ископаемые, у которых отдельные перегородчатые ответвления со вздутиями расходятся почти под прямым углом (рис. 8.11б). Из-за вздутий ширина ответвлений резко меняется (от 0,018 до 0,05 мм). Кустистая на вид современная вошерия, в честь которой названо одно из этих ископаемых, — на самом деле большая многоядерная клетка. Такой тип слоевища называется сифоновым, и именно наличие перегородок свидетельствует о сифоновом строении лахандинских водорослей. На раздутых кончиках ответвлений слоевища сохранились правильные

круглые отверстия, через которые могли протискиваться бесполые жгутиковые зооспоры. (Эти клетки шире трубки и на самом деле вынуждены были протискиваться наружу.) Боковые вздутия отделены перегородками, и там, вероятно, развивались яйцеклетки; рядом с каждым вздутием торчал роговидный вырост, где могли созревать сперматозоиды. Значит, у древней водоросли чередовались половое и бесполое поколения.

Если городиския — слизевик сомнительный, то 890–740 млн лет назад задвигались настоящие амебозои — раковинные (лобозные) амебы, самой распространенной формой среди которых был меланокириллиум (*Melanocyrillium*). Эти амебы успели обжить в начале криогенового периода весь мир. Они строили колбовидные раковинки (около 0,05 мм величиной) с узким горлышком, покрытые кремневыми чешуйками правильной формы (рис. 8.12). Сейчас подобные хищники добывают строительный материал для своих раковин, хватая уплощенными псевдоподиями, или лобоподиями (от того они и лобозные), более мелких и не родственных им лучистых амебок и диатомовые водоросли. Содержимое кремневых домиков они высасывают, а чешуйками — не пропадать же добру — латают собственную «черепитчатую крышу». Это значит, что наряду с меланокириллумом и его «кровожадными» собратьями в криогеновом океане должны были жить и лучистые амебки, которые строили раковины «на собственные трудовые доходы» — из растворенного кремнезема. (Диатомовые с двустворчатыми кремневыми скелетиками появились только в мезозойскую эру.)

1000–850 млн лет назад в древних слоях отметились зеленые многоклеточные водоросли — хейлофилум (*Cheilofilum*). Относительно длинные (до 1 мм) при диаметре всего 0,05 мм трубчатые слоевища хейлофилума подразделялись толстыми, хорошо различимыми перегородками на кольчатые отсеки (рис. 8.9б,в). Это еще один вариант сложного слоевища, состоящего из многоядерных клеток — сифонокладальный. По сравнению с

сифоновыми водорослями клеток в таком слоевище много, поэтому и перегородки, их отделяющие, плотнее. Впрочем, лахандинская якутиянема (*Jacutianema*) постарше хейлофилума будет (на 50 млн лет) и тоже очень похожа на сифонокладиевую водоросль.



Рис. 8.12. Раковина лобозной амебы циклиокириллиума (*Cycliocyrillium torquata*), длина 120 мкм; криогеновый период (770–740 млн лет); Большой каньон, Аризона, США (S. Porter)

810 млн лет назад в океане поплыли скелетные водоросли, остатки которых найдены только на границе Аляски и Канады. Они настолько совершенные, что содержащие их отложения долгое время считали не древнее кембрийских. Наиболее сложная форма — чаракодиктион (*Characodictyon*) — представляет собой круглую пластинку (0,05 мм диаметром и 0,002 мм толщиной), пронизанную частыми правильными шестиугольными порами, от ее центральной части отходит стержень с крестообразно расположенными шипами на конце, а от обода пластинки к центру тянутся многочисленные шипики (рис. 8.13).

Использование трансмиссионного электронного микроскопа, в котором пластинки можно рассматривать на просвет, показало, что они построены из правильно расположенных мельчайших (50 нм шириной) шестоватых фосфатных кристаллитов. Столь организованная микроструктура не могла появиться в результате посмертных преобразований пластинок, и, значит, то были первые скелетные водоросли. Скорее всего, тельце каждой водоросли покрывали сотни пластинок, как у многих современных одноклеточных золотистых водорослей (например, кокколитофорид). Однако ни в одну из современных групп чаракодиктион и его соплеменники не вписываются, и вероятно, они полностью вымерли с началом криогеновых глобальных оледенений, оставшись под толстым слоем льда без пищи — света — и необходимой минеральной подпитки.



Рис. 8.13. Фосфатные скелеты водоросли чаракодиктион (*Characodictyon skolopium*), диаметр до 50 мкм; криогеновый период (810 млн лет); Юкон, Канада (P. Cohen)

715–635 млн лет назад появились амебы с лучистыми ложноножками (ризоподиями) и пористой раковинкой, из которой они высовывались, — фораминиферы (Foraminifera; от *лат*. foramen — отверстие и fero — носить). У древних фораминифер раковинка представляла собой корявую трубочку с агглютинированной стенкой, т.е. была сложена из мельчайших зерен кварца, слюды, гематита и полевого шпата. Эти же минералы образуют вмещающую породу, но в породе зерна разноразмерные, и среди них много крупных частиц. Амеба тщательно выбирала для своего незамысловатого «домика» наиболее подходящий строительный материал: небольшие частицы, до которых можно было дотянуться тонким гибким лучиком-ризоподией, ухватить и уложить тесными слоями. Поры как раз и были нужны для выхода ризоподий, которыми фораминифера также захватывала и добычу.

Тогда же пришло время инфузорий (Ciliophora; от *греч*. κυλιζ — бокал и φορεω — носить). Конечно, древние инфузории жили в раковинах, иначе бы не уцелели в отложениях. Раковины у них были колбовидные, похожие на те, в которых обитали лобозные амебы, но заметно крупнее (0,03–0,2 мм высотой), поскольку инфузории — «топовые» хищники мира одноклеточных. И возводились «домики» не из кремневых чешуек, а из органических пузырьков, поэтому их ископаемые раковины больше похожи не на изящные граненые хрустальные микровазы (хрусталь — тот же чистый кремнезем), как у лобозных амеб, а на смятые пластиковые бутылки. Органические микропузырьки — альвеолы — и выдают принадлежность «бутылок» к альвеолятам (Alveolate; от *лат*. alveolatus — желобчатый) и, соответственно, к ресничным инфузориям, а конкретно — к тинтиннидам. У других организмов ничего подобного нет. Благодаря биению ресничек инфузории передвигаются, а тинтинниды, у которых они расположены венчиком вокруг ротового отверстия, еще и загоняют ресничками пищу в рот.

Все эти организмы представляют несколько крупных подразделений мира эукариот. И увы, это не «животные-грибы-растения», т.е. те, кто бегает и ест других, сидит и ест других и сидит, но не ест других, а фотосинтезирует. (Тех, кто сидит, почему-то всегда больше.) По сути, эта трехчленная классификация отражает лишь три разных способа питания, которые независимо появились во многих линиях развития организмов. Молекулярно-генетические исследования показали, что все непросто и существуют по крайней мере восемь крупных подразделений эукариот (рис. 8.14). Есть у этих групп и некоторые видимые или почти видимые признаки: например, наличие и особенности жгутиков и ложноножек, цвет и строение пигментов в хлоропластах, форма крист — впячиваний мембраны у митохондрий. За счет таких впячиваний в органелле расширяется площадь поверхности, где как раз расположены комплексы молекул, обеспечивающие кислородное дыхание — поэтому их форма столь важна. Зоологи, которые занимались тонкой морфологией одноклеточных организмов, заметили, что они «намного разнее», чем многоклеточные, даже прежде чем молекулярные биологи и генетики освоили свой изощренный арсенал приборов и методов. По мере совершенствования научной базы и добавления новых, доселе неизвестных форм жизни эти подразделения (ветви) обретают все более четкое содержание. Наиболее важные из них (с точки зрения палеонтолога, конечно), и они же самые крупные, перечислены ниже.

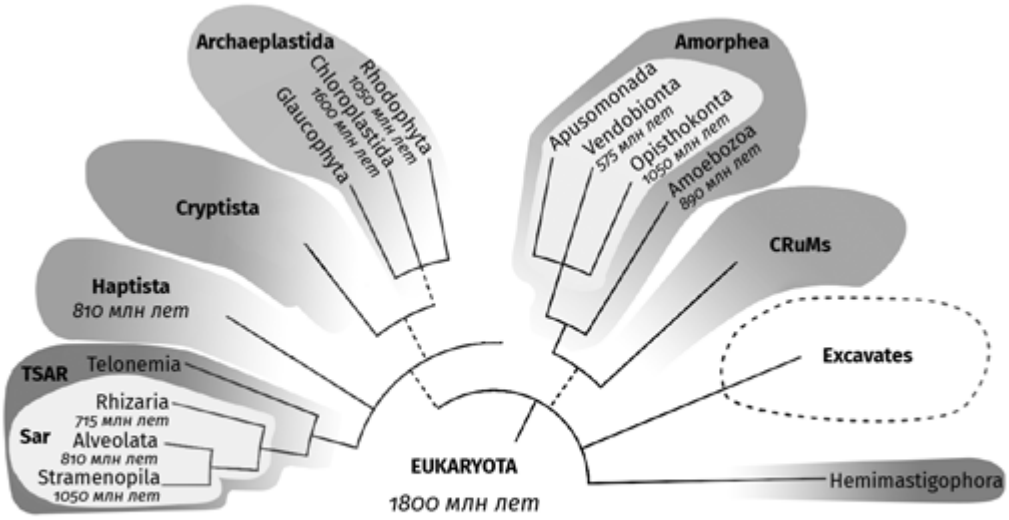


Рис. 8.14. Родословная эукариот с указанием времени появления групп, согласно палеонтологическим данным

Грибы оказались ближайшими родственниками многоклеточных животных: они вместе с некоторыми «одноклеточно-многоклеточными» (с ними мы скоро познакомимся) составляют группу заднежгутиковых эукариот, или опистоконтов (Opisthokonta; от *греч.* οπισθο — позади и κοντοζ — копье), поскольку хотя бы на одной стадии жизненного цикла у них появляются клетки с одним двигательным жгутиком (например, человек на стадии сперматозоида). Правда, у высших грибов эта стадия полностью утеряна. В свою очередь, заднежгутиковые объединяются с амебозоями (лобозные амебы и слизевики) в группу аморфеи (Amorphea; от *греч.* α-μορφη — если буквально, то безобразные, а по науке — бесформенные: да, такие мы и есть).

«Растения», наоборот, предстали далеко не единой группой. Зеленые, красные и еще некоторые водоросли, а также наземные сосудистые растения принадлежат к первичнопластидным, или архепластидам (Archaeplastida; от *греч.* αρχαιοζ — древний и πλαξ — плита). Высокое разнообразие первичнопластидных водорослей, вероятно, было обусловлено эволюцией

хлоропластов в эукариотической клетке: они разделились на несущие хлорофилл *b* и хлорофилл *c*, более близкий к исходному бактериальному хлорофиллу. Первые породили зеленую линию фотосинтетиков (таких как зеленые и празинофитовые водоросли), вторые — красную. А первичнопластидными они называются потому, что именно их прямые предки приспособили цианобактерию к роли фотосинтезирующего симбионта. К этой ветви близки криптисты (Cryptista; от *греч.* κρυπτοζ — скрытый) — в основном двужгутиковые одноклеточные криптомонады, ныне облюбовавшие загрязненные пруды и отстойники. У них тоже есть пластиды с хлорофиллами, но эти органеллы тесно связаны с другими.

Отдельную ветвь составляют гаптисты (Haptista; от *греч.* απτω — прицепляться). Самой заметной их органеллой является гаптонема — относительно короткая спирально-закрученная нить, с помощью которой эти жгутиконосцы и двигаются, и захватывают пищу, и сцепляются друг с другом, образуя огромные плавучие водорослевые маты. К гаптистам относятся водоросли, которых прежде называли золотистыми, такие как кокколитофориды. Цвет этих существ определяется хлорофиллами *a* и *c*, а также бета-каротином, фукоксантином и другими яркими пигментами.

Желто-зеленые водоросли тоже попали совсем в другую группу — к страменопилам (Stramenopiles), представители которых обладают двумя очень разными и сложными жгутиками и митохондриями с трубчатыми кристами; форма крист и подсказала их общее название (от *лат.* stramentum — соломка, или трубочка, и pilus — волос). Предки разножгутиковых водорослей, вероятно, были хищниками, но, захватив других простейших с хлоропластами, многие страменопилы стали водорослями: кроме желто-зеленых, к ним относятся такие важные группы, как диатомовые и бурые. (Ламинарию, или морскую капусту, наверное, все знают?)

Особенностью альвеолят является слой пузырьков (альвеол), расположенный непосредственно под клеточной мембраной. Такие вакуоли есть у ресничных инфузорий, динофлагеллят и споровиков. Если инфузории — это в основном одноклеточные хищники, то динофлагелляты — водоросли, живущие в пластинчатом органическом панцире, а споровики — паразиты (в том числе столь опасные для человека виды, как токсоплазма и малярийный плазмодий).

Ризарии, или корненожки (Rhizaria; от *греч.* ριξα — корень), включают различных одноклеточных с тонкими, но прочными (с белковым скелетом) ложноножками — ризоподиями. Наиболее известными из них являются фораминиферы, полицистины (радиолярии) и акантарии — преимущественно морские амебки, живущие в известковых, кремневых и целестиновых (из сульфата стронция) домиках соответственно. Вместе страменопилы, альвеоляты и ризарии образуют большую группу CAP (это аббревиатура их названий) или еще более крупную — с добавлением одного-единственного рода одноклеточных телонемий (Telonemia; от *греч.* τελειοζ — совершенный и νημα — нить) — TCAP. Получилось слово, созвучное «царь», когда его произносят по-английски. И действительно, биомасса «TCAPей» позволяет им царствовать в нашем мире по крайней мере с мезозойской эры, влияя на продуктивность океана, климат и — в виде органических остатков (таких как нефть) — на наши энергетические ресурсы. Что касается телонемий, то, несмотря на их малочисленность, это очень интересные организмы. Они — двужгутиковые и «чешуйчатые», как многие страменопилы, но имеют «подкожный» слой пузырьков, как альвеоляты, объединяя в себе черты этих групп и соединяя их вместе. Не исключено, что, например, докриогеновые чешуйчатые чаракодиктионы могли быть древними «TCAPями», прежде чем это объединение распалось на отдельные группы.

Еще есть КРуМсы (CRuMs), экскаваты (Excavates; от *англ.* excavate — раскапывать), гемимастигофоры (Hemimastigophora), а также небольшие (и по числу видов, и собственным размерам) «бездомные группы» (их так называют в научной литературе), однако в палеонтологической книге они не пригодятся. Увы, но даже представители такой крупной и важной группы, как экскаваты, почти не имеют шансов задержаться в ископаемой летописи. Ныне эти крошечные жгутиконосцы с пищесборной бороздкой на нижней стороне, используя эту бороздку, раскапывают грунт или чей-нибудь кишечник. (Есть среди экскават и водоросли — эвгленовые.) А ведь не исключено, что именно одноклеточные с таким способом питания дали начало всем остальным ветвям эукариот.

Кстати, о «грибах-растениях-хищниках»: хищники, например, встречаются даже среди настоящих, первичнопластидных, растений. И речь здесь идет не о росянке или «зубастой» венериной мухоловке (они живут по двойным стандартам: и хищник, и цветок), а о красных водорослях. Так, одноклеточный роделфис (*Rhodelphis*) не фотосинтезирует, а перемещается на жгутиковом ходу и нападает на амеб; он даже не вырабатывает белки, необходимые для фотосинтеза, хотя ядерный геном у роделфиса объемнее, чем у прочих красных водорослей. А большая группа стременопилов — оомицеты (теперь их называют пероспоромицеты, Perosporomycetes; от *греч.* πηρα — сума, σπορα — посев и μυκηζ — гриб) — ведет грибную жизнь в водной среде. И у них достаточно отличий, чтобы, несмотря на микроскопические размеры, выделяться среди ископаемых остатков.

Это значит, что не позднее середины криогенового периода (более 800 млн лет назад) в эволюции эукариот выделилось несколько магистральных направлений. На Земле уже существовали все основные группы эукариот: архепластиды (зеленые и красные водоросли), страменопилы (желто-зеленые

водоросли), альвеоляты (тинтинниды), ризарии (фораминиферы), амебозои (лобозные амебы и, возможно, слизевики), опистоконты (несколько групп грибов) и, вероятно, гаптисты (чарокодиктион и ему подобные существа с ажурными скелетиками).

В следующем, эдиакарском, периоде на первый план вышли многоклеточные… Но вот животные ли? Опять будем по крупицам собирать доказательства.

И не забудем, что, во-первых, все основные события в протерозойской истории эукариот происходили исключительно в морской среде. (Население суши появилось гораздо позже.) Во-вторых, извините за ассоциацию, но «если на заборе написано…», то это еще не значит, что так оно и есть. Поэтому не стоит верить в существование многомиллиарднолетних грибов, червей, медуз и тому подобных, если единственный аргумент автора — «А я так считаю!». Не наказуемо, но и не научно. Наука делается чистыми руками. И это не шутка: без тщательной очистки древнего образца изучать его бессмысленно. Многие нездоровые сенсации — это всего лишь контаминация, т.е. не смытая вовремя грязь. В некоторых случаях, скажем, при изучении биомаркеров, образец даже пальцем трогать нельзя: его прямо на месте заворачивают в фольгу, а не в бумагу (это же органическое вещество), и вывозят вертолетом, чтобы камень как можно меньше подвергался воздействию среды (даже в прозрачном воздухе витают мириады пыльцевых зерен и много еще чего).

Глава 9

Родина венедов и холмы Эдиакары. Украина и Австралия

В середине 1980-х гг. меня занесло на родину венедов — Подолию, что на юго-западе Украины. Венеды, или венеты, в честь которых последний период протерозойского эона получил одно из своих прежних названий, — это, по мнению историков, книжное имя племен, которые населяли в античные времена юго-восток Европы. Современное официальное название данного подразделения Международной хроностратиграфической шкалы происходит от Эдиакарских холмов в Южной Австралии.

Случилось так, что американский физик Джозеф Киршвинк, который разгадал выкрутасы пчелиных плясок, раскопал остатки древнейших магниточувствительных бактерий и нашел склад металлолома (триллионы кристаллов магнетита) в мозге голубей, китов и человека, решил узнать, где в эдиакарском и кембрийском периодах (635–485 млн лет назад) находились Сибирь и Балтия.

Таких материков давно уже нет. У каждого континента, как и у любого человека, есть своя судьба. Он появляется на свет, растет, постоянно двигается и сталкивается с другими и заканчивает жизнь в какой-нибудь общей могиле вроде Евразии.

Всякая гипотеза переживает два периода, прежде чем занять подобающее место в арсенале науки (или на пыльных книжных полках в забытом и затопленном библиотечном подвале).

Сначала она и ее создатель (при жизни) считаются сумасшедшими и недостойными даже критических упоминаний на страницах истинно научных журналов. Затем он (обычно посмертно) признается гениальным, а она привлекается для объяснения всего и вся. Примером служит судьба немецкого метеоролога Альфреда Вегенера. В 20-е гг. XX в. он окончательно выбил почву из-под ног обывателей, сказав, что материки движутся (мобильны).

В 1960-х ученые наконец-то смогли всерьез взяться за исследование океанического дна, где, как выяснилось, нет никаких затонувших древних континентов (даже пресловутой Атлантиды), зато есть срединно-океанические хребты, от которых расходятся тектонические плиты. Космическая техника позволила даже измерить скорость движения плит, несмотря на ее малость. Плиты скоростной режим не нарушают: разъезжаются со скоростью не более 130–150 км за миллион лет. (Впрочем, на таких «сверхскоростях» смещаются лишь сравнительно небольшие блоки.) От тряски на «дорогах» (землетрясений) и грандиозных аварий «транспортных средств» (коллизий плит) это все равно не спасает.

Выяснилось, что Вегенер был прав и материки двигались и движутся. До СССР осознание сего факта почти подпольно добралось еще лет на десять позже. Пока же, в конце 1970-х, когда весь мир перешел на мобилистские карты прошлого, студенты — будущие геологи рисовали Землю давних времен по канонам современной географии (фиксистские реконструкции). Лишь в выпускной год в курсе под лукавым названием «История геологических наук» профессор Виктор Евгеньевич Хаин объяснял, чем же живет современная геология. Исходя из постулата, что главное для студента — знать точку зрения преподавателя, был сделан вывод, что нужно быть «фиксистом», но с легкой примесью «мобилизма»…

Не случайно Джо Киршвинк занимался самыми разными явлениями, связанными с магнитным полем Земли вплоть до разоблачения лозоходцев и слишком рьяных поклонников инопланетных вмешательств в дела земные. Все эти явления или их отсутствие так или иначе связаны с особенностями магнитного поля Земли. Модель поля — довольно простая — действует по принципу стержневидного магнита (диполя), помещенного в центре Земли и ориентированного вдоль оси ее вращения. Правда, ось диполя на 11° отклонена от географической в направлении западного меридиана. Диполь положительно заряжен с одного (северного) конца и отрицательно — с другого. В любой точке земной поверхности магнитное поле можно представить как вектор в трехмерном пространстве, т.е. как очень точный указатель. Задается этот вектор следующей системой координат: магнитным склонением (углом между меридианом и проекцией вектора на плоскость, касательную к поверхности Земли), наклонением (углом между вектором и плоскостью, касательной к поверхности Земли) и величиной (напряженностью поля).

И почему бы этими показателями не воспользоваться? Ведь глинистые частицы, содержащие магнитные минералы (магнетит, ильменит и др.), обладают естественной остаточной намагниченностью. Будучи тоже диполями, они навсегда застывают в горной породе, словно прижатая к стеклу стрелка компаса, и четко указывают на положение магнитных полюсов в древности…

На поиски «глиняных» компасов мы с Киршвинком отправились из Москвы в Подолию…

По словам Леси Украинки, краса ее родной земли — Подолия. Не случайно эта земля пережила столько драм, и ее обрывистые кручи штурмовали войска величайших европейских и азиатских полководцев, начиная с Батыя. В Подолии сохранилось множество крепостей, по числу которых на единицу площади она

уступает разве что Уэльсу: внушительный Меджибож, Хотин, ставший декоративным из-за постоянного присутствия в фильмах на средневековую тематику, и, конечно, Каменец — «Старая крепость» из популярной кинотрилогии советского времени. Их все мы миновали, добираясь к месту.

В свое время турки основательно перестроили не только цитадель Каменец-Подольского, но и внесли заметный вклад в архитектуру самого города. Выбрав шесть наилучших зданий для мечетей, янычары использовали прочие под конюшни и казармы. Так над каплицей (часовней) кафедрального собора Святых апостолов Петра и Павла, посвященного отныне падишаху, вырос 27-метровый минарет (этим минаретом турки будто отмерили срок своего господства в Подолии — 27 лет), а в доминиканском костеле, ставшем мечетью имени возлюбленнейшей наложницы султана — Рабии Гюльнуш Эметуллах, появилась резная беломраморная лестничка-кафедра — мимбар, откуда произносились молитвы. Несколько храмов поменьше не тронули, позволив совершать «пустые и суеверные» обряды.

Вернув город, поляки не стали разрушать мусульманские новостройки. Остался мимбар, стоит и минарет у кафедрала. Только на его вершину в 1756 г. под колокольный звон и пушечную пальбу водрузили позолоченную медную статую Девы Марии. Дева в венчике из 12 звездочек будто плывет над городом в лодочке — поверженном символе ислама — полумесяце. И если минареты в городах нынешней Европы перестают быть чем-то удивительным, то для прошлых столетий подобное сочетание архитектурных стилей было совершенно невероятным явлением. Начинающаяся в центре города Армянская улица круто спускается к внушительному серому зданию казарм. Здесь проходил службу Константин Николаевич Батюшков, начинал карьеру врача полевой «лекарь с отличаем» Михаил Афанасьевич Булгаков. Вниз от казармы стояла хатка «премилой девушки» Ванды — «Подолянки» Владимира Ивановича Даля. На другом

берегу Смотрича сидел за мольбертом крепостной кондитер графа Ираклия Моркова Василий Андреевич Тропинин и писал «Девушку с Подолья». А на известковых плитах, по которым скачет быстрый Смотрич, местами проступают тени древних обитателей сих красочных мест — силурийских ракоскорпионов.

Нам же предстояло забраться немного подальше и на 125 млн лет «поглубже». Причем за два дня, согласно строгим, но, как всегда, бессмысленным указаниям чиновников, сделать то, на что требуется не меньше двух недель: просверлить несколько сотен дырок в породах и замерить углы залегания самих пород и полученных дырок, чтобы не перепутать нынешний Северный полюс с «ископаемым». Нужные слои в окрестностях Каменец-Подольского обнажаются исключительно в обрывах водохранилищ и выемках дорог. Особенно интересным нам показался разрез под железнодорожным мостом через реку Прут в нескольких километрах от границы тогдашнего СССР. Пограничники соседней заставы вяло наблюдали, как два совершенно заляпанных глиной человека споро разбуривают естественную опору у объекта государственной важности, постоянно что-то измеряя с помощью компаса и рулетки. Когда же тяжелый бур вырвался из рук Джо, упал ему на ногу, покатился вниз, по пути сбив бидон с водой для охлаждения, и с шумом свалился в реку, а мы начали орать друг на друга на непонятном честным советским пограничникам языке, они несколько насторожились. Но, прежде чем настороженность воплотилась в действиях, я мысленно попытался представить себе, как объяснить в им в доступных выражениях наш глубокий интерес к приграничным мостам. Понял, что вразумительного объяснения основ тектоники плит у меня не получится, и почел за благо подхватить бензобур, емкость с остатками воды и Киршвинка в заляпанных очках, продолжавшего излагать по-американски, что и как он хотел бы сделать с буром, со мной и чиновниками, и со

всем этим скрылся за холмом, где стоял наш ГАЗ-53. На команду: «Гони!» — шофер среагировал без лишних вопросов…

Наверное, вдоволь налюбовавшись на неопохмеленных бомжей, пытавшихся с утра угоститься огурцами из его тарелки, шестичасовую очередь за железнодорожными билетами до Киева и другие достопримечательности СССР в целом, где все происходит вопреки здравому смыслу, профессор и придумал «Землю-снежок». Иначе говоря, земной мир, где материки и ледники располагаются по обе стороны от экватора. Во времена всех более поздних оледенений крупные массы материков располагались строго наоборот — вблизи полюсов. Чтобы обосновать «противоестественную» модель, и нужно было доказать, что материки находились в тропическом поясе. И действительно, как теперь ни крути куски континентов на эдиакарском глобусе, большинство из них все равно оказываются между Северным и Южным тропиком, а вместе с ними и криогеново-эдиакарские ледниковые отложения…

Отправив поездом на Москву Киршвинка на пару с примкнувшим к нам на вокзале нигерийцем, который умолял братьев по языку не бросать его в Киеве, я решил, что все закончилось. Но тут все и началось. Обратных билетов до Хмельницкого (ближайший к Каменцу железнодорожный узел) в кассах не было. Совсем. На неделю вперед. На перспективу — очередь нужно было занимать немедленно. Лишь к одной кассе никто почему-то подойти не пытался. На ней значилось: «Для Героев Советского Союза». Я все же решил рискнуть и объяснил улыбчивой кассирше, что негоже начальнику отряда со всеми деньгами и документами находиться в 500 км от самого отряда. Кассирша прониклась (причем не за часть этих денег и даже не за шоколадку, которой тогда просто не существовало ни в одном привокзальном буфете), и я очутился в поезде. На этот раз облегченно вздыхать не стал, героем себя тоже не почувствовал. И правильно сделал…

Далеко не многозвездочным, но самым интересным местом для проживания в Каменец-Подольском представляется Русская брама — мощные городские укрепления XVI–XVII вв., поставленные в той части города, которая приютила его православных жителей — русинов — смесь древнего русско-литовского населения и украинцев, не пожелавших перейти в католичество. Удобства, конечно, во дворе, и воду надо греть самим, но зато — полная тишина за полутораметровыми стенами, приятный вид на уютную садовую природу и несколько минут ходьбы до прочих исторических мест, включая крепость. Утром, пока не нагрянули экскурсанты, можно полазить по боевым галереям брамы и полюбоваться на внушительное каменное ядро, будто застрявшее между бойницами, ставшими гостиничными окнами. На вопрос туристов: «Как оно туда попало?» — гиды обычно отшучиваются: «Из пушки». Но слишком доверчивым потом поясняют, что по традиции ядро вмуровывалось в стену крепости, чтобы сделать ее непреступней. (Иногда с этой же целью туда вмуровывали девушку.)

По возвращении в Русскую браму, где размещался отряд, я застал у крепостной стены новый неподвижный экспонат — поломанный автомобиль со спущенными шинами и без бензина (полагавшиеся в те времена на него талоны нам на обратную дорогу не выдали — из Москвы нужно было отправить как можно больше отрядов хотя бы в одном направлении). За деньги бензин не продавался, а в пору уборочной страды, на которую пришлось наше путешествие, обслуживалась только имевшая к ней отношение техника. Поломку устранили на табачной фабрике, расположенной по соседству, залить бензин за наличные распорядился в письменном виде секретарь Каменец-Подольского горкома КПСС, а шесть шин до нужного количества атмосфер пришлось накачать самим в четыре руки с шофером. И нигде никто ничего не попросил за оказанные услуги…

Во время поездки в Подолию с Киршвинком два обстоятельства, связанные с захоронением эдиакарских организмов, показались мне весьма странными. Во-первых, то, что принято было называть медузами, явно сидело на дне. Это были огромные (до 20 см в поперечнике) воронки, заполненные осадком. Будь они плавучими животными, попавшими на дно после гибели, то никак не могли бы застыть в таком положении. Во-вторых, наиболее богатые окаменелостями слои представляли собой крупнозернистые песчаники. (Песчаник — это затвердевший песок, который перемывался и дробился волнами и течениями, поэтому никаких цельных объектов в нем обычно не остается.) Как же в подобных породах могли сохраниться многочисленные отпечатки нежных медуз? Ведь их в ископаемом виде находят исключительно редко.

Такая особенность захоронения эдиакарских организмов повторялась везде, где мне потом удалось побывать, включая холмы Эдиакары.

В вечном, как тогда казалось, СССР набирала ход перестройка, и меня впервые выпустили за границу. До этого, правда, я провел несколько полевых месяцев в Монголии, но «найти десять отличий» между нами и ими тогда вряд ли бы кто смог. А первой по-настоящему иностранной и западной страной для меня оказалась… далекая и южная, даже названием, Австралия. Пара моих тамошних коллег — Дэвид Грэйвсток из Южно-Австралийского департамента горного дела и энергетики в Аделаиде и Пьер Круз из такого же департамента, но Северной Территории в Дарвине — пригласили меня для изучения местных кембрийских рифов. Попутно предлагалось посмотреть все, что только можно, включая Большой Барьерный риф и наскальную живопись в национальном парке Какаду.

В этих местах я так никогда и не побывал, поскольку из-за проволочек с визой (СССР в том году почему-то раздружился со страной-континентом) опоздал с прибытием почти на месяц. В

сиднейском аэропорту меня встречал местный геолог Габор Фёльдвари, который… приходил туда весь этот месяц еженедельно, как на дежурство, чтобы я не потерялся. С моим знанием языка я бы так и сделал, поскольку считал, что в «снек-барах» подают змей (ну перепутал snack и snake), а попытка приобрести взамен развалившегося новый рюкзак в лавочке при бензоколонке завершилась тем, что продавец предложил мне порнографические книжки (что он еще мог предложить, услышав сбивчивое «sekbacks, bakseks» вместо «backpacks»?). На вопрос Габора, как бы я хотел провести пару часов до отлета в Аделаиду, я ответил: «На пляже!» Австралийский июль — это по-нашему январь, но не заплыть в Тихий океан я не мог.

В отличие от Сиднея, Аделаиду я в день прибытия не увидел даже из окна автомобиля, который устремился куда-то за город, где меня терпеливо ждал автобус с прочими участниками международной экскурсии в горы Флиндерс, сложенные кембрийскими рифами и эдиакарскими песками. Жить нам предстояло в бывшем шахтерском поселке Блинмен. Медные рудники давно закрылись, но высокий ветряк все так же исправно поставлял электроэнергию в гостевой дом, по сути живущий за счет геолого-палеонтологического туризма. И видимо, неплохо живущий: на обед мы на выбор получали несколько блюд из баранины, самым востребованным из которых оказалось T-bone — огромный ломоть мякоти вокруг тонкой Т-образной лопатки.

К югу от Блинмена открывался самый древний пейзаж планеты: более полумиллиарда лет назад этот участок Австралии стал сушей и с тех пор никогда не возвращался в морскую стихию. Местные долины прорезали еще позднекембрийские реки, а когда-то высокие горы превратились теперь в едва заметные холмы Эдиакары, красные из-за пустынного загара (все железо на поверхности изначально зеленых песчаников среагировало с кислородом, и они покрылись корочкой из окислов). Перепады температуры сделали свое дело, и перед нами открывалась

каменистая пустыня, покрытая отстроугольной плитчатой щебенкой. Мы могли только медленно брести по камням и высматривать плитки с необычным узором. Этим узором и являлись бывшие обитатели местного эдиакарского моря. Кроме них, встречались чопперы — простенькие рубила из гальки с заостренным концом (насколько древние — неизвестно, местная культура долго пребывала в неизменном состоянии) и нечто зеленоватое, похожее на крупные чешуйчатые шишки. Сначала подумалось: какие-то аборигенные суккуленты. Но, услышав шуршание плиток, «шишки» лениво приподнимались на коротких лапках, широко открывали розовую пасть и вываливали толстый ярко-синий язык. Все, ритуал устрашения соблюден. Этих обитателей холмов современные австралийцы так и называют «синими языками», а те, кто пообразованнее, — синеязычными сцинками.

Иногда плитка оказывалась намного крупнее самой фоссилии. Тогда я присаживался и аккуратно, но сильно выбивал нужное содержимое, чтобы не тащить в рюкзаке, а главное, потом и в багаже килограммы перевеса. Оберегая наручные часы, болтавшиеся на металлическом браслете, я снимал их и клал на видное место по соседству. Так они на одном из «видных» мест и остались, как я уже думал, навсегда… Через два месяца меня разыскал геолог из частной компании, который выложил часы на стол передо мной со словами «рашн уоч». Оказалось, что, картируя с вертолета перспективные меденосные участки (медные руды богаты на редкие элементы и снова стали востребованы), он заметил что-то блестящее и явно инородное. Вертолет сел, а предмет оказался часами с надписью на кириллице «Ракета». По возвращении в Аделаиду геолог начал расспрашивать, не затесался ли где-нибудь его русский коллега (кого еще занесет в эти места?), и вышел прямо на меня. Так я узнал, что на холмах Эдиакара дожди не проливаются по два

месяца (на самом деле и по нескольку лет может ни капли не упасть). А вот носи я Rolex, меня бы ни за что не вычислили…

Набрать окаменелостей можно было сколько хочешь. Вечером, когда вдалеке на холмах возникали прыгучие тени исполинских красных кенгуру, мы раскладывали дневную добычу на развернутых бумажных рулонах, и аделаидский палеонтолог Ричард Дженкинс придирчиво осматривал улов. Наиболее интересные образцы он забирал в коллекцию университета, остальные определял и записывал. Так уже несколько лет велась перепись эдиакарского населения, позволившая сделать выводы, из каких видов и в каких пропорциях состояли донные сообщества того времени, а в Австралии они были одни из самых богатых. Чаще всего встречались кругляши цикломедуз (*Cyclomedusa*), похожие на отпечатки ребристых подошв дикинсонии (*Dickinsonia*) и напоминающие раздавленные эклеры кимбереллы (*Kimberella*). Еще мы побывали в ущелье Буньеру, где под каменным карнизом прямо на стенке (все-таки горы, слои могут быть и сильно перевернуты) красовались две дикинсонии, полутораметровой длины каждая. (Увы, черные копатели впоследствии добрались и до этих заповедных диковин, и редчайшие окаменелости сгинули навсегда.)

Позднее, поскольку из всех экскурсантов я один оставался в Аделаиде, меня удостоили чести доставить коробки с «данью» гуру эдиакарской палеонтологии Мартину Глесснеру. К моему удивлению, почетный профессор приветствовал меня и пригласил зайти на чашку чая на хорошем русском языке. Представьте, были времена, когда заранее гуглить информацию было нечем и не на чем. Иначе бы я мог узнать, что Глесснер начинал свой путь палеонтолога в Австрии, потом перебрался в СССР (его пригласили, чтобы наладить в стране микропалеонтологические исследования, важные для нефтяной геологии) и некоторое время изучал раковинки фораминифер и панцири древних раков в том самом Палеонтологическом институте, где много лет спустя

работал и я. С началом охоты на иностранных шпионов (традиция у нас такая), Глесснер и его русская жена вынуждены были вернуться в Австрию и поспели как раз к аншлюсу. Именитый палеонтолог был отправлен мыть армейские казармы — исключительно потому, что машина концлагерей по уничтожению унтерменшей еще не была отлажена. Однако некоторое расхождение во взглядах тогдашних австрийский властей с нацистскими бонзами по окончательному решению вопроса неарийского населения помогло его родственникам переправить семью Глесснера в Англию. Вторую мировую войну он встретил уже в Австралии, где руководство армии союзников нашло применение его обширным геологическим знаниям: фронту нужны были полезные ископаемые. А после войны был Аделаидский университет, где он стал одним из пионеров изучения докембрийской жизни.

Далее в Аделаиде я занялся тем, зачем меня призвали, — раннекембрийскими рифами, а также английским и седиментологией. С последней оказалось не лучше, чем с английским: то, чему нас учили, давно и безнадежно устарело. Нужно было запоминать, что красивые шестоватые оторочки в рифовых полостях — это морской известковый цемент, который образуется во время роста рифов, а не «вторичные отложения», накопившиеся за долгое время после их гибели. Что карбонатные породы, даже обломочные, отличаются от каких-нибудь кварцевых песчаников не только минеральным составом, но и тем, что образовались на том самом месте, где и остались лежать, а не переносились на десятки километров к месту упокоения. И все это — результат бурной жизнедеятельности различных организмов: кто-то «пожертвовал» своим скелетом, кто-то менял параметры среды на благоприятные для осаждения карбоната кальция. Что любая мельчайшая крупинка, видимая под микроскопом на тонком срезе породы, обязательно что-то значит: кучка угловатых обломков, похожих на битую черепицу, —

кусочки чьего-то скелета, высверленные губкой; мельчайшие пятнистые шарики — пелоиды, скатанные из известкового ила и собственных выделений какими-то членистоногими; извилистые канавки, когда-то пустые, а теперь наполненные изометричными кристаллами позднего кальцита, — следы выедания ила микромоллюсками. И это мы заглянули лишь в небольшую рифовую полость 3×3 см^2.

Были и полевые выезды с Дэвидом Грэйвстоком на раннекембрийские рифы полуостровов Йорк и Флери, на лагуны Те-Куронг, где бактерии строят свои рифы — куполовидные строматолиты, причем из магнезиального карбоната — доломита, чего не может делать ни одно другое живое существо. В палеонтологии, если есть возможность что-то увидеть собственными глазами, ею нужно пользоваться. (Мог ли я знать тогда, что представления об этих лагунных бактериальных сообществах через 30 лет мне пригодятся для выяснения природы мощных эдиакарских доломитов Сибири?) Попутно я собирал все интересное, что встречалось в ущельях, карьерах, старых горных выработках или на современных пляжах: веточки кораллиновых красных водорослей, похожие на кораллы; панцири морских ежей, напоминающие искусно сложенную трехмерную мозаику; огромные и круглые, как кусты перекати-поля, остовы мягких губок (одна из них до сих пор висит у меня вместо люстры, и каждый гость пытается ее включить). Одно дело — ископаемые животные, и совсем другое — их современные останки, на которых можно изучать самое начало превращения живого существа в его посмертное альтер эго. Однажды у выхода из катакомбы попалась солидная, килограммов на десять, глыба, усеянная небольшими, но зубастыми челюстями, будто в нее впилась стая прожорливых хищников и так и окаменела. Резко торчавшие вперед крупные резцы выдавали в них сумчатых млекопитающих. Как было не утащить такую замечательную находку с собой, пусть и пришлось поупираться? В Южно-

Австралийском музее глыба очень порадовала куратора коллекции позвоночных Невилла Пледжа: ведь перед ним оказалась целая популяция древних сумчатых из нескольких десятков особей. Он-то и объяснил, как можно по зубам легко отличить их от других млекопитающих, и добавил, что, несмотря на малые размеры, это могут быть дипродонтиды — родственники гигантских сумчатых «львов» и «тапиров», а также пока живых вомбатов и коал.

И все это время меня не оставляли мысли о холмах Эдиакары и их древних обитателях: как большие мягкие существа могут в таких количествах сохраняться в столь грубых породах, как песчаник? Что, если не многоклеточные животные они вовсе, а что-то другое? Например, скелеты гигантских одноклеточных вроде фораминифер ксенофиофор? Эти фораминиферы живут в глубинах океана и строят раковины из того, что соберут на дне, поэтому по составу они неотличимы от вмещающей породы. И еще накапливают массу всяких инородных частиц внутри скелета (особенно кристаллов барита — сульфата бария), поэтому и называются ксенофиофорами (Xenophyophorea), буквально «производящий и носящий чужое» (от *греч.* ξενοσ — чужой, φυω — производить и φορεω — носить). Плоская дольчатая, кустистая или многолопастная раковина может достигать четверти метра в высоту и, как у всех фораминифер, состоит из отдельных камер. Внешне они похожи на многих эдиакарцев и по размерам почти сопоставимы. (Вопрос гигантизма, необычного для одноклеточных, решается просто: клетка, хоть и одна, но многоядерная, что позволяет увеличить ее объем, и представляет собой систему тонких трубочек, расходящихся по всему пространству скелета.) Свои догадки я вскоре изложил на международном геологическом конгрессе в Киото, во время которого жил в деревянном домике жены Киршвинка — Ацуки и ее родителей.

Во многом я был не прав, но очень большого и весьма голодного червя сомнения в животной природе эдиакарских существ научному сообществу подложил…

Глава 10

Живем вместе: слизевики, вендобионты и другие опыты по созданию многоклеточного организма

Истинные эдиакарцы — это не только многоклеточные существа, которых для простоты назовем здесь вендобионтами, но и большая группа стелющихся лентовидных организмов (палеопасцихниды и ненокситесы), которых долгое время считали ископаемыми следами. Имя вендобионты (обитатели венда) придумал Адольф Зейлахер, профессор Тюбингенского и Йельского университетов и один из главных противников метазойной (многоклеточно-животной) гипотезы о природе эдиакарских организмов. (Он-то и пригласил меня выступить в Киото.) Название «палеопасцихнус», остатки которого впервые обнаружили в Подолии, означает «древний след пастьбы», а ненокситес (*Nenoxites*) увековечил имя архангельской деревушки Ненокса. Все эти существа появились на планете в середине эдиакарского периода (около 575 млн лет назад), вслед за гаскьеским всепланетным оледенением, а последние из них исчезли примерно 538 млн лет назад, когда уже сдетонировал кембрийский взрыв. (Сегодня граница эдиакарского и кембрийского периодов проводится по рубежу 541 млн лет, но, вероятно, ее возраст будет пересмотрен в сторону «омоложения» до 539–538 млн лет — времени, когда исчезли все эдиакарцы.)

Одна из все еще нерешенных проблем, касающихся главных обитателей эдиакарских морей: как они уцелели, не имея жесткого скелета, хотя бы органического? Характер сохранности — это первое, что резко отличает эдиакарские мягкотелые организмы от кембрийских. В кембрийских можно обнаружить органическую пленку — очень сильно расплющенную мумию тела, где органы и ткани отчасти замещены разными минералами, чаще всего глинистыми алюмосиликатами, гидроксилапатитом (фосфатом кальция) или пиритом (сульфидом железа). По составу и размеру кристаллов (обычно относительно крупных) остатки «кембробионтов» резко контрастируют со вмещающей породой. В захоронениях вендобионтов ничего такого не наблюдается: песчаник снаружи, песчаник внутри. Причем опять же, в отличие от почти плоских кембрийских фоссилий, эдиакарские, как правило, объемные. В Намибии, например, их остатки можно разбирать, словно фигурку из конструктора лего; вот только сами элементы имеют форму не правильных пупырчатых кирпичиков, а совершенно произвольную и дольчатую (рис. 10.1).



Рис. 10.1. Фрагмент очень большой петалонамы, длина 15 см; эдиакарский период (540 млн лет); горный уступ Шварцранд, Намибия

Органическая пленка тоже иногда сохраняется и даже позволяет провести анализ биомаркеров и убедиться, что эти организмы были животной природы, а не водорослевой и не грибной. Правда, если грибы — ближайшие родственники животных, которые, как считается, потеряли за время эволюции значительную часть общих генов, то, может, вендобионты и были этими общими предками или формами, промежуточными между грибами и животными? Единственное, хотя и немаловажное, сходство между эдиакарскими и кембрийскими лагерштеттами заключается в отсутствии хищников и падальщиков, которые даже труп быка (или кита) могут зачистить за несколько недель. Поэтому в кембрийских отложениях лагерштетты ограничены

обстановками, куда «похоронные команды» не успевали или не могли добраться (очень низкий уровень кислорода или быстрое и глубокое погребение — обычно в совокупности); в эдиакарских залежи будущих ископаемых могли образоваться где угодно — ведь ни крупные хищники, ни падальщики просто еще не завелись. И действительно, среди примерно полусотни важнейших эдиакарских лагерштеттов мы находим тонкие известковые или глинистые илы, грубозернистые песчаники, мелководные и глубоководные отложения, образовавшиеся и в спокойной обстановке, и в весьма бурной среде, такие как штормовой шельф Эдиакарских холмов и морские каналы и продельты Беломорья. Причем в грубых породах детали строения просматриваются лучше, чем в тонкозернистых.

Наиболее разумное на данный момент объяснение эдиакарских захоронений предполагает формирование посмертной маски. Не гипсовой, конечно, а иного состава. В некоторых местонахождениях, таких как самое глубоководное и одно из древнейших захоронений вендобионтов — в ньюфаундлендской части авалонского континента, остатки этих организмов покрыты вулканическим пеплом и тонкой корочкой пирита (рис. 6.3). Пеплопады, достигая дна, вызывали подводные оползни, которые погубили всю живность, а пиритовая маска запечатлела посмертный облик этих существ. Пирит же кристаллизовался благодаря слаженной работе бактериального сообщества, где особенно важную роль играли сульфатвосстанавливающие бактерии. Именно они разлагали органическое вещество «усопших», выделяя активные ионы моносульфида. Железа в поровых водах осадка всегда достаточно, и на распростертое тело, словно плащаница, ложится миллиметровый слой мельчайших (обычно 2–25 мкм в диаметре) сферических агрегатов — фрамбоидов пирита. Каждый из них, в свою очередь, состоит из тысяч совсем крошечных, почти одинаковых по форме и размеру, плотно упакованных кубических

или октаэдрических кристалликов: на сканирующем микроскопе смотрится — глаз не оторвать. (Такие скопления немного напоминают ягоды малины, отсюда и название: от *франц.* framboise — малина.) Именно бактерии умеют упаковывать граненые кристаллы в изящные шарики. Мелкий размер и обилие фрамбоидов позволяют запечатлеть рельеф всей поверхности организма в мельчайших подробностях. И на все про все у бактерий уходят считаные дни: их, микробов, невообразимо много. Кристаллу только дай волю и подпитку, дальше он будет развиваться сам, приобретая в случае пирита вид крупных правильных кубиков с ровной штриховкой на гранях.

Сейчас поверхность авалонских ископаемых — ржавого цвета: когда слой обнажается, пирит быстро окисляется до оксигидроксидов железа. Это и есть ржавчина. Но, если сколоть кусочек с поверхности породы, она заиграет золотистыми бликами, ведь иное название пирита — «золото дураков». И чтобы не уподобиться последним, надо учитывать, что эта модель объясняет далеко не все. Скажем, в известковых илах посмертная маска могла образоваться из карбоната кальция, как в Сибири (рис. 10.2), а появление трехмерных «конструкторов» Намибии вообще труднообъяснимо. Если, конечно, не учитывать еще один важный фактор, свойственный эдиакарским морям, — их высокую насыщенность растворенным кремнеземом. Сейчас это вещество в дефиците, поскольку его быстро забирают диатомовые водоросли и силикофлагелляты для строительства своих раковинок, остатки достаются радиоляриям — полицистинам, а остатки остатков — кремневым губкам. В эдиакарское время никто из них еще не существовал и окись кремния оседала на дне в виде тонких прозрачных корочек. Причем органические остатки особенно притягивают ионы кремнезема (показано экспериментально). Получаются кремневые наносферы, тончайшим (50-микронным) слоем покрывающие медуз и губок

за считаные дни, а в эдиакарских морях то же, вероятно, происходило с их обитателями.

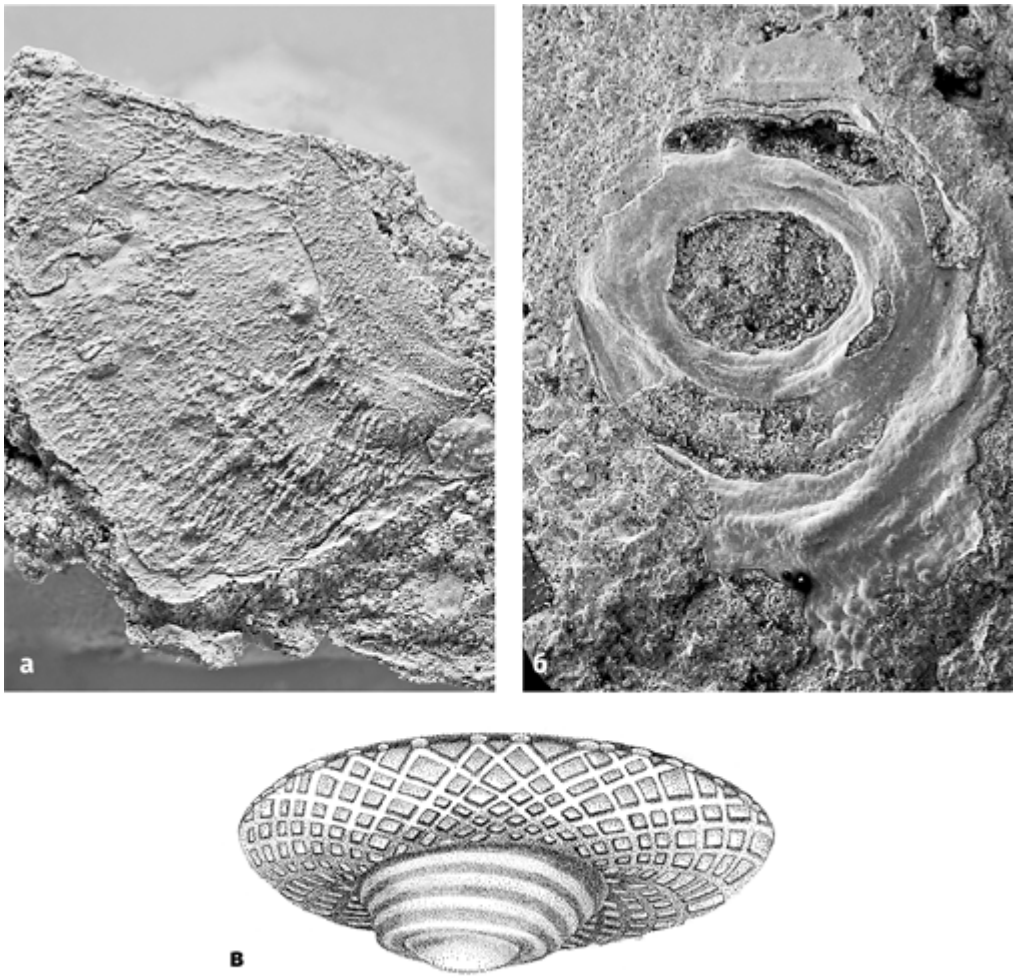


Рис. 10.2. Суворовелла (*Suvorovella aldanica*) — прикрепительные диски вендобионтов, сохранившиеся в виде доломитовых слепков первичного арагонитового скелета; эдиакарский период (545 млн лет), р. Юдома, Якутия: а) фрагмент внешней части диска, ширина 3 см; б) центральная часть, диаметр 2,5 см; в) реконструкция (А. Коноваленко)

Корка остается, все, что под ней, — разрушается. По крайней мере понятно, почему в большинстве случаев мы видим только рельефную поверхность вендобионтов и у нас не получается заглянуть внутрь, как в случае с кембрийскими ископаемыми. И раз так, то, может, у них внутри ничего и не было?

Не совсем. Да, пока не найдено ничего, что мы с уверенностью назвали бы кишечником, ротовым или анальным отверстием, щупальцами. Есть даже предположение, что вендобионты питались благодаря осмосу, всасывая растворенное органическое вещество всей поверхностью. Действительно, если в эдиакарском периоде не существовали умелые фильтраторы, хотя бы такие, как губки, то океан мог быть более насыщен взвесью органических частиц — соединений углерода, азота и фосфора. То, что с углеродным циклом все было совсем не так, как сейчас, видно по изотопной летописи этого элемента. Она напоминает не плавную кривую с мелкими зигзагами (атомы углерода постоянно и быстро переходят из живой природы в неживую и обратно), а размашистую подпись, отлетающую на несколько единиц то в сторону положительных, то в сторону отрицательных значений. И что бы это значило, пока никто толком объяснить не смог.

Не так давно, в предыдущем разделе, говорилось, что именно осмотрофное питание резко ограничивает размер бактерий: у них всего 0,0008 м, у вендобионтов — до 1,5 м. Однако важен здесь не размер вообще, а соотношение поверхности и объема. Расчеты показывают, что у некоторых вендобионтов эта пропорция поддерживалась на уровне 1 мм^2 / 1 мм^3. Это на порядок ниже, чем у гигантских бактерий, подобных тиомаргарите.

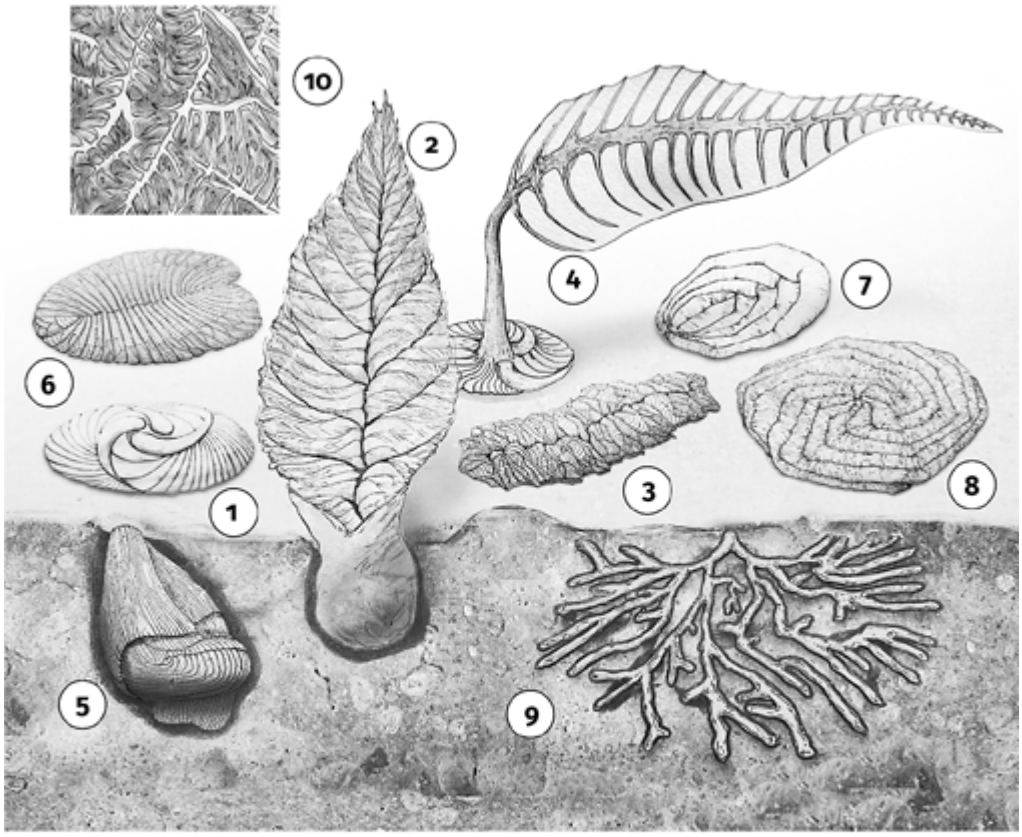


Рис. 10.3. Вендобионты: 1 — трибрахидиум (*Tribrachidium*, Tribrachiomorpha); 2, 10 — беотукис (*Beothukis*, Rangeomorpha); 3 — фрактофузус (*Fractofusus*, Rangeomorpha); 4 — чарниодискус (*Charniodiscus*, Frondomorpha); 5 — птеридиниум (*Pteridinium*, Petalonama); 6 — дикинсония (*Dickinsonia*, Dickinsonieomorpha); 7 — паравендия (*Paravendia*, Bilateromorpha); 8 — эоандромеда (*Eoandromeda*); 9 — нилпения (*Nilpenia*) (В. Абрамов)

Впрочем, это касается только рангеоморф (Rangeomorpha; от рода *Rangea*, названного в честь первого исследователя намибийских вендобионтов Пауля Ранге). Лазерное сканирование поверхности рангеоморф показало, что состояли они из полых складчатых элементов (фрондлетов) нескольких размерных порядков, причем фрондлет второго порядка внешне подобен таковому первого порядка (т.е. всему организму), только в меньшем масштабе, и так до трех–пяти раз (рис. 10.3.2–3, 10, 10.4).



Рис. 10.4. Фрондоморфы чарниодискусы (*Charniodiscus procerus*) с прикрепительными дисками и длинными стеблями (до 30 см) среди рангеоморф фрактофузусов (*Fractofusus misrai*); эдиакарский период (565 млн лет); п-ов Авалон, Вост. Ньюфаундленд, Канада (E. Mitchell)

Развивались эти полуметровые организмы путем фрактального масштабирования: когда фрондлет вырастал до определенной величины, он сворачивался, словно фигурка оригами, образуя несколько новых, более мелких, но все той же формы. Новые фрондлеты одного порядка закладывались асимметрично на одной-двух, а порой и на несколько большем числе конечных точек тела; в последнем случае вырастал организм, похожий на полуметровый канделябр (*Primocandelabrum*), кочан капусты (*Broccoliforma*) или хризантему (*Hylaecullulus*). У примоканделябрума отдельные фрондлеты расходились веером в одной плоскости, а у двух других форм были собраны в подобие соцветия. А могла получиться лопастевидная рангея, вертикально стоявшая в толще воды, или разраставшийся вдоль дна в двух противоположных направлениях фрактофузус (*Fractofusus*; рис. 10.3.2–3, 10.4). Самоподобные фигуры обладают удивительным свойством: их

реальная площадь значительно превышает топологическую. Момент фрактального удвоения с образованием фрондлетов той же формы, но меньшего размера, наступал, когда разделившийся фрондлет дорастал до некоторой конечной величины, видимо опять же соответствовавшей определенному соотношению его площади и объема. К концу развития организма этот показатель возрастал в 1,4–3,7 раза. Биомеханические опыты с пластиковыми моделями рангеоморф, помещенными в аквариум, выявили, что их складчатая, в мелкую гармошку, поверхность направляла водный поток вдоль тела. Возникавшая при этом вибрация лопасти снижала нагрузку потока и одновременно усиливала водообмен с окружающей средой, способствуя осмотрофному питанию. А вот для фильтраторов вибрация — помеха. Да и отгороженные друг от друга фрондлеты тоже не способствовали развитию фильтровальной системы: для этого все тело должно быть пронизано системой каналов с закономерным размером сечения на входе и выходе водного потока.

Размножались рангеоморфы весьма своеобычно. Достигнув размеров в несколько сантиметров, лежавший на дне фрактофузус выпускал вокруг себя многочисленные «усы-побеги», на которых начинали расти его точные копии, но меньшего размера (рис. 10.5). На этом развитие колонии не прекращалось: и материнский, и дочерние организмы продолжали увеличиваться за счет добавления новых фрондлетов, и в определенный момент, так и не обретя полной самостоятельности, отпрыски выбрасывали свои «усы», на кончиках которых опять начинали развиваться копии «главы семейства». Значит, колонии рангеоморф тоже росли как фрактальные структуры.

Подобные тонкие (не более 1 мм толщиной), но длинные (порой более 4 м) и гибкие нити плотной сетью, словно грибница, связывали между собой и других фрондоморф или рангеоморф. У вертикально стоящих форм нити радиально

расходились от прикрепительного диска, иногда из его центра (рис. 10.2а). Возможно, они выпускались в период размножения и оставались служить для питания новых отпрысков по мере их роста. Более всего такие связующие трубочки напоминают грибные гифы, которые, кстати, служат у грибов не только для питания, но и для передачи сигнальных веществ в любой отдаленный угол грибницы. Это своего рода прообраз нервной системы.

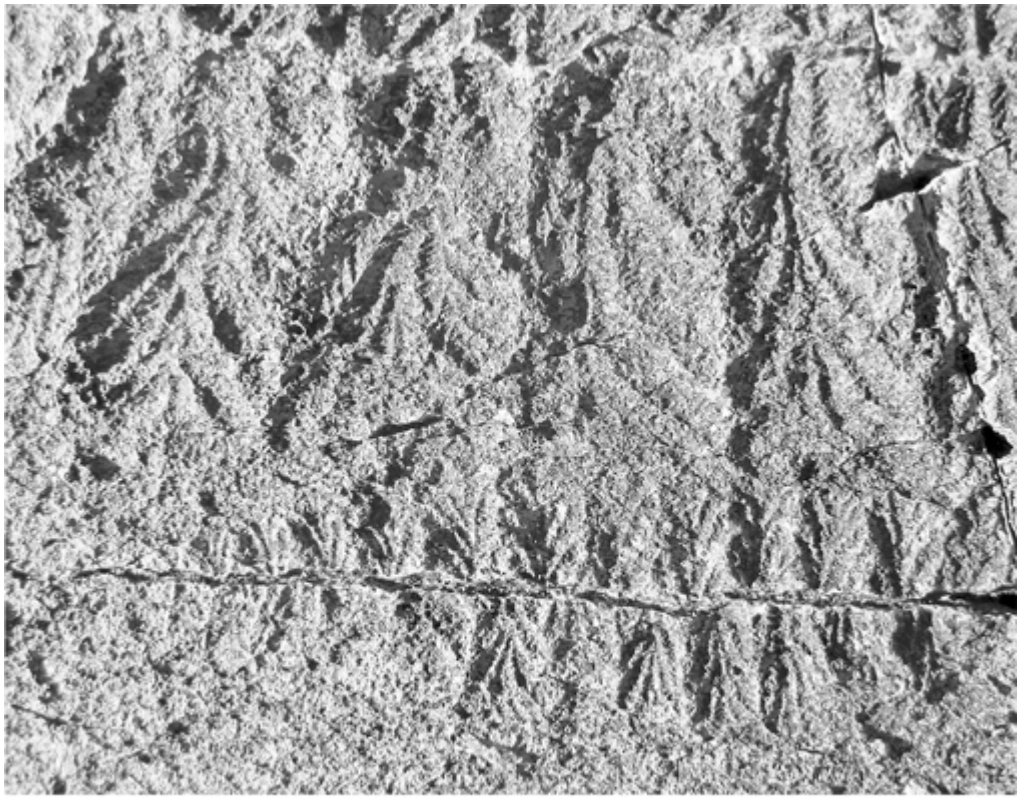


Рис. 10.5. «Оценившийся» фрактофузус (*Fractofusus misrai*), «детеныш» снизу от материнского организма, длина юной особи 3,5 см; эдиакарский период (565 млн лет); п-ов Авалон, Вост. Ньюфаундленд, Канада (E. Mitchell)

Много ли мы знаем таких животных? Не очень, точнее — ни одного.

Конечно, далеко не все согласны с представлениями о вендобионтах как об уплощенных существах. Может, «отсеки» — фрондлеты этих странных созданий при жизни наполнялись

морской водой и тогда эти прочные цистерны служили сразу и опорной конструкцией, и фильтровальными каналами? Вот только пор или щелей, ведущих внутрь отсеков, пока найти не удается, а без них вода внутрь не просочилась бы.

Круглые прикрепительные диски, которые долгое время считали слепками медуз, теперь по большей части относят к группе фрондоморфа (Frondomorpha; от *лат.* frons — листва и *греч.* μορφη — образ). Учитывая разнообразие и обилие кругляшей, можно предполагать, что и фрондоморфы были достаточно разными. Правда, единственным представителем группы, от которого осталось что-то помимо диска, является чарниодискус (*Charniodiscus*), достигавший в высоту 0,5–0,7 м. Крупной листовидной асимметричной лопастью он несколько напоминал рангею (рис. 10.3.4, 10.4). В отличие от последней, у чарниодискуса был осевой элемент, поддерживавший лопасть — очень тонкую, с многочисленными поперечными складками, которые, в свою очередь, были поперечно сжаты. В итоге мы опять видим многоуровневую самоподобную конструкцию, хотя и со своим стержнем.

Еще одной большой группой стоячих (сидячих на поверхности осадка или даже в нем) вендобионтов были петалонамы (Petalonamae; от *греч.* πεταλον — лист и Намибия). Эти организмы напоминали мешочки, «сшитые» из асимметрично расположенных трубок квадратного сечения, вероятно тоже полых (рис. 2.1, 10.1, 10.3.5). Петалонамы, особенно эрниетта (*Ernietta*) и птеридиниум (*Pteridinium*), образовывали огромные скопления и при жизни, видимо, очень мешали друг другу расти, поскольку вминались в соседей, превращая их в подобие бесформенных сдувшихся матрасов.

Остальные вендобионты — трибрахиоморфы (похожие на *Tribrachidium*), дикинсониоморфы (*Dickinsonia* и ей подобные) и билатероморфы (Bilateromorpha; от *лат.* bi — двойной и lateralis — боковой; буквально «двубокий», но на языке науки

«двусторонне-симметричный»), скорее лежали, чем сидели и даже пытались ползать (рис. 10.3.1, 6–8, 10.6). «Но как они это делали!» — хочется воскликнуть вслед за электриком-профессором из спектакля «День радио» театра «Квартет И». Эти организмы, похоже, перемещались вдоль дна, а не по поверхности осадка и тем более не в осадке, как движутся настоящие донные животные. Периодически они присасывались к бактериальным пленкам и, вероятно, впитывали бактерии, оставляя на них дискретные отпечатки нижней поверхности (рис. 10.7). Конечно, даже для таких перемещений необходим какой-то аналог мышечной системы (подчеркиваю здесь слово «аналог»): напрягая «мышцы», они присасывались, а ослабляя, позволяли придонному течению смыть себя и передвинуть дальше. Способность дикинсоний распластываться по поверхности дна или, наоборот, скукоживаться, что видно на отпечатках, казалось бы, подразумевает наличие сократительных мышечных тяжей (рис. 10.6). Однако колониальные воротничковые жгутиконосцы, или хоанофлагелляты (Choanoflagellata; от *греч.* χωνη — воронка и *лат.* flagellum — кнут, жгут), тоже могут сжиматься и даже вворачиваться внутрь себя (они — полые). Причем происходит все это синхронно и «осмысленно»: вывернули клетки жгутиками наружу — и поплыли, размахивая этими волосовидными веслами; ввернули внутрь — можно спокойно поесть (так удобнее загонять теми же жгутиками пищу в воротнички да и не мешает никто). Проделывается такой «выверт» за считаные секунды, когда из-за сгустившегося облака мути «гаснет свет» и нужно срочно выбираться на освещенное место — своего рода бактериальный «луг». А ведь у этих жгутиконосцев нет ни мускульной системы, ни нервной. Зато есть зрительный пигмент — тот же, что и у нас, родопсин, чтобы реагировать на свет, а также актиновые и миозиновые белковые нити (именно скольжение этих волокон относительно друг друга обеспечивает мышечное сокращение). Искусно умеют изменять форму тела и даже передвигаться и

животные, лишенные мускулов, точнее, отроду их не имевшие, такие как губки и трихоплакс. Если последнего в силу его малости с обитателями эдиакарского океана не сравнить, то губки им в размере ничуть не уступают.

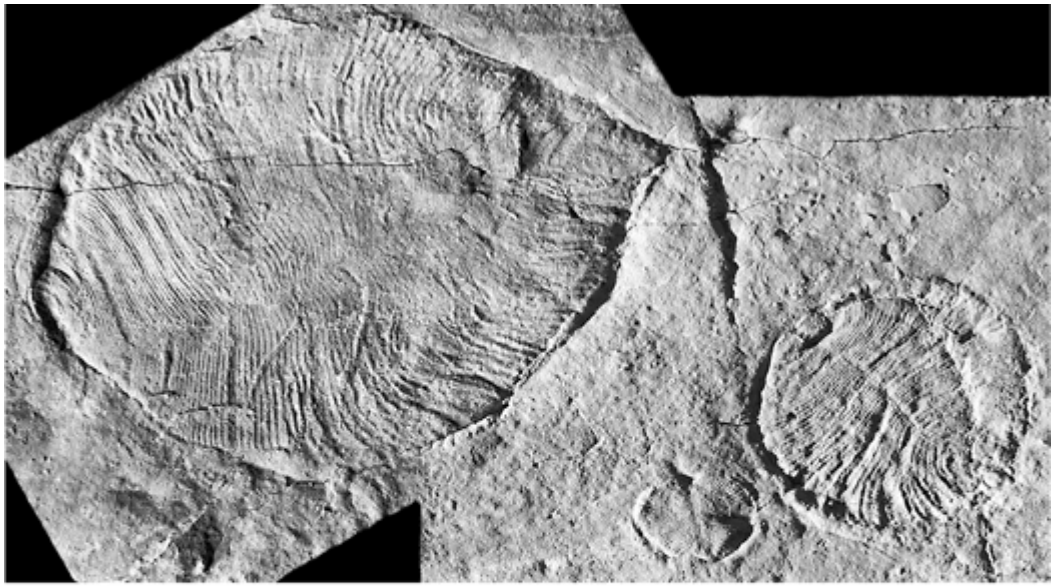


Рис. 10.6. «Семья» дикинсоний (*Dickinsonia minima*), диаметр наименьшего экземпляра 1 см; эдиакарский период (555–550 млн лет); зап. склон Среднего Урала, Свердловская обл. (Н. Бобков, А. Колесников, ИНГГ СО РАН)



Рис. 10.7. Следы перемещения билатероморфы эпибайон (*Epibaion waggoneris*), длина отпечатков до 10 см; эдиакарский период (555–550 млн лет); Зимний берег Белого моря, Архангельская обл. (А. Иванцов, ПИН РАН)

Наверное, и дикинсонии отправлялись в путь, ориентируясь на «свет в конце тоннеля». На брюшной стороне этих ископаемых существ иногда просматриваются желобки, внутри которых отпечатались тонкие волосовидные структуры, возможно реснички, которыми такой организм мог собирать пищу, прижимаясь к поверхности, покрытой бактериальными пленками. Размножаться дикинсонии, судя по беломорским окаменелостям, тоже могли весьма забавным (иначе не скажешь) способом: у особи, достигшей длины примерно 10 см, отрастал очень похожий на целый организм «хвостик» или даже два. Затем, видимо, юные отпрыски отсоединялись и начинали вести самостоятельную жизнь под боком у родителя (рис. 10.6). Ничего особенно странного в этом нет: так же делением размножаются некоторые плоские и кольчатые черви. Впрочем, более вероятно, что «хвосты» отрастали совсем по другой причине: например, вследствие нарушения развития организма из-за повреждений или наследственной болезни.

Несмотря на то что трибрахидиум и его родственники обладали отчетливой трех- или восьмилучевой симметрией, а билатероморфы — подобием двусторонней, они имели немало общего. Поверхность и тех и других покрывали тонкие ветвящиеся канальцы, а у некоторых билатероморф сегменты закручивались в спираль, почти как у трибрахидиума (рис. 10.3.7–8, 10.8). Это говорит о том, что все вендобионты, возможно, были родственниками и не имеют отношения ни к каким животным кембрийского периода. Да и правильной их симметрию называть неверно, поскольку правые и левые сегменты не были зеркальным отражением друг друга, как у настоящих двусторонне-симметричных животных, а располагались с небольшим — на полшага — смещением вдоль оси организма.

Если же мы сравним развитие настоящего двусторонне-симметричного животного, скажем трилобита, и такой билатероморфы, как парванкорина (*Parvancorina*), то увидим еще больше странностей. Личинка трилобита — это, по сути, нерасчлененный головной щит и туловищные сегменты. По мере взросления с каждой новой линькой у него появляются новые сегменты хвостового и туловищного отделов. Юная парванкорина, действительно, немного похожа на трехдольного трилобита (смущает только сплошной ободок по краю), затем она «линяет» и превращается… в самостоятельно живущий головной сегмент, если ее сравнивать все с тем же трилобитом. Может ли такое произойти с двусторонне-симметричным животным? Ну, если только это Чеширский Кот… Анализ распределения потоков воды вдоль виртуального тела парванкорины тоже показывает, что ее якоревидный гребень лучше всего улавливал бы пищевые частицы, если бы организм лежал на дне «задом наперед». Конечно, если мы опять же сравниваем парванкорину с трилобитоподобным существом. Значит, ни трилобита, ни какого-то другого двусторонне-симметричного животного из нее при всем желании получиться не могло. Да и вряд ли у нее такое желание было: жить приходилось «здесь и сейчас».

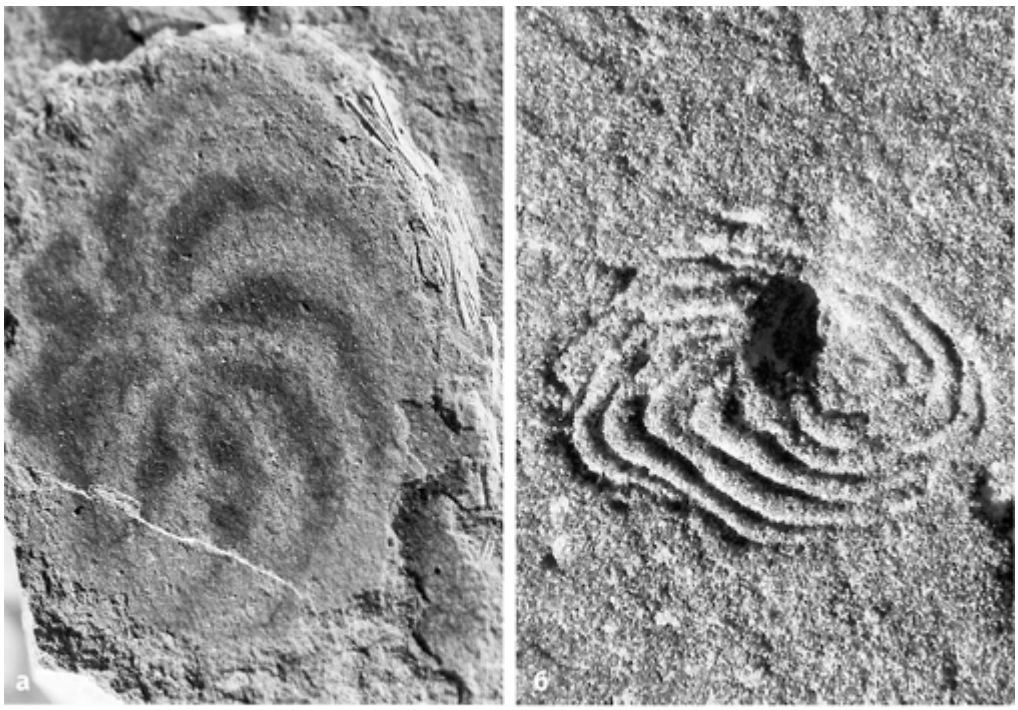


Рис. 10.8. Спирально-свернутая восьмилучевая эоандромеда (*Eoandromeda octobrachiata*), диаметр 2 см; эдиакарский период (560–550 млн лет): а) органическая пленка; Гуйчжоу, Китай; б) рельефный слепок; горы Флиндерс, Юж. Австралия (Маоянь Жу; НИГПАН; SAMP)

Еще одна удивительная особенность вендобионтов: одни и те же виды, причем далеко не самые маленькие, могли населять моря, в водах которых было хоть немного кислорода, и совершенно «затхлые» водоемы. (Современные методы изотопного и элементного анализа вмещающих отложений позволяют достаточно хорошо различать отложения, формировавшиеся в разных обстановках.) И это тоже важный признак, который заставляет сомневаться в их принадлежности к настоящим животным. Может быть, главная задача, которая стояла перед вендобионтами, заключалась не столько в поиске пищи (в конце концов, органической взвеси и вездесущих бактерий на их век хватало), сколько в необходимости хоть как-то отдышаться? Ведь чтобы собрать кислород там, где его почти нет, тоже нужны огромная складчатая поверхность при небольшом объеме и всевозможные сети тонких каналов, пронизывающих

тело. Впрочем, вплоть до силурийского периода, когда в морях уже плавали крупные ракоскорпионы, головоногие моллюски и рыбы, содержание этого газа в атмосфере оставалось низким (не более 10%).

Вендобионты — неважно, одна это группа или несколько, — не единственные представители эдиакарских многоклеточных организмов, которые клавиатура не поворачивается назвать животными. Палеопасцихниды и неноситесы, хотя и не столь обласканы популяризаторами эдиакарского «зверинца», тоже были распространены всесветно (рис. 10.9, 10.10). И те и другие изначально считались следами, но, в отличие от настоящих следов, они могли резко меняться в размерах и ветвиться, а ползающие черви по мере роста никогда не жиреют прямо на глазах и не делятся вдоль, чтобы расползтись в разные стороны. Эти же организмы могли бессмысленно менять направление и так густо покрывали всю доступную поверхность осадка, что она превращалась в узорчатый ковер, словно сотканный на забарахлившем ткацком станке (рис. 10.10а). Опять же, любые ползающие животные имеют мозги и осмысливают свое поведение, выбирая наиболее оптимальные способы выедания осадка: их следы — это тоже узор, но сотканный искусной мастерицей с помощью всего одной нити.

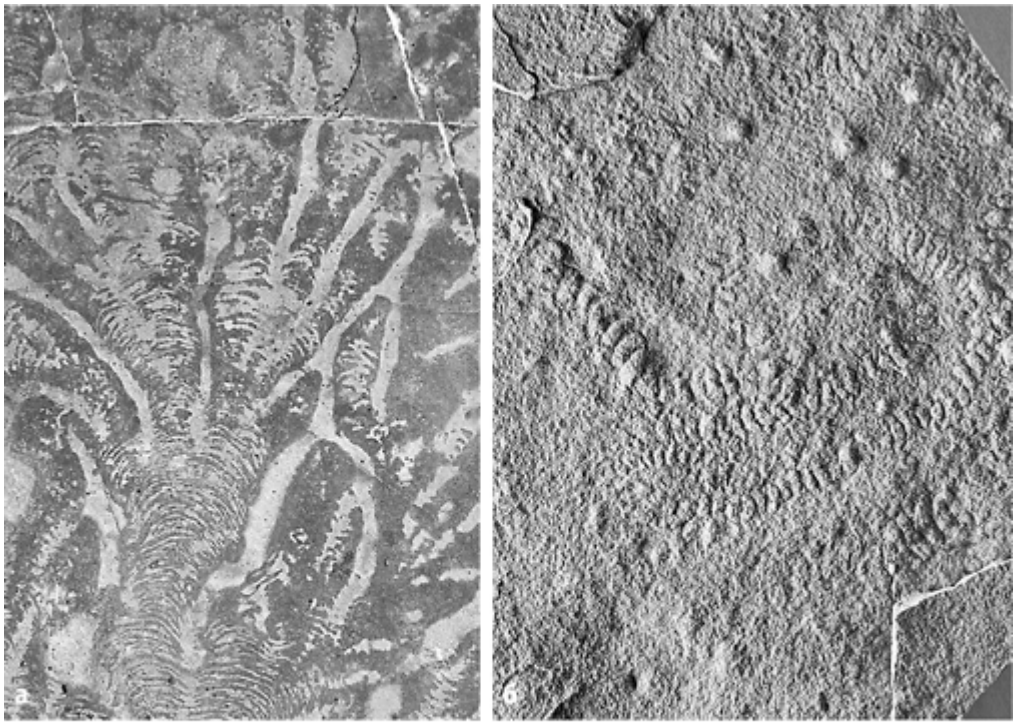


Рис. 10.9. Палеопасцихниды, эдиакарский период (550–540 млн лет): а) янцзырамулус (*Yangtziramulus*), ширина кадра 15 см; Хубэй, Китай (Шухай Сяо); б) палеопасцихнус (*Palaeopascichnus*), диаметр камер до 0,7 см; р. Юдома, Якутия (А. Иванцов, ПИН РАН)

Палеопасцихниды состояли из круглых или овальных камерок, с отчасти органическими, отчасти агглютинированными стенками (построенными из собранных частиц осадка). Если они кого-то и напоминают из современных организмов, то только ксенофиофор. Неноситес либо обходился недостроенными, половинчатыми камерками, либо то были совсем не камеры, а все-таки цепочки полулунных следов. Ведь следовые дорожки оставляют не только животные: могут перекатываться, например, крупные круглые фораминиферы, живущие в органических раковинках (кстати, близкие родственники ксенофиофор), и остаются борозды. Как и вендобионты, палепасцихниды и неноситес совершенно не желают вписываться в рамки ни одной из современных групп организмов. Они не только разрастались в виде бесконечных многокамерных скелетов, но и периодически

как бы перетекали с места на место тонкими разветвленными ручейками. Такие окаменелости, названные янцзырамулус (*Yangtziramulus*), найдены в лагерштетте Шибантань ущелья Янцзы в Китае (рис. 10.9а). Иногда непрерывный «след» из полулунных камерок вдруг превращался в цепочку отдельно лежащих полых горошин — городискию (рис. 8.8). С чем можно сравнить сей «ряд волшебных изменений милого лица»? Напрашивается лишь один вариант…

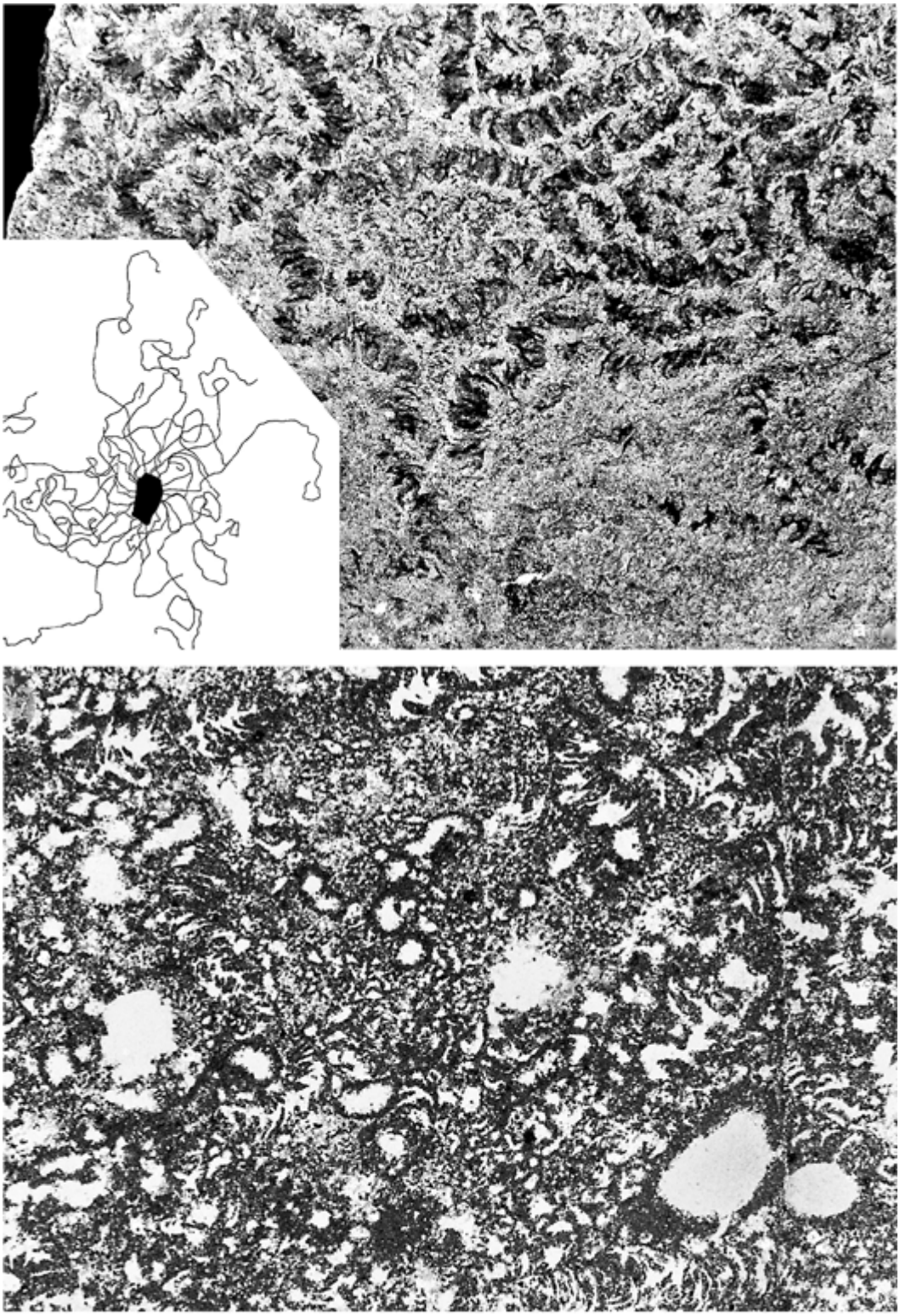


Рис. 10.10. Неноситесы (*Nenoxites*); эдиакарский период (550–540 млн лет): а) на поверхности осадка, ширина ленты 0,01 см; р. Юдома, Якутия; на врезке след слизевика диктиостелиума; б) в продольном срезе, ширина 0,01 см; Хунань, Китай (Цуй Люо, НИГПАН)

Вскоре после открытия амебозоев (1868) известный естествоиспытатель Эрнст Геккель из Йенского университета посчитал их не растениями и не животными, а примитивными формами, еще не избравшими свой дальнейший путь развития: то ли перестать двигаться и окончательно превратиться в гриб, то ли, наоборот, прекратить спороношение… Ныне зоологи именуют наиболее интересную группу амебозоев диктиостелиями (Dictyostelia), или общественными амебами. По-русски они называются слизевиками из-за выделяемой ими слизи, по которой они и скользят, отправляясь в путь.

В особых условиях, создаваемых диктиостелиуму дисковидному (*Dictyostelium discoideum*) учеными с помощью сенного отвара, куда для вкуса добавлена сенная палочка, цикл его развития занимает три-четыре дня. Поэтому он стал излюбленным объектом для исследований общих проблем индивидуального развития, специализации клеток, становления межклеточной сигнальной системы и много чего еще.

Итак, из спор выходят свободноживущие амебы, они питаются с помощью ложноножек, поглощая бактерий и даже себе подобных, и делятся. Если же пищи недостает, они начинают «общаться» с помощью сигналов, выделяя и распознавая молекулы циклического аденозинмонофосфата (цАМФ). Это важно, поскольку и опистоконты («грибоживотные») используют это вещество. Каждая клетка улавливает сигнал благодаря чувствительным компонентам, работающим, словно нейроны зрительной коры у животных. Химический сигнал распространяется от отдельных клеток в виде спиральной трехмерной волны, и амебы устремляются в сторону его источника, струясь спиральными ручейками. В месте их схождения появляется полусфера с хорошо выраженной верхушкой, порой состоящая из 100 000 амеб, не утративших клеточные мембраны, и окруженная единой слизистой оболочкой

из клетчатки и белка. Это стадия называется псевдоплазмодий. Всеми последующими преобразованиями псевдоплазмодия, выделяя цАМФ, управляют верхушечные клетки, называемые лидерами. От прочих клеток они отличаются только своим расположением в псевдоплазмодии и легко заменяются другими: так хорошо отлаженная периодическая смена власти позволяет общественным амебам пережить любые невзгоды.

Как только верхушка сформировалась, псевдоплазмодий начинает вытягиваться вверх в виде трубочки. Далее слизевик выбирает один из двух путей развития: либо окончательно превратиться в плодовое тело, по сути — гриб, либо лечь и стать маленьким, до 2 мм длиной, «слизнем». В последнем случае он отправляется в путешествие, пока не доползет до нового участка, изобилующего пищей — растительной гнилью или навозом. Идут амебы как бы каждая сама по себе, вытягивая ложноножки в направлении движения и подтягивая заднюю часть, но все вместе. Если становится слишком сухо, «слизень» вновь собирается в полусферу и прорастает «грибом».

Когда «слизень» ползет, клетки-лидеры занимают его передний кончик. Время от времени он останавливается и приподнимает этот кончик, чтобы, воспринимая световые или химические сигналы, понять, где находится. Потому его след приобретает рисунок в виде узких складок, обращенных выпуклой стороной в сторону движения. Общая картина перемещений довольно хаотична: слизевики петляют и то и дело поворачивают в разные стороны (рис. 10.10а). Странные маневры происходят как раз из-за того, что каждая клетка «шагает» сама по себе. Нередко ускорившиеся клетки сталкивают лидера вбок, а потом, неукоснительно внимая его сигналам, меняют направление движения.

Интересно, что анализ молекулярно-генетических данных указывает на место слизевиков рядом с «грибоживотной» ветвью органического мира. Более того, у диктиостелиума биохимики

выявили разные молекулы (в том числе сигнальные), прежде считавшиеся присущими только многоклеточным животным. Эти молекулы (в основном белки) вызывают слипание и специализацию клеток (разделение их по функциям на пять разных типов, что является предвестником образования тканей); отвечают за дифференциацию клеток и формирование передне-задней оси организма; играют ведущую роль в склеивании и поляризации покровных клеток. В последнем случае — это белки, родственные α- и β-катенинам, которые характерны для настоящих животных. Причем синтез таких молекул усиливается именно во время формирования плодовых тел, в результате чего у диктиостелиума образуется подобие однослойной покровной ткани.

Есть у слизевиков еще одна удивительная способность: они разводят «огороды», конечно микроскопические, ведь выращиваются там бактерии. Клетки диктиостелиума сохраняют споры съедобных бактерий, пока слизевик пребывает на стадии многоклеточного плодового тела, и высеивают их на подвижной стадии. Так этому виду удается выжить, оказавшись в условиях, где не хватает «диких» бактерий.

Вот только, к сожалению, общественные амебы, даже собравшись вместе, гораздо (в десять раз) мельче некокситеса и любых других ископаемых, с которыми их пытались сравнивать, и живут исключительно на суше.

Впрочем, мечтать не вредно, думать — тем более. И копать глубже. Под вендобионтов. В прямом смысле: самые древние многоклеточные «возможноживотные» старше вендобионтов, палеопасцихнид и некокситеса, и, соответственно, их находят в нижележащих слоях — в фосфорите Венъян возрастом 610–580 млн лет. Этот мощный, с десяток метров, пласт, относящийся к формации Доушаньтуо, залегает в горах китайской провинции Гуйчжоу. Фосфориты того же возраста с мириадами микроокаменелостей встречаются и в других провинциях

Южного и Северного Китая, которые в эдиакарском периоде были разными континентами, и на бывших микроконтинентах Монголии.

Замещенные фосфатом кальция тельца этих многоклеточных представляют собой микросферы (обычно 0,3–1,1 мм в поперечнике), состоящие из еще более мелких сфер. С помощью фазово-контрастной синхротронной микротомографии в рентгеновском спектре излучения, позволяющей заглянуть внутрь таких крох, не разрушая их, удалось увидеть, что неправильно-эллипсоидные 32-клеточные формы напоминают ранние эмбрионы животных. У них отмечаются следы дробления на более мелкие клетки — микромеры, сосредоточенные у одного полюса, и крупные макромеры, расположенные на противоположном (рис. 10.11а, б). В эмбрионах двусторонне-симметричных животных такое преобразование предшествует закладке кишечника, тогда как микромеры дают начало покровным клеткам. Встречаются и другие формы: у них на одном полюсе сосредоточены микромеры, образующие почти плоскую «кепочку», а на противоположном — пара гораздо более крупных макромеров. У некоторых венъянских микрофоссиллий сохранились клеточные ядра (150 мкм в диаметре) и даже ядрышки в них (70 мкм). (В отличие от комочков цитоплазмы, которые часто присутствуют в акритархах, ядра имеют постоянный размер и представляют собой не сгустки, а полости в окаменевшей цитоплазме; от ядрышек осталась лишь фосфатизированная мембрана, «прикипевшая» к поверхности ядра.) Примечательно, что по ходу «деления» материнской клетки ядра тоже «делятся» и «расходятся» по своим местам в дочерних клетках на равноудаленном расстоянии. Глаголы, описывающие процесс, приходится брать в кавычки, поскольку самого акта деления мы, конечно, не видим. Однако можно выложить микрофоссилии, каждая из которых представляет мгновенный трехмерный снимок одной из стадий, в ряд и получить всю

последовательность. (Этот метод покадрового распределения материала прозвали в палеонтологии «кинематографическим» еще задолго до того, как появились компьютерные программы, позволяющие превратить выборку ископаемых в фильм 3D-формата.)

Подобные эмбрионы в результате дробления обычно образуются у современных животных, раннее развитие которых проходит через стадию богатого желтком яйца. Желток сосредоточен в основном в макромерах, а микромеры делятся быстрее, как бы растекаясь тонким слоем по их поверхности и образуя подобие диска — «кепочки». Некоторые из венъянских «эмбрионов» продвинулись по пути перехода в многоклеточные животные еще дальше. Сначала они растут за счет деления клеток и увеличения клеточной массы. На определенном этапе вектор развития меняется и новые преобразования происходят путем усложнения структуры эмбриона. Клетки внутри сферы начинают слипаться между собой: наползая друг на друга, они образуют пупырь, который вытягивается все дальше и дальше к центру сферы, пока не соприкоснется с тяжом, растущим навстречу (рис. 10.11в). (Так муравьи наводят мосты через небольшие водные преграды, и точно так же ведут себя клетки многоклеточных животных.) В итоге клетки внутри эмбриона сосредоточиваются на его полюсах, а пространство между ними заполняют более мелкие жировые тельца (липосомы), которые с трудом можно увидеть даже с помощью навороченной техники.

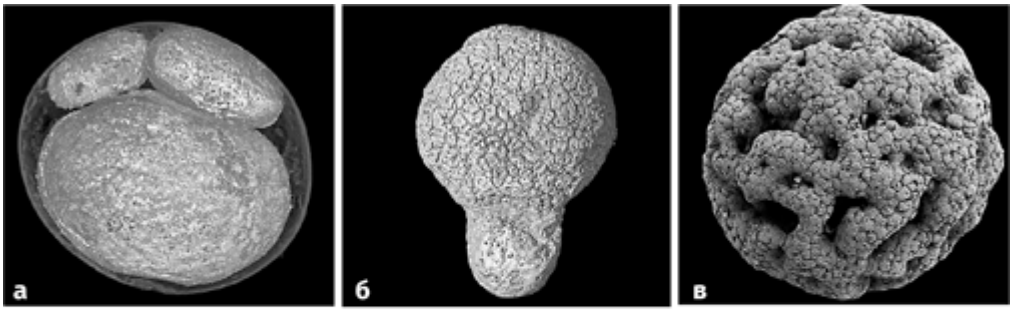


Рис. 10.11. Венъянские «эмбрионы» с признаками гаструляции и дробления, диаметр телец до 400 мкм; формация Доушаньтуо, эдиакарский период (610–580 млн лет); Гуйчжоу, Китай (Инь Цзончжунь, НИГПАН): а) циста с хорошо выраженными микро- и макромерами; б) эмбрион на ранней «стадии дробления»; в) перераспределение клеточной массы в цисте

Для объяснения всех прочих, пусть и весьма сложных, конструкций из шариков можно придумать какие-то иные варианты, кроме метазойного (многоклеточные организмы независимо появились практически во всех основных подразделениях эукариот, поименованных выше: ризарии, страменополы, альвеоляты, гаптисты, архепластиды). Но вот последняя стадия развития венъянских эмбрионов, образование которой требует очень слаженных действий отдельных клеток, — это уже свидетельство завершения первого этапа создания многоклеточного животного… Или животного, которое развивается как многоклеточный организм, хотя большую часть жизни проводит в виде одной-единственной клетки. Да, современная наука — это парад парадоксов.

В последние годы ученые открывают все больше удивительных черт у некоторых одноклеточных и колониальных заднежгутиковых: воротничковых жгутиконосцев, которых мы уже немного обсудили, ихтиоспорей (Ichthyosporea; от *греч.* ιχθυσ — рыба и σπορα — посев) и филастерей (Filasterea; от *лат.* filum — нить и *греч.* αστηρ — звезда). (Раньше многие из них, например ихтиоспореи, считались грибами, упростившимися из-за паразитирования, как правило, на рыбах.) Внешне все они достаточно разные. Воротничковые жгутиконосцы — это

жгутиковые клетки, которые в течение жизни образуют плавающие цепочечные, розетковидные или сферические колонии; имеют подвижную и сидячую одиночные стадии (последняя сидит в органической чашечке). Филастереи похожи на амеб с тонкими длинными ложноножками, иногда они собираются в единую колонию, выделяющую внеклеточный матрикс (рис. 10.12а). Ихтиоспореи обладают сложным жизненным циклом, включающим амебоидную форму, которая многократно делится и образует многоядерную массу с единой оболочкой (рис. 10.12б, в). И далеко не все они паразиты: среди филастерий известны настоящие хищники, которые охотятся на добычу той же, что и они, размерности.

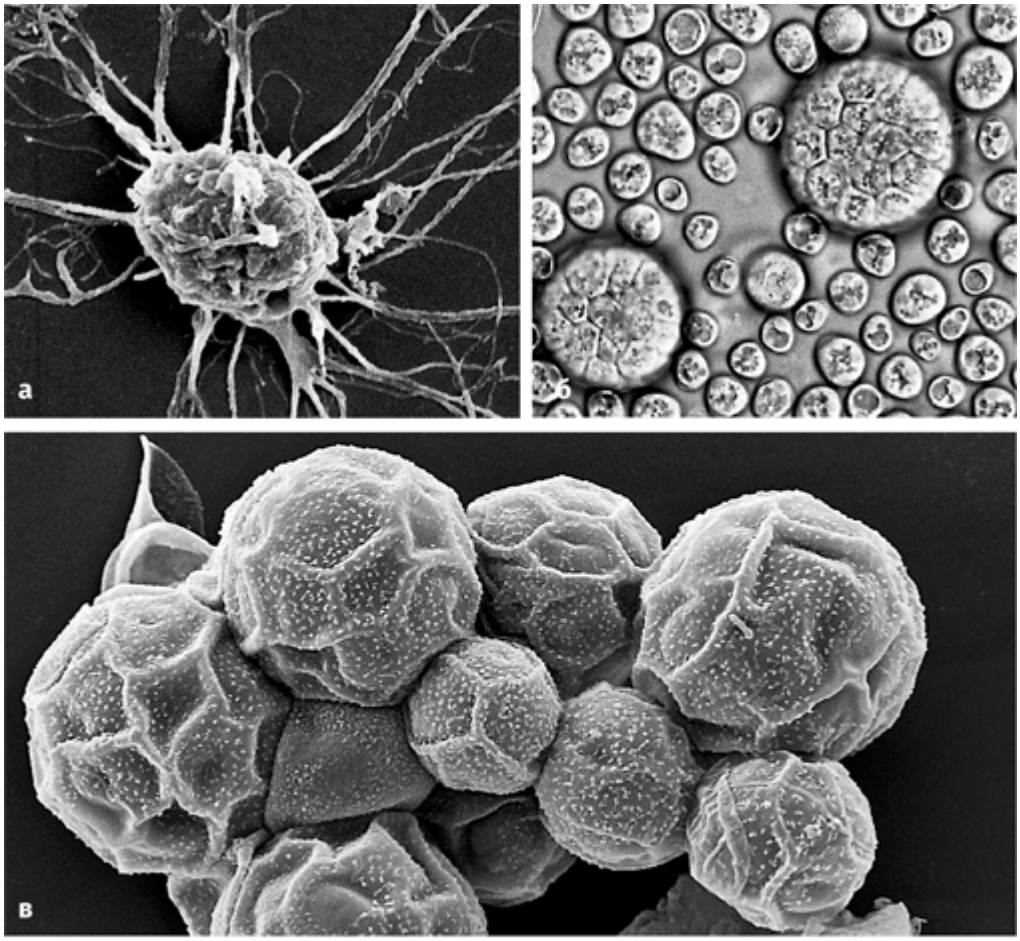


Рис. 10.12. Современные одноклеточные «животные» — голозои, диаметр отдельных клеток до 10 мкм: а) филастерия капсаспора (*Capsaspora owczarzaki*) с тонкими ложноножками (филоподиями); б, в) колонии ихтиоспореи сфероформы (*Sphaeroforma arctica*) (I. Ruiz-Trillo)

У этих существ, которых вместе с многоклеточными животными объединяют в группу голозоев (Holozoa; от *греч.* ολος — целый, совершенный и ζωον — животное), на определенных стадиях развития тоже возникает некое подобие эмбриона, состоящего из нескольких клеток. Именно у одноклеточных голозоев обнаружены белки, которые у многоклеточных животных играют важнейшую роль в развитии зародыша, формировании тканей из отдельных клеток, а также в запуске апоптоза (программируемой смерти клеток). Такие белки особенно активно вырабатываются при образовании колоний, для чего требуется синхронизация процессов в отдельных

клетках. Надо ли говорить, что синтез подобных белков приводит у ихтиоспорей к формированию вокруг колонии клеточного слоя, очень похожего на покровную ткань, образующуюся при развитии зародышей у животных? Причем все клетки расположены одним и тем же концом наружу. Это явление, называемое поляризацией, свойственно настоящим тканям. Поскольку у всех нас около миллиарда лет назад были общие предки, изучение этих простейших помогает понять, как и зачем совершенствовался генетический комплекс, превращающий нас в многоклеточных.

Действительно, у воротничковых жгутиконосцев, ихтиоспорей, филастерей, даже у хитридиевых грибов и апусомонад (Apusomonada; от *греч.* α-πυστοσ — неизвестный и μοναζ — единица) есть комплекс ключевых генов многоклеточных животных. Это гены, которые вырабатывают белки, стимулирующие и подавляющие транскрипцию (считывание информации с ДНК), вызывающие слипание и поляризацию клеток в тканях и образование внеклеточного матрикса (катенины, ламинины, кадгерины и интегрины), обеспечивающие систему межклеточных сигналов (тирокиназы), а также служащие сигнальными молекулами (нейропептидами). Причем у грибов и воротничковых жгутиконосцев часть этого генного комплекса (от 30 до 50%) могла быть вторично утрачена. (Кое-что потеряно даже гребневиками — довольно сложными многоклеточными животными.) За исключением апусомонад и хитридиевых, все эти организмы являются одноклеточными опистоконтами, способными образовывать колонии. Молекулярные биологи помещают их в основание древа многоклеточных животных, а хитридиевые грибы — древа остальных грибов. Апусомонады, возможно, представляют собой потомков исходной для всех заднежгутиковых группы и занимают промежуточное положение между опистоконтами и амебозоями, у которых кое-что из генного комплекса многоклеточных

животных уже есть (рис. 10.13). Получается, что генетический аппарат животных совершенствовался независимо от них и, вероятно, задолго до их возникновения и важнейшие белки, необходимые для сборки самых сложно устроенных организмов, включая человека, тоже появились у древних одноклеточных существ.

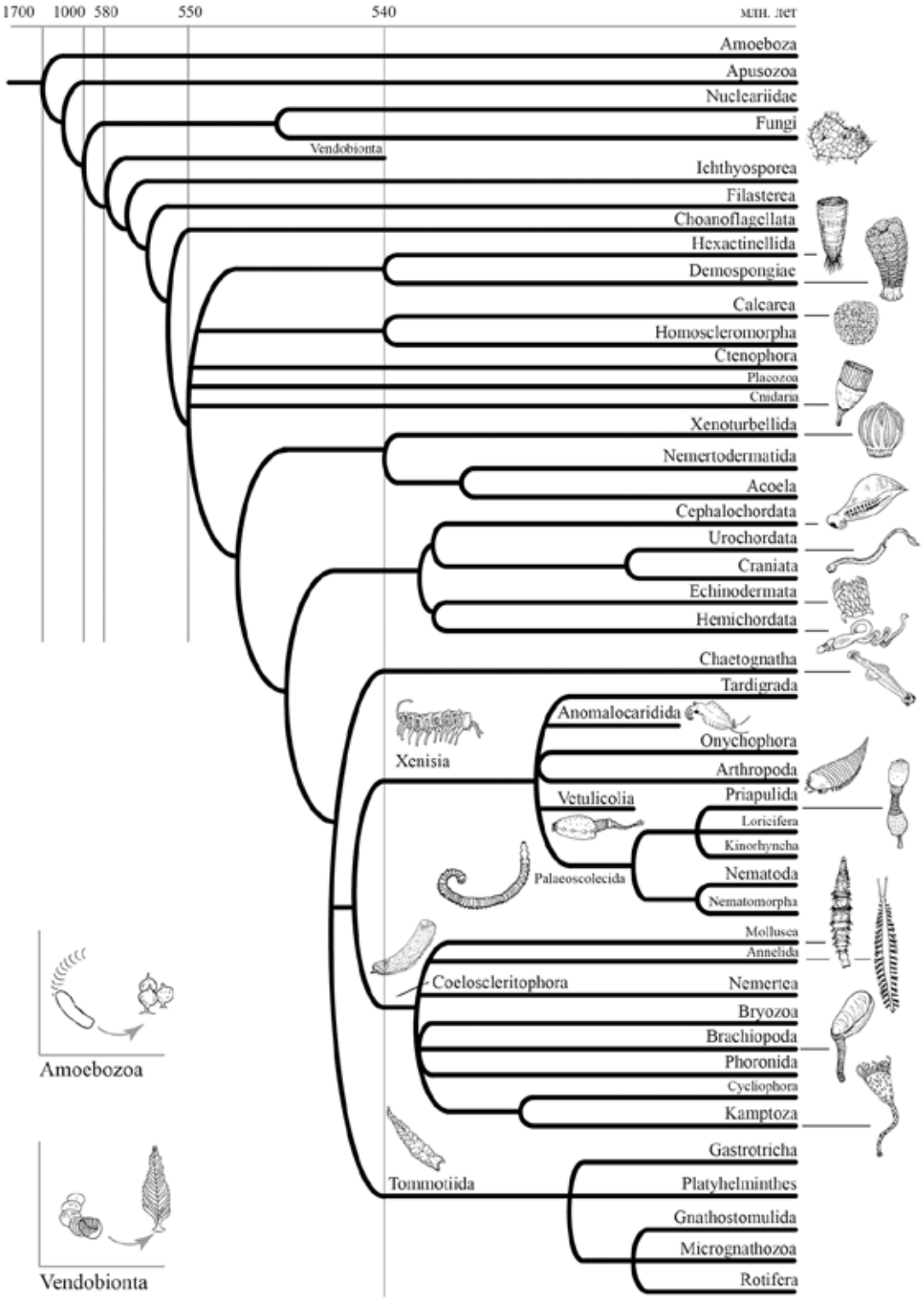


Рис. 10.13. Родословная многоклеточных животных и их ближайших родственников по заднежгутиковой линии

Так что к началу эдиакарского периода все необходимое для существования многоклеточных животных на молекулярном уровне, вероятно, уже существовало. Получить из условного слизевика — подвижного скопления амеб, действующего по единой программе, — настоящий многоклеточный организм можно. Для этого требуется, чтобы ряд генетических механизмов, включающихся на стадии образования плодового тела, — специализация клеток для выполнения различных функций, образование покровной ткани и созревание половых клеток, — заработали бы на питающейся подвижной стадии. Такое совмещение двух жизненных форм положило бы начало сборке в единое целое генома многоклеточного животного при сохранении генетических регуляторов, имеющихся в клетках разного типа. У одноклеточных голозоев и диктиостелий эти регуляторы действуют как раз во время образования колоний. С этого и начинается каскад генных преобразований, ведущий к развитию многоклеточности. И тогда если животные — это возможные потомки организма, напоминающего мигрирующего слизевика, то грибы — его плодовой стадии.

Идея красивая, но вряд ли верная. У голозоев многоклеточный организм получается из одноклеточного тремя способами. У ихтиоспорей многоядерная клетка распадается на отдельные элементы, некоторое время сосуществующие друг с другом (рис. 10.12б, в). Колонии филастерей, так же как амебозоев, собираются из отдельных одинаковых клеток, которые распределяют между собой функции в большей степени во времени, чем в пространстве (в пределах одного организма). Наконец, у животных многоклеточность развивается за счет деления материнской клетки и последующей специализации ее бесконечных отпрысков. Этот тип развития, который мы наблюдаем и у ископаемых форм — венъянских эмбрионов, — вероятно, с тех пор и стал единственным присущим метазоям.

Если многоклеточность независимо и многократно развивалась у самых разных организмов, в том числе всевозможных опистоконтов (грибы, определенные стадии развития одноклеточных голозоев, воротничковые жгутиконосцы, наконец, животные), можно ли утверждать, что все или некоторые вендобиотны — животные? Вряд ли. В большинстве они исчезли около 550 млн лет назад, почти за 10 млн лет до начала кембрийского взрыва, что исключает их прямое участие в появлении многоклеточных животных. Пусть, например, кимберелла и похожа на моллюска — есть и подобие мускулистой ноги, и зубной аппарат, чтобы соскребать пищу, — это все-таки далеко не моллюск. Судя по следам, двигалась она задом наперед, волоча за собой хобот и соскребая им пищу. А моллюски, когда пасутся, ползут вперед головой, как рубанком работая несколькими рядами зубов (радулой), сидящих во рту снизу. Хобот есть у хищных форм, но и они выворачивают его вперед, к тому же не оставляя никаких следов зубов, кроме как на жертве. Да и пропала кимберелла из ископаемой летописи слишком рано. До начала кембрийского периода дотянули лишь петалонамы — существа, наименее похожие на настоящих животных.

Важнее другое: многоклеточность дает целый ряд преимуществ. Первое из них — дальность передвижения. Так, подвижная многоклеточная стадия слизевика способна преодолевать «полосу препятствий» (например, сухие участки) и даже перемещаться по открытому пространству, на что не решаются одиночные амебы. Более того, двигается клеточный агрегат быстрее, чем любая одиночная клетка, и может проходить бóльшие расстояния. В отличие от отдельных амеб, многоклеточный слизевик способен выбираться из лабиринтов, куда его загоняют любопытные ученые, т.е. решать задачи, непосильные для одноклеточных (а может, и для ученых — кто ж проверял?).

Второе преимущество — многоклеточность препятствовала развитию паразитизма: можно пожертвовать внешним слоем клеток, но не допустить паразитов к тем, что остаются внутри «тела», в первую очередь — к половым. А внешняя защита укрепляется слоем слизи, как поступают, например, некоторые многоклеточные зеленые водоросли, или оболочкой поплотнее. Крепкие оболочки мы до сих пор видим у 600-миллионолетних венъянских «матрешек», как прозвали такие многослойные «эмбрионы» палеонтологи (рис. 10.11а). Во внешних слоях иногда встречаются фосфатизированные тельца, размером и формой похожие на «вредных» микробов.

Третий «козырь» — возможность избежать гибели в «зубах и когтях» хищника. Даже если от многоклеточного существа откусили добрую половину, ее можно восстановить за счет регенерации клеток той же ткани, а в случае крайней необходимости — и стволовых. Не случайно природные «эксперименты» с венъянскими эмбрионами, вендобионтами и палеопасцихнидами следуют по времени за появлением прожорливых одноклеточных хищников — инфузорий и лобозных амеб в тониевом и криогеновом периоде (1000–740 млн лет назад). Как какой-нибудь тираннозавр оставляет следы зубов (а иногда и сломанные зубы) на костях неосторожной завроподы, так и амебы-вампиреллы (буквально — «вампирчики») оставляют отверстия в оболочках зазевавшихся акритархов и на раковинках таких же амеб, но меньшего размера. (Расправляться с самыми беззащитными — один из законов природы, который за 200 000 лет так и не смог преодолеть человек, считающий себя разумным.) Когда «вампирчик» собирается высосать добычу, на поверхности ее псевдоподий образуются участки правильной круглой формы, где выделяются ферменты, растворяющие оболочку жертвы. Поскольку давление внутри клетки выше, чем в окружающей среде, часть ее содержимого выстреливает амебе в «рот» (заранее подготовленную пищеварительную вакуоль), как

фонтан крови из перекушенной артерии. И так как псевдоподий несколько, жертва превращается в решето. У завроподы, лишившейся части своего окорока, еще есть шанс вырваться и зализать раны. Для одноклеточного организма перезагрузки не будет. Пустая оболочка, где уже не пульсирует цитоплазма, медленно опускается на дно…

Еще раз подчеркну — дырки правильные, достаточно крупного и одинакового размера (0,1–3,4 мкм в диаметре) и в нужном количестве, чтобы считать, что их проделал одноклеточный хищник. При истирании пустых оболочек совершенно круглых отверстий не получится, при проедании бактериями или грибами прободения на порядок мельче (рис. 8.11). Развитие многоклеточного тела, превращает глобальную проблему в пустяк. Ну что такое для нас укус комара — всю кровь ведь не выпьет (малярийный плазмодий выносим в скобки)? Да, есть определенные потери: клетки должны обновляться, для чего нужен апоптоз и другие формы программируемой гибели — эти процессы смогли запустить еще одноклеточные голозои на многоклеточной стадии. (Профессор МГУ им. М. В. Ломоносова Борис Давыдович Животовский приводит несколько замечательных примеров того, что с нами было бы без самоубийства клеток: кишечник вытянулся бы почти на 40 км, а костный мозг достигал бы массы 3000 кг!) Увы, с появлением апоптоза смертным становится и весь организм. Одноклеточное существо, размножающееся бесполым делением, потенциально бессмертно. Вот только от несчастных случаев никто не застрахован.

Вернемся к хищникам и многоклеточности. Несколько опытов, проведенных биологами и экологами в последние годы, показали, что эти явления и вправду тесно взаимосвязаны. Например, стаю прожорливых ресничных инфузорий туфелек (*Paramecium tetraurelia*) запускали в сосуды с одноклеточными зелеными водорослями — хламидомонадами (*Chlamydomonas*

reinhardtii). Выяснилось, что примерно через 50 недель, за которые сменяется 750 поколений водорослей, некоторые популяции находят выход из положения. Они создают многоклеточные скопления, в ряде случаев весьма правильные — ровно из восьми клеток, которым закономерно предшествует четырехклеточная стадия, что подразумевает строгий генетический контроль за процессом. Такие хламидомонады внешне становятся похожи на многоклеточные зеленые водоросли пандорины (*Pandorina*). В контрольных группах, где спокойно жить никто не мешает, ничего нового и не происходит. Стабильность — первый признак стагнации.

Наконец, многоклеточность позволяет распределить различные функции среди клеток и запрятать наиболее важные из них, например половые, поглубже, под слоями менее ценных элементов. Это нужно не только для защиты от хищников и паразитов. В условиях слабого озонового щита, который в эдиакарском и предшествующих периодах еще не мог надежно экранировать наиболее опасное коротковолновое ультрафиолетовое излучение, такая предосторожность позволяла многоклеточным животным обосноваться на мелководье — там, где много света и пищи.

Важно и то, что многоклеточные намного быстрее, чем одноклеточные, заполняют пространство. В эдиакарских слоях прикрепительные диски фрондоморф сидят по 30–150 и даже до 3000 экземпляров на 1 м^2. Не менее плотные поселения образуют палеопасцихниды и неноситес, многие другие многоклеточные той поры. Это тоже важнейшая стратегия выживания, доступная в том числе и настоящим животным, о которых речь пойдет дальше (рис. 10.13).

Глава 11

В царстве тысячи атоллов. Котловина Больших Озер, Монголия

Название этой главы я позаимствовал у Иренеуса Эйбль-Эйбесфельдта, увлеченного исследователя повадок морских животных и заядлого аквалангиста (и в том и в другом в середине прошлого века он был одним из первопроходцев). Где же еще изучать сложные отношения в подводном мире, как не на атоллах, пестрящих всеми красками и радующих своим разнообразием? Ведь в одном месте здесь собраны такие разные сообщества, как собственно риф, внутренняя лагуна и внешний склон этой удивительной постройки, уходящий в глубины океана. Обычно атолловый риф имеет замкнутую или полузамкнутую форму. Причину появления необычной постройки объяснил еще Чарльз Дарвин: вулканический остров погружается в море, а окружающие его рифостроящие кораллы и водоросли пытаются удержаться поближе к поверхности — в пределах фотической зоны, чтобы не лишиться важнейшего для их существования источника энергии — солнечного света. Да и для образования крепкого известкового скелета желательно, чтобы вода была потеплее: химические реакции идут быстрее при повышенной температуре.

От хребта Хасагт-Хайрхан, что на юго-западе Монголии, мы берем курс на запад — в Котловину Больших Озер, в царство тысячи раннекембрийских атоллов. Дорога почти прямой линией

бежит в сторону Ховда — древнего города, где много веков сосуществуют несколько монгольских народов, казахи, уйгуры. Слева — на юге — высятся пики Монгольского Алтая, справа — на севере — нависают хребты Бумбат- и Жаргалант-Хайрхан. В Ховде мы не задерживаемся, хотя наша китайская диаспора жаждет провести ночь в гостинице. Да, Wi-Fi там имеется (точнее, обещают, что вот-вот будет), но воды нет, даже холодной. Почему нет? Потому что на днях ввели в строй новую гидроэлектростанцию… По опыту нам ясно, что не будет не только Wi-Fi, но и света. В общем, жить в городе в темноте и с удобствами во дворе — не лучшая перспектива. Побеждает план монголо-русской диаспоры. Мы быстро закупаем много баранины и воды, хотя и едем на самые большие в Монголии озера. А вот знаменитых ховдинских арбузов отведать не удается. Арбуз есть всего один — огромный, но бронзовый. Он лежит недалеко от здания театра пирожно-розового цвета (памятник советской эпохи) …

Наш караван несется вдоль западного берега озера Хар-Ус, обширного, но солоноватоводного и со всех сторон окруженного трясиной с тучами комаров, которые, стоит машине на пару минут замереть на месте, тут же застят горизонт. Ночуем мы уже в горах Сээр, к северу от озера. Из двух долинок — той, откуда открывается вид на водную гладь, и той, откуда, кроме гор, ничего не видно, выбираем последнюю. Во-первых, от комаров и прочего гнуса подальше, а во-вторых, на тонкой вулканической щебенке жить помягче, чем на остроугольных обломках известняков. И есть еще один положительный момент, о котором я, правда, никого не предупреждаю: утром почти черная котловинка быстро раскалится и загонять на более прохладные белые горки никого не придется — сами побегут.

За ужином мы с Чимэдом, в своем распахнутом дэли напоминающем Будду, объясняем новые правила общежития: строгий режим экономии воды в ближайшую неделю — только на

питье и на готовку. «Посуду каждый моет сам влажными салфетками», — говорит Чимэд. «Палочки тщательно облизываем, поскольку следующий раз они могут достаться кому-то другому», — добавляю я. (В экспедиции мы все быстро переключились на этой древнейший и незатейливый прибор для еды.)

Утром, стоя на белой горе, я объясняю, что нам с этой горой требуется сделать. «Во-первых, не нужно уносить всю гору и выколачивать из нее все живое (бывшее когда-то таковым), иначе застрянем здесь на месяцы; выбираем только самое интересное», — объясняю я, тыча в узоры на поверхности известняка. Эти узоры — фигурные и изящные скелеты археоциат — древних губок, которые жили в известковых, похожих на кубки, домиках, обычно 1–3 см высотой, но на таких рифах, как горы Сээр, достигающих и полуметра (рис. 11.1а, б). Именно они и создали белые пики гор — атоллы, которые венчают раннекембрийские вулканические острова.



Рис. 11.1. Хр. Сээр, Котловина Больших Озер и р. Идэр, Монголия; раннекембрийская эпоха (520–510 млн лет): а) археоциатовые рифы среди вулканических отложений; б) археоциаты, построившие риф; в) ветвистые колонии археоциат камброциателлус (*Cambrocyathellus*), сохранившиеся в прижизненном положении и «выжженные» вулканическими растворами, а затем заполненные минеральными отложениями; г) петроглифы

Археоциатовые скелетики, еще при жизни сросшиеся между собой и «вмороженные» в породу извилистыми слойками морского цемента, остались на миллионы лет стоять на своем привычном месте. Сколько же их здесь? Можно посчитать: объем цилиндра с усредненными размерами (5 см высотой, 1 см в диаметре) мы знаем, к нему нужно присовокупить объем вмещающей породы (того самого цемента и обломков раковин и панцирей других существ, накопившихся в полостях рифа, — т.е. тот же цилиндр, но примерно в пять раз увеличенный). Остается только разделить объем горы, точнее, того условного цилиндра, которым она когда-то была (поперечник ее подножия, различимого на Google Maps, — около километра, высота, замеренная с помощью GPS, — 300 м), на то, что получилось.

Значит, в создании горы поучаствовало порядка 60 млрд археоциат. Цифра эта сильно заниженная, ведь многие скелеты стерлись в порошок морскими течениями, другие просто растворились, не успев покрыться защитными слоями осадка. И это только одна гора. А их тут — на западе Монголии — целые хребты.

Во время сильных штормов риф частично разрушался, и выломанные кубки археоциат относило на несколько километров. Округлые твердые обломки становились хорошей площадкой для поселения бактерий. В турбулентной среде, где все вращается и перекатывается, бактерии нарастали на твердые скелеты, выделяя концентрические слои карбоната кальция и превращая их в крупные известковые шарики — ооиды (до 3–5 см в диаметре). Скопления ооидов теперь стали горой Цахир на восточном берегу озера Хар-Ус. Это место даже не обозначено на геологической карте, но маленькое белое пятнышко известняков прекрасно видно на Google Maps.

Сколько времени археоциатам понадобилось, чтобы получились горы Сээр, мы скоро узнаем, ведь риф начал расти на вулканическом острове и погиб, когда его накрыл очередной мощный слой горячего пепла. Осталось лишь определить возраст вулканических пород, лежащих в основании горы и на ее вершине, поскольку именно эти породы в большом числе содержат кристаллики циркона, пригодные для радиоизотопного анализа.

Из этого следует вторая задача: искать слои лавы и пепла, которые отложились во время роста атолла. В отличие от Завханского микроконтинента, неспешно дрейфовавшего по Палеоазиатскому океану из Китая в Сибирь, островные дуги, подобные горам Сээр, хребту Хан-Хухийн и горам вдоль реки Идэр (туда, на север, мы двинемся дальше), вели весьма бурный образ жизни с постоянными вулканическими извержениями, раскалывающими и перемалывающими уже давно погибший

атолл. Когда же в девонском периоде монгольские микроконтиненты начали перестыковываться с Сибирью, возникли новые очаги вулканизма (та щебенка, на которой стоит лагерь, — девонская, а не кембрийская).

Пепел лежит яркими голубоватыми слоями среди белых известняков, и поскольку он был раскален, то просто выжег археоциат, как пепел Везувия людей и домашних животных в Помпеях. Остались полости, которые по прошествии времени, когда атолл вновь погрузился в пучину, заполнились красивыми зелеными минералами (рис. 11.1в). (В Помпеях роль геологических процессов на себя отчасти взяли археологи, которые заливают пустоты гипсом и получают слепки античных горожан.) Лавовый язык тоже оставил достаточно следов: наползая на риф, он частично сжигал породу, частично захватывал обломки, самые крупные из которых не успели полностью расплавиться и превратились в угловатую брекчию, на поверхности которой мы опять же видим известняк. Правда, то же самое случилось бы, если бы лава была девонской. Отличие в том, что, как только кембрийское извержение прекращалось и лава, особенно под водой, остывала и застывала, на ней тут же густо селились археоциаты и другая раннекембрийская живность. Вот такая лава — с «запеченным» нижним контактом и размытым верхним, выше которого есть остатки кембрийских организмов, — нам и нужна для датировки.

Западномонгольские археоциаты жили как на вулкане, без всяких иносказаний. Неоднократно выгорали, варились, но возрождались вновь: личинки этих существ приносило течениями с соседних атоллов, а может быть, и с других островных дуг (видовой состав сообществ гор Сээр очень похож на западносаянский и алтайский). Сколько раз повторялась эта череда жизни, смерти и воскрешения, пока сказать трудно, но на исходе раннекембрийской эпохи произошел мощнейший вулканический выброс, когда археоциатовые атоллы накрыло

несколькими слоями пепла, а сама вулканическая дуга, видимо, погрузилась слишком глубоко для этих теплолюбивых существ.

Однако подводные горы — тоже притягательное место для жизни. Если осторожно раскалывать плитки тонкого песчаника, залегающего между последними нижнекембрийскими вулканитами, то из них проступают контуры других существ: 10–15-сантиметровые членистые панцири с шиповатыми головными и хвостовыми щитами, крупными фасеточными глазами и вздутием между ними. Сразу ясно, что это трилобиты — самые распространенные членистоногие кембрийских морей. Трилобитов много, и они довольно разные. Причина в том, что вместе с пеплом вулканы выбрасывали массу элементов, которых так не хватало в океане, — железо, калий. Пепел частично растворялся, и элементы поглощали планктонные водоросли, а ими питался зоопланктон, который, отмирая, осыпался на дно, где органическое вещество доедали мелкие донные животные, на которых охотились трилобиты.

Еще вулканы, опять же в виде вулканического пепла, выделяют огромные объемы кремнезема, который быстро растворяется и в современном океане используется различными одноклеточными существами для строительства своих скелетиков. Вот только в кембрийском океане их почти не было, и дармовым строительным материалом воспользовались кремневые губки — родственники археоциат, но с другим по составу скелетом…

В паре-тройке километров от белых известняковых археоциатовых вершин лежит гряда рыжевато-серых холмов. Они сложены тонкими (каждый слоек миллиметровой толщины) темно-серыми кремнистыми сланцами. Рыжеватыми они стали по мере окисления железа, которое присутствует практически во всех горных породах, а в относительно глубоководных, таких как кремнистые сланцы, в неокисленной форме. Если правильно раскалывать сланцы вдоль поверхностей напластования —

каждая из них какое-то время была морским дном, — то можно увидеть мириады кремневых иголочек и крестиков, размером 3–5 мм. Это и есть остатки кремневых губок: в отличие от «цельнолитого» скелета археоциат, их основа строилась из отдельных мелких элементов. Вот и рассыпались они после смерти, усеивая дно скелетными «осколками». Опять же, простенькая арифметика позволяет оценить, сколько губок понадобилось, чтобы образовать 20-метровый пласт миллиметровых слойков на площади 40 000 м^2 при условии, что скелет каждой губки состоял не менее чем из тысячи «иголок», а теперь на каждом квадратном метре спикул рассыпано около 100 000. Сосчитали? Получилось 1,6 млрд, так? Вероятно, на порядок меньше — ведь губкам требуется пространство для фильтрации, но все равно немало. И ведь этот холмик далеко не единственный даже в своем временно́м промежутке.

В поисках этих губковых «лугов», которые когда-то находились на большей глубине, чем археоциатовые атоллы (кремнезем даже на километровых глубинах хорошо усваивается), я сначала забрел не туда: увидел на горе среди темно-зеленых вулканитов светлое пятно и решил, что это одиночная губковая постройка. Влез, губок не нашел: только гранитная интрузия, выползшая с противоположного склона. Зато на самой вершине горы оказалась большая галерея петроглифов: козероги, колесницы и лучники (рис. 11.1г)…

В кембрийском периоде губок было много, очень много и очень разных. В то время они были гораздо «разнее», чем сейчас, но притом и похожи друг на друга они были много больше, чем нынешние.

Глава 12
Губки: непростая жизнь очень простых существ, которые создали горы

По образному выражению Джорджа Биддера, морского биолога из кембриджского Тринити-колледжа, губка «лишь живое сито между опорожненной половиной вселенной и неиспользованной ее половиной — миг бурного обмена веществ между неизвестным будущим и исчерпанным прошлым»[39]. (Джордж Паркер Биддер III был не только незаурядным специалистом, начавшим изучать гидродинамику губок и других морских животных, но и популярным поэтом, автором «Юности Мерлина», 1899.)

Действительно, в море можно поставить небольшую сетку, и вода будет свободно проходить сквозь нее. Если сетке придать некоторую толщину и сделать входные каналы чуть поменьше, а выходные — побольше, поток даже не притормозит. В соответствии с законом Бернулли объем жидкости, протекающей через систему каналов, постоянен; в узком канале течение ускоряется, в широком — замедляется, и поэтому входящий поток устремляется в суженные каналы, где давление ниже. В реальном море направление течений постоянно меняется, хотя бы в силу приливно-отливных явлений. Свернем сеточку в цилиндр и получим систему из каналов трех размерностей, от меньших к наибольшему: входные в сетке — выходные в ней же — и центральное отверстие самого цилиндра, расположенное к тому же на более высоком уровне. Туда и устремится вода, поскольку

давление даже в сантиметре от дна ниже, чем у самого дна. Это тоже следствие закона Бернулли.

Пористый цилиндр — с центральной (атриальной) полостью и большим выходным отверстием на верху (устьем) — это и есть губка. Эти существа изучили закон Бернулли на отлично. Двоечники долго не живут. Дальше остается поселиться там, где всегда есть течения — в приливно-отливной зоне, на склоне подводной возвышенности, или создать рельеф самим — построить риф. Чем выше скорость течения, тем сильнее перепад давлений и тем больший объем воды пройдет через губку за единицу времени. Остается только отлавливать из него все съедобное, что губки и делают, улавливая 95–98% съедобных частиц (в основном бактерии).

Для этого у губок есть фильтровальные, жгутиковые камеры, где сидят воротничково-жгутиковые клетки (хоаноциты) и биением, запуская синусоидальные волны, создают восходящий ток воды в воротничках. Воротничок — не сплошной цилиндр, а система подвижных микроворсинок, окружающих жгутик, который в основании снабжен лопастью, взбивающей содержимое, как в кухонном миксере. Сами ворсинки разделены промежутками снизу и слипаются друг с другом в верхней части, что создает перепад давления и «каминный эффект», направляя ток воды вдоль жгутика снизу вверх. Туда сквозь поры, пронизывающие камеру, и устремляются съедобные частицы. В одной жгутиковой камере может находиться до 500 хоаноцитов-«сокамерников», а камер в теле губки может насчитываться нескольких сотен. Заставить все эти клетки биться в унисон существу, у которого нет настоящей нервной системы, за счет только химических сигналов, крайне сложно. Поэтому лучше полагаться на пассивный, внешний, ток воды.

Если поры засорились инородными частицами, губка (правда, далеко не любая) может «прокашляться»: это существо, не обладая нервной системой, способно сокращаться. Нужно ли

пустить ток воды вспять, чтобы промыть поры, губки ощущают благодаря ресничкам на клетках, окружающих устье. Чувствительные реснички устроены точно так же, как у прочих животных. (Например, наши хондроциты — клетки, образующие хрящ, ориентируются с помощью ресничек, обеспечивая рост ткани в нужном направлении.) Так что, если ток воды из устья ослабевает, эти клетки с помощью аминокислотных трансмиттеров подают сигнал остальным, что пора включать «реверс», и губка сжимается, отплевываясь во все стороны. Губки не имеют особых нервных клеток, что не мешает им по-своему воспринимать события, происходящие в окружающем мире, и по-разному реагировать на них, т.е. думать. (У недумающих организмов и организаций, как бы они ни назывались, на все есть только один ответ: как правило — запретить.)

Некоторые известковые губки даже способны сбежать с насиженного места. Они перемещаются, «вбивая» остроконечные части скелета — спикулы — в грунт, словно скалолазы, и подтягивают тело. Обыкновенные губки образуют выросты из клеток, которые находят новый участок для проживания, и весь организм буквально перетекает туда, оставляя старый скелет порожним.

Конечно, для губок важно, чтобы сито не сминалось и не рушилось под постоянными ударами судьбы и стихии. Поэтому его нужно укреплять. Наименее затратно это сделать, заложив основу из белка группы коллагена (спонгин) или полисахарида (хитин), иногда из сочетания этих веществ. «Мягкие» спонгиновые губки — одна из самых успешных групп губок в современном океане и, возможно, в прошлом тоже (вот только находят их по причине излишней мягкости не часто, но и не так уж редко). Именно благодаря им слово «губка», или Porifera (от *греч.* πορος — отверстие, пора и φερω — нести), вошло в наш быт: средиземноморские греческие, или роговые, губки с античных времен использовались в быту как материал, прекрасно

впитывающий влагу. Такими губками не только мылись, что запечатлено на древнегреческих кратерах и описано Гомером в «Одиссее» (в обиход даже вошел глагол «спонгиорить», синоним слову «мыть»), но и красили стены. Отпечатки губочных кистей проступают на фресках Кносского дворца, которым почти 4000 лет. Губки, смоченные медом, заменяли соски детям, а чтобы их не было, губку макали в уксус и использовали в качестве контрацептива.

Поэтому самое обширное подразделение этого типа животных получило название народных губок (Demospongiae; от *греч.* δημοσ — народ и σπογγοσ — губка). В ученом обиходе их называют «обыкновенные». Далеко не все обыкновенные губки мягкие: многие укрепляют органический скелет минеральными лучистыми элементами — спикулами (*лат.* spiculum — луч, наконечник), состоящими из кремнезема. Из кремневых спикул образуют скелеты и шестилучевые губки (Hexactinellida), они же стеклянные (их крупные спикулы не только состоят из стекла — аморфного кремнезема, но и служат световодами; рис. 12.1а). А вот известковые губки (Calcarea) строят каркас из известковых спикул, о чем и говорит их название. Мелкие спикулы (микросклеры, размером до 0,5 см) обычно образуются внутриклеточно, крупные (мегасклеры, более 0,5 см) создаются сообща двумя-тремя клетками, а огромные (до 50 см) скелетные элементы гексактинеллид — коллективным трудом. Несколько клеток, выстроившись шеренгой, описывают круги по поверхности спикулы и поочередно наматывают то органические, то кремневые слои. Получается биоминеральный композит, который по прочности превосходит многие материалы, созданные человеком, и при этом не теряет гибкости. Для производства разных по форме и размеру спикул одни и те же клетки, склероциты, запускают поочередно целый генный каскад — в результате получается скелет довольно правильного строения.

У обыкновенных губок мегасклеры обычно четырехлучевые, у шестилучевых — понятно какие (хотя нередко бывают и пятилучевые), у известковых — трехлучевые (триактины), и все три луча лежат в одной плоскости. Причем расходятся эти три луча под одним и тем же углом — 120°; концы основных лучей часто раздваиваются, но угол расхождения строго выдерживается (рис. 12.1б). В четырех-, пяти- и шестилучевых спикулах углы между лучами, как правило, прямые. Конечно, губки могут отходить от «правильного» плана строения или образовывать скелет из одноосных элементов… Тогда палеонтологам приходится очень непросто. Но, если одно существо придумало интересную задачу, другое должно постараться ее решить.

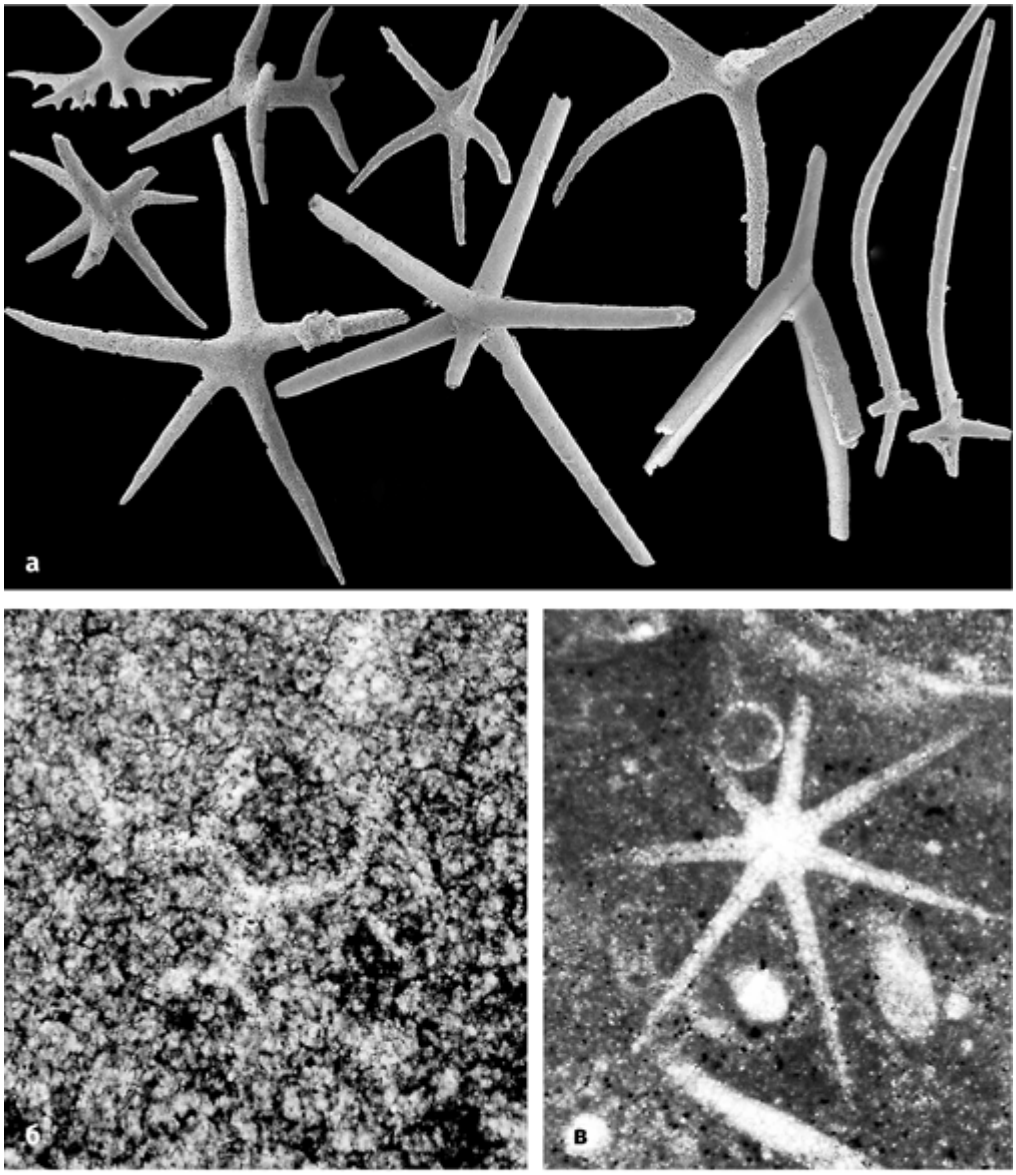


Рис. 12.1. Спикулы раннекембрийских губок (530–512 млн лет), диаметр до 0,2 см; Якутия: а) пентактины и гексактины шестилучевых губок (А. Кучинский; NRM); б) триактина известковой губки (*Dodecaactinella*); в) многолучевая спикула (полиактина) гетерактиниды (*Eiffelia*)

В отличие от мегасклер, форма микросклер ничем не ограничена: шипастые шарики, якорьки, крючки, гантельки и множество сложных микрообъектов, которые даже описать невозможно. Какой-то кукольный набор для детей инопланетянина. Именно по составу и, главным образом, по форме спикул присутствие конкретных губок можно установить в

древних слоях, даже если скелеты давно рассыпались. Более того, если кремневые спикулы попадают в известковый ил, они растворяются и замещаются кальцитом; с известковыми иголками в кремнистых отложениях происходит обратное. Однако углы между лучами и форма спикул не меняются, и кто именно здесь распался, можно догадаться почти всегда.

Губкам, живущим в чрезвычайно бурной, турбулентной среде, как на рифах, рассыпáться противопоказано, особенно при жизни. У них спикулы срастаются между собой в прочную конструкцию. Из-за этого в ходе эволюции из разных обыкновенных губок неоднократно получались «литистиды» (буквально — «камню подобные»: от *греч.* λίθος — камень и ειδοσ — вид), а из известковых — фаретронные губки (от *греч.* φαρετρα — колчан; наверное, тот, кто придумал это название, имел в виду, что в скелете губки прячется множество острых наконечников). «Литистиды», чтобы упрочить скелет, уподобили спикулы кривым сучковатым палкам, сросшимся многочисленными отростками.

Некоторые обыкновенные губки в стремлении создать особо прочный скелет пошли еще дальше: поверх спонгинового каркаса, укрепленного кремневыми спикулами, «надевали» мощную известковую броню. Такой скелет складывался из шестоватых кристаллитов арагонита или магнезиального кальцита, которые, развиваясь из единого центра, образовывали сферические агрегаты. Они, в свою очередь, срастались между собой, образуя многослойную конструкцию. Как сосуществовали кремневые спикулы с известковыми отложениями? Очень просто: они были изолированы друг от друга органическими чехлами. После смерти губки, и даже во время ее жизни, когда нижняя часть скелета становилась невостребованной, оболочки разрушались и спикулы растворялись, а оставшиеся от них дырки заполнялись вторичным кальцитом. Поэтому догадаться, что они все-таки были, можно, изучая тонкие срезы скелетов.

Подобные известь-кремневые губки не очень типичны для современных морей. Их даже открывали два раза, не поверив первооткрывателю зоологу Рэндолфу Киркпатрику из Британского музея естественной истории. В 1908 г. он описал первых таких губок, которых знаменитое научное судно «Челленджер» выловило в Коралловом море с глубины более 100 м. Увы, пять лет спустя ученый заявил в многотомнике «Нуммулосфера: представление об органическом происхождении так называемых изверженных пород и глубоководных красных глин», что это не губки, а — нуммулиты (фораминиферы). Киркпатрик считал, что все горные породы на Земле, и даже метеориты, состоят из нуммулитов (на обложке книги лихая квадрига гиппокампов везла Посейдона с нуммулитом на трезубце и метеоритом в правой руке), поэтому научное сообщество стало воспринимать все его работы весьма скептически. Ну как скелет губки может состоять одновременно из кремневых спикул и карбоната кальция? Это просто коралл, в котором поселилась сверлящая губка. Они часто так делают. Лишь через 60 лет, когда морские биологи стали профессиональными ныряльщиками, эти губки нашли вновь (на этот раз в Карибском море), в том числе десяток новых родов. Один из них — васлетия (*Vaceletia*), получивший имя своего автора Жана Васле из Университета Экс-Марсель, вообще обходится без спикул, проживая в пористом многокамерном скелете (рис. 12.2а).

Благодаря этим открытиям, к концу прошлого века палеонтологи внезапно обрели огромное количество ископаемых губок. Строматопороидеи и хететиды, которых за 200 лет привыкли относить к гидрокораллам или настоящим коралловым полипнякам, а также археоциаты и сфинктозои, которых из-за необычного строения скелетов даже считали отдельными полностью вымершими типами животных, — все оказались обызвествленными губками (не путать с известковыми, чей

скелет спикульный, а не сплошной!). Кстати, именно Киркпатрик первым обратил внимание на огромное сходство современных обызвествленных губок и строматопороидей.

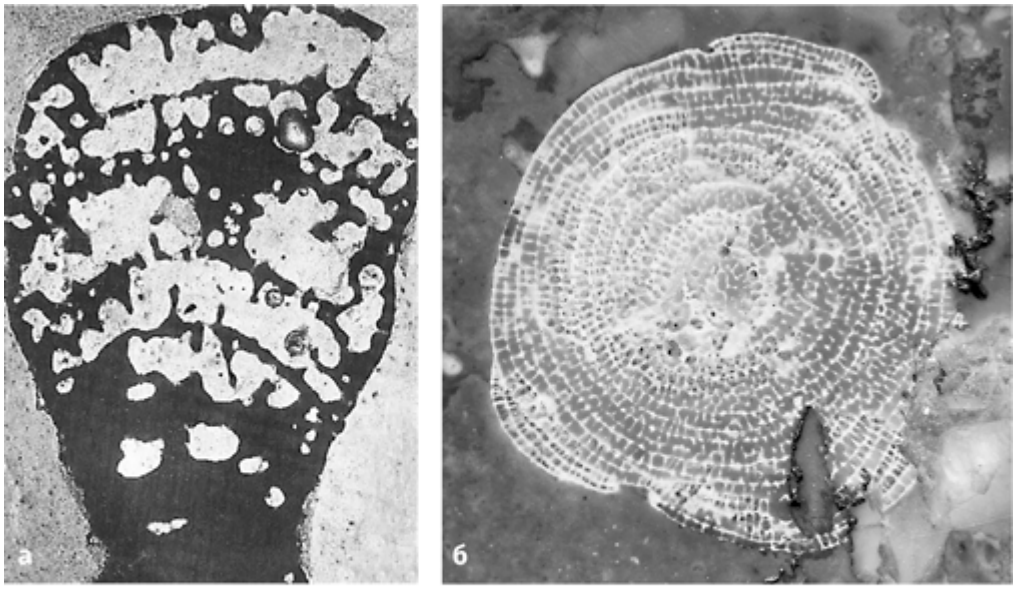


Рис. 12.2. Скелеты сфинктозойных обыкновенных губок: а) современная васлетия (*Vaceletia crypta*) в продольном сечении, диаметр 0,5 см (J. Vacelet); Тихий океан; б) бойкоталамия (*Boikothalamia*), диаметр 3 см; позднеюрская эпоха (163–145 млн лет); мраморизованный известняк, Крым (станция метро «Комсомольская» — кольцевая, Москва)

На беду палеонтологам, дело обернулось гораздо худшими последствиями. Попытка установить новый класс губок (склероспонгии) закончилась неудачей: губки не пожелали облегчить участь ученых, и оказалось, что представители одних и тех же семейств обыкновенных губок способны формировать самые разные по форме и минеральному составу скелеты. Более того, близкие виды могут выделять массивный известковый скелет или полностью без него обходиться. Надежными признаками их родства служат только молекулярно-генетические особенности, характер личиночного развития и строение спикул. Из всего этого набора в ископаемом виде доступны только спикулы, и то далеко не всегда. Кремневые (изначально) спикулы удалось найти у хететид, мезозойских строматопороидей (рис.

12.3) и некоторых сфинктозоев, что позволило распределить их обладателей среди разных обыкновенных и известковых губок. Палеозойские строматопороидеи и археоциаты, видимо, всегда обходились без спикул.



Рис. 12.3. Строматопороидная губка из группы демоспонгий, диаметр 10 см; позднеюрская эпоха (163–145 млн лет); мраморизованный известняк, Крым (станция метро «Комсомольская» — кольцевая, Москва)

Строматопороидеи (Stromatoporoidea; от *греч.* στρωμα — подстилка, ковер и πορος — отверстие, пора) обычно обладали куполовидными скелетами (до метра в поперечнике или в высоту), которые строились из ажурных известковых пористых слойков, соединенных столбиками или выпукло-вогнутыми пластинами (рис. 12.3, 12.4).



Рис. 12.4. Рифостроящая строматопороидея; ранне- и среднедевонская эпохи (405–390 млн лет); Кантабрийские горы, Испания

Полусферические скелеты хететид (Chaetetida; от *греч.* χαιτη — длинный волос) тоже были немаленькие (до метра в диаметре), состояли из тончайших (открывающихся на поверхности) известковых трубочек и действительно напоминали пучок волос на голове мраморной статуи (рис. 12.5). Если бы не астроризы — звездчатые каналы на поверхности скелета, строматопороидей и хететид вполне можно было бы спутать с массивными кораллами. Определить, кто это такие, помогли даже не современные губки, а закон Бернулли. Модели строматопоридей со звездчатыми каналами опустили в сосуд, где создавался ток воды разной скорости. Оказалось, что каналы улавливают малейшую разницу в скорости потока, проходящего над скелетом, и направляют течения туда, где могли находиться питающие клетки. Иначе говоря, такие скелеты — это прекрасные приспособления для фильтрации. (Астроризы образуются и у спикульных губок с

массивными или, наоборот, сильно уплощенными скелетами.) Причем бóльшая часть известкового «массива» служила скорее постаментом, чем жилым помещением, и тело губки располагалось на его поверхности и немного под ней.

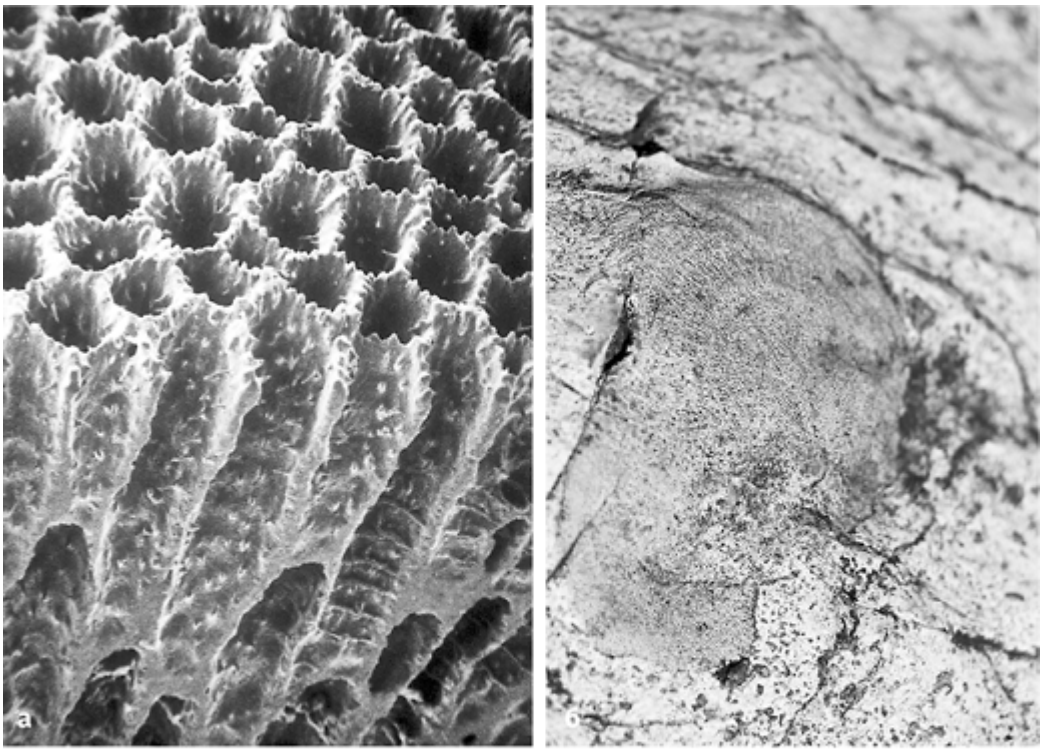


Рис. 12.5. Скелеты хететидных демоспонгий: а) современный акантохететес (*Acanthochaetetes wellsi*), диаметр трубки 0,01 см; Тихий океан (J. Vacelet); б) каменноугольный хететес (*Chaetetes*), диаметр 3 см; Китай (императорский дворец, Нанкин)

Со сфинктозоями (Sphinctozoa; от *греч.* σφιγγω — сжимать и ζωον — животное), скелеты которых напоминают многократно пережатые сосиски, конечно тоже пористые, оказалось проще всего. Во-первых, есть живой организм такого же строения — васлетия (рис. 12.2). Во-вторых, большинство сфинктозоев со спикулами все-таки предпочитали не расставаться, и поскольку многие из них существовали в пермском периоде и мезозойской эре, то остатки этих элементов не успели раствориться без следа.

Наиболее сложно устроенной, но в то же время единой группой оказались археоциаты (Archaeocyatha; от *греч.* αρχαιοσ — древний и κυαθοσ — кубок), начавшие и закончившие жизненный путь в раннекембрийскую эпоху (530–510 млн лет назад), по крайней мере в своей скелетной реинкарнации. (Пара средне-позднекембрийских видов — не в счет.) Они резко выделяются среди других обызвествленных губок формой скелета, обычно состоящего из двух пористых, вложенных друг в друга перевернутых конусов (наружная и внутренняя стенки), соединенных между собой поперечными и продольными, тоже почти всегда пористыми, пластинами (днища и перегородки соответственно; рис. 12.6, 12.16.3). Именно из-за перегородок они на срезах больше похожи на кораллы, чем на губки. Кто эти странные животные, опять же подсказал закон Бернулли, который археоциаты свято соблюдали всю свою недолгую эволюционную жизнь.

Как уже отмечалось, таким существам, как губки, проще полагаться на пассивный ток воды. Этим путем и пошли археоциаты, целиком переложив на скелет функцию фильтровального аппарата. На первом этапе они просто увеличивали размер наружных пор. Однако в слишком крупные поры легко могут влезть мелкие хищники, а во время шторма — залететь песчинки, от которых организм уже не избавится. Поэтому на втором этапе эволюции археоциаты стали создавать дополнительные сита или элементы, сужающие размер внешних отверстий. А затем, на следующей стадии, преобразовали поры внутренней стенки в сложную систему каналов, направляющую ток воды прямо в центральное выходное отверстие — устье — с меньшими потерями на трение. (Ведь скорость отдельных потоков, особенно идущих почти встречным курсом, теряется из-за трения.) Ненужная нижняя часть скелета часто отсекалась вторичными кальцитовыми слоями, и наиболее продвинутые археоциаты уподобились будущим строматопороидеям,

хететидам и сфинктозоям, у которых живые клетки были сосредоточены в самой верхней части скелета и на его поверхности (рис. 12.6).

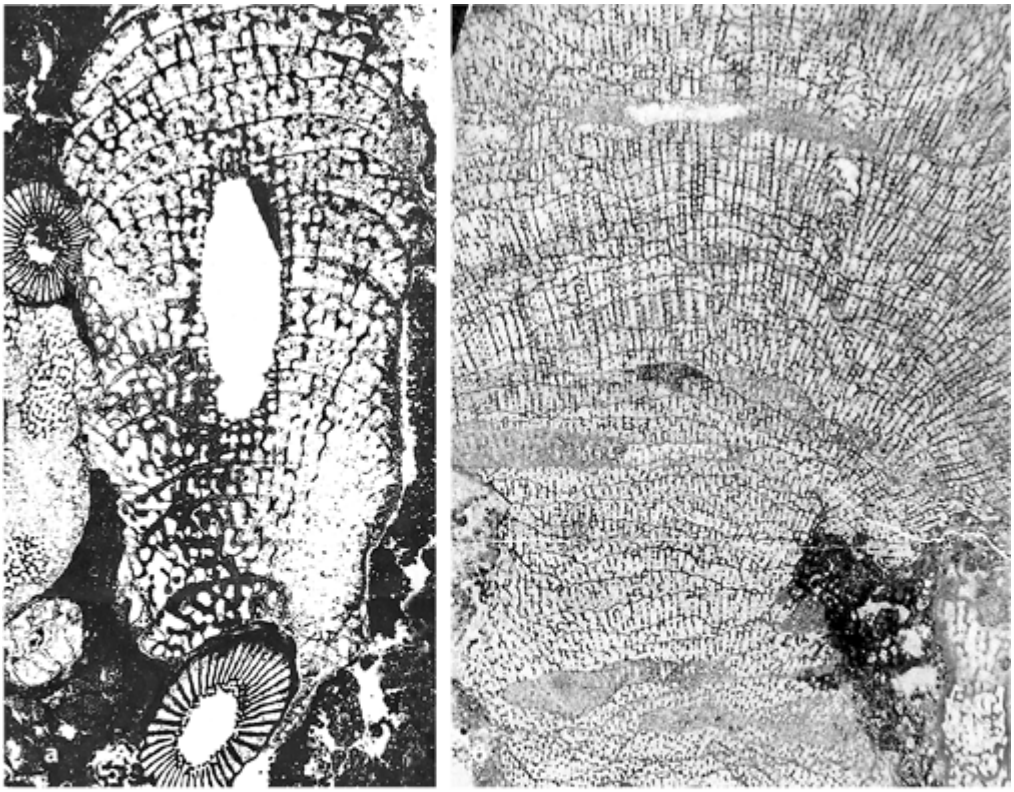


Рис. 12.6. Раннекембрийские археоциаты (525–513 млн лет): а) фенестроциатус (*Fenestrocyathus complexus*) и кларускосцинус (*Claruscoscinus ketzaensis*) в продольном сечении, которые обросли несколько экземпляров стефеницiатуса (*Stephenicyathus rowlandi*, поперечные сечения), диаметр мелких форм 0,5 см; горы Маккензи, Сев.-Зап. территории, Канада (GSC); б) хететидный цзуньициатус (*Zunyicyathus grandus*) в продольном сечении, диаметр 3,5 см; Гуйчжоу, Китай (НИГПАН)

Строительство столь изощренного скелета — процесс энергоемкий, и археоциаты предельно снизили затраты, используя в качестве строительного материала магнезиальный кальцит. (Если люди не в состоянии просчитать последствия своих решений и начинают производить горы разового пластика, не задумываясь о том, куда это все денется, то что с археоциат спрашивать?) Для выделения такого скелета нужен постоянный

приток магния и не слишком много растворенного углекислого газа, чтобы среда не была чересчур кислой. Однако к концу раннекембрийской эпохи свежей подводной базальтовой лавы — главного источника магния — стало меньше, поскольку сложился суперконтинент Гондвана и закономерно сократилась протяженность срединно-океанических хребтов, где эта лава изливается. Уровень углекислого газа, наоборот, начал расти, а океан подкисляться. Археоциат не стало…

На этом можно было бы поставить точку в их истории, но приходится обойтись многоточием. Дело в том, что самая археоциатоподобная современная губка — васлетия, согласно молекулярно-генетическим данным, должна считаться… мягкой. Она принадлежит к роговым губкам. А другая обыкновенная губка — мерлия (*Merlia*), описанная еще Киркпатриком, может иметь сплошной известковый скелет с кремневыми спикулами, или только спикулы, или спикулы, но не все. В итоге специалисты так и не решили — один это вид или все четыре. А что, если и археоциаты не совсем исчезли, а отбросили ненужный известковый скелет, когда он из преимущества превратился в обузу? Вполне возможно: если полазить по кембрийским лагерштеттам Китая (что мы постоянно и делаем), удается найти множество удивительных окаменелостей, даже скелеты роговых губок (рис. 12.7, 12.16.4), неотличимые от археоциат… Вот теперь — многоточие, потому что работа продолжается.

Переход из «гиперскелетного» состояния в «бесскелетное» и обратно позднее не раз помог губкам пережить самые тяжелые испытания, такие как, например, пермско-триасовая вулканическая катастрофа, когда в условиях резкого повышения уровня углекислого газа и кислотности океана, сфинктозои и другие рифостроящие губки просто исчезли на 5 млн лет, растворившись вместе с рифами, а затем возродились. Так же и пара видов археоциат возникла буквально из ниоткуда в более

поздние кембрийские эпохи. Правда, остается только гадать: они это или нет, виды Лазаря или виды Элвиса?



Рис. 12.7. Обыкновенная губка вауксия (*Vauxia leioia*) с органическим скелетом, ширина до 0,7 см; раннекембрийская эпоха (518 млн лет); Чэнцзян, Юньнань, Китай (Цуй Люо, НИГПАН)

Обызвествленные губки, представленные тысячами форм, образовали огромные массивы горных пород. Растут такие губки очень медленно (всего по миллиметру, а то и меньше, в год), непосредственно из морской воды вбирая ионы кальция, магния, стронция и карбоната, необходимые для выделения скелета. В море ионы карбоната образуются при растворении атмосферной двуокиси углерода, поэтому в основании скелета небольшой (2–3 см высотой) современной губочки может содержаться углерод из печи, на которой пекли пироги Ивану Грозному, а верхние слои, возможно, уловили этот элемент, когда в начале XXI в.

возгорелись насильно обезвоженные торфяники под Москвой. Именно изотопная летопись губочных скелетов позволила понять, что они вообще никуда не спешат: скажем, карибская ксестоспонгия (*Xestospongia*) достигает высоты 1,2 м при диаметре почти метр за те же две с лишним тысячи лет, что секвойя вытягивается на 110 м.

Однако и прочие палеозойские существа (кораллы табуляты и ругозы и известьвыделяющие красные и зеленые водоросли) скоростью роста не отличались и за редким исключением (колонии некоторых ругоз) — крупными размерами тоже. Так губки стали главными рифостроителями на протяжении большей части фанерозойского эона: археоциаты — в раннекембрийскую эпоху, строматопороидеи — в ордовикском–девонском периоде, хететиды — в каменноугольном, сфинктозои — в пермском и триасовом. Строматопороидеи вообще создали самую большую «животворную» постройку всех времен: площадь этого массива из десятков тысяч отдельных рифов, воздвигнутого ими при минимальном участии кораллов в середине силурийского периода (около 430 млн лет назад) в Мичиганском бассейне Лаврентии, составляет 800 000 км^2. На Полярном Урале рифовый пояс шириной в 5–10 км заложился в силурийском периоде и просуществовал до конца среднедевонской эпохи. А по монгольским горам из археоциатовых рифов мы даже немножко погуляли.

А что спикульные губки? Когда появились самые первые виды такого строения? В эдиакарских и более древних отложениях ни одной достоверной губки нет. Что очень даже странно, поскольку растворенного кремнезема — все-таки главного для них вещества — в океане тех времен было более чем достаточно: он отлагался на больших площадях сантиметровыми слоями, сохраняя тельца древних бактерий, водорослей и грибов. И кислорода губкам почти не нужно: если бы его в атмосфере накопилось всего 0,25%, уже было бы достаточно. (Проверено.) Время от времени губки

даже сжимают устье и перестают дышать, чтобы их бактерии-сожители, составляющие у некоторых видов до 90% всей клеточной массы, могли заняться своими анаэробными делами: размножением и подкармливанием губки-хозяйки. У губок даже нет генного механизма, который включается при недостатке кислорода и спасает от слишком быстрой смерти. (В конце раннекембрийской эпохи, когда уровень этого газа в океане упал до ничтожной доли, спикульные губки воспользовались гибелью других донных животных, чтобы занять их место, и вымахали до полуметровой высоты.)

В протерозойских слоях попадаются только биомаркеры, о происхождении которых ведутся бурные споры: кто их все-таки произвел — губки, предки губок или совершенно неродственные им водоросли? Хотя, казалось бы, куда проще взять несколько кембрийских пластов, буквально нашпигованных остатками губок, и ничем, кроме них, и проверить, есть ли те же биомаркеры там? Но вот не нашли пока… Кое-что, правда, выяснили: некоторые молекулы водорослевого происхождения со временем теряют часть своих компонентов и превращаются в биомаркеры, которые можно принять за губочные.

А вот в кембрийских отложениях спикулы губок сразу начинают сыпаться как из рога изобилия: сначала по большей части простенькие кремневые одноосные иголки (монаксоны), потом такие же по составу крестики (ставрактины), пяти- и шестилучевые (пентактины и гексактины) и, наконец, правильные известковые триактины (рис. 12.1). Это значит, что 535–530 млн лет назад быстро возникли представители всех современных классов губок.

Можно на них и целиком посмотреть: в лагерштеттах — сотни экземпляров десятков видов кремневых губок. Одна из древнейших, вазиспонгия (*Vasispongia*), найдена в провинции Аньхой, где мы уже побывали. Это органическая колбочка около 4 мм в диаметре, на поверхности которой расположены, не

стыкуясь между собой, четыре разных типа спикул: монаксоны, ставрактины, пентактины и гексактины (рис. 12.16.1). Пентактины сидят так, что их пятый, самый длинный, луч направлен наружу, превращая всю губку в колючку.

А в рифах среди археоциат притаились известковые губки, совсем маленькие (около сантиметра) даже в сравнении с другими кембрийскими рифостроителями. И жили они поэтому в небольших рифовых полостях, чтобы никто не обидел. Не нужно думать, что полакомиться существом почти без мягких тканей, но с кучей каменных игл никто не отважится. Кишечники трилобитов набиты спикулами; встречается множество чьих-то крупных копролитов (окаменевших фекалий), выглядящих так, будто эти существа паслись на грядке с кактусами (но от «колик» они явно не вымерли и даже не умерли).

Получается, что с губками за 535 млн лет их существования ничего не случилось, ну разве что обызвествленных губок было очень много, а сегодня очень мало? Все не так прозаично. Есть ископаемые губочные спикулы, совершенно не похожие на современные: это четырехлучевые ставрактины, названные выше, и большие многолучевые полиактины (рис. 12.1в). Ставрактины составляли очень правильные однослойные чашевидные скелеты, причем между крупных крестиков сидели такие же, но поменьше, а между ними — совсем маленькие (рис. 12.8). Из полиактин формировались многослойные скелеты посложнее, как у вымерших палеозойских гетерактинид (Heteractinida; рис. 12.16.7). Оказалось, что эти спикулы были бименеральными: кремневая сердцевина и известковая оболочка, при жизни, конечно, разделенные органическими мембранами. Так же были устроены гигантские (0,2 м длиной и 0,03 м в поперечнике) одноосные спикулы самой большой (до 0,6 м высотой) кембрийской губки леника (*Lenica*), открытой на реке Лене (рис. 12.9). Именно она и была тем самым гигантом бескислородного океана. Эти раннекембрийские организмы сочетают признаки

современных кремневых и известковых губок и, возможно, являются их общими предками.

Бывает, что и оболочки спикул сохраняются: скажем, растворилась кремневая шестилучевая спикула, пока ил превращался в сланец, но органическая «душа» губки никуда не делась. Так и осталась лежать, пока палеонтологи не вытравили ее из породы. Даже шипики, покрывающие лучи, на месте. По всем этим разнообразным деталям историю губок можно проследить в мельчайших, как спикулы, подробностях. Так, среди предковых, раннепалеозойских, еще не разделившихся на отдельные современные группы кремневых губок очень многие имели форму почти правильного шара (3–4 см в диаметре), причем мелкие одноосные спикулы слагали довольно плотный внешний скелет с «окошечками» для водного тока, а этот панцирь подпирали редкие гексактины. Подобная губка имела как бы двойную природу: снаружи — обыкновенная, изнутри — шестилучевая.



Рис. 12.8. Протоспонгия (*Protospongia*), длина лучей крупных крестовидных спикул до 1,7 см; среднекембрийская эпоха (500 млн лет); р. Мая, Якутия

Лишь позднее кремневые губки все-таки разделились на обыкновенные и шестилучевые (рис. 12.16.5–6). У демоспонгий затем несколько раз развивалась мощная литистидная конструкция, что позволяло им создавать рифы, например, во второй половине кембрийского периода, после исчезновения археоциат (рис. 12.10). Вообще кремневые формы быстрее, чем их обызвествленные (и тяжелые на подъем) родственницы, выходили из кризисов и заполняли собой все пространство, как это было после раннекембрийского, позднеордовикского или позднедевонского массовых вымираний. Такие «послекризисные» слои содержат тысячи их нетронутых скелетов, даже с мягкими тканями, насколько это понятие применимо к губкам. (Правда, и трогать-то их было некому, ведь вымерли почти все.) Именно такие губки посмертно прекрасно сохраняют свою исходную форму, нередко весьма причудливую. Например,

позднеордовикская гудзоноспонгия (*Hudsonospongia*) из морей Лаврентии имела вид правильного восьмилепесткового цветка около 15 см в поперечнике. При жизни это существо, видимо, опиралось на свои «лепестки», чтобы не утонуть в осадке. (Если древние отложения размывает современная река, то из губочных кремневых скелетов получается красивая галька, сохраняющая их форму.)

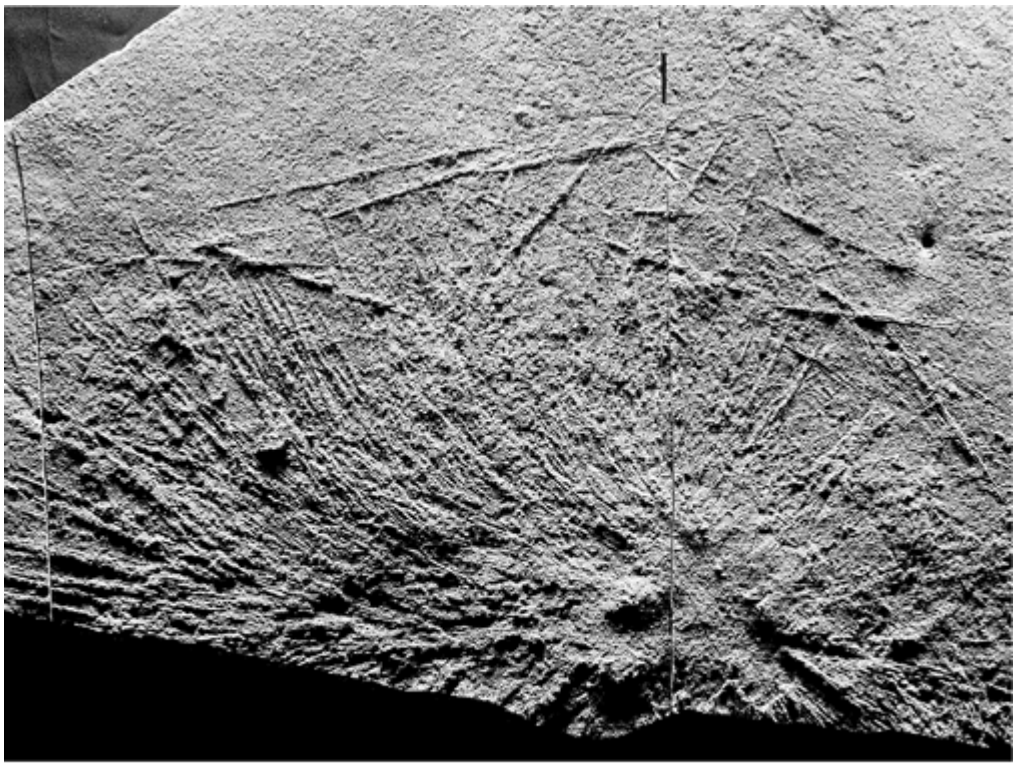


Рис. 12.9. Гигантская губка леника (*Lenica unica*) с одноосными спикулами смешанного известково-кремневого состава, высота губки 50 см; раннекембрийская эпоха (513 млн лет); р. Лена, Якутия (ПИН РАН)

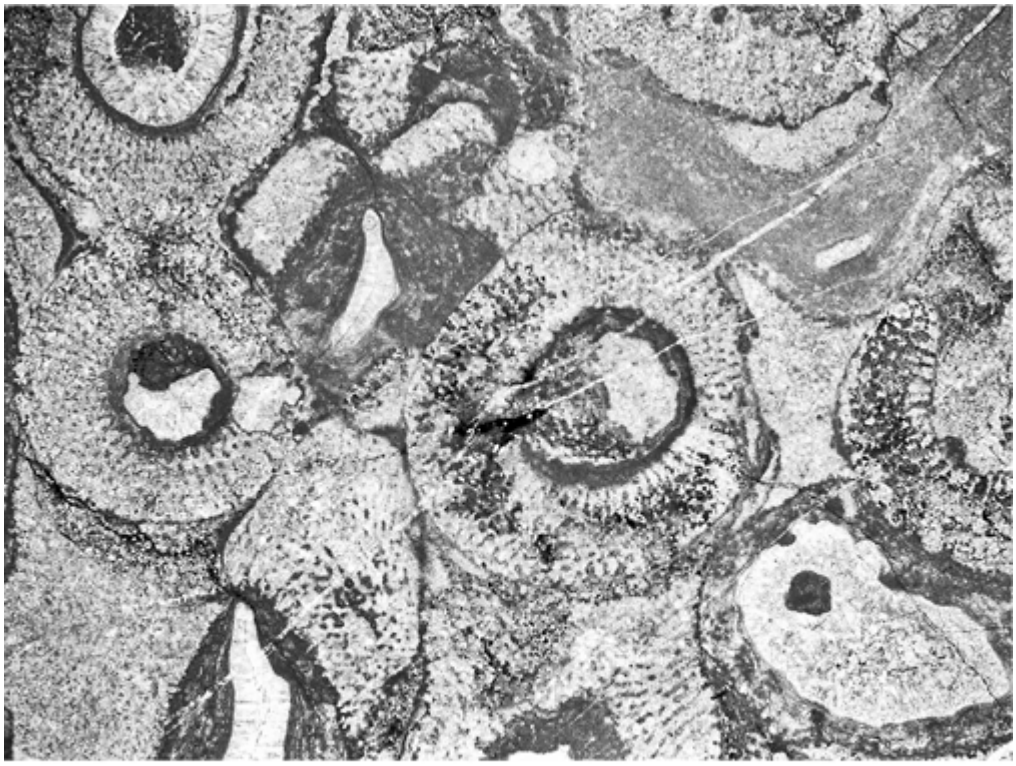


Рис. 12.10. Рифообразующая колониальная литистидная обыкновенная губка ранкенелла (*Rankenella hamdii*), диаметр скелетов до 2 см; позднекембрийская эпоха (495 млн лет); горы Эльбурс, Иран

Следы губочного сверления — крупинки известняка, по форме напоминающие отщепы, оставленные человеком при производстве каменных орудий, позволили установить, что сверлящие обыкновенные губки появились более полумиллиарда лет назад (в конце кембрийского периода), хотя от них самих, конечно, ничего не осталось. Сегодня вместе с другими морскими животными-камнеточцами губки превращают в труху рифы и любые подводные сооружения, в которых использована известь (рис. 12.11). Именно губки ответственны за 90% дырок в таких постройках; они образуют до 22 кг песка из 1 м^2 известняка в год, притом что сами губочные ходы не превышают в поперечнике 1–5 мм. Губки «высверливают» ходы, чтобы скрыться в камне или чужом скелете от хищников. Истинный хозяин скелета может при этом ничего не чувствовать (как мы не чувствуем ленивых клопов в постели), но при вселении ядовитых губок он или полностью

потеряет покой, или приобретет его навечно. Работа сверлящих губок является очень сложным действом с использованием различных химических соединений. Одни из них поддерживают высокую концентрацию ионов водорода и тем самым переводят известняк в раствор. Другие растравливают органическую часть чужого скелета. Затем частично растворенные кристаллики расшатываются отдельными клетками губок, вынимаются из скелета и уносятся прочь. Клетки эти передвигаются на ложноножках подобно одноклеточным амебам, и за сходство с последними прозваны амебоцитами.

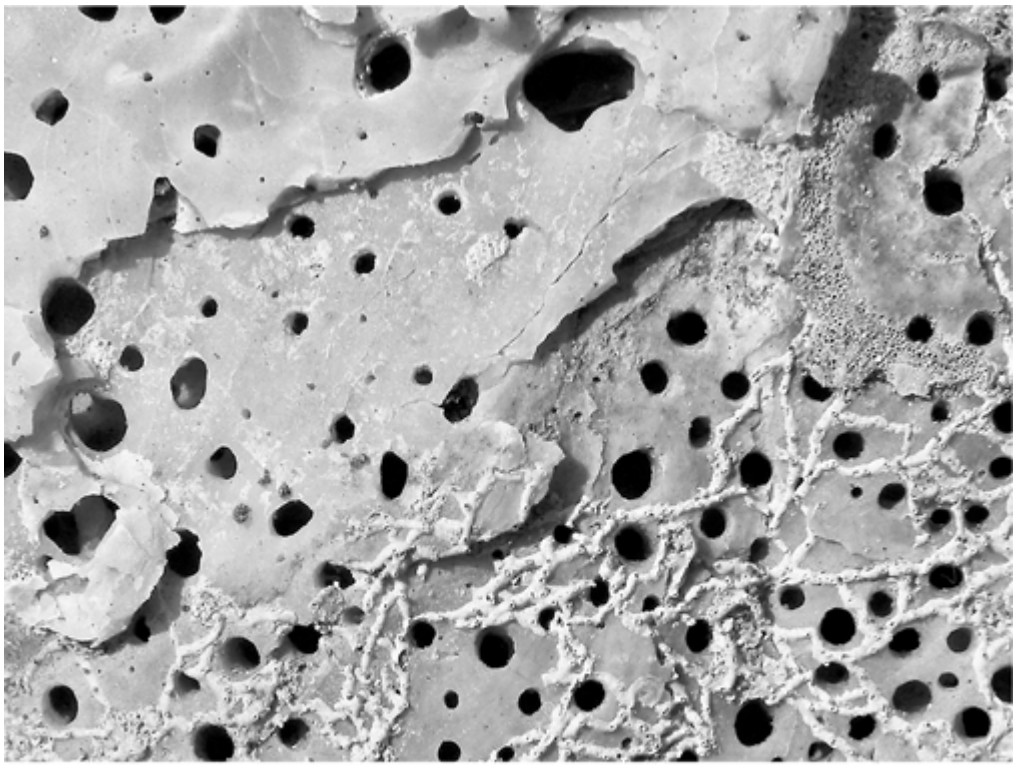


Рис. 12.11. Следы сверлящей губки в раковине двустворки и цепочечная колония круглоротой мшанки на поверхности, ширина снимка 6 см; позднемеловая эпоха (70 млн лет); шт. Миссисипи, США (commons.wikimedia.org)

Некоторые губки умеют разрушать не только известняк, но и кремнезем, на что не способны почти никакие другие животные. Вместо того чтобы образовывать собственные спикулы, они

собирают кварцевые песчинки и, доведя их с помощью аскорбиновой кислоты до округлой формы и мелкого размера, закрепляют на коллагеновом скелете. (Сама кислота выделяется губкой при образовании коллагена.)

Под конец каменноугольного периода, когда под сенью лесов из древовидных папоротников, хвощей и плаунов образовались долговременные пресноводные водоемы, обыкновенные губки проникли и туда. Это была всего одна группа — спонгиллины (Spongillina) со скелетами из плотно упакованных одноосных мегасклер, но к настоящему времени они смогли приспособиться к самым разным условиях — от промерзающих до дна пойменных озер Арктики до пересыхающих на несколько лет речек Центральной Австралии. В неблагоприятные времена спонгиллины упаковывают «щепоть» клеток под плотную оболочку из особых мелких спикул — геммулосклер, похожих на кровельные гвозди (только шляпки у них с двух сторон, чтобы упаковка получилась двойной). Клетки внутри такой упаковки — геммулы — не простые, а тотипотентные. Когда суровые дни минуют, они способны превратиться в хоаноциты или в любые другие губочные клетки, а потом делиться и быстро разрастаться, образуя «ткани».

История шестилучевых пошла совершенно иным путем: их покровные клетки (пинакоциты) сформировали единую многоядерную массу — синцитий (от *греч.* συν — общий и κυτοσ — сосуд), то же произошло с хоаноцитами. Единые пинакодерма и хоанодрема ускорили прохождение химических сигналов для координации работы всех клеточных элементов. (Наша нервная ткань, мускульные волокна позвоночных и каракатиц, листья стыдливой мимозы тоже отчасти являются синцитиями, поэтому они так слаженно и быстро срабатывают.) Внешняя оболочка — пинакодерма — получилась настолько плотной, что у нее есть шанс уцелеть в ископаемом виде. А для «общения» с подвижными амебоцитами в синцитии сидят отдельные округлые пористые

уплотнения — мембранные розетки, к которым свободно ползающие клетки периодически «подключаются».

Возможно, благодаря синцитию стеклянные губки способны строить очень большие (до 2 м высотой) инженерные сооружения в глубинах океана, сравнимые по сложности с башнями Эйфеля и Шухова (в зависимости от того, какие элементы губка использует — прямые «балки» или параболические). Неслучайно одна из таких губок названа «кубком Венеры».

Все древние кремневые губки обходились только макросклерами и лишь со временем начали вставлять в скелет укрепляющие его микросклеры. Сравнение губочного ячеистого каркаса, состоящего из сдвоенных диагональных креплений, расположенных в шахматном порядке, и усиленного внешним спиральным гребнем с искусственно созданными и, казалось бы, более изощренными конструкциями из железобетона, показало, что первые надежнее. Притом что и материал (кремнезем) используется губками более экономно. Невероятно сложные конструкции, рассчитанные на предельное сопротивление давлению, скорее всего, понадобились гексактинеллидам при переходе к жизни на глубине 600–8000 м. «Скрыться» в пучине в юрском периоде их вынудило бурное развитие планктонных одноклеточных, использующих дефицитный в океаническом растворе кремнезем для образования своих скелетиков. Прежде чем «залечь на дно» в юрском периоде, стеклянные губки стали авторами еще одного грандиозного сооружения: на тихоокеанском внешнем шельфе Северной Америки они создали протяженную (7000 км) полосу кремневых рифов, часть из которых продолжает надстраиваться до сих пор.

В глубины отправились и некоторые демоспонгии. Последним очень пригодились микросклеры в виде рыболовных крючков: одной фильтрацией в кромешной тьме на самом дне сыт не будешь, и губки стали хищниками. С помощью светящихся бактерий они приманивают любопытных рачков, которых ловко

подсекают с помощью изощренных снастей (спикул-крючков и органических нитей). Затем к добыче медленно подползают амебоциты, разбирают рачка на кусочки и разносят их другим, неподвижным, клеткам. Перейдя на столь не свойственный губкам образ жизни, хищники утратили основные губочные черты — водоносную систему и воротничково-жгутиковые клетки. В итоге очаги разнообразия губок сегодня сосредоточены именно в глубинах океана: на площади 400–500 м^2 можно встретить от 100 до 200 видов этих удивительных существ.

В палеозойскую эру были и другие скелетные организмы, напоминавшие губок. Особенно необычный облик приобрели рецептакулиты (Receptaculita; от *лат.* receptaculum — вместилище), которые представляли собой известковые яйце- и грушевидные тела (до 0,3 м в диаметре), покрытые ромбическим узором (рис. 12.12, 12.13). Их даже поначалу приняли за ископаемые шишки. Рецептакулиты жили на морском дне, лежа в иле или прирастая одним концом к твердому грунту. Клетчатый рисунок поверхности объясняется тем, что скелеты у них состояли из ромбических табличек, образующих правильные спиральные ряды. От каждой таблички внутрь отходит стержень, на противоположном конце которого тоже есть пластинка. Внутренние ромбики спаяны в еще одну, внутреннюю, сферу. С наружной стороны под табличкой от головки стержня расходятся четыре правильных луча, придавая этому элементу вид спикулы. Несмотря на это, сравнивать рецептакулитов с губками и в голову бы не пришло, если бы не их раннекембрийские предшественники — радиоциаты (Radiocyatha; от *лат.* radius — луч и *греч.* κυαθοσ — кубок). Они представляли собой точно такие же известковые сферы, только пористые, потому что вместо ромбических табличек стрежни у них заканчивались многолучевыми звездочками (рис. 12.14, 12.15). У самых древних, раннеордовикских, рецептакулитов дырки по краю табличек еще сохранялись. Позднее они исчезли совсем. Губки, которые

эволюционировали в непористые шары? Маловероятно. Известьвыделяющие водоросли? Таких и близко нет. В общем — настоящие сфинктозои, если образовать это название от слова «сфинкс» (*греч*. Σφιγξ).

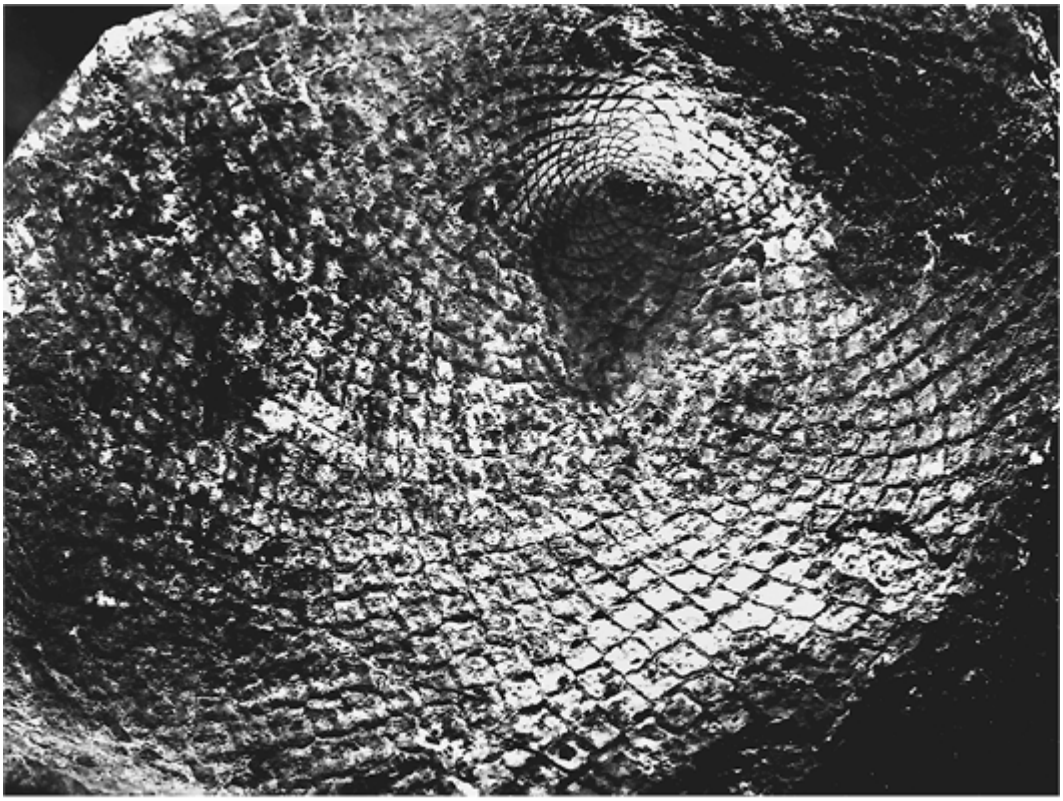


Рис. 12.12. Рецептакулит (*Receptaculites*), диаметр 15 см; девонский период (419–359 млн лет); Монголия

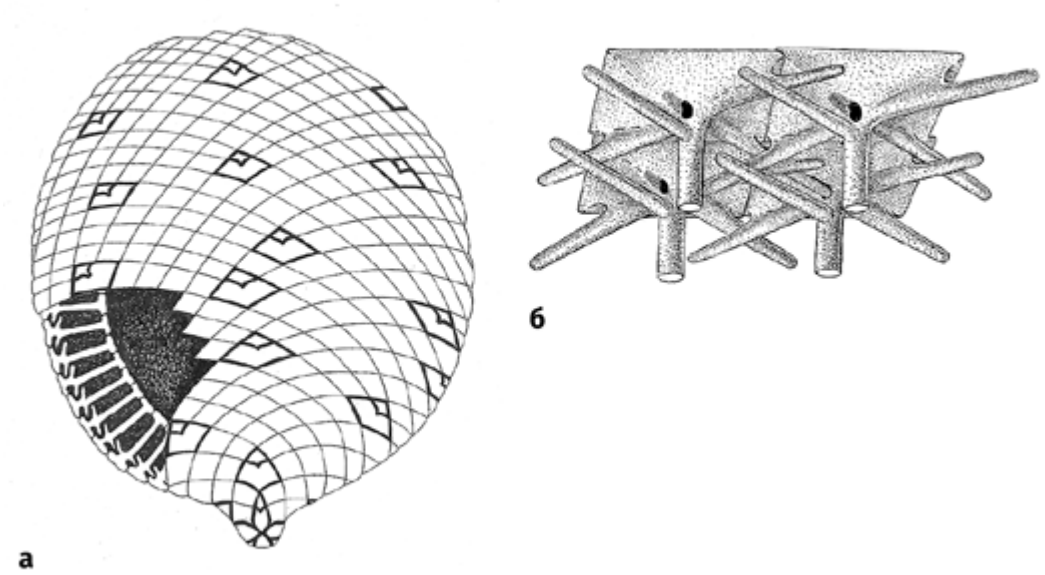


Рис. 12.13. Строение скелета рецептакулита (Т. Герасимова): а) общий вид; б) строение наружной стенки, вид изнутри

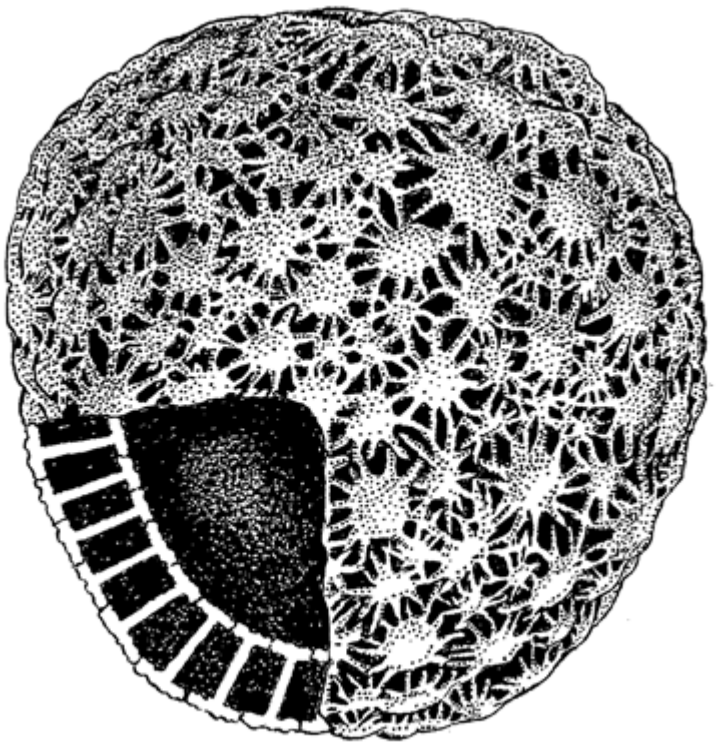


Рис. 12.14. Строение скелета радиоциата гирфановеллы (*Girphanovella girphanovae*), диаметр 5 см; раннекембрийская эпоха (515–513 млн лет); Тува (Т. Герасимова)

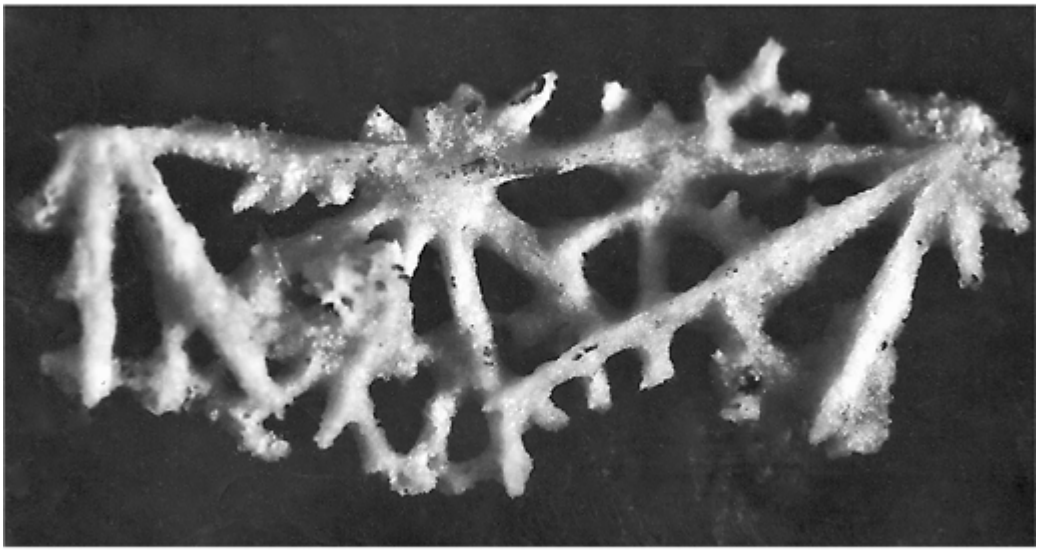


Рис. 12.15. Деталь скелета радиоциата гонамиспонгии (*Gonamispongia ignorabilis*), ширина 0,3 см; раннекембрийская эпоха (530 млн лет); р. Котуй, Красноярский край (А. Федоров; СНИИГГиМС)

Кто были предки и потомки самих губок? Предками могли быть воротничковые жгутиконосцы — колониальные одноклеточные, очень похожие, даже на ультраструктурном уровне, на важнейшие для губок воротничково-жгутиковые клетки. Поскольку основную клеточную массу некоторых губок составляют бактерии, предполагали даже, что губки появились благодаря слиянию таких существ и бактериальных колоний. У губочных бактерий много занятий: они обеспечивают дополнительное питание, управляют общим обменом веществ, освобождают губку от мусора, ускоряют обызвествление скелета и вырабатывают яды, отпугивающие хищников. И в нашем теле своих, человеческих, клеток всего одна из каждого десятка, и наши бактерии тоже выполняют многие важные функции — от пищеварения до иммунной защиты, но вряд ли мы произошли в результате слияния шимпанзе и бактерий. Впрочем, не будем торопиться с выводами: процесс образования колонии у некоторых воротничковых жгутиконосцев запускают… бактерии! Причем даже не симбиотические, а съеденные этими организмами. При переваривании бактерий выделяются серосодержащие жиры, которые воспринимаются жгутиконосцем как сигнальные молекулы, т.е. как руководство к действию по переходу в многоклеточное состояние. (Кстати, именно симбиотические бактерии отвечают за формирование кишечника у ряда животных — за создание своего жизненного пространства. Может, все животные, и мы в том числе, не более чем транспортные и защитные средства для бактериальных поселений, своего рода космические станции в чуждом им мире?)

Правда, если обратиться к «внутреннему содержанию» клеток — генным комплексам, то окажется, что исходным типом клеток, сохранившим наибольшее разнообразие генов, все-таки являются подвижные амебоциты, а отнюдь не хоаноциты. Это означает, что губки не потомки воротничковых жгутиконосцев, а скорее

«сестры» — сестринская линия, ведущая начало от общего с ними предка (рис. 12.16). Только в отличие от жгутиконосцев предки губок перешли к оседлому образу жизни и стали использовать биение жгутиков для продвижения не тела сквозь воду, а воды сквозь тело. О том, являются ли губки родоначальниками всех прочих многоклеточных животных, мы поговорим в конце этой части. На всякий случай отмечу, что воротничково-жгутиковые клетки (вместе со всей своей генной инженерией) сохранились у многих других животных, хотя их предназначение опять поменялось: их потомки на клеточном уровне задействованы в органах чувств, выделительной и пищеварительной системах.



Рис. 12.16. Палеонтологическая история низших многоклеточных животных: 1 — губки (*Vasispongia*, Porifera), 2 — кремневые губки (*Metaxispongia*, Silicea), 3 — археоциаты (*Coscinocyathus*, Archaeocyatha), 4 — роговые губки (*Vauxia*, Keratosa), 5 — обыкновенные губки (*Conciliospongia*, Demospongiae), 6 — шестилучевые губки (*Carduispongia*, Hexactinellida), 7 — разнолучевые губки (*Eiffelia*, Heteractinida); 8 — склероктенофоры (*Gemmactena*, Scleroctenophora), 9–10 — гребневики (Ctenophora: 9 — *Fasciculus*, 10 — *Paleoctenophora*); 11 — хасактииды (*Cysticyathus*, Khasaktiida), 12 — кораллы (*Flindersipora*, Anthozoa), 13–14 — гидроидные (Hydrozoa: 13 — *Byronia*, 14 — *Sinobryon*), 15 — медузозои (*Conularia*, Medusozoa)

Удивительно, что, будучи весьма дальними нашими родственниками, губки создали огромное разнообразие химических веществ, которые способны помочь человеку при тяжелых заболеваниях. Например, несколько видов демоспонгий выделяют алкалоиды, избирательно поражающие раковые клетки при лейкемии и лимфоме. Эти вещества запускают апоптоз именно у больных (и только больных!) клеток. Возможно, это связано с тем обстоятельством, что «примитивные» губки еще не утратили разнообразие таких механизмов, или с тем, что существа, у которых еще нет настоящих тканей, все равно как-то должны управлять своим ростом, чтобы оставаться успешными фильтраторами. Вообще, чтобы жить.

Глава 13
И бутылка рому! Пуэрто-Рико

Без малого 20 лет мне пришлось заниматься рифами, не видя ни одного живого. Иногда это приводило к забавным казусам. Скажем, найдя на берегу реки Лены небольшой археоциатовый риф, с которого обвалом срезало ровно половину, так что осталась вертикальная стенка, я решил ее отмыть и посмотреть, как именно археоциаты сидели при жизни. Оборудование специалиста по ископаемым рифам отличается некоторым своеобразием: рифовый молоток (кувалда), лом и десятилитровый чайник. Если на таежной горе я встречался незнакомому охотнику-эвенку с более обычным для этих мест карабином, тот предпочитал медленно отойти от меня в сторону, как от медведя.

Вылив «ушат» холодной воды на стенку метровой высоты, я замер от удивления: все археоциаты в нем висели вниз головой (устьем). Объяснений этому явлению у меня на тот момент было два: либо Сибирский континент, на котором все пласты лежат ровно и горизонтально с далеких мезопротерозойских времен, перевернулся в какой-то момент вверх дном, либо мой мозг не желает преображать картинку, которую видят глаза (а видят они в силу законов оптики как раз все наоборот). В общем, мир в тот момент для меня перевернулся.

Позднее, составляя подробные карты тех же ленских рифов с опытным седиментологом Ноэлем Джеймсом из Университета Квинс в Онтарио, который видел все рифы — от строматолитовых

протерозойских до самых разных современных, я узнал, что в этих сооружениях образуются полости, все поверхности которых плотно заселяются разными организмами. Природа действительно не терпит пустоты и пустот. Тот, кто залез на свод, живет «вверх ногами», и археоциаты стали первыми животными, освоившими роль троглобионтов (обитателей пещер).

На тропический остров Пуэрто-Рико я попал на несколько месяцев для вывоза выставки динозавров Палеонтологического института РАН (скелет тарбозавра до сих пор могу собрать и разобрать с закрытыми глазами, на время). После лиственничной тайги, неизменной на тысячах квадратных километров, он даже не поражал, а сражал на повал обилием и многоцветием экосистем: мангры и дождевой тропический лес, подводные луговые пастбища ламантинов и, конечно, настоящие коралловые рифы…

Стоит ли удивляться, что, когда Габриэля Гарсиа Маркеса спросили, почему герои его фантастической реальности никогда не попадают на Пуэрто-Рико, патриарх ответил: «Кто же знает, что там случится?»

Что вообще можно ожидать от места, которое занимает вершину Бермудского треугольника? Открытый Христофором Колумбом остров был назван Сан Хуан де Баутиста (в честь особо почитаемого католиками Иоанна Предтечи), а будущая столица, как и полагается, — «богатым портом» (Пуэрто-Рико). На картах же остров оказался Пуэрто-Рико, а город — Сан-Хуан. Вроде бы находятся в составе Соединенных Штатов, но говорят по-испански. Даже вечнозеленый доллар кличут «песо». На спидометрах машин значатся мили, а указатели на дорогах размечены в километрах. (Зато до места доезжаешь в полтора раза быстрее.) Вместо жареной и вареной картошки здесь едят жареные и вареные бананы. Под чесночным соусом. (По вкусу — все равно картошка.)

Итак, попав на остров среди острова, где обосновался Вьехо (старый) Сан-Хуан, я, согласно добрым пуэрто-риканским традициям, оказался при деле, но без дела. Можно было, конечно, впасть в сиесту днем и фиесту вечером, подобно всем прочим. При свете дня население отсыпается, чтобы в сумерках, после обязательного посещения таверны и церкви выпить чашечку-пекеньо самого лучшего в мире кофе (Бразилия, а также Финляндия с Германией — отдыхают) и влиться в бурную культурную жизнь. На вымощенных булыжником (по преданию, служившим балластом на судах) площадях и улицах старого города разыгрываются спектакли, бренчат оркестрики и звучат народные испанские песни. Это похоже на маленькое семейное торжество, где все давно и хорошо знают друг друга. (Через неделю и я уже здоровался с каждым — от бомжа-наркомана, притулившегося в теньке за ступеньками богатого и модного ресторана, до хозяина этого заведения.) Зрителей настраивают местные знаменитости — дивы из телерекламы и мыльных опер. Это нетрудно, потому что «Мисс мира» выбиралась среди пуэрториканок почти столько же раз, сколько среди остальных наций вместе взятых. Первый губернатор острова Хуан Понсе де Лион, сложением и ростом напоминающий пушкинского командора, счастливо бронзовеет над потомками своих подданных. (Некогда прозванный львом губернатор открыл Гольфстрим — секретную водную артерию, которая позволила испанцам быстро возвращаться из Нового Света в Старый, а затем сгинул где-то в американских дебрях в поисках источника счастья; его приключения послужили затравкой для одного из сиквелов «Пиратов Карибского моря».)

Еще можно прокатиться на фабрику знаменитого рома «Баккарди», куда прямо из центра Сан-Хуана (здесь везде причалы) попеременно ходят два морских трамвайчика. Точно посередине бухты они расходятся левыми бортами, на которых,

конечно, красуется «Пинта» и «Нинья». Возрастом трамвайчики приближаются к каравеллам Колумба.

Однако не всем по силам выдержать столь напряженный ритм жизни, тем более когда в окрестностях города полно природных соблазнов. Но попасть в дождевой лес оказалось непросто. Автобусы туда не ходят. Такси если и поедет, то обратно не привезет — растает в вечном пуэрто-риканском бризе. Пешком полдня только в одну сторону. Пришлось смириться с прогулочным маршрутом для невзыскательных отдыхающих. Я оказался в микроавтобусе с семейством американцев, только что справившим свадьбу. Они с утра пораньше уплетали чипсы и жирные кремовые пирожные. «Ну, сейчас начнется», — подумал я, окинув взглядом серпантин, устремившийся на самый верх Центральной Кордильеры. И началось: все американцы, как у них говорят, «жидко заулыбались». Не улыбались только шофер и я. Его звали Иисус, и вел он нас, точнее, вез, почти на небеса.

Парадиз раскинулся там, где тучи Северной Атлантики цепляются за Центральную Кордильеру — островной хребет. Когда-то, 70 или 80 млн лет назад, Карибская плита ударилась о Северо-Американскую. От удара на стыке выскочили Большие Антильские острова. И теперь от Кубы до Пуэрто-Рико зарубцевавшимся швом на месте столкновения тянется Центральная Кордильера, а в выемках шоссе, пересекающего хребет, можно найти плитки со следами глубоководных организмов — такими же, как и те, которые Леонардо да Винчи зарисовывал в Итальянских Альпах. В эти горы упираются все североатлантические тучи. В бессильной ярости от невозможности прорваться на юг они изливают здесь обильные слезы. (А по ту сторону хребта, на юге, произрастают совершенно сухие кактусовые и листопадные леса.)

Едва мы оставили салон автобуса, как оказались промокшими от макушки до кончиков кроссовок. На это Иисус со свойственным ему смирением заметил: «Это дождевой лес».

(Высохли тоже быстро, чтобы тут же вымокнуть по новой.) Последние 10 000 гектаров этого леса прижались к вершине Эль-Юнке. (Так назван и весь национальный парк.) Слово «Эль-Юнке» получилось от переиначивания на испанский лад имени местного доброго духа Лукуйо. Дух не смог защитить население острова. Весь народ — 3 млн человек — вымер вскоре после прибытия конкистадоров от европейских зараз и непосильного труда на плантаторов. Остались лишь наскальные рисунки да несколько общеизвестных теперь слов: каноэ, табак, батат, касик (вождь).

Уцелело и немножечко леса. Хотя вряд ли в былые времена здесь росли эвкалипты, имбирь и бамбук, расплодившиеся ныне. Но папоротники, более 140 местных видов, еще живут. Древовидные циатеи на 5–7 м вознесли свои перистые кроны. Под ними приютились травянистые родственники. По стволам и веткам незваных пришельцев расселись вперемежку паразитические бромелии и опять же папоротники. Подвижное население леса мелко и немногочисленно: изумрудно-зеленые гекконы и голубовато-серые анолисы, а также соперничающие с ними размером палочники и ярко-желтые улитки-караколы. Совсем крошечные созданьица — золотистые лягушечки ко́ки, меньше ногтя ростом — невидимым хором сопровождают группу по лесу. Их пение достойно заменяет голоса птиц. Хотя местные птицы неразговорчивы, именно они еще как-то поддерживают угасающее разнообразие и самобытность островной живности.

Измельчали коренные пуэрториканцы не случайно. Для борьбы с ядовитыми змеями сюда завезли мангустов. Прожорливые зверьки съели почти все, что бегало, прыгало и ползало, кроме самых больших и самых маленьких. Вот и получается, что в заповеднике не осталось почти ничего заповедного, кроме папоротников и коки.

Разбавленный азиатскими, африканскими и австралийскими пришельцами лес продолжает жить дождевой тропической жизнью. Корни деревьев и сопутствующие им грибы и бактерии

разрушают вознесенное Кордильерой океаническое дно. Не будь леса, горы не стирались бы так быстро. Кристаллы и минералы переходят в растворы, которые ниспадают водопадами, стекают ручьями и сливаются в большие черные (от смытой органики) реки, которые несутся к Атлантическому океану.

Вдоль самой черной из них — Рио-Гранде (Большая река) — мы катимся вниз на побережье. По дороге американцы затевают спор о природе покатых, очень похожих друг на друга формой и размером пупырей, следующих вдоль побережья. «Древние рифы», — говорю я, прикидывая, что там внутри. Попутчики не верят, и я предлагаю провести эксперимент. На спор: покажу кораллы — обед за их счет, не найду — наоборот. Иисус тормозит у приличного — под 10 м высотой, но не глубокого грота, и я устремляюсь в его нутро. На поверхности ничего не видно, но стенка выглядит рыхловато, и я запускаю в нее руку, которая проваливается по плечо. Зато пальца нащупывают что-то твердое. Вынимаю кулак и разжимаю его: на ладони небольшая коралловая веточка, а я честно заработал себе и Иисусу обед. (Скелеты современных шестилучевых кораллов целиком состоят из арагонита, который очень быстро растворяется, особенно под воздействием пресной воды, вот рифы и превратились в зализанные холмы из известковой трухи.)

Автобус останавливается у небольшого пригородного ресторанчика. Американцы дружно набрасываются на местные деликатесы — мясо, запеченное в сладком картофеле-батате, и расплющенную в бумажный лист жареную рыбу. Мы с Иисусом сидим за крайним столиком, попиваем минералку, и он поучает меня, как понять, чего хочет пуэрториканка: «Если пьет “Курс-лайт” (сорт пива) и спускает песо в музыкальный автомат — можно смело подходить и знакомиться». — «На что ты толкаешь меня, Иисус?» — вопрошаю я. Тем временем гринго насытились — значит, пора возвращаться…

Если последовать за унесенными водой из дождевого леса минеральными и органическими добавками, то окажешься в другом лесу — мангровом, где все это оседает среди частокола стволов и воздушных корней. Туда я направляюсь сам. Благо городские автобусы доходят почти до самых зарослей. Пуэрто-риканский автобус с его мощнейшим кондиционером — это глоток свежего прохладного воздуха посреди знойной весны. Но, если не выскочить перед ним на дорогу, вожделенная свежесть умчится вдаль серебристым снарядом. (Если выскочить, тоже не всегда затормозит.) Ходят они по расписанию, каждый по своему собственному, независимому от расписания маршрута. Второй может прийти через пять минут после первого, а третий — через два с половиной часа. Но, если долго ничего нет, можно и пешком прогуляться. Дорога тянется вдоль бесконечного желтого песчаного пляжа с рядками кокосовых пальм.

Островок леса, прижатый к лагуне кокосовыми плантациями, по-прежнему смело наступает на целую Атлантику. (Это местечко, тоже национальный парк, называется почему-то «Пиньонес» — ананасики.) Красная мангрова лапшой свесила длинные (до 30 см) стручки красноватого цвета прямо в океан и раскинула над волнами крону с широкими кожистыми листьями, покрытыми восковым налетом для защиты от соленых брызг. На раскидистых низких ветвях днем любят вздремнуть серые и зеленые с оранжевым игуаны. С заходом солнца они плюхаются в лагуну, чтобы подкрепиться морской травой. Это самые большие из диких пуэрториканцев. У некоторых игуан от довольно умной для рептилий мордочки до кончика чернополосого хвоста — полтора метра.

Приютившие игуан мангровы тоже сбрасывают семена в соленую воду. Чем больше семян упало — тем лучше. А будущие стручки уже распустились лимонно-желтыми цветами. Семя, пропитанное с одного конца водонепроницаемым составом и поэтому похожее на поплавок-перо, со временем выпустит

корешок и несколько листьев. В таком виде мангровая поросль может долго плавать, а если повезет, прибьется к отмели, где выпустит опорные корешки и закрепится. Позднее деревца, сплетаясь вместе, образуют барьер, вдоль которого накапливаются илы и листовой опад. На опад набрасываются изголодавшиеся бактерии-разрушители, и через несколько лет лес прирастает новой полосой черной от органики почвы. Разлагая органическое вещество, микробы используют для своих разрушительных целей весь кислород, и в миллиметре ниже поверхности его не остается совсем. Продавленная ногой ямка тут же заполняется зловонной жижей — значит, здесь работали серные бактерии. В черной грязи вырастает черная мангрова с солеными на вкус удлиненными листьями. Чтобы хоть как-то продышаться, дерево выставляет наружу многочисленные воздушные корешки. Только ступая по этим гибким колышкам, и можно пробраться в мангровые дебри.

Судовой врач с колумбовой каравеллы писал в 1494 г., что мангры «так густы, что и кролик вряд ли проскочит». Проверить сие наблюдение на кролике мне не довелось за неимением последнего. Но, продираясь сквозь живой плетень, вертлявым игуанам и крабам-бокоходам я позавидовал. Большой земляной краб, перебирая страшно мохнатыми лапками, старается поскорее закопаться в самую грязь. В последний момент я ухватываю его поперек панциря, но тут же отпускаю — зазубренная клешня, размером с ладонь, щелкает прямо перед пальцами. Проверять на себе, развивает ли именно эта клешня давление 500 ньютонов на 1 м^2 (достаточное, чтобы разрезать гвоздь), мне что-то не хочется. Впрочем, возможность остаться без пальцев не слишком пугает хозяев мелких придорожных кабачков. По всему заповедному лесу видны «закопушки» — это отлавливали ярко-оранжевых мангровых и голубовато-синих больших земляных крабов. (Они действительно большие — до 10

см в поперечнике.) Их мясом начиняют пирожки, которые жарят в кипящем кукурузном масле и продают отдыхающим.

Лишь крошечные манящие крабики могут чувствовать себя в безопасности. Но на всякий случай, завидев приближающееся прожорливое двуногое, дружной стайкой в 100–200 штук скрываются в частоколе воздушных корешков. При этом в сторону непрошеного гостя обращена сильная красная или желтая клешня. Лишь зазевавшиеся соперники, сцепившиеся из-за безучастно взирающей на них самки, остаются на месте. В поединке побеждает не сильнейший, а хитрейший. Встав в правостороннюю стойку, оба соискателя одной из равновеликих (но небольших) ножек дамы упираются друг в друга клешнями-переростками. В выигрыше оказывается тот, кто первым уберет конечность. Противник же, кувыркаясь, летит по песочку, отброшенный назад внезапно распрямившимся собственным манипулятором.

Ущипнуть крабы могут всякого, но питаются тем, что нападало с мангров: толстыми листьями, плодами и улитками «кофейными зернами», цветом и формой действительно похожими на жареный кофе. Если съедобный краб полакомится ядовитыми плодами манчинеллы (*Hippomane mancinella*), или пачкульника, похожими на крупные сочные яблоки, он сам превращается в отраву. Кожа у отобедавшего таким крабом начинает чесаться. Если вовремя не промыть желудок, может быть и хуже. Обильный сок смывается с дерева дождем, и под пачкульником не стоит даже прятаться.

В сезон дождей погруженные в воду мангровые стволы и корни облепляют усоногие раки в своих белокаменных домиках-палатках, розовые мидии, красные, желтые и черные морские спринцовки. Спринцовки похожи на маленькие кожистые мешочки с двумя трубками. Из трубок, если надавить пальцем на извлеченное из воды существо, вылетает струя, давшее этому животному название. (На самом деле морские спринцовки

относятся к хордовым, так же как и люди.) Все вместе подводные сидячие обитатели мангров многократно процеживают морскую воду, выбирая из нее все мало-мальски съедобное и попутно осаждая прочую взвесь.

Благодаря уловителям мути и манграм, тормозящим снос более крупных частиц в прибрежные пуэрто-риканские воды, в них может существовать самое «чистолюбивое» сообщество — рифы. Подобно тропическому дождевому лесу, рифы живут энергией света и нуждаются в незамутненных водах. Прозрачных, как «Бакарди» тройной очистки.

Ром вспоминается не случайно. Какой пиратский роман обходится без одноглазой бородатой хари, свесившей фиолетовый с красными разводами носище в фаянсовую кружку со старым добрым ромом? Подплывая на катамаране к коралловым островам, я убедился, что пираты знали свое дело: ром — не роскошь, а проверенное средство от морской болезни. Ко времени прибытия на рифы катамаран достаточно напрыгался по карибским волнам. От мыслей, обращенных внутрь себя, точнее к внутренностям, не отвлекал даже вид молодой капитанши в розовом бикини. Она-то и посоветовала хорошенько хлебнуть «Бакарди». Податливая русская душа отказаться не смогла (тем более что для русских, в отличие от нелюбимых гринго, все путешествие обошлось почти бесплатно). И действительно полегчало. Можно было напяливать маску-ласты и плюхаться прямо с судна в воду.

Пригодились и невостребованные в поездке яства. Коралловые рыбки, словно птицы, слетались на зажатую в руке булку. Совали свои носы-пинцеты фиолетовые с лимонно-желтыми плавниками рыбы-хирурги. Стайками кружили ронки в желтую и голубую продольную полоску. А крапчатый красно-зеленый снэппер разевал пасть размером с кулак, так что собственный кулак непроизвольно отдергивался. Когда же в руке ничего не осталось, а рыбы, рыбины и рыбки расплылись по своим делам,

вспомнилось, что на плече висел фотоаппарат. Накормленные рыбы отвечали разноцветной (черной ее никак не назовешь) неблагодарностью и позировать не желали. Снимать в море оказалось намного сложнее, чем на суше. Мало того, что уплывал объект, но и самого фотографа, вопреки желанию, относило в противоположную сторону. В итоге бок оказался изодран о коралловые ветки, в ноге засели ежовые иглы, а фотоаппарат медленно оседал на дно узкой рифовой полости, из которой торчали шипы рассерженного кузовка. Тут и рыба-хирург возвратилась. Оправдывая свое название, она запускала нос во все царапины. Воспоминания о фотосъемке остались надолго — рубцы от кораллов, обработанные стрекательными клетками, саднили еще неделю, а заживали почти три месяца.

Зато когда они чесались, сразу вспоминались подводные пейзажи. Белое известковистое дно, посреди которого к бликующей поверхности вознеслись желтоватые от полипов коралловые деревья. Хрупкие на вид, но очень прочные на излом ветви акропор, замершие безлистым лесом. Памятниками мозгам высились шары сидерастрей. И все они поросли сиреневыми веерами горгоний и коричневыми канделябрами плексаур. Из глубоких ниш выглядывали красно-желтые антенны омаров и радужные глаза раков-богомолов. А над головой пролетали сине-желтые рыбы-ангелы.

Глава 14
Кораллы: эволюция через стремление к свету

Времена, когда любые круглые ископаемые (прикрепительные диски вендобионтов, зубные аппараты аномалокаридид, даже круги на песке, прочерченные водорослями, вращаемыми течением) объявлялись медузами, а все известковые колонии, мало-мальски похожие на полипняк (скелеты водорослей, губок), — кораллами, прошли. В остатке оказались пара эдиакарских книдарий (тоже сомнительных) и немного кембрийских.

Важнейший признак типа Cnidaria (от *греч.* κνιδη — крапива) — особые стрекательные клетки, или книдоциты. У существ, к которым относятся коралловые полипы и медузы (сцифоидные, гидроидные и некоторые другие), ядовитые стрекательные клетки помогают щупальцам и пищеварительной полости ухватить и удержать живую добычу. (Паразитов миксозоев в расчет не берем: они утратили все черты своего типа и превратились кто в червячков, кто в существа из нескольких клеток.) Яды воздействуют на нервную и кровеносную системы жертвы. Одно из самых опасных животных — тихоокеанская кубомедуза хиронекс (*Chironex fleckeri*) — с 1884 г., когда ее научились определять, убила своим ядом свыше 200 человек (больше, чем белая акула за тот же срок). И это существо размером всего 10–15 см! Люди, пережившие ее нападение, утверждают, что в момент укуса чувствовали, будто тысячи

раскаленных гвоздей вонзаются в тело. Эти «тысячи гвоздей» и есть стрекательные клетки.

Каждая клетка содержит капсулу, заключенную в эластичную оболочку из белка, близкого по составу к тому, который образует паутину, и вмещающую пузырик с ядом и спирально свернутой трубочкой с похожим на гарпун наконечником. Если стрекательные клетки, например, гидры ощущают приближение возможной добычи, трубочка мгновенно — всего за 700 наносекунд — раскручивается и выстреливает с такой силой, что пробивает даже панцирь рака. Яд проникает в ткани обреченной жертвы. Хотя глаз, в нашем понимании, у гидры нет, она разряжает свои ядовитые клетки, именно узрев добычу: атакует, когда на нее падает тень жертвы, причем лучше попадает в цель в условиях плохой освещенности. В чувствительных клетках и гидры, и медузы содержатся рецепторы и белки, контролирующие восприимчивость к свету. Еще в них есть регуляторные гены, которые являются предковыми для генного комплекса, отвечающего у позвоночных за формирование не только органов зрения, но и слуха. Выходит, что наши способности видеть и слышать имеют сходство на генном уровне. Поскольку каждая чувствительная клетка иннервирует примерно 30 стрекательных, реагируя на изменения освещенности, она и разряжает залпом всю батарею. Так как вместе все эти клетки служат у медуз глазами, получается, что они убивают взглядом, словно мифическая Горгона Медуза. (Некоторые медузы обзавелись и настоящими глазами, причем камерного типа — как у нас, хотя ни особой остротой зрения, ни цветовым восприятием не отличаются.)

К сожалению, книдоциты в ископаемом виде не встречаются. Остается полагаться на другие признаки. Окаменевшие щупальца — тоже редкость: найдены только у пары силурийских кораллов табулят (о них чуть позже) и на отпечатках медуз. К счастью, природу многих древних животных выдают их органы

пищеварения, по строению которых можно различить, скажем, сидячих кольчатых червей, двустворчатых моллюсков и книдарий. Последние, как уже сказано, обладали обширной пищеварительной полостью, куда погружалась добыча. Поскольку подобный орган слишком большим никогда не бывает (и всегда хочется отрастить еще больше), коралловые полипы расширили пищеварительную площадь, сложив ее радиальными складками — септами (из расчета по септе на каждое щупальце) и укрепив их известковыми пластинами. Пластины, которые для простоты тоже называют септами, начинают расти внутрь от поверхности известковой чашечки полипа и представляют с ней единое целое. (Все это немного напоминает скелет археоциаты, но без почти обязательной внутренней стенки и без пор, которые губкам необходимы; лишь в кайнозойскую эру появились кораллы с пористой чашечкой.) Септы позволяют опознать кораллов среди множества чашевидных окаменелостей и, более того, определить разные группы этих существ, каждое из которых хотя и было радиально-симметричным (при взгляде на полип сверху), но отличались числом плоскостей симметрии, а также ее выраженностью.

Самые древние книдарии очень халатно относились к потребностям палеонтологов и если даже имели септы, то больше похожие на беспорядочно расположенные шипы. К ним, возможно, принадлежали клаудины (*Cloudina* — род, названный в честь Престона Клауда, одного из пионеров докембрийской палеонтологии) и анабариты (*Anabarites* — от якутской реки Анабар), существовавшие в конце эдиакарского — начале кембрийского периода (550–512 млн лет назад).

И те и другие жили в тонких известковых трубочках (до 8 мм диаметром и до 50 мм длиной). Клаудины стали первыми животными, создавшими биоминеральный скелет. Первый блин действительно вышел комом: их произвольно изогнутые трубки состоят из отдельных конических резко расширяющихся

элементов и более всего похожи на стопку пластиковых стаканчиков, которые смяли, срезав донца (рис. 14.1). В этих существах часто пытаются разглядеть древнейших кольчецов, но клаудины раздваивались по мере роста, что никакие черви делать не могут. Подобно многим настоящим книдариям они строили рифы, но легко обходились без твердого скелета, если судьба заносила их личинки в приполярные моря, где сложно отлагать карбонат кальция.

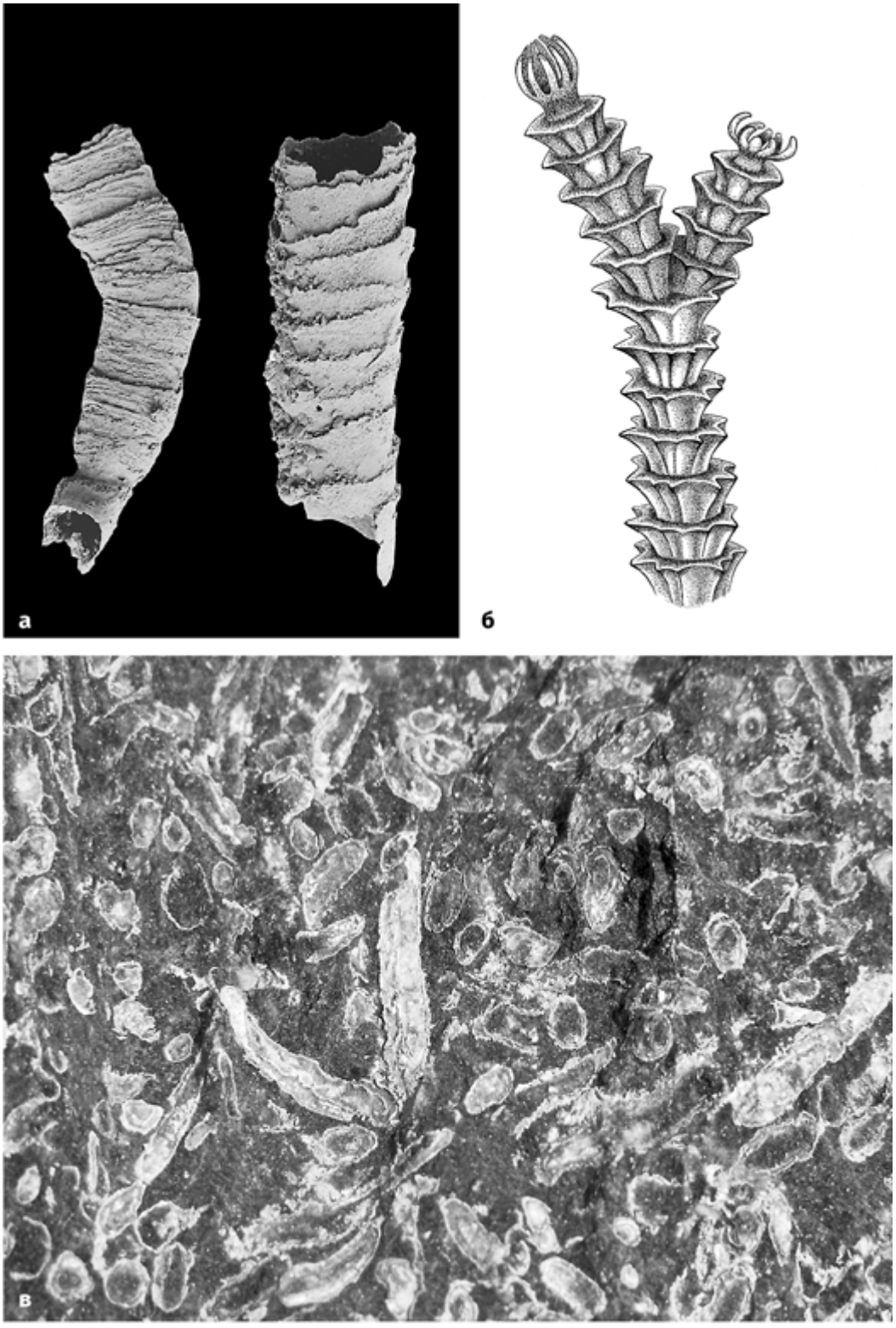


Рис. 14.1. Клаудина (*Cloudina*); эдиакарский период (550–540 млн лет): а) внешний вид трубок, длина 0,4 см; Шэньси, Китай (Шухай Сяо; НИГПАН); б) реконструкция (А. Коноваленко); в) клаудиновый риф, ширина снимка 5 см; Намибия

Анабариты жили в узкоконических трехлучевых раковинках, которые по мере развития закручивались винтом (рис. 14.2). У некоторых из них были даже септы, причем снаружи в виде продольных пластинчатых выступов. Значит, у таких анабаритов скелет был внутренним, поскольку септы развиваются только в мягких тканях.



Рис. 14.2. Раннекембрийские анабариты (540–535 млн лет): а) ракушняк; хр. Хасагт-Хайрхан, Монголия; б) фосфатизированная раковина анабаритеса (*Anabarites valkovi*), длина 0,15 см; в) отпечаток внутренней поверхности раковины акулеохреи (*Aculeochrea composita*), длина 0,1 см; р. Юдома, Якутия (А. Федоров; СНИИГГиМС); г) реконструкция анабаритеса и акулеохреи (Т. Герасимова)

Чуть больше похожи на скелеты книдарий остатки раннекембрийских хасактиид (Khasaktiida), чье название увековечило монгольский хребет Хасагт-Хайрхан. Их находят среди археоциатовых рифов возрастом 530–510 млн лет. Хасактииды представляли собой довольно крупные неправильные известковые чаши (до 15 см в диаметре; рис. 12.16.11, 14.3). При

желании в такой чаше можно, конечно, представить и губку, но вот только ее стенки не пористые и часто вогнуты до такой степени, что, будь там внутри фильтратор, он быстро умер бы голодной смертью. А довольно простая — из уложенных слоями одинаковых изометричных кристаллитов — микроструктура скелета подсказывает, что его хозяин был не сложнее коралла.

С большей уверенностью на роль кораллов претендуют несколько южноавстралийских форм (*Flindersipora, Moorowipora, Arrowipora* — это местные топонимы, к которым присовокуплен корень «пора») и одна южносибирская с хорошо развитым полипняком — вместилищем для колонии полипов (рис. 12.16.12, 14.4). Многие кораллы размножаются делением или почкованием и на всю жизнь остаются вместе. Старые особи отмирают, но колония плодится, разрастается вширь и вверх. В таком развитии есть свои преимущества: если часть особей погибнет (будет съедена или засыпана осадком, выломана торнадо и отправлена в холодные глубины океана или выброшена на сушу), другая часть генетически им идентичных полипов — клоны — продолжит развитие. Колония будет возрождаться вновь и вновь, словно мифологическая многоголовая Гидра, у которой на месте отсеченных голов постоянно вырастали новые. (В честь нее одна из основных групп книдарий названа Hydrozoa: от *греч*. Υδρα — Гидра и ζωον — животное.) В некоторых колониях особи, которые разжились едой, могут поделиться ею с остальными, не столь удачливыми. Тоже преимущество. Благодаря этому колониальные организмы развиваются и распространяются по субстрату быстрее, чем одиночные. В итоге основными строителями быстрорастущих рифов стали колониальные губки и кораллы. То ли дело коралловые полипы: как бы ни были они близки пространственно и генетически, стремление проявить свою особость у полипов сохраняется. У каждого из них есть своя личная чашечка (по форме это скорее цилиндр или многогранная призма), окруженная известковой стенкой. Между стенками

соседних чашечек остается ничейное пространство, которое тоже заполняется карбонатом кальция, но с иной, обычно мелкокристаллической структурой. На просвет, в шлифе, эта «ничейная полоса» просматривается как отчетливая темная линия. Во внешне похожих многоячеистых скелетах хететид, известьвыделяющих цианобактерий или водорослей ничего подобного нет: скелет сплошной. К тому же чашечки полипов и покрупнее будут в среднем на порядок, чем трубки в скелетах всех этих организмов (рис. 14.4а).

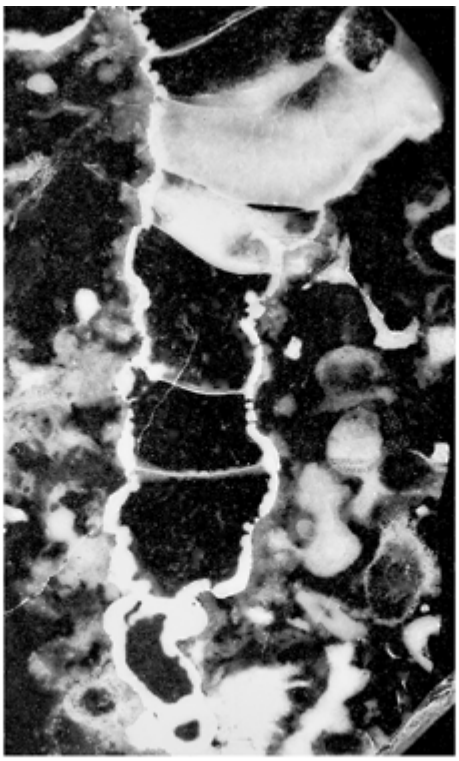


Рис. 14.3. Скелет кораллоподобного организма цистициатуса (*Cysticyathus tunicatus*) в продольном сечении, длина 5 см; раннекембрийская эпоха (525–515 млн лет); р. Лена, Якутия



Рис. 14.4. Коралл флиндерсипора (*Flindersipora*); раннекембрийская эпоха (520–515 млн лет); горы Флиндерс, Юж. Австралия: а) продольное сечение колонии, диаметр 5 см; б) шестоватая микроструктура скелета, ширина снимка 350 мкм. На врезке в том же масштабе обызвествленный организм бия (*Bija*), который часто путали с кораллами; раннекембрийская эпоха (510 млн лет); Горный Алтай

Раннекембрийские полипняки, называемые коралломорфами, состояли из отдельных разграниченных чашечек и были уже настоящими кораллами. У некоторых из них появились и септы, хотя их число сильно разнилось в соседних кораллитах одной и той же колонии. И у всех в трубках появились днища — поперечные непористые пластинки, в которые полипы упирались подошвой. По мере роста колонии нужно было подниматься в трубке вверх, чтобы успевать за остальными, и днища, одно за другим, отсекали опустевшую часть трубки.

Внешне некоторые коралломорфы очень напоминали более поздние кораллы, но, как и археоциаты, они исчезли в раннекембрийскую эпоху, просуществовав не более 15 млн лет (525–510 млн лет назад). И вероятно, по той же причине — несовместимости магнезиально-кальцитового скелета с новыми природными веяниями. Впрочем, кораллы, как и губки, легко расстаются с минеральным скелетом, когда его становится слишком сложно выделять, а затем обретают вновь.

Не исключено, что в раннеордовикскую эпоху (480 млн лет назад) коралломорфы вернулись в облике табулят (Tabulata; от *лат*. tabulatum — ряд). Эти вымершие в конце пермского периода (252 млн лет назад) книдарии всегда жили только колониями, за что и были прозваны «рядовиками» (рис. 14.5). Именно они являются единственной ископаемой группой, у которой окаменели щупальца. Случилось это буквально пару раз, и оба раза в морях Лаврентии (ныне территория Канады). А причиной столь удачного для палеонтологов стечения обстоятельств стала потребность силурийских (440–425 млн лет назад) родов фавозитес (*Favosites*) и гелиолитес (*Heliolites*) защитить свои нежные щупальца. Полипы обложили их многочисленными известковыми спикулами. (Да, спикулы бывают не только у губок, но и у кораллов, кольчатых червей, моллюсков, но у всех — очень разные.) Правильные радиальные ряды спикул даже позволяют

сосчитать число щупалец у табулят: ровно 12. По количеству септ об этом тоже можно было догадаться, но именно что догадаться. А это важнейший признак, по которому различаются все крупные группы живых и вымерших кораллов: число щупалец кратно четырем у четырехлучевых, или ругоз, кратно шести у шестилучевых, и их ровно восемь у восьмилучевых. Кратно — не значит равно четырем или шести. По мере роста полипа сначала закладывается четыре или шесть септ, а в ходе дальнейшего развития это число постоянно увеличивается, но строго в четырех или шести секторах чашечки. У взрослого гексакоралла щупалец может быть целый лес, например 96.

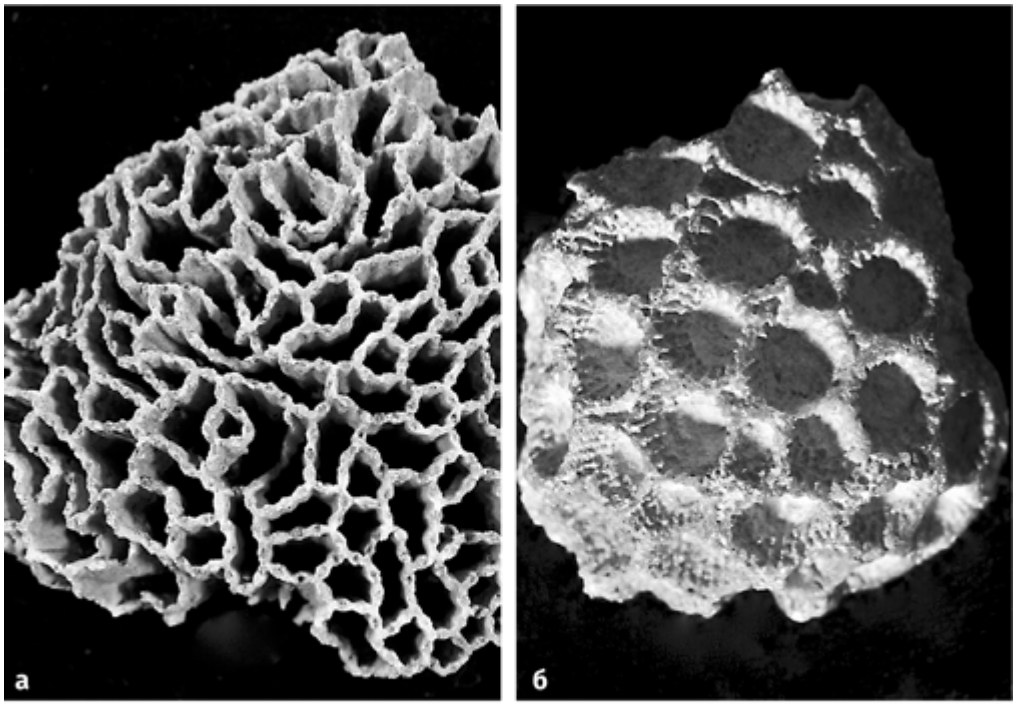


Рис. 14.5. Колониальные табуляты: а) хализитес (*Halysites*), диаметр 4,5 см; силурийский период (440–420 млн лет); б) калапоэция (*Calapoecia huronensis*), диаметр 1,5 см; позднеордовикская эпоха (450–445 млн лет); Огайо, США (commons.wikimedia.org)

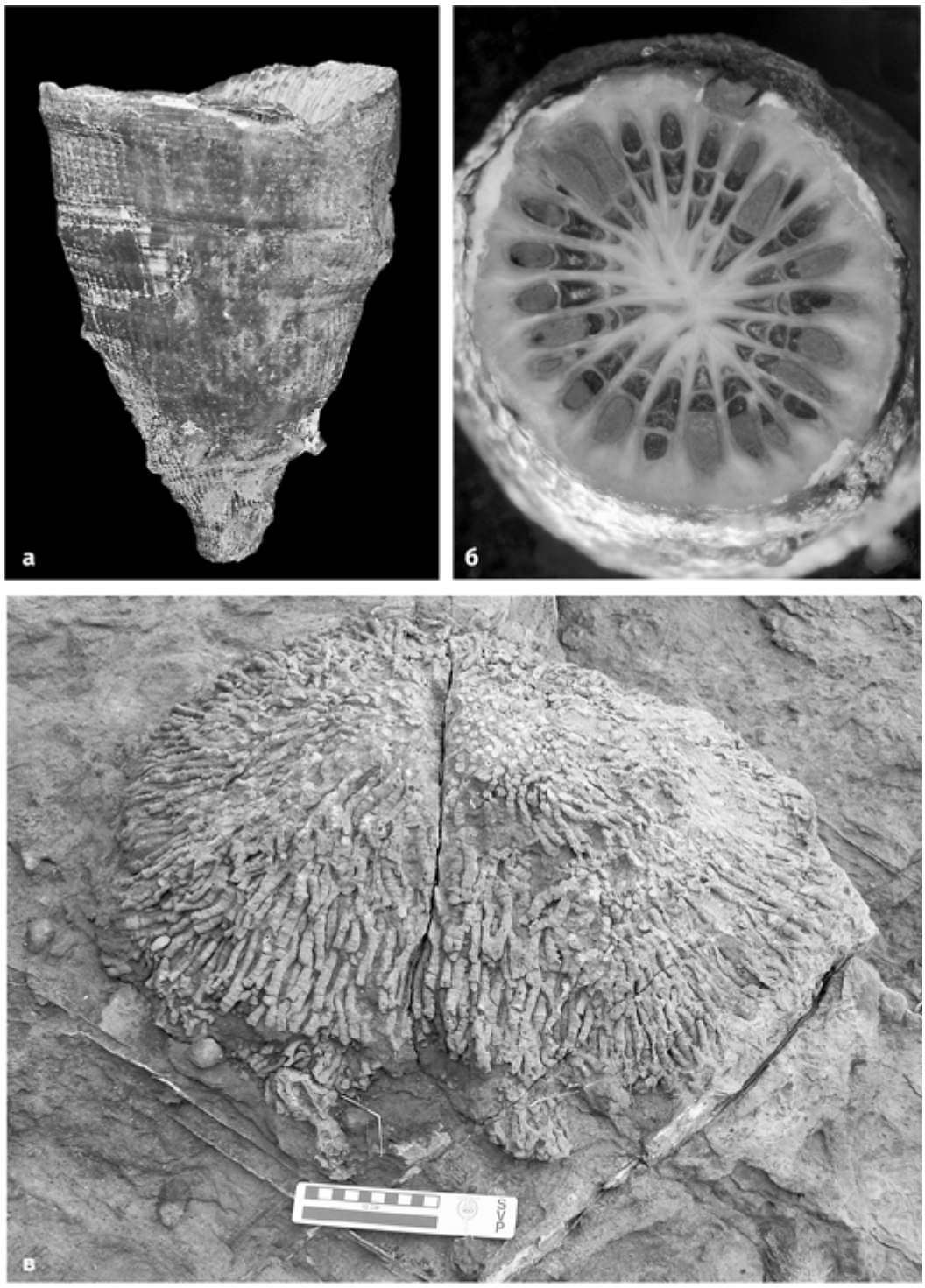


Рис. 14.6. Ругозы: а) морщинистая эпитека омфимы (*Omphyma subturbinata*), вид сбоку, диаметр 4 см; раннесилурийская эпоха (433–430 млн лет); Эстония (Эстонский музей естественной истории); б) стереолазма (*Stereolasma rectum*), поперечный срез, диаметр 0,7 см; среднедевонская эпоха (390–385 млн лет); шт. Нью-Йорк, США; в) колониальные ругозы соленодендрон (*Solenodendron horsfieldi*); каменноугольный период (350 млн лет); Уэльс (commons.wikimedia.org)

Долгие 230 млн лет своего существования табуляты эволюционировали как колониальные существа, создавая все более сплоченные колонии (массивные вместо легко разрушаемых цепочечных) с пористыми стенками кораллитов. Поры позволяли полипам общаться, чтобы коллективно реагировать на угрозу и делиться пищей. Для упрочения «мест общего пользования» — скелета колонии — часть полипов перестала развиваться в полноценные особи со щупальцами. Они превратились в узкие трубчатые существа, задачей которых было создать прочный сотовидный каркас между кормящимися и кормящими нормальными полипами.

В отличие от табулят, ругозы, появившиеся немного позднее и также дожившие в небольшом числе до самого конца пермского периода (460–252 млн лет назад), в значительной степени оставались индивидуалистами. Вокруг одиночного кораллита нарастал слоистый известковый покров — эпитека (рис. 14.6а, б). Последовательные слои эпитеки ругоз напоминают кольцевые морщины, поэтому они и получили такое название (Rugosa; от *лат*. rugosus — морщинистый). Морщины расположены не случайным образом, а отражают определенные ритмы роста: в день добавлялось по слою. (Эта закономерность сподвигла палеонтолога Пьера Семенова-Тян-Шанского из Национального музея естественной истории в Париже, правнука знаменитого русского географа, рассчитать количество дней в каменноугольном году: получилось несколько больше, чем в современном, — Земля тогда вращалась быстрее.)

Хотя в поперечном сечении ругозы круглые и септы у них закладывались в четырех секторах чашечки, они на самом деле двусторонне-симметричные. Видимо, глотка у них была щелевидная, как у современных гексакораллов, и расположение септ зеркально только по отношению к одной, глоточной, плоскости. Поэтому в начале роста, когда у полипа было всего

четыре септы, они образовывали рисунок, похожий на молодежный символ мира — пацифик. По мере увеличения числа септ это сходство утрачивалось (увлечения молодости с возрастом проходят), и коралл, скажем, с 48 щупальцами приобретал радиальную симметрию.

И все-таки мода на образование колоний не обошла ругоз стороной (рис. 14.6в). Со временем почки некоторых из них перестали отделяться от материнской особи, и появились ветвистые и даже массивные колонии, но нормой жизни для тетракораллов это не стало. Многие «морщинники» лежали на дне и, если их засыпало осадком или переворачивало штормовой волной, изменяли направление роста, превращаясь в подобие толстых ребристых червей, внезапно окаменевших в скрученном состоянии.

Поскольку появились табуляты и ругозы в теплую раннеордовикскую пору при высоком уровне углекислого газа, скелеты они строили из обычного кальцита, более устойчивого к растворению. Каменноугольное похолодание вынудило этих теплолюбивых существ ограничиться тропическими морями, что значительно снизило их разнообразие, и в пермском периоде они уже сходили на нет.

Ненадолго в палеозойских морях появлялись и другие кораллы. На рубеже девонского и каменноугольного периодов (380–325 млн лет назад), когда табуляты и ругозы сильно пострадали от позднедевонского вымирания, их место попытались занять гетерокораллы (Heterocorallia; от *греч.* ετεροσ — другой, иной). Они жили в скелетах «наизнанку»: на плоской или цилиндрической подставке сидели септы, вокруг которых располагалось мягкое тело. Но истинные коралловые хозяева палеозойских морей быстро вернули пришельцев в небытие. В позднеордовикскую эпоху (450–445 млн лет назад) кораллы провели другой эксперимент: в ирландской части Лаврентии (Ирландия еще не скоро станет частью Европы) возникли

килбухофиллиды (Kilbuchophyllida; от названия деревушки Килбух и *греч.* φυλλον — лист). Они представляли собой круглые листовидные пластинки размером с пятирублевую монету, на которых плотным кругом располагались многочисленные септы: на вид — прямо шестилучевые кораллы. Сходство с последними усиливал и арагонитовый состав скелета (поэтому килбухофиллиды полностью растворились, остались лишь «керамические» глинистые слепки). Эти кораллы явно воспользовались падением уровня парникового газа (и похолоданием), чтобы проявиться в столь минералогически неустойчивом обличье. Вот только жили они очень недолго и всего в одном месте.

Новые кораллы с арагонитовым скелетом возникли во второй половине пермского периода в восточной (китайской) акватории океана Палеотетис, окруженного суперматериком Пангеей (ныне окрестности г. Хоучан, пров. Гуйчжоу). Они тоже напоминали будущие гексакораллы, по крайней мере по количеству септ и их минералогическому составу. Эти формы, подобные хоучаноциатусу (*Houchangocyathus*), даже именуют «склерактиниярморфами». Впрочем, если то были предшественники склерактиний, они неминуемо должны были раствориться на пермско-триасовом рубеже из-за сильного подкисления океана и «реинкарнироваться» в середине триасового периода. Сценарий возможный, но маловероятный: ловушка под названием Палеотетис захлопнулась, и в ней мало кто выжил. Да и самого скелета этих пермских книдарий мы не видим: только «тень», а ее с чем-то сравнивать сложно.

Пермско-триасовый вулканический катаклизм полностью смел с лица планеты последних палеозойских скелетных книдарий, и всю раннетриасовую и начало среднетриасовой эпохи моря оставались без кораллов. Так было до тех пор, пока около 240 млн лет назад не возникли склерактинии (Scleractinia; от *греч.* σκληροσ — твердый и ακτισ — луч), они же каменные, или

скелетные, гексакораллы (Hexacorallia; от *греч.* εξ — шесть и κοραλιον — коралл, в Древней Греции — конкретно красный коралл). Они все еще достаточно разнообразны, успешны и являются авторами самого масштабного на современной Земле нерукотворного сооружения — Большого Барьерного рифа и даже пусть и небольших, но рифов в холодной и глубокой Северной Атлантике.

Первые, среднетриасовые, шестилучевые кораллы были, как и все начинающие полипы, мелкими одиночными формами. (В этом отношении отличаются только табуляты, но их предками могли быть какие-то одиночные мягкие книдарии.) Быстрому успеху склерактиний способствовал тесный союз (симбиоз) с новой группой одноклеточных водорослей, появившихся в триасовом периоде, — динофлагеллятами, главной из которых для них стал симбиодиниум (*Symbiodinium*). Именно благодаря водорослям, «откачивающим» избыточный углекислый газ, который образуется при осаждении скелетного карбоната, склерактинии почти в 15 раз быстрее строят известковый скелет на свету, чем в темноте. И вообще развиваются быстрее, чем росли любые палеозойские кораллы (скорость роста последних, как уже говорилось, подсчитать нетрудно). Дело в том, что, если углекислоту не отводить, скелет начнет растворяться, а не надстраиваться. Меняя виды водорослей, которые обладают разным набором пигментов, кораллы способны строить рифы на разных глубинах. Коралловый полип получает от водоросли и существенную (до 90%) органическую подпитку, немаловажную в условиях «голодного», или олиготрофного (от *греч.* ολίγος — малый, незначительный и τροφή — пища), океана современного типа. Некоторые виды склерактиний даже стали полными иждивенцами одноклеточных сожителей и прекратили ловить добычу сами.

Симбиотические водоросли отметили свое присутствие в кораллах изотопной «подписью», оставленной впервые около 235

млн лет назад. По сравнению со скелетами других животных, в скелете такого коралла больше легких изотопов углерода, а в скелетном органическом матриксе — азота, ведь карбонат и азотистые вещества поступают от фотосинтезирующей водоросли. В чашечках их палеозойских предшественников необычных изотопных следов нет (маловероятно, конечно, что сохранился бы первичный изотопный сигнал азота, но соотношение изотопов углерода в кальцитовых скелетах запечатлевается практически навечно).

В результате симбиоза уже в раннеюрскую эпоху размеры склерактиний значительно увеличились. Они быстро вышли из «режима самоизоляции», и многие из полипов перестали отделяться барьерами от соседей-родственников, что только способствовало ускоренному развитию колоний, их усложнению и выживаемости. Разрослись огромные ветвистые и массивные колонии (рис. 14.7). В качестве строительного материала был выбран арагонит, из-за чего во время позднемелового потепления склерактиниям пришлось туго. Случилось так, что позднемеловое повышение температуры океана совпало по времени с замедлением темпа роста срединно-океанических хребтов (конфигурация океанов приблизилась к современному виду). В результате высокий уровень углекислого газа вызвал подкисление среды обитания морских организмов, а ионов магния не хватало, чтобы затормозить рост кристаллов кальцита, который получил термодинамическое преимущество над арагонитом и магнезиальным кальцитом. Те, кто строил из них скелеты, оказались в сложной ситуации…

Отсутствие симбионтов-помощников не позволило палеозойским кораллам, кроме некоторых колониальных форм, стать рифостроителями: в скорости роста они не могли соперничать даже с губками. Но кораллы стойко перетерпели невзгоды и развернулись во всей красе в кайнозойскую эру (рис. 14.8). И в сегодняшнем мире и море, несмотря на все сюрпризы

от соседства с человеком (перелов рыбы, которая выедает коралловых обрастателей, сброс нечистот, способствующий «цветению» океана и гибели светолюбивых донных организмов и т.п.), шестилучевые кораллы не сдаются. Ежегодно они производят 1000 млрд кг известняка. Даже нынешнее потепление не особенно пока подпортило им жизнь: с повышением температуры темпы строительства скелета только ускоряются (ведь другое важное условие — достаточное количество ионов магния — не меняется).

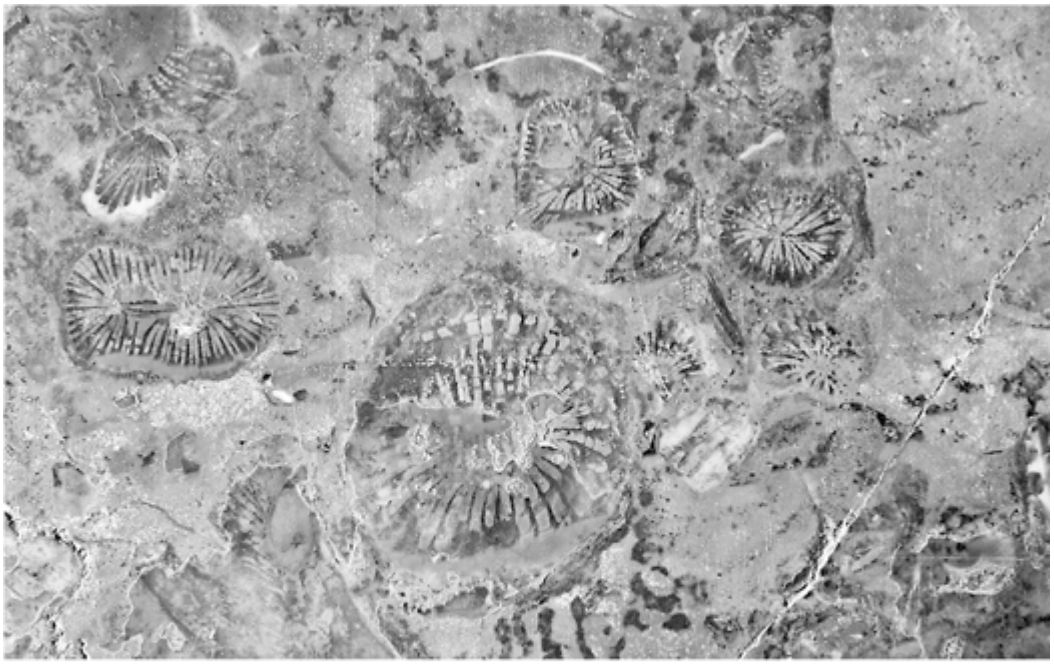


Рис. 14.7. Колония шестилучевых кораллов, диаметр кораллитов до 3 см; позднеюрская эпоха (160–145 млн лет); мраморизованный известняк биюк-янка, Крым (станция метро «Комсомольская» — кольцевая, Москва)

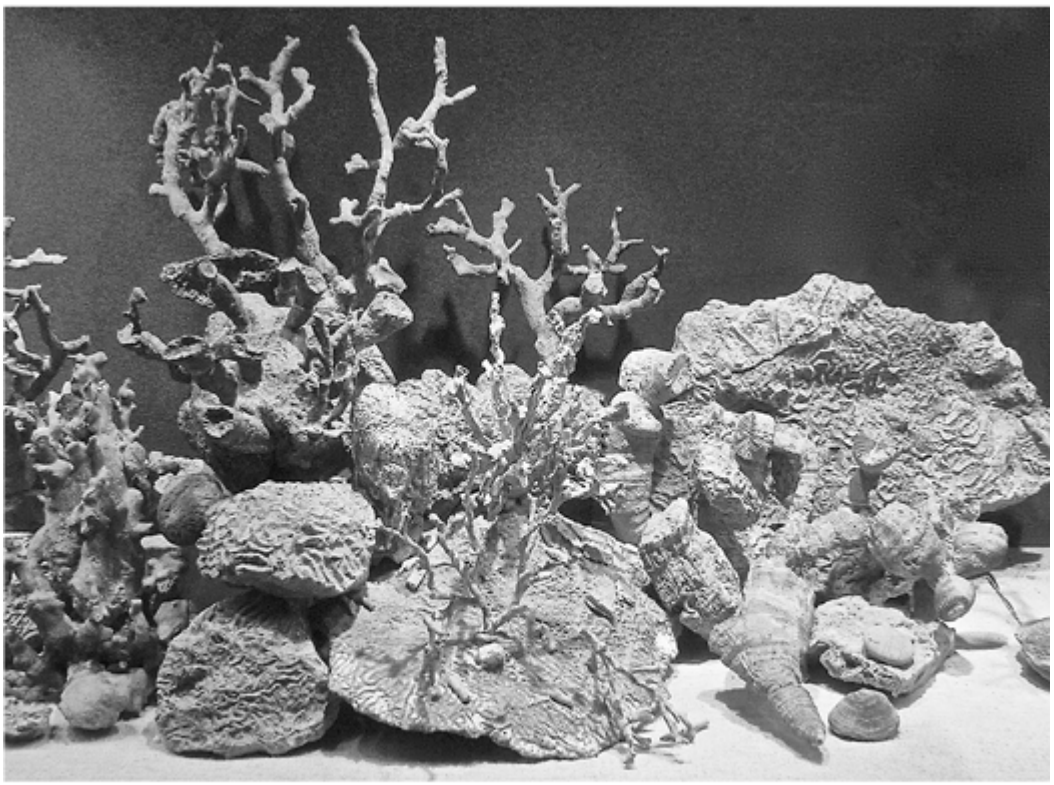


Рис. 14.8. Колонии шестилучевых кораллов; эоценовая эпоха (35 млн лет); Пиренеи, Испания; Музей Сантьяго Лафарга, Барбастро

Склерактинии — не единственные современные кораллы с жестким скелетом. Есть еще их близкие родственники — черные кораллы, или антипатарии (Antipatharia; от *греч.* αντι-πετροσ — подобный скале), образующие скелет из хитина (потому и выглядят черными), и более отдаленные — голубые и драгоценные красные кораллы, которые относятся к восьмилучевым (Octocorallia; от *греч.* οκτω — восемь и κοραλιον). Последние вместо сплошного скелета обходятся набором из магнезиально-кальцитовых или арагонитовых стержней, которые быстро рассыпаются и растворяются (рис. 14.9). Похожие стержни встречаются в палеозойских отложениях, но отождествить их с конкретными животными непросто. В мезозойскую эру все эти разноцветные, радующие теперь глаз ныряльщика кораллы уже существовали, а среди восьмилучевых позднее даже появились массивные формы.

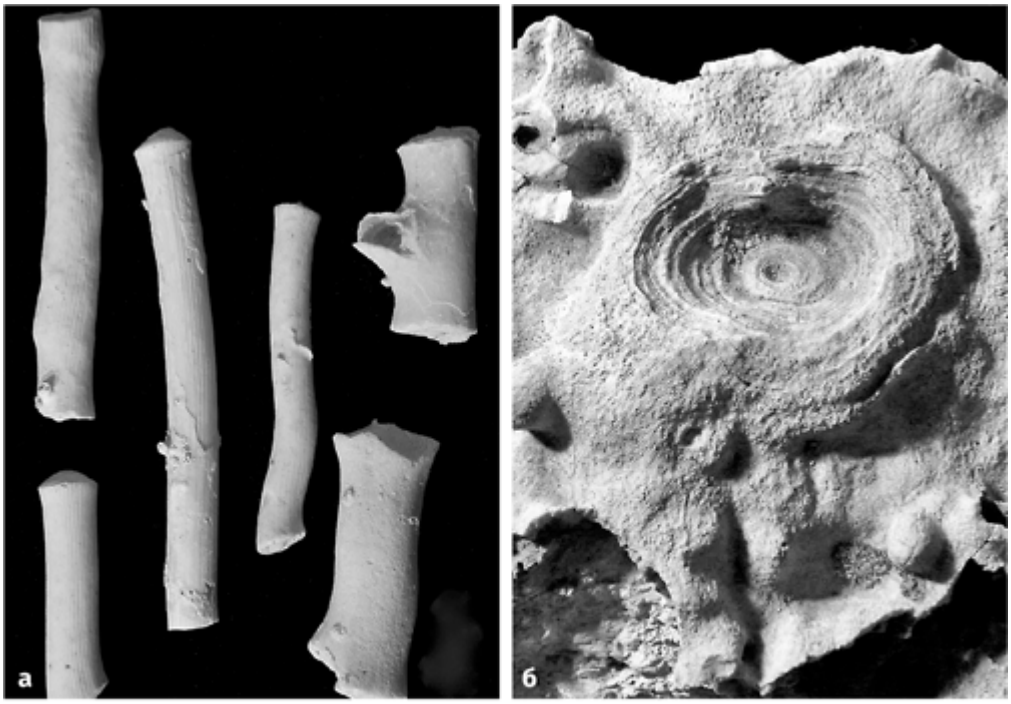


Рис. 14.9. Восьмилучевые кораллы кератойзис (*Keratoisis meliten*); плейстоценовая эпоха (2,55–0,78 млн лет); о. Сицилия (commons.wikimedia.org): а) стержни, длина до 4,5 см; б) прикрепительный диск, диаметр 3 см

История кораллов, одной из самых успешных групп животных, показывает, что биоминерализация скелета происходила у них многократно и, вероятно, в разных, неродственных группах одиночных мягких полипов. Почти все они быстро становились колониальными существами, и «общинная» жизнь позволяла им завоевывать огромные пространства. Чем сплоченнее становились колонии, тем легче им было выживать. В таких сложных сообществах, как риф, они сумели наладить не только внутривидовой, но и межвидовой «диалог». Когда приходит время, в течение нескольких дней размножаются сразу все полипы, населяющие риф. С каждого квадратного метра такого многоквартирного жилища выпускается до 900 000 яиц. Почти все они оплодотворяются и превращаются в планктонные личинки. Торжество жизни (и любви), конечно, привлекает бессчетные стаи коралловых рыбок, особенно помацентровых (одни абудефдуфы съедают треть «урожая»), но и тех, кто выживает, вполне достаточно для процветания рифа.

К созданию колониального суперорганизма двинулись гидрозои. Они прошли долгий эволюционный путь. В раннекембрийскую эпоху (520–515 млн лет назад) это были одиночные конические формы (5–50 мм высотой), которые вскоре перешли к тесным совместным поселениям особей на общем субстрате (обычно на слоевищах водорослей, чьей-нибудь раковине или панцире). Затем, в ордовикском–каменноугольном периоде, они создали закономерно ветвящиеся колонии и в конце концов, в мезозойскую эру, приступили к строительству сложных многоэтажных и многоквартирных «общежитий» (рис. 12.16.13–14).

К концу триасового периода (около 225 млн лет назад) они обзавелись арагонитовыми скелетами: появились гидрокораллы. В ископаемом виде от склерактиний последних можно отличить по правильному расположению более крупных отверстий, где сидели питающие полипы — гастрозооиды, и окружающих дырок

поменьше, где располагалась «группа прикрытия» — дактилозооиды, а также совсем мелких продолговатых углублений (ампул), предназначенных для размножающихся медузоидных гонозооидов. Дактилозооиды уподобились единственному щупальцу, но, как и положено вооруженной охране, были увешаны стрекательными клетками. (Поэтому тесные контакты с гидрокораллами на рифах нежелательны, а в английском языке за ними закрепилось имя «огненные кораллы».) Особенно усложнились колонии сифонофор: кроме гастро- и дактилозооидов, у них появились гипертрофированный полип с газовой железой (пневматофор), поддерживающий организм на плаву; плавательные колокола (нектофоры) — полипы, которые, сокращаясь и расширяясь, двигают колонию; половые мужские и женские зооиды (гонофоры) и некоторые другие. Можно сказать, сифонофора вновь из колонии стала особью, только другого, более высокого уровня — в глубинах океана это позволяет ей достигать длины 120 м! К сожалению, ни одной достоверной сифонофоры, даже ее ошметка, в ископаемой летописи пока не найдено.

Непросто распознать и других гидроидных: уж очень они в большинстве своем мелкие (менее 0,5 мм в диаметре). Скелет у них хитиновый, но в ископаемом виде этот полисахарид практически не сохраняется (диагностировать его удалось у пары кембрийских губок и нескольких кайнозойских животных). Понятно только, что он равномерно слоистый и органический, а не минеральный. Это очень затрудняет «выяснение личности» одиночных форм. С колониальными несколько проще, поскольку их место совместного проживания устроено строго определенным образом. Полипы (гидранты) сидят каждый в своей чашечке — гидротеке, а гидротеки (по одной, попарно или более сложными группами) расположены на равном удалении друг от друга на ответвлении столона — трубке, связывающей всех особей, поскольку в нее открывается пищеварительная полость каждого

гидранта. В отличие, скажем, от губочных астроризальных каналов, диаметр которых расширяется к выходному отверстию, сечение столона остается неизменным: назначение этого общественного органа — беспрепятственная доставка пищи в любую сторону, если вдруг часть колонии перестает получать достаточно питания. (Иначе говоря, примитивная губка устроена как современная Россия, где все ресурсы страны через Москву выводятся в неизвестном направлении, а гидрозои — это государство высшего порядка, где ресурсы в равной доле и в любое время распределяются между всеми регионами.) Поэтому единый тонкослоистый органический скелет, подразделяющийся на трубчатые части столона и многочисленные, закономерно расположенные гидротеки, позволяет распознать гидроидных среди ветвящихся водорослей и совсем неродственных им граптолитов (последние, если не вдаваться в детали, выглядят очень похоже). В некоторых лагерштеттах можно посмотреть даже на тоненькие щупальца гидрополипов. Данных немного, но все-таки есть за что зацепиться, чтобы представить эволюцию гидрозоев.

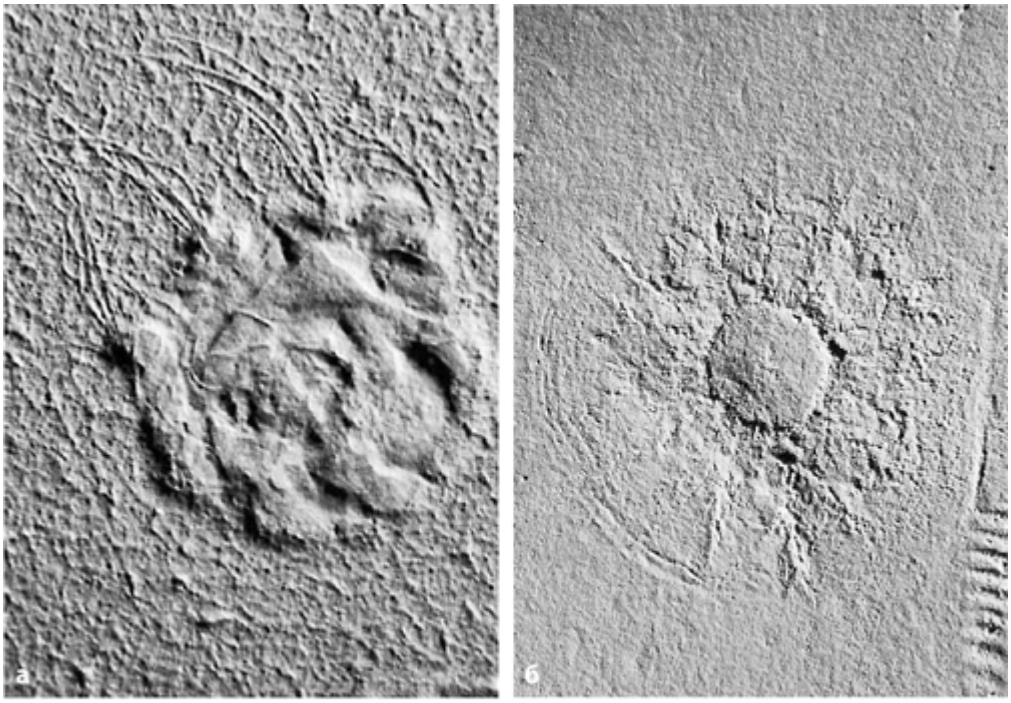


Рис. 14.10. Гидроидные медузы; позднеюрская эпоха (150–145 млн лет); Зольнхофен, Германия (L. Adler; Solnhofen Museum): а) эулитота (*Eulithota fasciculata*), диаметр 5 см; б) палекуорея (*Palaequorea rygoli*), диаметр 2,5 см

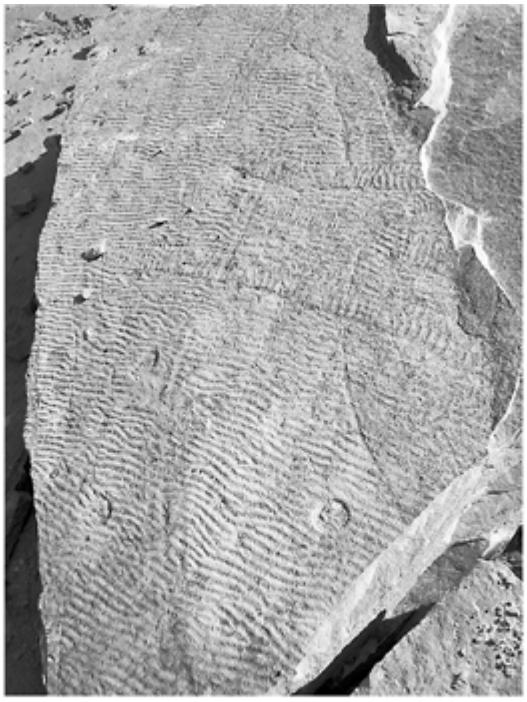


Рис. 14.11. Остатки сцифоидных медуз на пляже среди волноприбойных знаков и ископаемых следов климактихнитес (*Climactichnites*), диаметр отпечатков медуз до 25 см; среднекембрийская эпоха (500–495 млн лет); Висконсин, США (commons.wikimedia.org)

Правда, все это касается только одной из двух равноправных стадий их жизненного цикла. У многих современных гидроидных есть стадия свободноплавающей медузы, которую формируют гидранты или половые особи. Один такой полип может выпочковать и несколько колоколо- или зонтиковидных медузок, которые позднее размножаются половым путем. Изредка и они попадают в ископаемую летопись: известны, например, такие медузки из знаменитых лагерштеттов — верхнекаменноугольного Мэзон-Крика (Иллинойс, США) и верхнеюрского Зольнхофена (Германия) (рис. 14.10). От других медуз, кроме мелких размеров (обычно 0,1–5 см в диаметре, исключительно редко — до 40 см), их отличает краевая кольцевидная мускулистая перепонка (парус). При жизни парус сужает вход в полость колокола и помогает медузке двигаться, а

после смерти остается одним из рельефных признаков этого создания.

Наличие медузоидной стадии и ряд генетических признаков сближают гидрозоев с прочими медузозоями: сцифомедузами (Scyphozoa; от *греч.* σκυφοσ — чаша и ζωον — животное), ставромедузами (Staurozoa; от *греч.* σταυροσ — крест) и кубомедузами (Cubozoa; от *греч.* κυβοσ — игральная кость кубической формы). Другие медузы, хотя намного крупнее гидроидных, сохраняются столь же редко и всегда, конечно, в лагерштеттах. Самые древние сцифомедузы отпечатались на среднекембрийских сланцах американского штата Юта (500 млн лет назад) (рис. 14.11). Их выдают высокий плавательный колокол, его мощная мускулатура, состоявшая из расположенных елочкой радиальных мышечных блоков, и длинные краевые щупальца (рис. 14.12). Кубомедузы выделяются гладким четырехгранным зонтиком (без радиально разбегающихся от желудка каналов, характерных для других медузозоев) и четырьмя простыми или ветвящимися щупальцами. Почти все такие медузы попались в Мэзон-Крике и Зольнхофене.

Ставромедузы, ведущие прикрепленный образ жизни и похожие на перевернутые четырехгранные пирамидки на ножке с восемью пучками маленьких округлых щупалец, видимо, были обычны в морях уже давно. Но они очень хорошо замаскировались: начиная с верхнекембрийских слоев и вплоть до верхнетриасовых (490–205 млн лет назад) встречаются красивые правильные ребристые фосфатные пирамидки с крышечкой, сложенной как фигурка оригами, и четырьмя септами внутри (рис. 12.16.15, 14.13). Если бы ставромедузы решили обзавестись скелетом, то выглядели бы именно так. Почему бы нет? Время от времени самые разные животные пытались строить минеральный скелет (наверное, чтобы не прослыть слишком мягкотелыми), даже те, у кого его сейчас нет совсем, например головохоботные черви. Впрочем, не очень

понятно, первичный это фосфат или он образовывался после смерти существа на его органической оболочке. На всякий случай палеонтологи предпочитают называть такие пирамидки конуляриями (Conulariina; от *греч.* γωνια — угол) и считать отдельной вымершей группой, хотя и родственной ставромедузам.

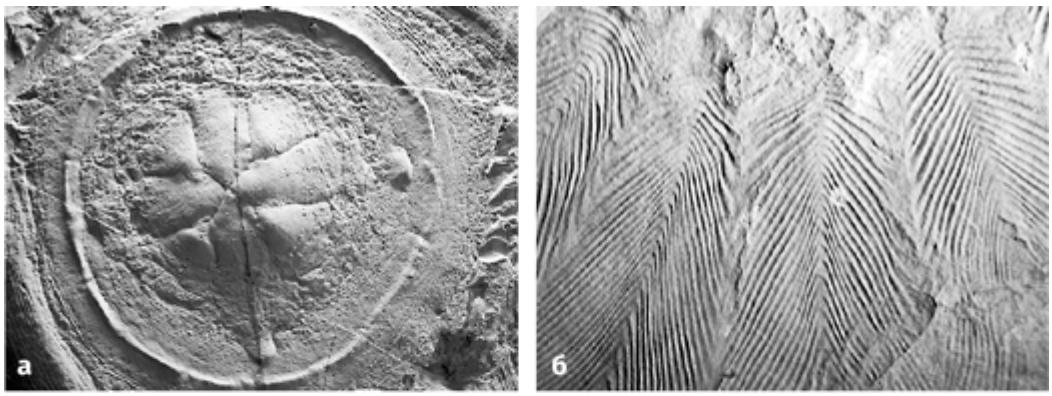


Рис. 14.12. Сцифоидные медузы; позднеюрская эпоха (150–145 млн лет); Зольнхофен, Германия (L. Adler; Solnhofen Museum): а) ризостомитес (*Rhizostomites admirandus*), диаметр 30 см; б) мускульные блоки миограммы (*Myogramma speciosum*), ширина фрагмента 15 см

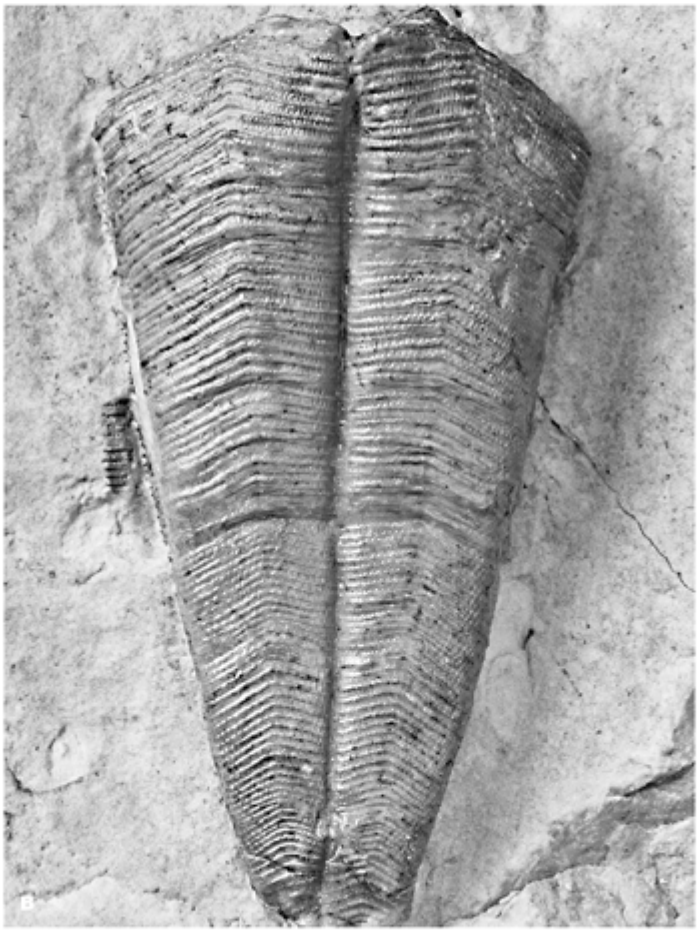


Рис. 14.13. Скелет конулярии (*Conularia*), длина 4 см; позднеордовикская эпоха (455–445 млн лет); о. Готланд, Швеция; образец происходит из валуна, перенесенного ледником в Центральную Германию (courtesy of C. Sendino, ©The Trustees of the Natural History Museum, London, under CC-BY)

Если целиком полагаться на палеонтологическую летопись, то первыми книдариями были кораллы и, вероятно, мягкие (похожие существа сохранились в нижнекембрийских лагерштеттах), от которых позднее, к концу раннекембрийской эпохи, отпочковались (и, может, даже в прямом смысле) разные медузы.

Кто были предки книдарий? Возможно, организмы, напоминающие некоторые губки. Здесь не был упомянут четвертый класс этой группы — гомосклероморфы (Homoscleromorpha; от *греч.* ομοιοσ — равный, σκληροσ — твердый и μορφη — образ), поскольку спикулы у них такие же, как у обыкновенных губок. Из-за этого ископаемые гомосклероморфы распознать невозможно. А вот современные представители этой группы разительно отличаются от всех своих собратьев: одинаковые клетки (пинакоциты, хоаноциты) у них не просто выполняют одинаковые функции, но и проявляют признаки тканевой организации (стремятся определенным образом распределиться и слаженно выполнять свою работу), как у всех более продвинутых животных, включая книдарий. По некоторым тонким биохимическим и эмбриологическим признакам гомосклероморфы тоже ближе к тканевым животным, чем к губкам, но сам набор клеток у них остается губочным. Приспособление этих клеток к другим функциям и усложнение самих функций могло привести к появлению дополнительных тканей, как, например, у книдарий. Тогда губкообразные организмы — предки всех прочих животных.

А если гомосклероморфы, наоборот, сохранили черты примитивных губок и те приспособили свой организм исключительно к фильтрации практически всем телом, став проще, чем их предки? Тоже не исключено, особенно учитывая, что губки могли расстаться с частью функций генного комплекса, имеющихся у других животных. И тогда самые примитивные

многоклеточные вообще были подвижными двусторонне-симметричными организмами, ведущими начало от каких-нибудь «слизевиков». Ну конечно, не напрямую от амебозоев. Кто мешал древним голозоям создавать агрегатные временные колонии, которые убегали из тесных, но голодных поселений куда подальше, как кимберелла или дикинсония? Современные одноклеточные голозои действительно образуют такие колонии, хотя и неподвижные. И именно на этой стадии у них включается тот общий с многоклеточными животными генный набор.

От такого предка далее могли произойти и фильтрующие губки, и стрекающие хищники книдарии, и гребневики — еще одна очень своеобразная группа многоклеточных животных, которую относят к наиболее ранним ветвям развития. (Плоскатика трихоплакса, увы, не рассматриваем: он, конечно, есть, и даже не один, но вот для палеонтологов его как бы нет. Не принимать же всерьез работу, где с трихоплаксом сравнивали дикинсонию?)

Гребневиков (Ctenophora; от *греч.* κτεισ — гребень и φερω — нести) долгое время не очень отличали от книдарий, объединяя их в типе кишечнополостные. Ну нет у них стрекательных клеток. Так мало ли у кого чего нет? Есть же нервная и мышечная системы, желеобразное тело, красиво переливающееся, когда животное плывет, в унисон работая гребными пластинками, состоящими из плотно уложенных ресничек. Тело тоже радиально-симметричное, хотя скорее двух-, а не четырех- или восьмилучевое, поскольку есть пара щупалец, втягивающихся в особые карманы.

Успехи современной молекулярной биологии и тонкой сравнительной анатомии и здесь перевернули все вверх дном, и не один раз. В отличие даже от губок, гребневики имеют ряд органов, которых нет у других животных: гребные пластинки и коллобласты (клейкие клетки щупалец, служащие для захвата добычи). Даже «нервничают» они иначе: передача нервных

сигналов осуществляется веществами иного рода, чем у прочих животных. У нас (мы тоже относимся к этим «другим») — это в основном дофамин, гистамин, серотонин и еще некоторые производные небелковых аминокислот, у гребневиков сигнальные вещества образуются на основе глутамата — продукта распада глюкогенной белковой аминокислоты. (Даже люди, далекие от биохимии, слышали про дофаминовую зависимость, у ктенофор зависимость, выходит, глутаматовая.) Есть предположение, что сами нейроны и мышечная система гребневиков тоже развивались иначе, но эта идея требует хорошо обоснованных подтверждений. Впрочем, ультраструктура нейронных синапсов у ктенофор действительно оказалась иная, поскольку воспринимать им приходится особые молекулы, а их своеобразные коллобласты образуются из тех же клеток-предшественников, что и нейроны.

Может, гребневики из прошлого подскажут еще что-нибудь? Первые гребневики, похожие на современных, известны опять же из лагерштетта — нижнедевонского сланца Хунсрюк (Германия, 405–395 млн лет назад): у этих яйцевидных форм было восемь продольных гребных рядов и пара длинных щупалец (рис. 12.16.10). (Благодаря пиритизации их можно рассматривать на рентгеновском аппарате и видеть все детали.)

А вот кембрийские гребневики вписываться в современную картину разнообразия этой группы не пожелали. Среднекембрийские (из сланца Бёрджесс, 505 млн лет назад) хотя бы оказались плавающими, но с каким-то немыслимым для нынешних видов числом гребных рядов: от 24 до 80 (рис. 12.16.9, 14.14). Правда, кратность восьми сохранялась, и в последнем случае эти структуры образовывали четыре группы. В раннекембрийскую эпоху (518 млн лет назад) гребневики сидели на дне и, судя по всему, гребные пластины располагались на внутренней поверхности своего рода лепестков, которые вели в ротовое отверстие; симметрия у них была трехлучевая, а не

восьмилучевая. И те и другие достигали 3–10 см в поперечнике. Гребневики, жившие еще на несколько миллионов лет раньше, оказались миниатюрными (менее 2 см в диаметре) скелетными созданиями с гребными пластинами, погруженными между восемью резко выдающимися дугой продольными лопастями.

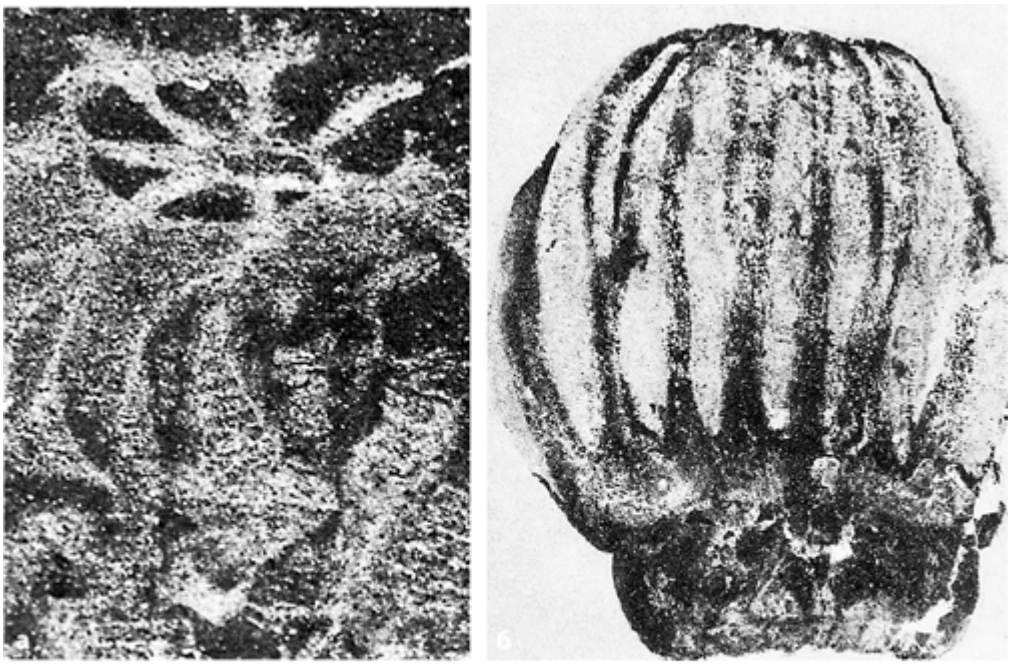


Рис. 14.14. Гребневик ктенорабдотус (*Ctenorhabdotus capulus*), длина 7 см; среднекембрийская эпоха (505 млн лет); сланец Бёрджесс, Британская Колумбия, Канада (S. Conway Morris; ROM): а) аборальный диск, от которого расходятся продольные ряды гребных пластин; б) общий вид

Эти первые гребневики планом строения напоминают и книдарий, и ранних губок (некоторые из древних представителей этой группы обладали правильной четырех- и трехлучевой радиальной симметрией) (рис. 12.16.2). Вполне возможно, что по способу питания (без коллобластов) они были ближе к кому-то из них, чем к современным гребневикам. И вероятно, не столь уж и разные они в то время были: стрекательные клетки книдарий, липкие — гребневиков и нервные клетки любых животных формируются во время развития организма из сходных клеток-предшественников. Неужели вся разница в тонкой нервной

организации: потерял нервную систему — стал губкой, решил с помощью нервных клеток разить добычу наповал — кораллом или медузой, приклеивать жертву намертво — гребневиком? В очень грубом приближении, получается, что так.

Дальше — больше. У книдарий разнообразие клеток намного выше, чем у губок, но ниже, чем у любых двусторонне-симметричных животных (паразитов в расчет не берем). И это притом, что генный репертуар у них ничуть не уже, чем даже у позвоночных. Получается, что генетически медуза, у которой неизвестно что на уме и где этот ум вообще, нам ближе, чем дрозофила с ее осмысленным взглядом и сложным подходом к выбору партнера (обязательно нужно, чтобы тот источал приятный, по мушиным понятиям, запах). Не значит ли все это, что общие предки всех нас, включая медузу, дрозофилу и губок, были даже сложнее, чем губки? Во всяком случае, нервная система не могла у них быть простой: внешний сигнал должен был преобразовываться в электрический нервный импульс, стремительно бегущий по всем ионным каналам. Впечатлительными особами были наши общие предки!

Часть III

Раковина на выход

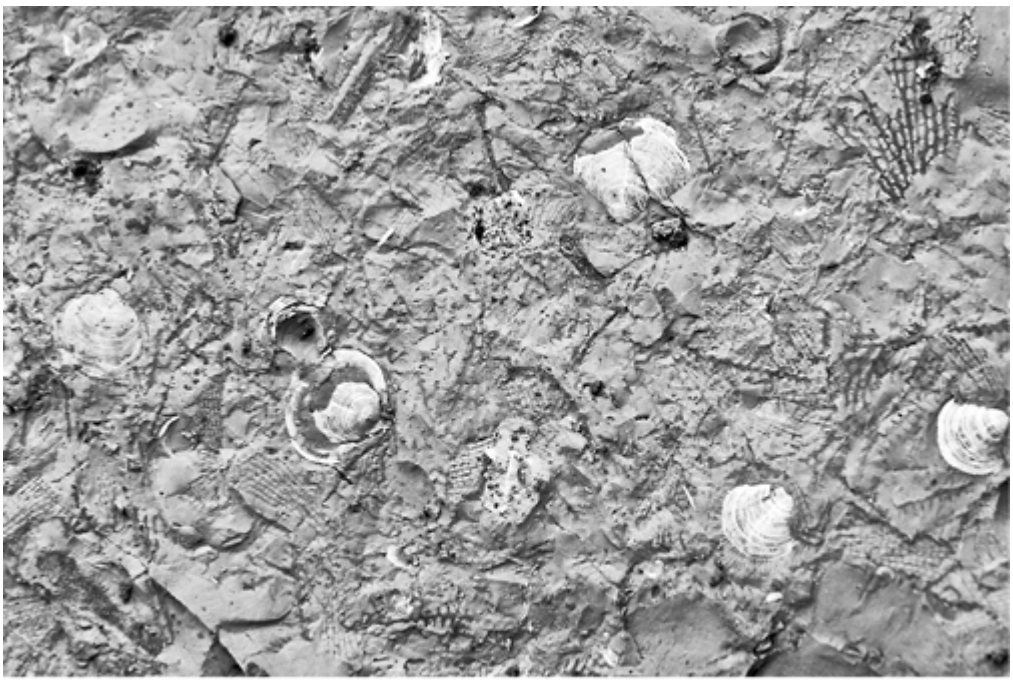


Рис. 15.1. Раковины атиридидных брахиопод клейотиридин (*Cleiothyridina gzhelensis*) и колонии мшанок полипор (*Polypora*), ширина раковин до 2,5 см; позднекаменноугольная эпоха (300 млн лет); Гжель, Московская обл.

Глава 15

Пять человек на полчервяка. Оренбургская область

Кромка океана 250 млн лет назад подступала почти к самому Южному Приуралью. То был умирающий океан Палеотетис, в конце палеозойской эры второй по величине бассейн после всемирной Панталассы; с востока он внедрялся гигантским заливом в Пангею. Теперь существовать ему оставалось недолго — до начала юрского периода. К северу от этого океана раскинулась обширная равнина с бесчисленными озерами и речными рукавами, бегущими в сторону будущей Каспийской впадины. Еще дальше вновь ожили Уральские горы, и реки понесли на юг массу гальки и грубого песка.

Когда дождей было немного, речные протоки превращались в спокойные старицы, на дно которых ложился мягкий ил. Сюда сносило остатки местных растений — хвощей, хвойных, последних древовидных (всего-то до 2 м высотой) плаунов плевромей (*Pleuromeia*); попадали многочисленные и разнообразные насекомые — тараканы, жуки и другие. На остатках органики процветали «стада» мельчайших ракушковых рачков (остракод) и более крупных раковинных листоногих раков; семенили ножками небольшие мечехвосты, бороздя ил головными щитами, словно миниатюрные бульдозеры. Дрейфовавшие и лежавшие на дне стебли и листья были густо усеяны спиральными трубками фильтраторов — микроконхид

(Microconchida) (рис. 15.2). Во многих озерах жили крупные хищники — двоякодышащие рыбы цератоды (*Ceratodus*) и широкомордые, внешне похожие на небольших кайманов земноводные ритидостеиды (Rhytidosteidae). Мощные челюсти, усаженные ребристыми коническими зубами и несметным числом мелких пирамидальных зубчиков (такие же зубчики плотно покрывали нёбо), выдают в них любителей рыбных блюд. Возможно, ритидостеиды охотились именно на цератодов, покрытых панцирем из крупной и очень жесткой чешуи. В этих рыб они могли вцепиться бульдожьей хваткой (крепление челюстных мышц позволяло) и раздавить зубной теркой. При случае лакомились и крупными раками.

Когда дождей долго не было и озера начинали исчезать, земноводные старались перебраться в соседние водоемы, цератоды прятались в наполненных слизью норах, рачки оставляли кладки яиц в твердых оболочках, сохранявшиеся по нескольку лет, а кольчатые черви — слизистые коконы, внутри которых яйца развивались в юных червячков.

Теперь от всего этого остались фрагменты, споры и пыльца растений, крылья насекомых, раковинки и панцири водных беспозвоночных, чешуи цератода, кости земноводных, а также заполненные осадком норы раков со следами ножек и слоистые ямы двоякодышащих. И что удивительно, вместо коконов поясковых кольчецов, которые устойчивы даже к растворению в кислотах, попался сам червь, пусть всего лишь меньшая его часть.

Как ни называй этих червей — малощетинковыми по-старому или поясковыми по-новому, их история исключительно скудна. Нежное тельце оставляет этим беспозвоночным не много шансов быть увековеченными в палеонтологической летописи. Первые и весьма немногочисленные их отпечатки встречались лишь в донных отложениях меловых озер, водная гладь которых когда-то сотрясалась от поступи гигантских динозавров. Если обратиться к литературе, то древние слои окажутся буквально напичканы

остатками кольчецов. Увы, по большей части так называемые следы «червей-илоедов» проложены моллюсками. А из трех десятков отождествленных с поясковыми червями окаменелостей, где сохранились остатки тела, лишь треть имеет хоть какие-то признаки этой группы, и половина из них застыла в капельках янтаря.

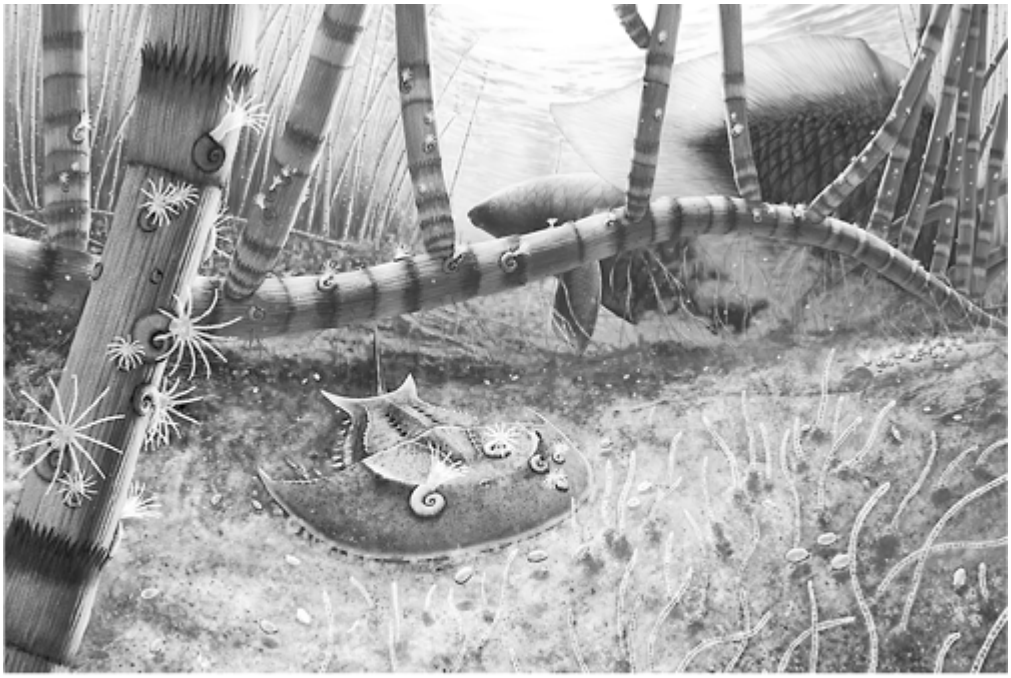


Рис. 15.2. Пресноводное озеро в Оренбуржье (Юж. Приуралье) 250 млн лет назад: двоякодышашая рыба, мечехвост, остракоды, а также очень много поясковых кольчатых червей (на переднем плане справа) и микроконхид в спирально-свернутых трубочках (А. Атучин)

Червячок, живший около 250 млн лет назад в пресном бочаге среди двоякодышащих рыб и мечехвостов на территории Оренбургской области, оказался на 120 млн лет древнее своих известных родственников — и получается, что потомков. Нашли его сотрудники лаборатории артропод Палеонтологического института РАН во главе с Дмитрием Щербаковым. Для установления принадлежности столь ценного экземпляра (менее 7 мм длиной и около 1 мм шириной) ему пришлось созвать целый консилиум. В нем участвовали специалисты по современным

кольчецам Тармо Тимм (Лимнологический центр при Эстонском университете естественных наук) и Александр Цетлин (кафедра зоологии беспозвоночных МГУ им. М. В. Ломоносова), а также Олев Винн (Тартуский университет), который разоблачает вымерших животных, притворяющихся червями (микроконхид например), и я как палеонтолог, разгадывающий природу всего ни на что не похожего. Еще очень помог Рюдигер Шмельц из Университета Ла-Коруньи, который написал разгромную и въедливую рецензию на первый вариант рукописи, по объему не уступавшую самой статье, где подробно расписал все ее недочеты. Для сравнения червей нынешних и прошлых времен в мутной подмосковной речке Хрипань был отловлен трубочник и полностью обезвожен.

Увы, рентгеновский микроанализатор не выявил в продолговатом кусочке ничего такого, что отличало бы его от вмещающей породы: стенка тела давно заместилась теми же минералами, хотя и сохранила объем. Зато «обычный» сканирующий микроскоп и стереомикроскоп в сочетании с цифровой фотокамерой (особенно съемка в поляризованном свете, исключающая блики и позволяющая хорошо видеть мельчайшие детали) помогли разглядеть почти треугольную головную (предротовую) лопасть, сегментированное тело и — главное — сегменты пояска, подчеркнутые извилистыми поперечными складками туловища. Оборванный конец бывшего бренного тельца тоже пригодился: в нем просматривалась многослойная толстая стенка тела. И больше ничего, что тоже хорошо, поскольку явное отсутствие щупальцев, двигательных конечностей, мощных пучков щетинок, жабр тоже подсказывало, что червячок был малощетинковым и поясковым.

Одно дело — жить в большом море с постоянной соленостью, которое никуда не денется (если, конечно, не принимать во внимание геологические толщи времени), и совсем другое — в пресноводном бочажке, который может просуществовать

несколько лет, а может и завтра пересохнуть. Нужно обзаводиться кокономдля вызревания яиц, а значит, и особым отделом тела — пояском, который этот кокон выделяет. А еще лучше проводить бóльшую часть жизни, хотя бы наполовину зарывшись в осадок, который долго удерживает влагу. Но, чтобы буравить грунт, щетинки, торчащие во все стороны, не очень нужны, а вот мускулистая стенка тела понадобится.

По этим признакам — отсутствию крупных щетинок, сравнительно толстой стенке тела и, конечно, кольчатым сегментам — и был распознан древнейший родственник трубочников и прочих поясковых червей.

Глава 16
Кольчатые черви: от беззубых и безголовых к преобразователям мира

Хотя на Земле огромное количество всяких червей — плоские, круглые, головохоботные, корабельные (которые на самом деле являются двустворчатыми моллюсками), червеобразные личинки мух (опарыши) и паразитические книдарии, мы в большей степени представляем обобщенный образ этих животных по дождевым червям. С ними практически любой сталкивался, копая ямки в лесу, на газоне, грядке или перелопачивая компостную кучу. Мы встречаем их и выходя теплым влажным весенним утром на асфальтовую дорожку, куда эти существа выползают, чтобы найти свою «половинку» (у каждого червя имеются и мужские, и женские половые органы, но, поскольку оплодотворение перекрестное, сперма обеих особей передается друг другу), а мы оставляем в их «душах» отпечатки рифленых подошв и велосипедных протекторов…

Дождевые черви относятся к поясковым, так же как и настоящие и мелкие рачьи пиявки. Вместе с сидящими в известковых трубочках серпулидами, обитателями глубоководных курильщиков вестиментиферами, плавающими в морях и ползающими по грунту бродячими многощетинковыми червями, а также «длиннохоботными» эхиуридами, толстячками сипункулидами и некоторыми другими они составляют тип кольчецов (Annelida; от *лат.* anellus — колечко).

Из всего кольчатого разнообразия, кроме дождевых червей, пожалуй, наиболее известны пиявки: без этих хищников-кровососов не обходилось ни одно уважающее себя лечебное учреждение со времен Древнего Египта и вплоть до начала XX в., а в XVII–XIX вв. гирудотерапия применялась для лечения всех и от всего. (Пиявки выделяют не только вещества, препятствующие свертыванию крови и ускоряющие ее течение, без чего этим изголодавшимся вампирам не насытиться, но также бактерицидные и антивоспалительные компоненты, помогающие при некоторых заболеваниях. Сажать пиявок за уши и на живот, как делали встарь, для этого необязательно — достаточно инъекций из их выделений.)

В последнее время в интернет-пространстве еще прославился Боббит-уорм (*Eunice aphroditois*). Этот трехметровый «зубастый» обитатель рифов выскакивает буквально из ниоткуда, хватает полудохлую рыбку, которую поднесли к его песчаной норе, и так же в никуда исчезает. Обычно червь не скрывается целиком, а выставляет из убежища широко раздвинутые челюсти и шевелящиеся полосатые щупальца, которые рыбе или осьминогу кажутся аппетитными и безобидными. Если такого червя хорошо кормить, то он вместо того, чтобы расти дальше, начинает делиться на более мелкие отрезки, которые, будучи вполне самостоятельными особями, расползаются в разные стороны.

Малощетинковые, или поясковые, черви играют важнейшую роль в существовании человеческой цивилизации. Эту роль в очень литературно написанной книге «Образование растительного слоя Земли деятельностью дождевых червей и наблюдения над их образом жизни» в 1881 г. отметил Чарльз Дарвин. С тех пор ученые-почвоведы и не особо стремящиеся к наукам фермеры убедились, что без земляных червей немыслимо существование плодородных почв, а следовательно, невозможно иметь виды на хороший урожай. К важной группе кольчецов принадлежат не только относительно крупные дождевые черви,

но и гораздо более мелкие трубочники, известные всем аквариумистам и пресноводным рыбам как почти неистощимый источник пищи (для рыб, конечно, хотя кто знает?), а также экологам, которые следят за чистотой пресноводных водоемов.

Откуда и когда поясковые черви взялись, оставалось только предполагать. А обмачивая простенькая внешность позволяла зоологам считать их исходной группой для всех кольчецов. И правда, куда им до многощетинковых родственников, которые благодаря мощным парным конечностям, усиленным опорными щетинками, и зазубренным челюстям наводят страх на многих морских обитателей, включая даже рыб? Конечно, те, кто проще, — предки, а сложные многощетинковые черви, вроде Боббит-уорма, — потомки.

Однако в кембрийских отложениях, где сохранились остатки древнейших кольчецов, ничего похожего на совсем уж «блеклых предков» нет. Они проще, чем многие современные черви, но все же совсем не просты.

Эдиакарские «черви» в предки не годятся, поскольку даже самый червеобразный из них — клаудина — не только почковался, но и делился, причем не поперек, что черви могут делать (поскольку каждый их сегмент как бы повторяет строение всего организма), а вдоль. Вот на это черви в силу их организации никак не способны.

Кембрийские морские лагерштетты, хотя и не особенно богаты кольчатыми червями, их первичный облик до нас донесли. Все на месте: кольчатое тело, состоящее из одинаковых сегментов, каждый из которых несет по паре конечностей — параподий (это слово, чтобы запомнилось, можно перевести как «пара ножек», но означает оно «почти ножки»: от *греч.* παρα и πους). «Почти ножки» — это уплощенные боковые выросты тела со спинной и брюшной лопастями, укрепленные мощными пучками щетинок и управляемые развитой системой мышц. Отсюда и название таких червей — многощетинковые

(Polychaeta, от *греч.* πολυ — много и χαιτη — длинный волос). Щетинки не просто жесткие заостренные элементы, которыми можно обороняться, рыхлить грунт и на которые можно опираться. Они пронизаны тончайшими (капиллярными) канальцами, внутри которых помещаются чувствительные клетки. Раньше многощетинковые считались самостоятельным классом, так же как и малощетинковые, но, поскольку к ним теперь относят «бесщетинковых» потомков и близких родственников — сипункулид и много кого еще (эхиурид, вестиментифер, мизостомид), слово «многощетинковый» стало просто описательным.

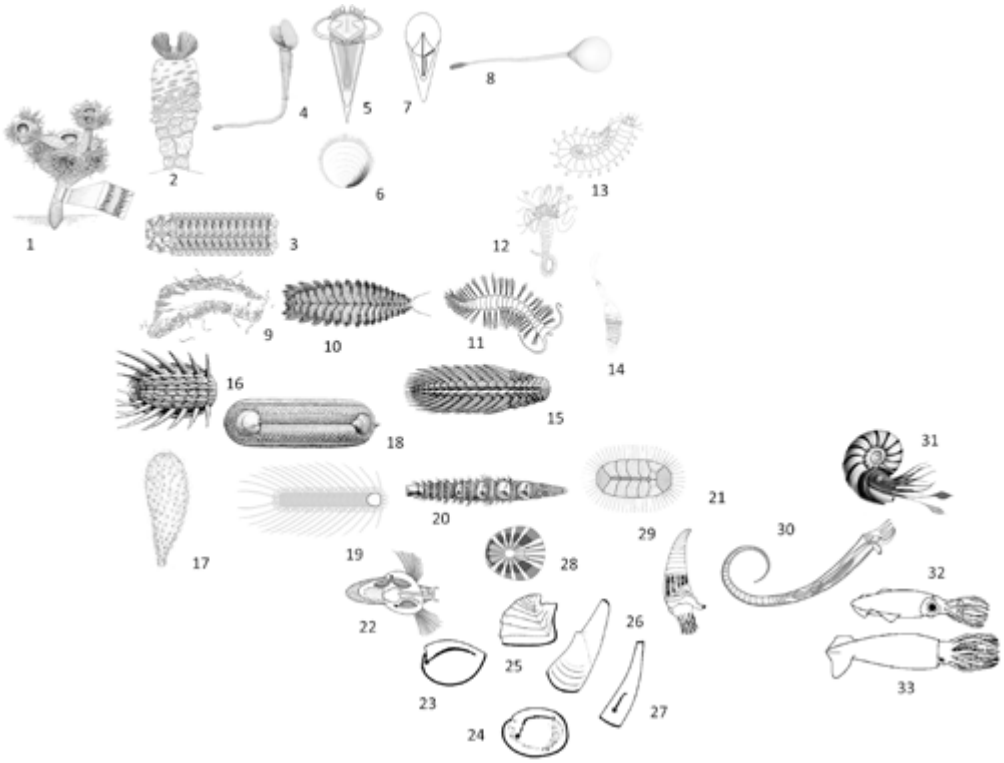


Рис. 16.1. Палеонтологическая история лофофорат, кольчатых червей и моллюсков: 1 — лофофораты (*Namacalathus*, Lophophorata), 2–3 — томмотииды (Tommotiida: 2 — *Eccentrotheca*, 3 — *Dailyatia*), 4 — лофофораты (*Yuganotheca*, Lophophorata); 5 — хиолиты (*Haplophrentis*, Hyolitha), 6 — томмотииды (*Heliomedusa*, Tommotiida), 7–8 — брахиоподы (Brachiopoda: 7 — *Eoobolus*, 8 — *Lingulosacculus*); 9–11 — кольчатые черви (Annelida: 9 — *Phragmochaeta*, 10 — *Canadia*, 11 — *Kootenayscolex*), 12–13 — многощетинковые черви (Polychaeta: 12 — *Mazoperusa*, 13 — *Esconites*), 14 — сипункулиды (*Lecthaylus*, Sipunculida), 15 — махайридии (*Plumulites*, Machaeridia); 16 — виваксииды (*Wiwaxia*, Wiwaxiida), 17 — ханцеллориииды (*Chancelloria*, Chancelloriida), 18–19 — халькиериииды (Halkieriida: 18 — *Halkieria*, 19 — *Orthrozanclus*), 20 — многостворчатые моллюски (*Acaenoplax*, Aplacophora / Polyplacophora), 21 — хитоны (*Polysacos*, Polyplacophora), 22 — гелционеллоидные моллюски (Helcionelloida: 22 — *Pelagiella*, 23 — *Watsonella*), 24 — двустворки (*Fordilla*, Bivalvia), 25–26 — ростроконхи (*Eotebenna*, Rostroconchia), 27 — скафоподы (Scaphopoda), 28 — моноплакофоры (*Kirengella*, Monoplacophora), 29 — головоногие моллюски (*Ellesmerocearas*, Cephalopoda), 30 — бактриты (*Bactrites*, Bactritida), 31 — аммониты (*Quenstedtoceras*, Ammonoidea), 32 — вампироподы (*Doryanthes*, Vampiropoda), 33 — десятирукие головоногие (*Plesioteuthis*, Decabranchia)

Вернемся к древнейшим кольчецам. На сегментированном теле и параподиях их сходство с любыми современными червями заканчивается. У одного из них — иполикнуса (*Ipoliknus*), возрастом 518 млн лет, — тело утыкано известковыми игловидными склеритами, как у какого-нибудь моллюска, но,

увы, головной отдел не уцелел. У более молодой 3,5-сантиметровой фрагмохеты (*Phragmochaeta*) головной конец на месте, но… головы как таковой все равно нет (рис. 16.1.9). Конечно, голова, как орган, где располагалось сгущение тел нервных клеток (ганглий), выполнявшее функцию мозга, вероятно, была. Однако внешне первый сегмент ничем не отличался от туловищных: каждый нес по паре одинаковых параподий по бокам. Лишь к концу раннекембрийской эпохи появились кольчецы с парой головных щупальцев. Щупальца стали первыми органами осязания: от мозговых ганглиев к ним отходили толстые пучки нервов.

Среднекембрийские черви, кроме того, обзавелись небольшими жабрами, а глотка у них начала выворачиваться. С помощью подвижного мускулистого органа можно было заглотить добычу покрупнее. Понятно, что такие черви из собирателей органического детрита начали превращаться в хищников. Об этом же свидетельствует и усложнение нервной системы, представлявшей собой, кроме мощного надглоточного ганглия и пары нервных тяжей, обслуживавших щупальца (уже не просто толстенькие выросты, а сложные органы с пищевыми желобками), еще и длинную, протянувшуюся через все сегменты сдвоенную брюшную нервную цепочку. В каждом сегменте располагался свой автономный, насколько это возможно, «мини-мозг» — отдельный ганглий с уходившими от него в конечности пучками нервов. Такой червь, как, например, канадия (*Canadia*), мог быстро и легко управлять своим телом (3 см длиной) и многочисленными широкими параподиями, преследовать добычу или оторваться от более крупных и зубастых, чем он, хищников (рис. 16.1.10, 16.2а). Удивительно, что самым сложным признаком первых кольчецов оказалась именно нервная система, которая уже ничем не отличалась от ее современных аналогов. Наоборот, по сравнению с канадией у многих червей она упростилась. (Конечно, чтобы обнаружить нервную систему этого

ископаемого, пришлось пересмотреть несколько десятков экземпляров, благо канадия — одна из самых массовых окаменелостей сланца Бёрджесс. Энергодисперсионный рентгеноспектральный микроанализ выявил в образцах закономерное распределение спектров рентгеновских фотонов по энергиям, характерное для сгущений атомов углерода в строго определенных частях тела.) Жабры канадии, расположенные по бокам сегментов и расширяющие ее дыхательную поверхность, тоже признак активного, потреблявшего много кислорода животного. Однако эти органы совсем не походили на жабры кольчецов: с помощью таких напоминающих елочку выростов дышат моллюски.

Кутенайсколекс (*Kootenayscolex*), 3 см длиной, пошел (пополз?) еще дальше: головная лопасть с толстыми длинными щупальцами приобрела самостоятельность, а ротовое отверстие сдвинулось на брюшную сторону первого туловищного сегмента, где оно с тех пор у всех кольчатых червей и пребывает. Правда, у кутенайсколекса этот сегмент еще не лишился параподий (рис. 16.1.11, 16.2б).

В ордовикском периоде кольчецы окончательно перешли на «темную сторону». Они обзавелись крепкими челюстями и стали свирепыми морскими хищниками. Почти такими, каким является сегодня Боббит-уорм. Челюсти кольчецов — это утолщенные и заостренные выросты глоточной выстилки. Они спрятаны в отдельном слепом впячивании глотки и становятся видны только тогда, когда червю нужно схватить добычу: глотка резко выворачивается в сторону жертвы, и челюсти срабатывают. Поскольку эти органы весьма прочные и обычно усилены веществами, содержащими атомы металлов (например, цинка или железа), ископаемые челюсти кольчецов встречаются намного чаще, чем другие их остатки. С помощью слабых кислот их легко можно вытравить из породы. Правда, целиком челюстные аппараты тоже попадаются редко. А они бывают очень

сложными: состоят из гребенчатых, крючьевидных, пластинчатых и других элементов (рис. 16.3). Кроме того, у некоторых многощетинковых червей челюстей бывает много: не только верхние (максиллы, до шести) и нижние (мандибулы, до четырех), но и правые и левые. (А теперь представьте, как бы вы управлялись с едой, будь у вас не одна пара челюстей, а восемь. Непросто ведь?) С помощью самых крупных острых крюков (первая пара максилл, расположенная ближе ко рту) червь удерживает добычу и направляет ее в пасть, а зазубренными гребенками (вторая пара) мнет и кромсает, буквально перепиливает, причем сразу с двух сторон. Не случайно они так похожи на пилу.



Рис. 16.2. Многощетинковые черви; среднекембрийская эпоха (505 млн лет); сланец Бёрджесс, Британская Колумбия, Канада (ROM): а) канадия (Canadia spinosa), длина 3 см;



б) кутенайсколекс (*Kootenayscolex barbarensis*), длина 3 см

Поскольку челюсти появились у кольчецов, имевших опорные щетинки (к которым крепятся мышцы параподий), можно предполагать, что и этот важный элемент двигательный системы тоже возник у ордовикских бродячих червей. Древнейшие окаменелости червей с опорными щетинками известны из нижнедевонского сланца Хунсрюк; в ордовикских-силурийских отложениях хорошо сохранившиеся кольчецы хотя и найдены, но пока не изучены.

О последующей эволюции бродячих многощетинковых червей мы можем судить по преобразованиям челюстного аппарата, который со временем становился крупнее, включал все больше элементов и приобретал все более изощренную форму. Уже в первой половине девонского периода в морях появились хищники с сантиметровыми челюстными элементами (рис. 16.3). Это значит, что сам червь был никак не меньше метра длиной: палеозойский предшественник Боббит-уорма и, возможно, его предок. Многие палеозойские и мезозойские многощетинковые черви вообще были немелкими созданиями: они отметились в среднекаменноугольных слоях Мэзон-Крик, верхнеюрских сланцах Зольнхофен и других лагерштеттах, подсказав, что целый ряд современных семейств существует с середины палеозойской эры (рис. 16.1.12–13).



Рис. 16.3. Челюстной аппарат (первая пара максилл) гигантского многощетинкового червя вебстероприона (*Websteroprion armstrongi*), длина элементов до 1,3 см; среднедевонская эпоха (405–390 млн лет); Онтарио, Канада (M. Eriksson; ROM)

Именно форма челюстей в виде крюков говорит о том, что махайридии (Machaeridia; от *греч.* μαχαιρα — кинжал) — это не просто кольчецы, а очень продвинутые бродячие многощетинковые черви, близкие к вполне обычным филлодоцидам, или листоногим червям (Phyllodocidae; от *греч.* φυλλον — лист и δοκησισ — подобие; почему они листоногие, подскажет рис. 16.4.) Хотя на первый взгляд (а также и на второй, и на третий) ровно ничегошеньки в этих окаменелостях от червей нет. У махайридий (до 7 см длиной), живших с раннеордовикской по среднекаменноугольную эпохи (480–325 млн лет назад), спинная сторона была покрыта четырьмя (у ранних видов) или двумя (у поздних) рядами крупных треугольных или округлых известковых пластинок, словно у древних многостворчатых моллюсков (рис. 16.1.15, 16.5). Лишь в нижнеордовикском лагерштетте Фезуата (Марокко) под пластинками обнаружили остатки мягкого тела, и выяснилось, что в «панцире моллюсков», кем их прежде и считали, скрывались кольчатые «щетинистые» червяки, да еще с челюстями. Покровные пластины, похожие на

греческие широкие кинжалы — махайры, тоже сближают махайридий с филлодоцидами, чье туловище прикрыто крупными листовидными ответвлениями параподий, но необызвествленными.



Рис. 16.4. Минерализованное тело многощетинкового листоногого червя дриптосколекса (*Dryptoscolex matthiesae*), длина 3,5 см; среднекаменноугольная эпоха (309–307 млн лет); Мэзон-Крик, Иллинойс, США (commons.wikimedia.org)



Рис. 16.5. Склеритом махайридии плюмулитес (*Plumulites tafennaensis*), длина фрагмента 5 см; позднеордовикская эпоха (455–445 млн лет); Марокко (commons.wikimedia.org)

Первые махайридии ползали по субстрату, но со временем число рядов пластинок сократилось у них до двух. Оставшиеся охватили туловище с боков, сомкнувшись вдоль спинного подвижного шарнирного сочленения, что позволяло червю буравить грунт. Сначала за счет перераспределения внутриполостной жидкости раздувался передний конец — таблички расходились и цеплялись за грунт. Затем жидкость перетекала в заднюю часть червя и раздувалась она, передние

таблички вновь смыкались, и общий напор двигал получившийся таран вперед. И цикл повторялся снова. Правильные извилистые ходы махарийдий с червяками внутри тоже сохраняются.

Не все кольчецы пошли по пути подвижных безжалостных охотников. Неоднократно они переходили к сидячему образу жизни, довольствуясь ловлей мелких организмов с помощью щупалец или жабр. Не прошло и 5 млн лет с того момента, как в ископаемой летописи отметились первые черви, а даннихеты (*Dannychaeta*) уже «устали ходить» и поселились в тонких органических трубочках, погруженных в ил. Из трубочки торчали лопатовидная предротовая лопасть и пара длинных (около 2 см), немногим короче, чем сам червяк, щупальцев, с помощью которых хозяин домика собирал съедобные частицы с поверхности осадка. На память о бродячих предках у даннихеты на нижней половине тела сохранились двуветвистые параподии с пучками щетинок. Совсем отказываться от этого наследства червю не следовало: если кто-то пытался вытащить его из трубки за «усы», можно было растопырить щетинки и упереться. Молекулярные систематики считают, что такие кольчецы, относящиеся к семейству магелонид (Magelonidae; от названия рода *Magelona*), — одни из самых древних среди доживших до наших дней. Их даже называют палеоаннелидами.

«Посиделки» продолжались в силурийском периоде (430 млн лет назад). Новые закапывающиеся в грунт кольчецы — сипункулиды (Sipunculida; от *лат.* siphunculus — маленький насос), настолько свыклись с малоподвижным образом жизни, что утратили почти все признаки предков: сегменты, параподии, щетинки, развитые нервную и кровеносную системы. Внешне они выглядят как совершенно гладкие толстенькие бочонки с хоботком и венчиком коротких ресничных щупалец, окружающим рот; кишечник принял петлевидную форму, и анальное отверстие сместилось на спинную сторону к основанию хоботка. Лишь строение личинки и генетика указывают на

родство сипункулид с бродячими кольчецами. Ископаемые формы (5 см длиной и 1 см толщиной) мало отличаются от современных: распознать их помогает форма тела и правильный сетчатый орнамент на его поверхности — это на покровной оболочке пропечатались ряды продольных и кольцевых мышц (рис. 16.6).

Примерно в то же время в ископаемую летопись попали первые черви — обитатели черных курильщиков (гидротерм). Древние гидротермы, благодаря мощным конусообразным отложениям сульфидов железа, выявлены в силурийских и девонских отложениях (440–385 млн лет) Урала — тогда на месте этого внушительного хребта располагалась не менее мощная внутриокеаническая вулканическая дуга. Дуга пересекала Палеоуральский океан, разделявший Балтию и Сибирь. Теперь здесь среди 100 млн т сульфидных руд, когда-то накапливавшихся у ее подножия на километровой глубине, проступают куполовидные линзы (до 40 м мощностью и до 100 м в поперечнике). Линзы буквально набиты колпачковыми раковинами моллюсков и длинными (до метра, а может, и более), широкими (до 5 см), толстостенными морщинистыми трубками, очень похожими на жилища вестиментифер (Vestimentifera; от *лат.* vestimentum — одежда и fero — носить). Последние образуют тесные сплетения по 30 трубок на 1 м^2. На свежем сколе этот «взрыв на макаронной фабрике» переливается золотом, поскольку стенки трубок заместили кристаллы пирита и халькопирита.

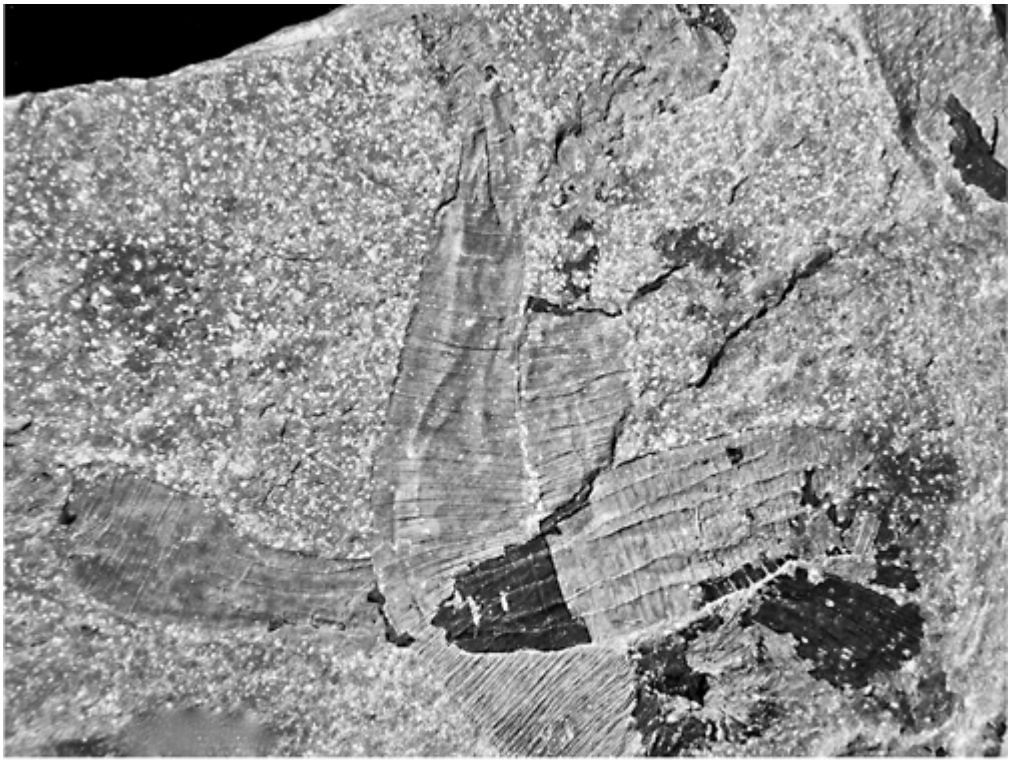


Рис. 16.6. Сипункулиды лектайлус (*Lecthaylus gregarius*), диаметр до 0,8 см; силурийский период (435 млн лет); Иллинойс, США (commons.wikimedia.org)

В современных вестиментиферах, как и в сипункулидах, узнать кольчецов совершенно невозможно. После их открытия в сообществах черных и белых глубоководных курильщиков вестиментиферы даже считались вполне самостоятельным типом животных. Преобразиться в ни на кого не похожих существ их заставила не собственная деятельность, а, наоборот, бездеятельность. Современные обитатели темных, но теплых глубин океана — 2,5-метровые вестиментиферы рифтии (*Riftia*) — выживают в черных кислотных облаках из сероводорода и взвеси сернистого железа, цинка и меди благодаря трофосоме — особому органу, который занимает до 80% объема тела. Клетки трофосомы, бактериоциты, набиты серными бактериями (гамма-протеобактериями) — до 10 млрд на грамм трофосомы, а весь этот орган пронизан тонкими кровеносными сосудами. По ним клетки крови транспортируют от многочисленных щупалец червя

к его бактериоцитам гемоглобин, в котором отдельно друг от друга упакованы молекулы кислорода и сероводорода, совершенно несовместимые друг с другом. Гемоглобин переносит сероводород и одновременно оберегает червя от этого смертельного яда. Бактерии окисляют сероводород, а также поглощают углекислый газ, забирая углерод для производства органических молекул, которые поставляют рифтии вместе с витаминами. Интересно, что бактерии эти не наследуются, а каждый раз, словно паразиты, внедряются в покровы личинки рифтии, проникают внутрь тела (в брыжейку) и вызывают развитие клеток будущей трофосомы. Кишка, наоборот, редуцируется, и от нее остается лишь тонкий стерженек.

В юрских гидротермах крупных трубок червей становится больше, на них можно рассмотреть широкие воротнички, разделяющие части, сформировавшиеся в разное время, как у современных вестиментифер. Может быть, учитывая ту легкость, с которой кольчецы и другие морские животные, населяющие окрестности черных и белых курильщиков, обретают симбиотические бактерии, черви с трофосомой появлялись в истории этой группы не единожды: одни — в палеозойскую эру, другие — в мезозойскую?

Морским биологам, изучавшим сообщества гидротерм, не давал покоя вопрос: что происходит со всеми этими организмами, когда такой источник тепла и пищи затухает? Другими словами, нужно было решить философскую проблему: «куда дырка девается, когда бублик съедается»? Оказалось, что население подводных источников может перекочевать на труп какой-нибудь крупной рыбы или кита (тоже источник серы и азота), а затем попасть на соседнюю гидротерму. Конечно, переезжают не взрослые особи, а их личинки, и обычно в течение нескольких поколений.

Вероятно, история вестиментифер началась именно с приспособления к столь необычным, но распространенным

местообитаниям. Ведь черви, названные оседакс (*Osedax*) — буквально «пожиратели костей», — чье родство с трубчатыми гигантами и вообще с кольчецами лишь недавно было установлено с помощью методов молекулярной биологии, тоже живут в глубинах океана. В тысячах метрах от поверхности, куда погружаются остовы умерших китов, оседаксы пожирают их останки. Черви 2–3 см длиной, чьи щупальца похожи на розово-красные хризантемы, видны невооруженным глазом, и это исключительно самки. Миллиметровые самцы застывают в своем развитии на стадии личинки и живут, порой гаремами до нескольких десятков, в слизистой трубке подруги. Причем кто разовьется из личинки, зависит от точности ее попадания при оседании на дно: если она оказывается на кости, то превращается в самку, а если на другой особи, то быть ей отныне почти незаметным самцом. Оседаксы не имеют ни рта, ни кишечника и выедают костный мозг кита, запуская в него карманоподобные выросты, которые высасывают питательные вещества и передают их своим сожителям-бактериям. А те усваивают органику и запасают ее для хозяев. За пару лет такие существа превращают многометровый китовый каркас в труху.

При этом костоеды оставляют заметные следы: дырки, которые ведут в микроскопические полости, очень неправильной формы с гладкими стенками. Полости образуются при растворении минерального вещества кости органическими кислотами, которые выделяют покровные клетки корневидных выростов червя, а сам он и его бактерии получают доступ к костному коллагену и жирам. По таким следам установили причастность оседаксов к разрушению костей плезиозавров, древних морских черепах и крупных рыб уже в середине мелового периода (около 125 млн лет назад).

Вместе с вестиментиферами оседаксы составляют семейство сибоглинид (Siboglinidae; от названия датского научного судна «Сибога», в 1900 г. впервые вытралившего таких червей у берегов

Индонезии), родственное еще одной обширной группе сидячих кольчецов — сабеллидам (Sabellida; *Sabella* — родовое название). Они хорошо заметны, поскольку живут на мелководье и расцвечивают и без того яркую палитру рифов алыми, ярко-оранжевыми и лимонно-желтыми султанами перистых щупальцев. Прикоснуться к венчику невозможно: стоит протянуть в его сторону руку, как он мгновенно складывается, словно веер, и проваливается в кожистую трубочку. По веерообразным венчикам понятно, что эти черви стали фильтраторами: на их щупальцах оседают одноклеточные водоросли и разные личинки; одновременно эта «розетка» служит для газообмена. Жизнь на мелководье с напористыми приливно-отливными течениями, штормовыми волнами, вздымающими тучи песка, и проворными хищниками нелегка и требует хорошей защиты — такой, например, как жесткая трубка и мощная мускулатура тела, быстро втягивающая червя внутрь.

Минеральные трубки, такие как у серпул (*Serpula*) и спирорбисов (*Spirorbis*), конечно, сохраняются намного лучше, чем их хозяева (рис. 16.7). Ныне их известковые скелетики густо покрывают подводные скалы, слоевища водорослей, раковины моллюсков и других существ, успевают прирасти даже к панцирям раков и крабов (хотя те периодически меняют свой гардероб). Поэтому считалось, что все подобные домики, начиная с незапамятных, ордовикских, времен строили кольчатые черви. Однако многие палеозойские и раннемезозойские трубочки не имели воротничков, характерных для домиков червей, и никогда в них не находили крышек. Более того, микроструктура палеозойских трубок оказалась совершенно иной (к ней мы еще вернемся). «Выбор» минерального состава трубки, количества в ней слоев и расположения кристаллов зависит от температуры среды, прочности субстрата и степени механического стресса. Конечно, со временем строение трубки совершенствовалось: если у мезозойских кольчецов известковые скелеты состояли из

«нагромождения» шестоватых кристаллов арагонита или кальцита, образовывавших пучки, то у кайнозойских форм кристаллы стали укладываться упорядоченные слоями.

Трубки, обычно диаметром 2–5 мм, в которых можно распознать «домики» именно кольчецов, появились только в конце пермского периода (268 млн лет назад), а их хозяева распространились по морям в юрском периоде, когда им удалось потеснить похожих на них, но не родственных конкурентов — микроконхид. Местами серпулиды образовывали столь густые и долговременные поселения, что из трубок получались небольшие рифы. Пресные водоемы, в том числе пещерные, эти черви освоили в неогеновом периоде.

У большинства сидячих и роющих кольчецов количество щетинок заметно сократилось, исчезли параподии: в грунте и в трубке все эти «растопырки» только мешают. В последнем случае лучше иметь пучки жестких крючковатых щетинок — унцин (*лат.* uncinus — крюк), которыми можно, как когтями, намертво вцепиться в трубку изнутри. Унцинами обзавелись многие трубчатые черви, в том числе вестиментиферы и сабеллиды, что тоже подчеркивает их родство.

Возможно, именно среди таких кольчецов зародилась самая молодая группа червей — поясковые (Clitellata; от *греч.* η κλιτυσ — ошейник). Их близкими молекулярно-генетическими родственниками действительно являются многощетинковые черви, такие, например, как капителлиды (Capitellidae; по имени рода *Capitella*), которые лишились щупальцев и значительной части щетинок и начали осваивать пресные водоемы. Вот только в ископаемой летописи они не отметились.

Переход в иную среду обитания — с резкими перепадами температуры и влажности (вплоть до полного высыхания) — часто приводит к перестройке всего организма и появлению новых приспособлений. Таких, например, как половые органы «совмещенного» (гермафродитного) типа и выполняющая

функцию печени хлорагогенная ткань, где образуется гемоглобин, накапливаются соли мочевой кислоты, и без которой в пресной воде или в почве не выжить. (Ее даже можно увидеть на остатках мезозойских поясковых червей.) Важнейшим из подобных приспособлений стал поясок — несколько сегментов в передней части тела с железистым утолщением кожи, где выделялся кольцевидный кокон, «связанный» из полисахаридных и белковых нитей. Когда червь через голову сбрасывает кокон с отложенными в нем и уже оплодотворенными яйцами, его отверстия смыкаются и яйца развиваются в уютном замкнутом пространстве. Коконы, очень устойчивые к воздействию повышенных температур, предохраняют яйца от высыхания, если водоем превращается в такыр. Палеонтологи вытравливают коконы из древних речных и озерных глин, и сохраняются они настолько хорошо, что на поверхности видны все тонкие плетения. По коконам удалось определить, что пресноводным поясковым червям не менее 250 млн лет.

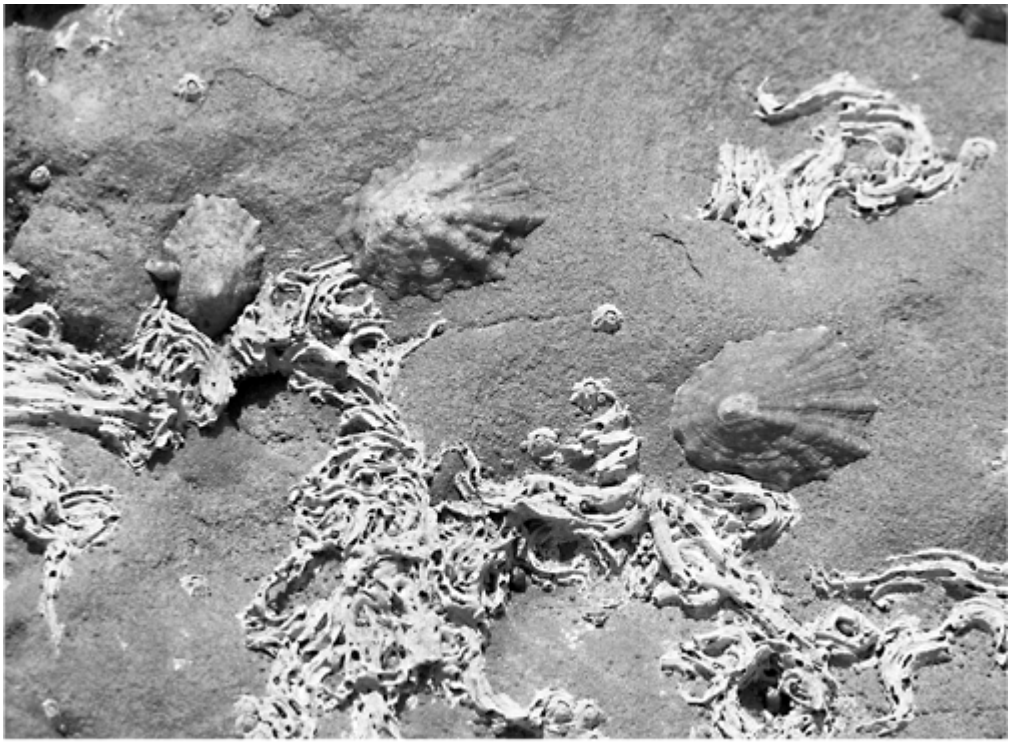


Рис. 16.7. Трубки серпулид среди раковин гастропод пателлид и морских желудей; Атлантический океан, Бразилия

Однако сам поясковый червь был найден в Южном Приуралье лишь недавно. Приуральская окаменелость оказалась еще и с толстой многослойной стенкой тела — признаком роющего существа, которому не обойтись без мощных кольцевых и продольных мышц (рис. 16.8). Всем своим обликом этот червячок напоминал трубочников (Tubificidae), которые, заглатывая ил, погружаются передним концом в грунт водоема, а задний выставляют наружу и все время колышут им, чтобы дышать. Вскапывая дно и пропуская грунт сквозь кишечник, трубочники насыщают ил кислородом и удобряют его. Их массовые скопления служат кормом для рыб и других обитателей водоемов. В меловых отложениях подобные черви встречаются уже не так редко (рис. 16.9).

Однажды в ископаемом коконе попался его возможный хозяин — родственник трубочников — наида (Naididae; от *греч.* Ναισ — речная нимфа), отличающаяся очень длинными щетинками.

Близки к трубочникам и наидам столь же мелкие (в среднем 10–25 мм) энхитреиды (Enchytraeidae; от рода *Enchytraeus*). Эти белесые червячки с четырьмя пучками щетинок на каждом сегменте населяют в основном богатые перегноем почвы, но тем не менее они смогли даже не попасть, а буквально влипнуть в палеонтологическую летопись. Причем не по своей воле. Ими любили полакомиться хищные мухи-зеленушки, которые уносили свою добычу на деревья и вместе с ней вязли в смоле, обратившейся янтарем еще в эоценовую эпоху (50 млн лет назад). Энхитреиды, как и трубочники, образуют огромную биомассу и играют важную роль в почвообразовании.

Дождевые черви (Lumbricidae; от *лат.* lumbricus — червь), хотя и являются самыми крупными среди поясковых кольчецов (длиной до метра и более), в ископаемом виде почти неизвестны. Найдены только два экземпляра возрастом менее 5 млн лет, которые, возможно, принадлежат к этой распространенной группе.

А вот пиявки могли досаждать уже археоптериксу: остатки древнейших из них встречаются в том же верхнеюрском лагерштетте Зольнхофен (Бавария), что и «древнекрыл». Как и у современных родственников, их слегка мешковидное, поперечно ребристое тело (до 15 см длиной), лишенное щетинок, имело на двух концах округлые присоски. Поперечные ребра — это кольца, которых в каждом сегменте могло насчитываться семь и более: тело пиявки должно было быть гибким, чтобы, присосавшись ротовой присоской, она могла уцепиться за добычу еще и крупной задней.

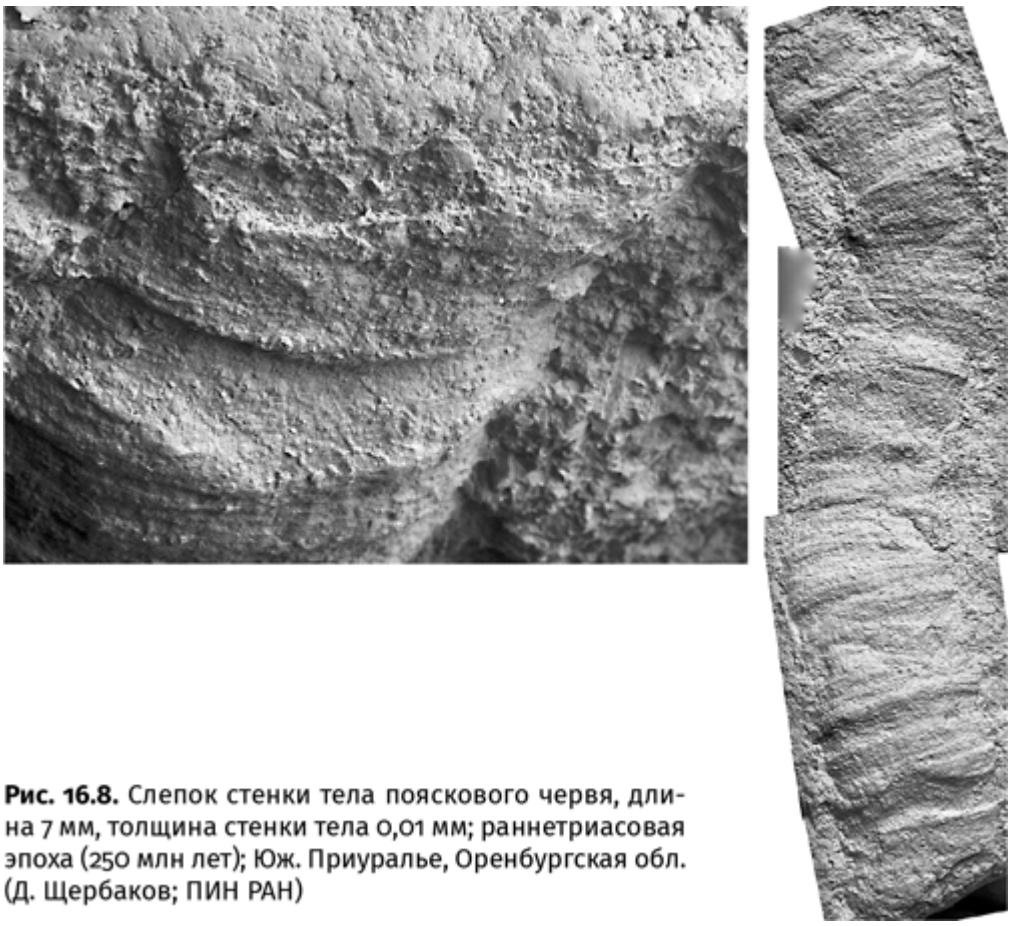


Рис. 16.8. Слепок стенки тела пояскового червя, длина 7 мм, толщина стенки тела 0,01 мм; раннетриасовая эпоха (250 млн лет); Юж. Приуралье, Оренбургская обл. (Д. Щербаков; ПИН РАН)

В близком родстве с обычными пиявками состоят рачьи — бранхиобделлиды (Branchiobdellida; от *греч.* βραγχοσ — жабра и βδελλα — пиявка). Однако они не паразитируют на своих хозяевах, хотя часто и проживают в жабрах пресноводных ракообразных, а очищают их от органического мусора. Впрочем, если находят ранку на теле рака, могут вычистить ее вместе с мясом. Несмотря на свою малость (до 12 мм длиной), рачьи пиявки попали в череду ископаемых кольчецов. Правда, не целиком, а в виде отдельных клеток — сперматозоидов 18-микронной длины. Сохранились сперматозоиды тоже в коконе, и конечно, малюсеньком, соразмерном самой пиявке — 1,5 мм длиной. Однако не размер кокона, а строение самого сперматозоида позволило установить его хозяина или хозяйку (пиявки — гермафродиты). Живчик выглядит как зернистый

стерженек с длинным жгутом, закрученным в правильную, похожую на пружинку, 80-оборотную спираль. Поскольку кокон содержал много белковой слизи, высыхая, она, словно янтарь, замуровала клетки, а кокон остался лежать в донных наслоениях озера, существовавшего на антарктическом острове Марамбио 50 млн лет назад.



Рис. 16.9. Поясковый червь из семейства тубифицид, ширина 1 мм; в центре — фрагмент растения; раннемеловая эпоха (125 млн лет); Виктория, Австралия (R. Schmidt; Museum Victoria)

К тому времени кольчатые черви уже превратились кто в безобидных фильтраторов и илоедов, кто в свирепых хищников или кровососов. Они заселили всю планету — от глубоководных курильщиков до рифовых отмелей, внутриконтинентальных пресных озер и лесных почв, от полюса до полюса. А начиналось все с «безголового» 3,5-сантиметрового червячка, покрытого

длинными щетинками и с жабрами, как у моллюска, медленно подбирающего на морском дне органические частицы.

Глава 17
Ночь на пляже. Малайзия

Гранитная гряда Кербау, идущая вдоль континентальной Малайзии, — древний, все еще не зарубцевавшийся шов, который соединяет Азию и небольшой удлиненный бывший континент Сибумасу. Это аббревиатура — производное слов Сиам (прежнее название Таиланда), Бирма (Мьянма), собственно Малайзия и Суматра (остров на западе Индонезии), т.е. территорий, составляющих этот микроконтинент. Сибумасу причалил к Азии в позднетриасовую эпоху и даже привез с собой некоторых гондванских животных. Хребет Кербау и есть место швартовки.

На хребте растет дождевой тропический лес с древовидными папоротниками, саговниками, гигантскими цветами раффлезии, «кровожадными» кувшинчиками — непентесами, и живут маленькие улыбчивые люди — сенои, или оранг-асли. Сенои продают исключительно дары своего леса — мед диких пчел (очень жидкий и липкий), местный съедобный бамбук (совершенно несъедобный, хотя я, наверное, просто не умею его готовить) и длиннющие зеленые стручки какого-то местного бобового дерева (глистогонные, что в подобном лесу весьма к месту). Небольшие квадратные жилища на сваях, со стенами, больше похожими на бамбуковые циновки, просматриваются насквозь: посреди на железном листе тлеет уголь и греется кастрюля с водой. Всё.

По-малайски «оранг-асли» означает «человек изначальный», но за людей эту часть древнего населения полуострова малайцы

не считают. Ведь сенои — не малайцы и, что самое страшное, не мусульмане, как они могут быть гражданами страны?..

Чтобы понять, когда Сибумасу появился на свет и где скитался долгое время, нужно попасть на самый север страны, который находится примерно на седьмом градусе от экватора, и перебраться на пароме на остров Ланкави в Андаманском море. На самом деле это архипелаг из одного большого пулау (*малайск.* остров) и нескольких мелких пулавчиков. С точки зрения биоразнообразия острова весьма необычны: здесь произрастают 32 из 52 видов мангровых деревьев мира; порхают 500 видов бабочек (во всей Австралии — только 400), причем 50 из них больше нигде не встречаются (!); гнездятся 10 видов птиц-носорогов.

Из материкового порта Алор-Сетар, где еще белеют стены форта XVII–XVIII вв., на остров бегают паромы, и на последний из них мы по традиции, установленной Хосе Антонио Гамесом Винтанедом, попадаем в тот момент, когда матросы уже убирают трап. (Даже если мы прибываем за час до отбытия, мой испанский напарник, преподающий в малайском Технологическом университете ПЕТРОНАС, вспоминает, что не там припарковал машину или что-то в ней оставил, и на пароме, а также в поезде или самолете мы оказываемся в самый последний момент.)

Войдя на пассажирскую палубу, мы тут же напяливаем теплые куртки, кепки и наушники, изумляя туристов в шортах и маечках: они же едут на курорт. А мы — на работу и уже поняли на собственном опыте, что команды местных паромов, видимо, набирают из матросов и капитанов, списанных с рыболовных сейнеров. Свою задачу они понимают по-старому: довезти все, что в трюме, необязательно живым, но свежим и заиндевевшим. И несколько мощных кондиционеров врубаются на полную мощь одновременно с бесконечным фильмом на хинди с малайскими субтитрами, выведенным на полную громкость, чтобы заглушить

рев примерно 200 лошадиных сил. Два часа интересной жизни туристам обеспечены…

В центре Ланкави строительный карьер удачно вскрыл черную тонкослоистую глинистую толщу, где совершенно инородными телами смотрятся кварцевые гальки и угловатые булыжники покрупнее. Сразу видно, что когда-то над этой толщей таял ледник, а линзы с раковинами брахиопод, способных жить в весьма прохладных условиях (как мы на пароме), подсказывают, что таял он в начале пермского периода (примерно 295 млн лет назад). Значит, в то время Сибумасу пребывал в Южном полушарии недалеко от запорошенной снегом и покрытой толстым слоем льда аравийско-индо-австралийской части Пангеи.

Выяснить, что было еще раньше, можно на северо-востоке острова. Здесь ради сохранения древнейших горных пород всей Малайзии, а заодно и небольшого массива диптерокарпового (двукрылоплодникового) леса с деревьями 30–70-метровой высоты, был создан Кембрийский геолесной парк Мачинчанг. Вот только кембрийской фауны недоставало — лишь чьи-то следы. В поисках интересных слоев пришлось с геологическими молотками наперевес побегать по местным пляжам, где в шезлонгах возлежали немецкие старички и старушки. Один особенно любопытный отдыхающий даже поинтересовался: кого ищем? «Троцкого», — ответили мы с Хосе Антонио хором. Больше вопросов не было.

Среди красноватых грубозернистых кварцевых песчаников с волноприбойными знаками на поверхности, точно такими же, как на соседнем песчаном пляже, удалось найти разбитые древними волнами панцири позднекембрийских трилобитов и раковины брахиопод. Некоторые слои выпячивались вверх в виде грибовидных рядов. Это «песчаные вулканы», которые образуются, когда на осадки, еще насыщенные водой, наваливаются свежие отложения и вода выжимается вверх в виде фонтанчиков с песком. Трилобиты оказались похожими на

гондванских, а брахиоподы — на балтийских (в палеогеографическом смысле этого слова). И никакой тропической фауны. Получается, что и в кембрийском периоде Сибумасу находился в высоких широтах, где-то между австрало-китайским побережьем Гондваны и Балтией. Зато теперь здесь тропический рай.

Искать кембрийско-ордовикский переход мы отправились на пулау Джемурок. Одно время здесь пытались создать кемпинг, но туристов доставлять оказалось сложно, а кроме небольшого пляжа арендатору предложить было нечего. Осталось несколько домиков и деревянная беседка на мысе с видом на Таиланд (тайский остров Тарутау). Поскольку горные породы в этой части Малайзии можно увидеть только у кромки берега, все изыскания подчиняются расписанию приливно-отливных циклов и водного транспорта. На Джемурок мы прибыли утром, ровно к началу отлива, но Хосе Антонио «вспомнил», что нужно встретиться с работниками геолесопарка, и обещал вернуться к концу следующего прилива. Что-то, видимо, не сложилось…

Темнеет в тропиках рано, быстро и до полной черноты. Прекращают ходить и лодки (в ночи среди мангров, отмелей и скал легче кого-то утопить, чем спасти). Поэтому я решил заранее осмотреть домики. Там меня встретила темная струйка термитов, и я поспешил убраться. В первый раз увидев на Ланкави двустороннее движение этих общественных тараканов, которые буквально на глазах с хрустом крошили толстые, как фанера, сухие листья двукрылоплодников, я разлегся рядом, достал камеру, лупы и приготовился созерцать. Особенно меня впечатлили солдаты с челюстями, вдвое большими, чем у работящих сородичей. Нацгвардейцы тут же отвлеклись от своих основных обязанностей — подгонять рабочих особей, цапая их за брюшко, — развернулись и, угрожающе размахивая жвалами, двинулись в мою сторону. «Ну и ладно, — подумал я. — Что вы мне сделаете?» Не прошло и нескольких минут, как я

почувствовал удар по тылам: несколько солдат впились прямо в голую поясницу. И не как пчела — ужалила и сдохла. Термиты с упоением кромсали плоть зазубренными челюстями. Истекая кровью (без всяких преувеличений) и с трудом отрывая от себя арьергард вражеской силы, я ретировался, не дожидаясь подхода кавалерии…

В итоге я предпочел беседку на мысу. (Так даже лучше, чем в мотеле: не придется в сумерках вскакивать от рева радиофицированного муэдзина прямо в ухо, а мечети в Малайзии — на каждом шагу.) Местные комары не чета сибирским, и легкий вечерний бриз сдувает этих полосатеньких двукрылых обратно в лес. Единственное, что меня беспокоило, это макаки. Даже если их поблизости нет, они есть. Стоит на мгновение оставить любой предмет и отвернуться, и он уже высоко на дереве в чьих-то цепких лапах. Одна макака жутко возмущалась, что ее обманули, когда, развязав и вытряхнув с десяток наших мешочков с образцами, она не нашла в них ничего, кроме камней. У местных автомобильных стоянок эти сообразительные существа разыгрывают целые представления. Вы думаете, что собирать в метро подаяние с ребенком на руках придумали московские псевдонищие? Отнюдь! Вот на стоянку у пляжа заруливает очередной фургончик с отдыхающими, и не успевает глава семейства припарковаться, как у дверцы уже сидит милое существо с просящим взглядом и еще более милым отпрыском на руках, будто предлагая селфи с… обезьянкой. И ведь спокойно позирует, пока мамаша и дети, гурьбой высыпав наружу, снимаются почти в обнимку с забавными представителями местной фауны. Дверцы, конечно, открыты, и в машине под шумок уже орудует банда макак, забирая все съестное и интересное и вообще все, что могут унести совсем нехилые обезьяньи лапы. Вот зачем, например, макаке бумажник с кредитными карточками и правами? Так это ж весело — сидеть в ветвях фикуса, потрошить портмоне, пробуя карточки на зуб, и

смотреть, как эти глупые белые приматы беснуются внизу, неуклюже кидаясь палками и камнями…

Будем надеяться, что по холодку я проснусь раньше, чем макаки, и они не успеют вытащить рюкзак у меня из-под головы. Пока же можно запускать блины по воде. Здесь этим заниматься интереснее как раз ночью: каждый шлепок плоской гальки превращается в яркое белое пятно, которое расходится сияющими кругами. Если быстро швырнуть несколько галек, получается горизонтальный фейерверк. Устроить светопреставление помогают одноклеточные водоросли — ноктилюки («ночесветки»), которые вспыхивают, стоит их только потревожить. Плавать среди них тоже интересно, но не здесь. Увы, пластиковая цивилизация разового пользования окончательно испоганила весь океан: находится в этом супе из бутылок, шлепанцев, прокладок и других изделий интимного назначения совсем не хочется. (Вместо 206 поправок к Конституции было бы достаточно одной — о запрете производства разовых пластиковых изделий, хоть какой-то был бы толк…)

Оказалось, что на острове есть звери пострашнее макак: проведать меня собрались, наверное, все местные раки-отшельники. Довольно упитанные, хотя до размеров пальмового вора — крупнейшего представителя этой группы ракообразных — им, к счастью для меня, было далеко. Полночи они стучали по деревянному настилу беседки своим вторичным жильем из-под упокоившихся улиток и пытались влезть по вертикальным ножкам скамейки. Не добирались даже до половины и с глухим стуком падали вниз. Было ощущение, что в беседке идет редкий, но непрерывный град. В конце концов я привык к этому «белому шуму» и задремал.

Проснулся, по ощущениям, через пару часов. Уже светало, и в беседку вошла собака. «Откуда здесь собака?» — подумал я и окончательно продрал глаза. На полу стоял полутораметровый

полосатый варан. «Вот и славно», — решил я и снова задремал. Варан — это единственное животное, не считая ядовитых змей, которого здесь боятся макаки. А полосатые вараны очень сообразительные создания: легко плавают и в соленых, и в пресных водоемах, где добывают рыбу и птенцов цапель, к чьим гнездам легче подобраться с воды. Может, со временем они опять превратятся в мозазавров?

Утром на необитаемом тропическом острове, когда начинается отлив, можно увидеть множество замечательных существ. По ветвям пандановых пальм легко шагают (именно шагают, перебирая лапками) лохматые длиннохвостые обезьянки с белыми губами, обводами глаз и забавными хохолками. Это не коварные всеядные макаки, а безобидные и, увы, очень редкие теперь веганы — кази (дымчатые очковые лангуры). По соседству от них присаживается семья больших индийских птиц-носорогов: видимо, родители сопровождают юного, впервые покинувшего дупло отпрыска и старательно вычищают ему перья, прежде чем вывести в свет. Это самый крупный (более метра длиной) вид в данной группе, и очень интеллектуальный. В Куала-Лумпуре есть парк с местными птицами, где можно наблюдать их жизнь, разгуливая среди птиц в обширных вольерах. Желающим познакомиться с обитателями парка поближе в местном киоске предлагают приобрести корм. Если на ладони протянуть съедобные шарики египетской цапле, она шарахает клювом со всего маху, и корм разлетается. Когда же подлетает пернатый носорог, поначалу ладонь отдергивается от мощного длинного клюва. Но солидная птица внимательно заглядывает в глаза, всем своим видом показывая, что бояться нечего, а потом очень нежно, по одной, собирает крупинки самым кончиком клюва и длинным языком.

Нектарница присаживается на символ Малайзии — гибискус, но вместо того, чтобы, как учил нас Чарльз Дарвин, погрузить длинный клюв в длинную чашечку ярко-алого цветка, резко бьет

тонким острием в ее основание и всасывает весь нектар без лишних хлопот.

Из лесу вылетает какой-то ненормальный палочник и садится пить из соленой лужи. В самой луже копошатся жутко толстые и пупырчатые червяки — это иглокожие, черные голотурии. Местные рыбаки собирают их для наживки: сразу и приманка, и парализатор, благодаря смертельному для рыб яду. Здесь же ползает яркая в сеточку, глянцевая каури, или ципрея (*Cypraea*), — крупная морская улитка, решившая пересидеть отлив в луже с голотуриями и подкрепиться водорослями. Ее родственники морские слизни, наоборот, «выскочили» на берег и соскребают с каменной плиты налет из бактерий. Через несколько минут плита превращается в подобие узорчатого ковра. По той же плите раньше, чем я ее успел заметить, проползла крупная, сантиметра два шириной, улитка. То, что это была именно улитка, видно по слегка извилистой полосе, состоящей из отдельных расходящихся дугой царапин, — след зубного аппарата, радулы. У этого моллюска зубы хоть и прочные, но роговые, а вот многостворчатые хитоны умудрились отрастить «железные» зубы из магнетита. Они вгрызаются даже в кембрийский кварцевый песчаник, который и геологическим молотком расколоть непросто. Рядом с ними, вжавшись в камень, в звездчатых колпачковых раковинах отлив пережидают пателлоидесы (*Patelloides*). На скалах с ямками от хитонов расположились крупные устрицы в бесформенных из-за плотных поселений раковинах — им приходится принимать форму любого свободного пространства. Эта удивительная пластичность стала важным эволюционным достижением устриц и позволила им превратиться в одну из самых успешных групп двустворок. Сейчас они плотно сомкнули створки и дожидаются отлива. На пляже валяется черное бревно, все изъеденное червями. В длинные ходы вставлены тонкие известковые трубочки — раковины сверлящих двустворок, или корабельных червей, тередо (*Teredo*), тоже весьма

продвинутых моллюсков. Среди волнистых кучек, состоящих из выброшенных на берег остатков жителей моря, сразу бросается в глаза цветастое и многообразное собрание раковин, как будто скроенных на выход в ателье высокой моды. Это — шипастые и «хвостатые» спирали мурексов (*Murex*), округлые с правильным рядом дырочек по краю плошки морских ушек (*Haliotis*), переливчатые зеленые пластинки — раковины морских жемчужниц (*Pteria*) и похожие на Т-образные совочки с ровными насечками по верхнему краю изогномоны (*Isognomon*). Здесь же лежит «морская пена» — совершенно невесомые, благодаря многочисленным гидростатическим камерам, овальные скелетные пластинки (сепионы) каракатиц. Маленький тонкий ростр на конце сепиона напоминает о том, что когда-то предками этих головоногих моллюсков были белемниты. (Раковины еще более древних родственников каракатицы — ортоцерид — встречаются в ордовикских-силурийских известняках на соседнем пулау Лангун, а появились они, когда Сибумасу наконец добрался до теплых вод.) Здесь же, на пляже, множество других раковин всевозможных форм и расцветок. Ведь моллюски сегодня — один из самых разнообразных типов животного царства, и такими они остаются уже много сотен миллионов лет.

Глава 18

Улитки и осьминоги: эволюционный разворот на 180 градусов

Теперь представьте, что вы идете после отлива по берегу такого же острова 520 млн лет назад. В соленой луже так же копошатся улитки. Вы поднимаете одну из них. Переворачиваете. А из изящного домика вместо миленького существа с рожками высовываются… два пучка острых шипов и впиваются в палец (рис. 16.1.22, 18.1).

Сейчас, конечно, такое вряд ли случится, но 520–490 млн лет назад на кембрийском мелководье вполне могло, если бы вам повстречалась пелагиелла (*Pelagiella*), неспешно ползавшая по бактериальному рифу. Пелагиеллы были самыми обычными моллюсками (Mollusca; *лат.* molluscus — мягкий) той поры. Они жили в таком несметном числе, что, несмотря на свою малость (по большей части всего 1–2 мм в диаметре, исключительно редко до 9 мм), их скелетики образовали ракушняки до 3 см мощностью и несколько квадратных метров площадью: мириады существ. И встретить этих микромоллюсков можно было повсюду: в теплых морях Сибири, суперконтинента Гондваны, Лаврентии и холодных — Балтии и Авалонии (рис. 18.2).

Палеонтологам они знакомы уже 125 лет, и, как уже было сказано, их всегда считали обычными моллюсками и по большей части брюхоногими, или гастроподами (Gastropoda; от *греч.* γαστηρ — брюхо и πους — нога). Изначально — даже

планктонными, что и отразилось в родовом названии, произведенном от слова «пелагиаль», потому что сейчас такие малютки в основном населяют толщу воды. У пелагиелл самая обычная улиточная раковинка, свернутая в немного асимметричную логарифмическую спираль. Однако из предыдущих глав мы уже знаем, что кольчатые черви тоже умели строить очень правильные раковины. Может быть, в такой раковине сидел червяк с щетинками, которые больше к лицу ему, а не улитка?

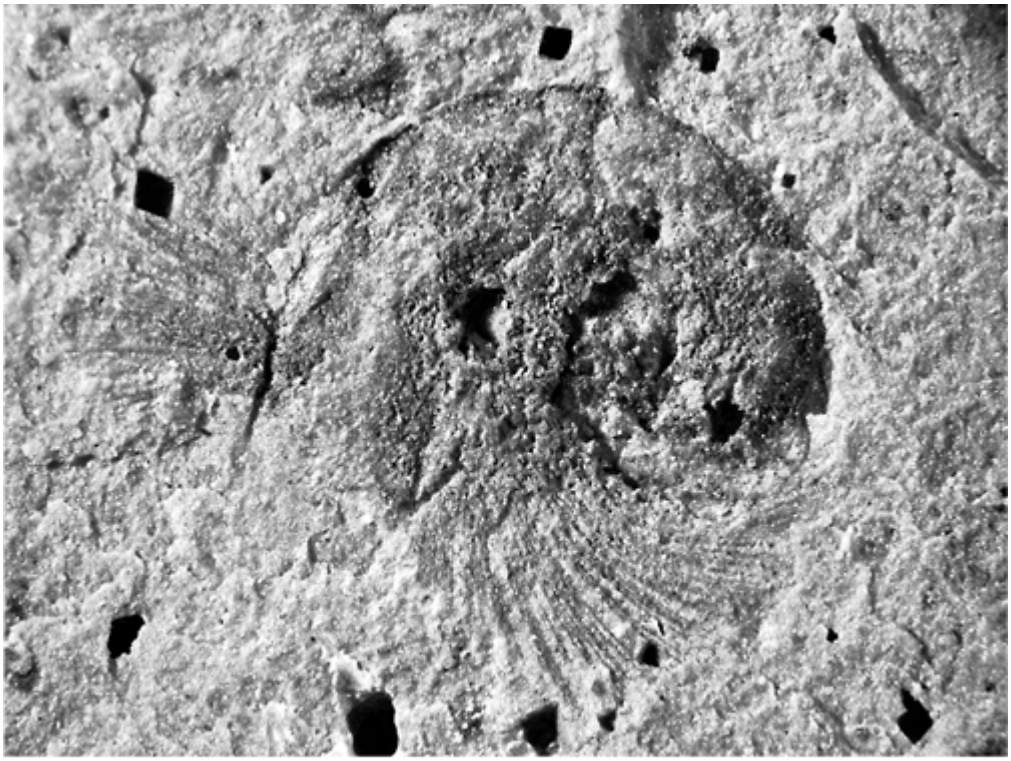


Рис. 18.1. Раковина и щетинки гелционеллоидного моллюска пелагиеллы (*Pelagiella*), большой диаметр — 0,2 см; раннекембрийская эпоха (510 млн лет); Пенсильвания, США (R. Thomas, USNM)

Рассмотрим раковину повнимательнее, лучше, конечно, под сканирующим микроскопом. (Если дьявол кроется в деталях, то сканирующий микроскоп — это широкое окно с видом на босховский ад: столько там интересных мелочей!) Итак, спираль

начинает навиваться с маленького округлого вздутия — это личиночная раковина, или протоконх (от *греч.* προτι — перед и κοχλοσ — раковина). На трубках червей протоконха нет.

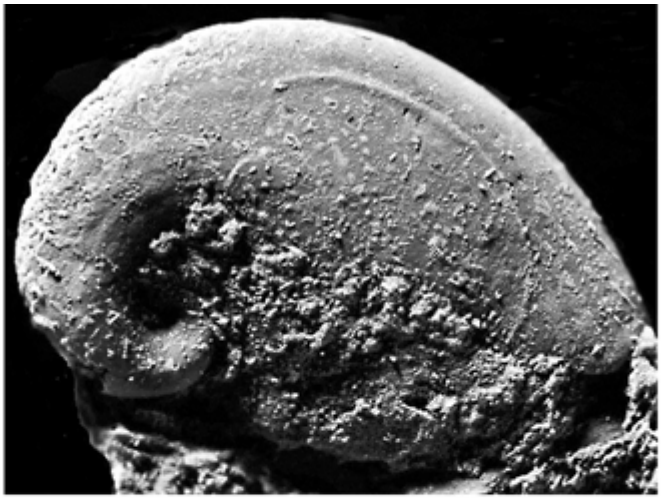


Рис. 18.2. Внутренний слепок раковины пелагиеллы (*Pelagiella atlantoides*) с отпечатком мантийной линии, большой диаметр — 0,2 см; раннекембрийская эпоха (510 млн лет); Нью-Брансуик, Канада (R. Thomas, USNM)

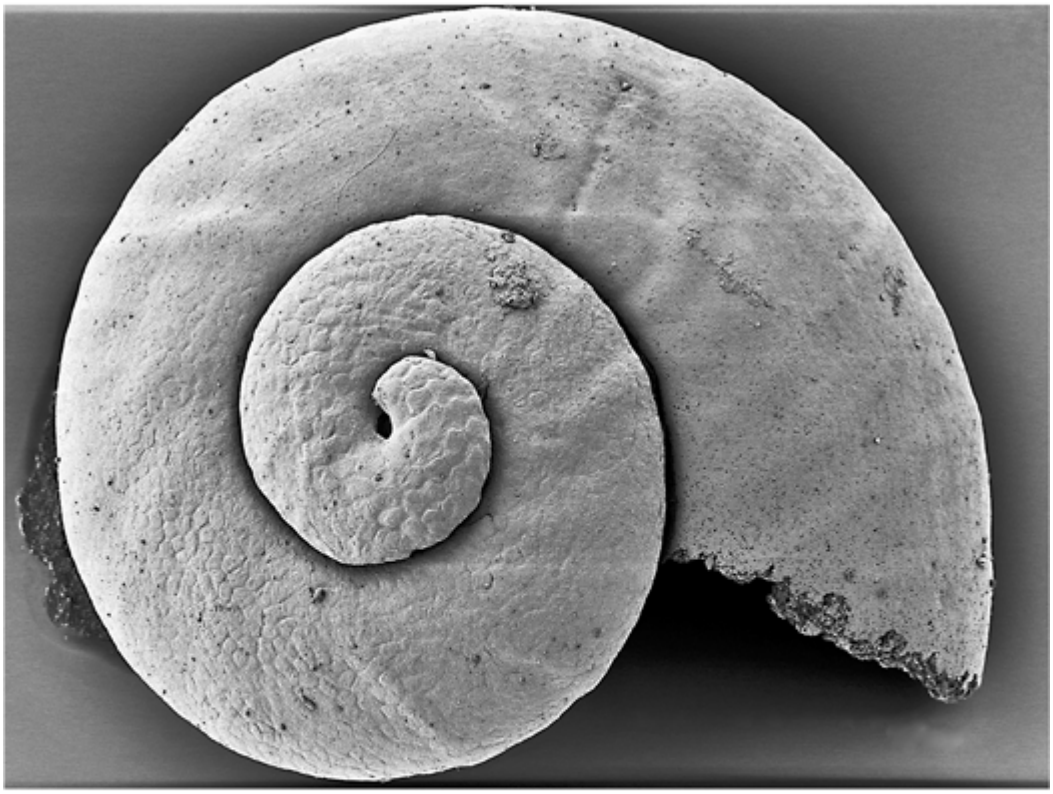


Рис. 18.3. Внутренний слепок раковины гелционеллоидного моллюска алданеллы (*Aldanella attleborensis*) с отпечатком таблитчатого слоя, большой диаметр — 0,15 см; раннекембрийская эпоха (530 млн лет); р. Б. Куонамка, Якутия (А. Кучинский; NRM)

Трубчатые скелеты обычно образованы несколькими слоями арагонита или кальцита. Но в трубке кольчеца это, как правило, более или менее плотные упаковки из простых шестоватых кристаллов, точно таких же, какие растут без участия живых существ. (Скажем, оторочки морского цемента в рифовых полостях.) Раковина моллюска, даже столь древнего, как пелагиелла, — подлинное произведение искусства в сочетании с высшими достижениями инженерной мысли. Ее скелет состоял из пяти тонких, но притом разных слоев арагонита! Наружный был сложен пучками шестоватых кристаллов, лежащих параллельно поверхности (пластинчато-фиброзный слой), под ним располагались три слоя таких же кристаллов, но по-разному собранных в изометричные ромбовидные или шестиугольные блоки (фиброзно-слоистый, слоистый и перекрещенно-слоистый), и наконец — таблитчатый (рис. 18.3). Этот внутренний слой особенно интересен, поскольку плотно уложенные шестигранные плоские призмы (таблички) создают очень гладкую переливчатую (благодаря отраженным лучам) поверхность, которую мы называем перламутром. (Необходимо пояснить, что данная ископаемая раковина — не известковая, она теперь нацело сложена фосфатом кальция — гидроксилапатитом. Этот пластичный минерал способен замещать минералы-предшественники, не нарушая их первичной кристаллической формы, поэтому мы и видим древние микроструктуры в мельчайших деталях. Если бы арагонит, как это чаще происходит, превратился в кальцит, все бы пропало: элементный состав сохранился бы, но кристаллы потеряли свою узнаваемую форму.)

Ни один из этих типов микроструктуры в неживой природе не встречается! Выглядят разнообразные и аккуратно уложенные кристаллы и вправду красиво, но при чем здесь инженерная мысль? Притом что стенка такой раковины — это не сплошной массив, а иерархически устроенный композит: раковина состоит

из слоев, слои — из блоков, блоки — из кристаллов, кристаллы (не более 1–2 мкм толщиной каждый) — из нанонограну л (последние мы, правда, на ископаемом материале почти не видим). При жизни моллюска каждый из элементов был обернут отдельной органической оболочкой. Это органический каркас, на котором из минерала в аморфной фазе «материализовался» кристаллический скелет, но одновременно это и гибкая конструкция, позволяющая всем элементам двигаться относительно друг друга.

Все вместе это напоминает классическую японскую деревянную постройку: вроде бы легкая, почти парящая в воздухе игрушка, тронь — и развалится. Однако, стоит случиться землетрясению, кирпичные, блочные, монолитные сооружения трескаются и разваливаются, а «игрушка» с вычурной крышей, покачиваясь, стоит на месте. Потому что это иерархичная конструкция: деревянный остов из наружных и внутренних колонн, связанных балками, на которые свободно опирается крыша, тоже подвижно состыкованная из горизонтальных и вертикальных брусьев. (Сегодня в Японии небоскребы опять возводят по законам древнего зодчества.)

Такая раковина в несколько десятков раз прочнее, чем более толстая трубка червя, неважно, как ее проверять: на излом, на сдавливание, на скручивание. (Скажем, перламутр имеет твердость 106–221 $\times$ 10^6 Па, а сферолитовая микроструктура, из которой слагают скелеты губки, кораллы и кольчецы, в 10 раз слабее.) И проверку временем она прошла, потому что хищники только тем и занимаются, что ломают, давят (зубами, челюстями или клешнями) и крутят известковые «домики» своих жертв. Многоплановость микроструктур раковины существует именно для того, чтобы противостоять разным типам физического воздействия: эта разница не дает трещинам распространяться сквозь всю раковину. Улиток и других наружно-раковинных моллюсков по-прежнему немало, гораздо больше, чем в

кембрийском периоде. Они намного крупнее, разнообразнее и могут передвигаться со своими легкими, но прочными раковинами куда и как захотят. Червям же приходится прикипеть толстыми, но слабыми на излом трубками к прочному субстрату, чтобы обезопасить хотя бы тылы.

С появлением многослойной раковины вопрос по созданию базисной модели моллюска в принципе был решен. Дальнейшее — игры на ту же тему с вариациями. Но вернемся все-таки к ранней истории улиток и моллюсков вообще.

Зачем пелагиелле понадобились щетинки? Эти относительно длинные, гибкие и в то же время достаточно прочные шипы могли служить для поиска и сбора пищи, а случись что — и для защиты. В современном мире моллюсков некоторое подобие хитиновых щетинок сохранили лишь личинки осьминогов и беспанцирные (Aplacophora; от *греч.* α — без, πλακουσ — пластина и φορεω — носить). Последние несколько напоминают других странных кембрийских созданий — халькиерий (*Halkieria*) и виваксий (*Wiwaxia*) (рис. 16.1.16, 16.1.18–19; 18.4–18.6). Но если панцирь современного хитона обычно состоит из восьми уплощенных створок (и множества спикул) (рис. 18.7), то покровы «хальваксий» гораздо многостворчатей. У халькиерий (до 8 см длиной) на продолговатом и уплощенном теле сидят две округлые створки — в передней части и на «хвосте» — и несколько продольных рядов ребристых шиповидных склеритов (рис. 16.1, 18.5, 18.6). В отличие от спикул, склериты обычно крупнее и полые внутри, а с телом животного они сообщаются через отверстие в основании. При жизни халькиерии все ее покровные элементы состояли из арагонита. У виваксии такие же точно склериты — органические, а раковины отсутствуют. Учитывая, что склериты располагаются правильными продольными и поперечными рядами, отличить халькиерию от древних, покрытых пластинками из щетинок, кольчатых червей очень непросто: только по радуле — ротовому аппарату, который

состоял из мелких конических зубов, полукругом в три ряда расположенных в глотке. Это все-таки признак моллюска. Подвижные склериты, конечно, играли защитную роль, плотно прикрывая тело со спинной стороны и превращаясь у некоторых видов в длинные шипы. Большие полости в них, а у некоторых халькиериид еще и разветвленные каналы показывают, что эти колючки могли быть и органами чувств, в том числе световоспринимающими (как у хитонов). Эти моллюскоподобные животные ползали на широкой мускулистой ноге (как улитки), а в случае опасности сворачивались, подобно ежам, защищая свою мясистую часть.

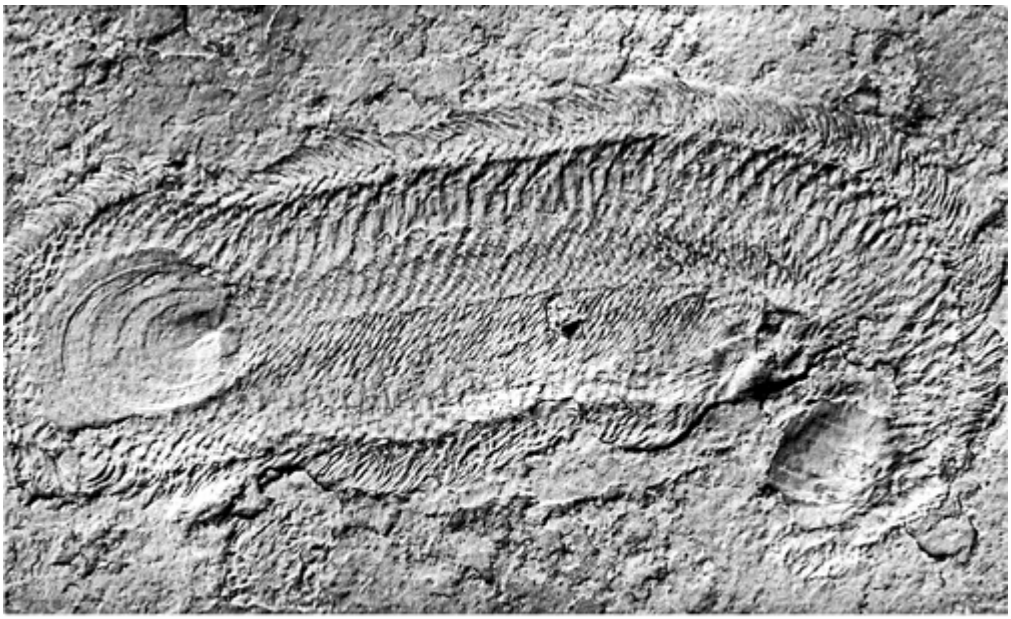


Рис. 18.4. Полный склеритом халькиерии (*Halkieria evangelista*), длина 7 см; раннекембрийская эпоха (515 млн лет); Сириус-Пассет, Гренландия (J. Peel; MGUH)

Именно халькиериды были самыми древними животными, которых можно считать моллюсками: их склериты встречаются в морских отложениях, сформировавшихся в «последние дни» (1–2 млн лет) эдиакарского периода (около 540 млн лет назад). Возможно, что именно эти организмы дали начало всем прочим моллюскам: слияние поперечных рядов склеритов в пластинки

привело к появлению многостворчатых хитонов, а исчезновение всех скелетных элементов, кроме передней колпачковой раковины, — гельционеллоидов. Строение палеозойских хитонов, или полиплакофор (Polyplacophora; от *греч.* πολυ — много, πλακουσ — пластина и φορεω — носить), появившихся в самом конце кембрийского периода (490 млн лет назад), действительно отклоняется от единого современного плана (восемь поперечных пластин и мелкие спикулы). Пластины у них могли лежать в два ряда, окруженных крупными шипами, или вместо плоских стать коническими, или перемежаться рядами длинных игл (рис. 16.1.21). В последнем случае полиплакофора превращалась в другого моллюска — червевидного беспанцирного, или аплакофору, поскольку нога с широкой подошвой у нее скукожилась до узенького продольного желобка. (Другое название беспанцирных — бороздчатобрюхие, или Solenogasters.) Это в конце концов и произошло в силурийском периоде (430 млн лет назад).



Рис. 18.5. Шип (склерит) халькиерии (*Halkieria*), длина 0,1 см; раннекембрийская эпоха (535 млн лет); р. Б. Куонамка, Якутия (А. Кучинский; NRM)



Рис. 18.6. Полный склеритом виваксии (*Wiwaxia corrugata*), длина 3,5 см; раннекембрийская эпоха (505 млн лет); сланец Бёрджесс, Британская Колумбия (commons.wikimedia.org)

Во всяком случае, именно так выглядит херефордширский аценоплакс (*Acaenoplax*): если узкая нога у аценоплакса уже соответствовала строению бороздчатобрюхих, то со спинной стороны его можно было принять за хитона (рис. 16.1.20, 18.8). Да, у современных «многостворок» пластинок всегда восемь, но в развитии они проходят семистворчатую стадию (и среди ископаемых хитонов встречаются такие). Дышал аценоплакс так, словно одновременно был и многостворчатым моллюском и бороздчатобрюхим: с помощью перистых жабр, таких же как у хитонов (а еще у гастропод и древних кольчецов), а также мантийных лопастей на задней части тела, как у настоящих бороздчатобрюхих. А в дополнение к пластинкам его тело покрывали правильные поперечные ряды известковых иголок. (Из-за простого червевидного облика аплакофор считали самыми

примитивными моллюсками, но и молекулярно-генетические исследования, и, как мы видим, палеонтологические находки указывают на то, что из всех ныне существующих групп моллюсков они появились самыми последними.)

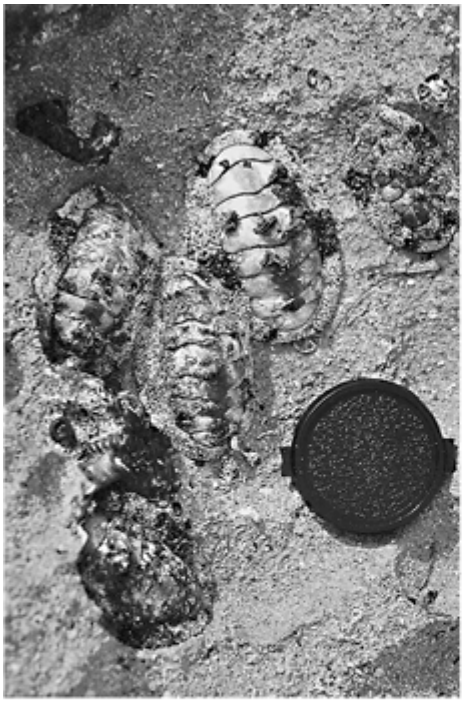


Рис. 18.7. Хитоны (*Acanthopleura granulata*), длина 5 см; Карибское море

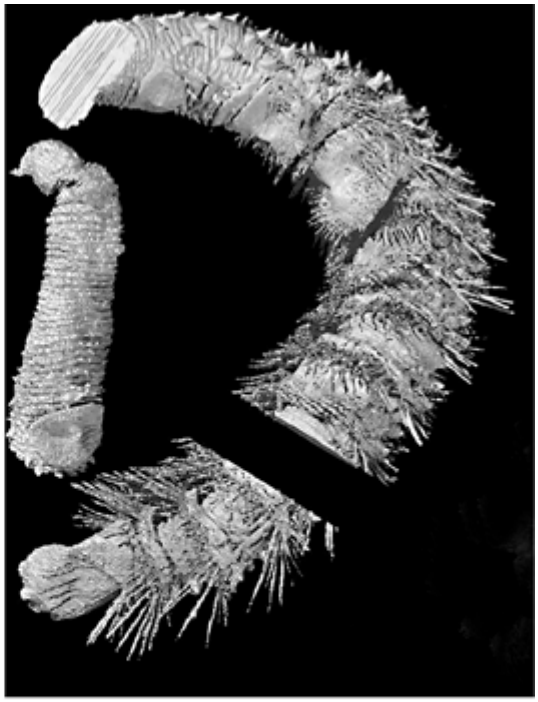


Рис. 18.8. Червевидный моллюск аценоплакс (*Acaenoplax hayae*), компьютерная реконструкция на основе серийных срезов, передняя часть и почти целый экземпляр, длина 3 см; раннесилурийская эпоха (430 млн лет); Херефордшир, Англия (D. Siveter; OUMNH)

При полном исчезновении склеритов на «полуголом» теле оставались сначала две раковины (такие формы тоже были), а затем одна. Эти колпачки имеют пупырчатую поверхность, как будто образованную из мелких сросшихся склеритов (рис. 18.9). Микроструктура у них простенькая, но уже моллюсковая (перекрещенно-пластинчатая). Некоторые из колпачков до наших дней такими и остались. Это одностворчатые моллюски, или моноплакофоры (Monoplacophora; от *греч.* μοναϲ — единица,

πλακουσ — пластина и φορεω — носить). Сегодня они живут в самых глубинах океана, откуда их выудить очень сложно. Намного проще найти ископаемых моноплакофор, и класс этот был установлен именно по окаменелостям (рис. 18.10). Лишь в середине прошлого века зоологи впервые увидели живого представителя этой группы — неопилину галатею (*Neopilina galatheae*; название рода подчеркивает, что она похожа на древнюю пилину, а название вида увековечило датский научный корабль — «Галатею»). Сверху неопилина выглядит словно колпачковая гастропода (3 см в диаметре), но в раковине затаилось совсем другое животное — с несколькими парами продольно расположенных друг за другом мышц, которые крепят ногу к раковине, и перистых жабр. (Примерно так же устроены три десятка других видов моноплакофор, известных ныне.) В этом одностворки больше похожи на многостворок, чем на брюхоногих моллюсков, у которых жабр не более двух и мускулов, втягивающих ногу в раковину, тоже меньше. Именно по многочисленным симметрично расположенным местам крепления мускулов к раковине распознаются ископаемые моноплакофоры.

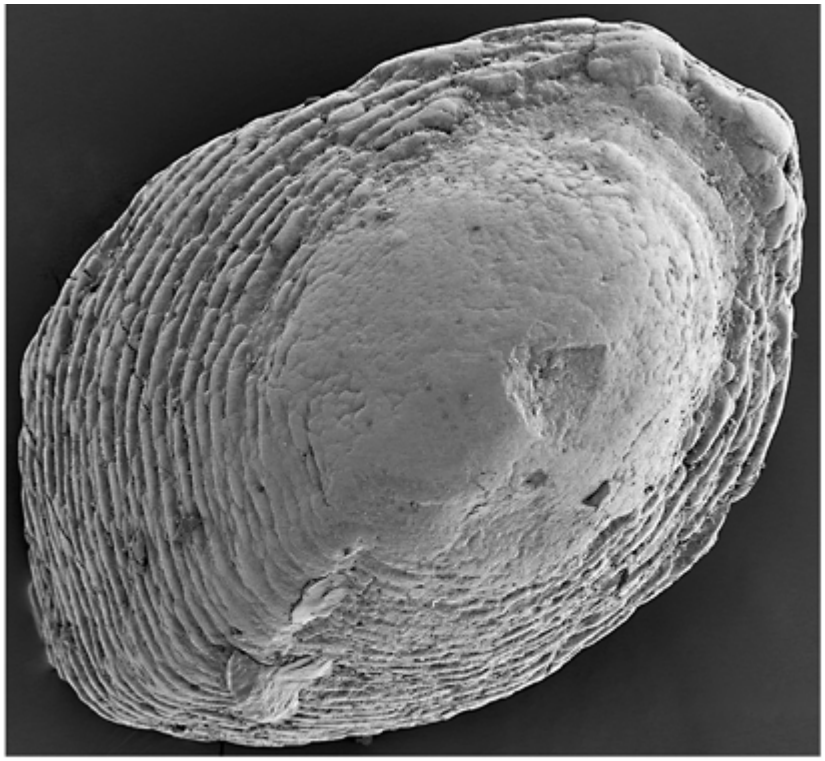


Рис. 18.9. Внешний слепок раковины гелционеллоидного моллюска пуреллы (*Purella antiqua*), длина 0,07 см; раннекембрийская эпоха (535 млн лет); р. Б. Куонамка, Якутия (А. Кучинский; NRM)

Такие окаменелости известны из ордовикских и более молодых отложений. Например, киренгелла (*Kirengella*), обитавшая в раннеордовикских (480 млн лет назад) морях Балтии и Сибири, у которой даже сохранился узор на раковине в виде радиально расходящихся темных полос, соответствующих числу мускулов (рис. 16.1.28, 18.10). Полосатой раковина получилась, потому что мантийные клетки откладывали слои не постоянно, а строго периодически. При жизни полосы, вероятно, были ярко-красными и привлекали партнеров. У современных гастропод даже небольшие изменения цвета приводят к появлению новых видов, поскольку партнеры очень разборчиво встречают «гостей по одежке». Моноплакофоры, наоборот, от «веселенькой» палитры отказались: во тьме глубин не стоит растрачивать себя на то, что никто не увидит.

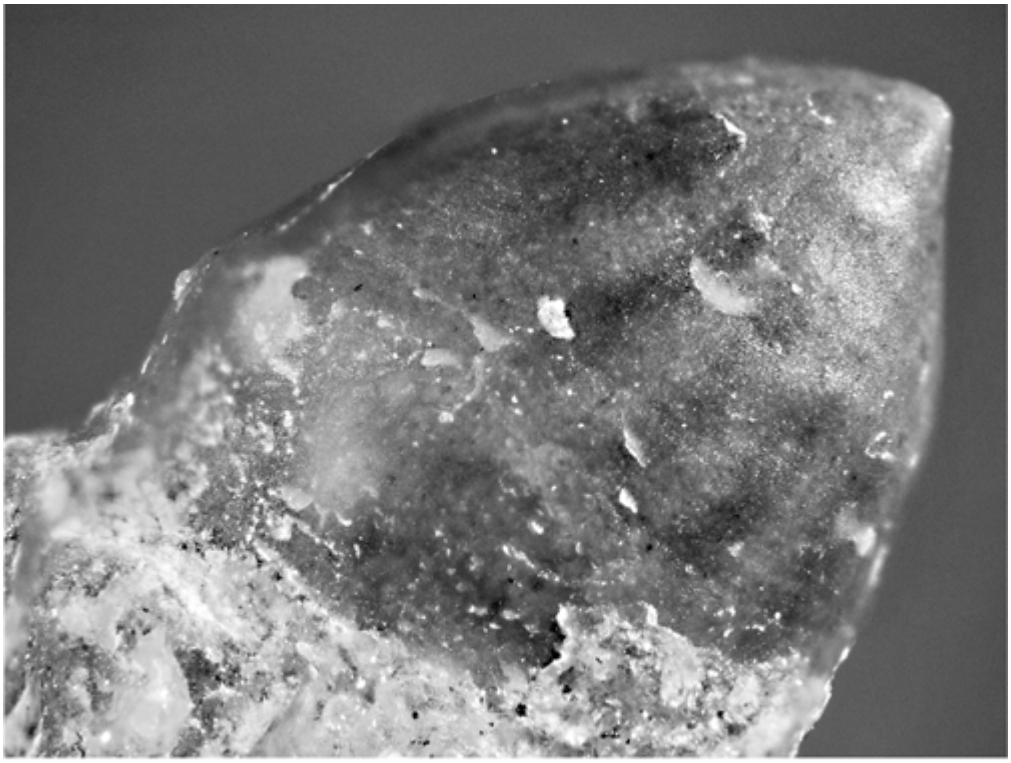


Рис. 18.10. Цветная раковина моноплакофоры киренгеллы (*Kirengella kulvatasaensis*), высота 1,5 см; раннеордовикская эпоха (485–480 млн лет); Тиманский кряж, Архангельская обл. (О. Боголепова, А. Губанов; PMU)

Вместе с сокращением числа защитных элементов уменьшался и размер мягкого тела. Возникла проблема: куда девать самую ценную и объемистую систему органов — пищеварительную? Моноплакофоры просто сократили ее объем, довольствуясь ролью мелочи, и скрылись в глубинах океана, где намного меньше хищников. Да и кто вообще в кромешной тьме будет искать нечто малосъедобное размером с российскую копеечную монету, исчезнувшую за ненадобностью?

А брюхоногие (не случайно они получили такое имя) решили эту проблему другим, и весьма радикальным, образом: колпачок был удлинен, а чтобы не таскать за собой длинную, уязвимую и почти неуправляемую, как бревно, ношу, раковина была свернута в компактную и прочную спираль. Сворачивать ее можно очень по-разному: от плоских катушек до высоких турбоспиральных башен (рис. 18.11, 18.12). Правда, в кембрийском периоде дальше

простеньких малооборотных раковин, как у пелагиеллы, дело не пошло, зато начиная с ордовикского периода вся эволюция гастропод именно что сворачивалась, а не разворачивалась. Во вместительную емкость раковины и был упрятан внутренностный мешок — своего рода естественный горб, тоже свернутый в спираль, в котором расположены многие органы.

Свернутая раковина, которая начинает развиваться уже у личинки брюхоногого моллюска, вызвала резкую перестройку всех органов тела. При появлении такого груза у плавающей личинки центр тяжести смещался бы в бок, что привело бы к беспорядочному вращению юной особи. Если же развернуть внутренностный мешок на 180°, то центр тяжести окажется на одной оси с ресничным движителем личинки, опоясывающим ее «макушку», и положение личинки в толще воды стабилизируется.

Правда, далеко не факт, что раннее развитие первых гастропод происходило в отрыве от грунта. Если «домик» ползающего брюхоногого моллюска изначально был симметричным колпачком, его макушка смотрела бы вперед, как у моноплакофор, а мантийная полость (пространство между кожной складкой тела — мантией — и собственно телом) с жабрами открывалась назад. Если бы такая раковина приобрела спиральную форму, то завиток навис бы над головой. Для маленьких, миллиметровых, существ это не помеха. Однако со временем гастроподы увеличились в размерах, и завиток стал давить на голову — он мешал ползать и питаться. Радикальное эволюционное решение проблемы — разворот раковины со всеми внутренностями на 180° — в этом случае принесло бы большое облегчение. Назвали такой разворот торсией (*лат*. tortio — кручение). Поскольку раковина разрасталась не вдоль оси тела, а немного вбок, то «скособоченный» завиток оставлял меньше пространства в правой (обычно) половине мантийной полости. Ради удобства роста и размещения внутренностей парными органами пренебрегли: осталось буквально полпечени, по одной

жабре, почке и предсердию и непарный ножной мускул, а двойная нервная цепочка образовала перекрест. Поэтому и завиток гастропод обращен назад, а не вперед, как у моноплакофор.



Рис. 18.11. Внутренний слепок симметричной раковины гастроподы беллерофона (*Bellerophon cornuarietis*), длина 4,5 см; раннекаменноугольная эпоха (345–330 млн лет); Англия (J. Peel; NMW)

Существование в начале кембрийского периода таких улиток, как пелагиелла, подсказывает, что раковина со всем содержимым могла повернуться именно у ползающих форм. Например, у пелагиеллы следы прикрепления мускулов, когда-то втягивавших ногу в раковину, отпечатались на внутренней поверхности раковины в виде пары окружностей, одна меньше другой. Подобные мускульные отпечатки (на самом деле особая микроструктура раковины, формирующаяся в месте крепления

мышц) — верный признак того, что раковина стала разворачиваться вокруг своей оси. У пелагиеллы этот процесс, возможно, еще только начинался: один мускул уменьшился в размерах, но окончательно не исчез. А на спинной внутренней поверхности раковины у нее сохранились продольные дуговидные желобки: два — с одной стороны и один — с другой (рис. 18.2). Вероятно, это были мантийные складки, вдоль которых когда-то располагались жабры, левая — целая, а правая — усеченная. Значит, внутренние органы пока еще оставались почти на местах, но часть из них начала исчезать или сокращаться в размерах. Поэтому специалисты по моллюскам — малакологи — даже выделяют пелагиелл вместе с их кембрийскими собратьями в отдельный класс или подкласс моллюсков — гельционеллоиды (Helcionelloida; от родового названия *Helcionella*). Кстати, пелагиелла — единственный кембрийский моллюск, у которого благодаря фосфатизации известна даже печень (или, точнее, «полупечень»). Это действительно было объемистое, как у большинства современных улиток, выпячивание кишечника, ведь его задача — постоянно выделять пищеварительные секреты, способные разложить устойчивые оболочки растительных клеток и массу других плохо усваиваемых веществ.

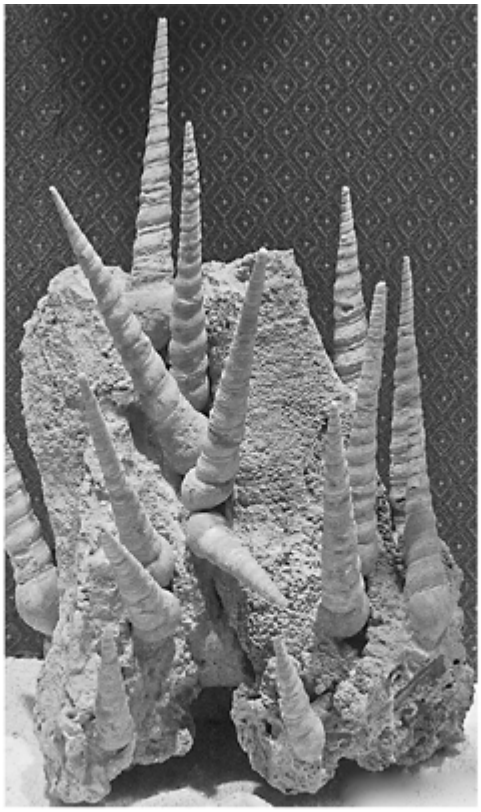


Рис. 18.12. Раковины гигантских морских улиток из семейства Turritellidae в естественном положении, высота раковин до 30 см; палеогеновый период (66–23 млн лет); Пиренеи, Испания; Музей Сантьяго Лафарга, Барбастро

Вот такие «полуповернутые», а затем и совсем «повернутые» животные начали быстро эволюционировать в кембрийском океане и ныне стали одной из самых успешных групп. (Улиток насчитывается свыше 85 000 видов, числом они уступают только насекомым.) Вначале им пришлось пережить очень непростые времена: уровень кислорода тогда был невысоким, в пределах 5–7% против нынешних 20,9%, и периодически падал еще ниже. А поскольку построение белкового каркаса раковины требует постоянного притока кислорода (да и активность моллюска от этого газа сильно зависит), средние размеры гельционеллоидов закономерно колебались: все они попеременно становились то лилипутами, то бробдингнегами (по кембрийским меркам, конечно, — до 3 см высотой или шириной). В основном эти

существа копошились в иле или на его поверхности и собирали бактерий, мелкие водоросли и органические частицы.

К концу кембрийского периода появились несомненные улитки с турбоспиральными раковинами, но подросли (до 5–10 см) гастроподы только в ордовикском и силурийском периоде. Утолщенные раковины они стали украшать красивыми ребрами и выступами, чего почти не делали гельционеллоиды. Однако произошло это не потому, что в улитках вдруг проснулось чувство прекрасного (хотя кто знает?), а из сугубо прагматических соображений. Членистоногие с клешнями и рыбообразные существа с зубами легко могли раздавить или прокусить тонкую гладкую раковину (или даже проглотить, если она небольшая), а вот крупный, твердый, угловатый предмет им не по зубам (или не по клешням). Хотя ордовикские улитки были не в пример крупнее своих кембрийских предков, протоконх у них оставался очень маленьким и даже уменьшился в размерах. Не исключено, что именно в это время у гастропод и появилась плавающая личинка, а тяжелая раковина ей ни к чему.

По форме личиночной раковины, протоконха, улитку можно отличить от других раковинных животных, даже если она приросла накрепко к чему-то твердому и прекратила навивать правильные обороты (рис. 18.13). Так поступили многие палеозойские гастроподы: скажем, маклюрителла (*Macluritella*) и ее родственники на всю жизнь прикипали одной стороной к твердому дну или скелету другого организма и уже лежа «накручивали» витки. Получалась плоско-выпуклая катушка. Эти существа, вероятно, были фильтраторами. Немало появилось очень правильных форм с неплотно свернутой спиралью (рис. 18.11). Их оказалось непросто вычислить среди древних моноплакофор, которые тоже могли немного сворачиваться. Различаются они по числу и симметрии мускулов ноги, точнее, по форме и положению их отпечатков на раковине. У кого какие были мускулы, теперь уже нетрудно догадаться.

Некоторые улитки стали «профессиональными» клептопаразитами (от *греч.* κλεπτηζ — вор и παρα-σιτοζ — нахлебник). В ордовикских-пермских морях, например, платицератиды (*Platyceratidae*) с гладкой раковиной, похожей на фригийский колпак, водружались на чашечки морской лилии, повернувшись ротовым хоботком к анальной трубке, и доставали пищу из чужого желудка благодаря незамысловатой колоноскопии (рис. 18.13). И так продолжалось более 200 млн лет. (Как все-таки удобно быть паразитом!) Именно о платицератидах мы знаем почти все, поскольку это единственная улитка, от которой осталась не только раковина. Есть радула из тонких зубов и длинный, в несколько раз сложенный кишечник. Крышечки нет, ведь паразиту запираться незачем — его своим телом прикрывает хозяин. По этим признакам платицератиды оказались ближе всего к современным морским блюдечкам — гастроподам с колпачковой раковиной, вроде пателлоидеса (Patellogastropoda); видимо, он является одним из древнейших представителей этой группы.

Лишь в мезозойскую эру, когда хищничать стали буквально все, среди еще более подросших гастропод тоже появились хищники. И весьма зубастые, как ни странно это звучит по отношению к улиткам. Некоторые конусы (*Conus*), например, обладают гарпуновидными зубами (2 см длиной каждый). Они нападают на спящих кольчецов, рыб и своих собратьев поменьше, загарпунивают и умерщвляют их ядом (у многих «ярких ракушек» он смертелен и для человека). Такими «кровожадными» конусы и близкие им формы, вероятно, стали со времени своего появления. От сверлящих улиток, подобных современным мурексам и натикам (*Natica*), невозможно было скрыться даже под толстостенной раковиной. Слюнные железы таких моллюсков выделяют 4%-ный раствор хлористой кислоты, который помогает пробурить насквозь даже створку устрицы. Буром служит радула повышенной прочности, сидящая на конце удлиненной в виде

хоботка головы. По очень выразительным звездчатым следам со сквозной дыркой в центре на раковинах жертв можно установить время появления натицид — в середине мезозойской эры. «Звездочка» — отпечаток подошвы гастроподы, отверстие — место проникновения, куда впрыскивался яд. Как итог: на современном пляже раковины с гладкими аккуратными дырками (хищники всегда в чем-то эстеты) встречаются куда как чаще, чем целые. Немало среди «дырявых» остатков и раковин самих хищников: каннибализм разнообразит диету.

В мезозойскую эру «кровожадными» стали даже некоторые глубоководные двустворки (Bivalvia; от *лат.* bi — двойной и valva — створка) — представители второго по величине класса в типе моллюсков. С помощью огромной трубки — вводного сифона, снабженного многочисленными чувствительными щупальцами, такие двустворки целиком всасывают рачков. Длина и диаметр такого сифона действительно превышают размер раковины: даже удивительно, где он там помещается в свернутом состоянии? Можно ли распознать этих хищников среди окаменевших ракушек? Если внимательно приглядеться, то можно.

В отличие от улиток с хорошо выраженной головой и ногой, имеющей форму широкой подошвы, головы у двустворок по сути нет (рот — куда же без него — расположен на передней стороне туловища), а нога у большинства приняла килеватую — уплощенную и заостренную — форму, чтобы удобнее было копаться в осадке. Тело двустворки тоже покрыто мантийными складками (соответственно, есть и мантийная полость с жабрами), которые по заднему краю часто срастаются, образуя два заметных трубчатых выпячивания, или сифона. Нижний из них служит для засасывания воды с органическими частицами (для питания) и растворенным кислородом (для дыхания), верхний выводит отфильтрованную, пропущенную через жабры воду и фекалии. Мантийные складки крепятся рядом мышц к раковине, и место их крепления сохраняется в виде овальной

полузамкнутой (палиальной) линии на внутренней поверхности створки. Кроме того, у двустворки есть пара мощных мускулов — замыкателей раковины (передних и задних), которые удерживают ее в сомкнутом состоянии в случае опасности. Чтобы раковину было непросто разомкнуть, она изнутри «запирается на замок». На верхнем краю одной створки расположено несколько зубовидных выступов и ямок, напротив них в другой створке — ямки и выступы в обратном порядке (рис. 18.14). Когда выступы (зубы) входят в ямки, створки превращаются в неподвижную конструкцию. Открывается «ларчик» просто: мускулы расслабляются, и гибкая органическая лента (лигамент), проходящая вдоль спинного края раковины, распрямляется, как плоская пружина.



Рис. 18.13. Раковины паразитической платицератидной гастроподы палеокапулуса (*Palaeocapulus acutirostre*) на чашечке морской лилии, высота раковины 2,5 см; раннекаменноугольная эпоха (350–335 млн лет); Огайо, США (commons.wikimedia.org)

Длинные, толстые и мясистые сифоны хищников тоже привлекательны для плотоядных существ. Чтобы они не торчали

наружу, раковина хищника несет длинный выступ под макушкой (*Cuspidaria*) либо сама вытягивается, превращаясь у некоторых видов в трубку (*Brechites*). Опять же, из-за сифонов мантия смещена несколько назад, и контур палиальной линии заметно прогибается впереди, а зубы сильно редуцированы, чтобы створки легко смыкались и размыкались. Подобные формы появились уже в каменноугольном периоде, но вот начали ли они тогда же хищничать, пока непонятно. Принадлежат они к отряду фоладомиида (Pholadomyida) (рис. 18.15).

Примерно так же можно понять устройство и представить образ жизни других двустворок, которые появились в кембрийском периоде и, подобно гастроподам, вероятно, ведут свое начало от гелционеллоидных моллюсков. Среди последних было немало уплощенных с боков форм, закапывающихся в ил, где нужна была не широкая, а килеватая нога. Если посмотреть в профиль (да и с любой другой стороны) на такого моллюска, например уотсонеллу (*Watsonella*), то он ничем существенно не отличается от первых двустворок — фордиллы (*Fordilla*) и пожетайи (*Pojetaia*) (рис. 16.1.23–24, 18.14). У них одинаковые размер (2–4 мм) и микроструктура раковины. Только уотсонелла, появившаяся 530 млн лет назад, еще имела протоконх, как гастропода, а фордилла, возникшая 525 млн лет назад, его уже утратила, и две ее створки стали независимыми. (Сложные генетические перестройки для такого «скачка» не требуются, и 5 млн лет для перехода от одностворчатой двустворчатости к полной более чем достаточно.)

Кембрийские двустворки все так же продолжали рыться в иле. Их легко распознать даже среди ископаемых: у зарывающихся форм раковины «навеки» остаются сочлененными, у живущих на поверхности, как правило, распадаются (рис. 18.14). Именно тогда они, вероятно, приобрели килеватую ногу и сифоны, но потеряли голову в прямом смысле этого выражения.

В ордовикском периоде разнообразие двустворок стало быстро нарастать: форма раковины менялась, зубной аппарат по-разному усложнялся. Успеху этих моллюсков, вероятно, способствовало появление пучка тонких крепких эластичных органических нитей — биссуса (*греч*. βυσσοζ — тонкая нить), с помощью которого они закреплялись на дне, не теряя определенной подвижности. Теперь можно было не опасаться, что раковину разобьет волна или прикопает настырный биотурбатор. Каменноугольные раковины, подобные параллелодону (*Parallelodon*), имеют уплощение вдоль брюшного края створок, как у современных форм, у которых такая площадка служит для биссусного прикрепления. Сами нити развиваются у личинок, чтобы те могли заякориться на субстрате. И многие двустворки просто не стали расставаться с этим «детским» признаком, даже повзрослев.

К концу палеозойской эры биомасса двустворок в донных морских сообществах уже превышала биомассу похожих на них, но не родственных, брахиопод. Однако, как и в случае с улитками, подлинный расцвет этой группы наступил в мезозойскую-кайнозойскую эру. Причем во «времена динозавров» среди двустворок появились настоящие монстры, такие как мегалодонты (Megalodontida; буквально — «большезубы»), имевшие раковину очень необычной формы и действительно отрастившие огромные зубные выступы (рис. 18.16).

Скажем, уолловаконхиды (Wallowaconchidae), населявшие в позднетриасовую эпоху (225–205 млн лет назад) коралловые острова и лагуны тихоокеанских микроконтинентов, напоминали метровые сомбреро с конической центральной частью. Правда, поля «сомбреро» служили не для создания тени, а, наоборот, чтобы пропускать свет: поверхность раковины представляла собой тонкий слой прозрачного арагонита, через который свет просачивался к живущим в «шляпе», разделенной перемычками на отсеки, водорослям. Моллюск питался за счет фотосимбионтов так же, как это делает современный гигант тридакна (*Tridacna*).

(Правда, тридакна «раскатывает» для этого толстые «губы», зеленые из-за обильных сожителей — водорослей.) Удивительно, наверное, выглядело дно лагуны, сплошь покрытое метровыми зелеными, как бутылочное стекло, кругляшами. В случае с триасовыми мегалодонтами сработал эффект бробдингнегов: после массового вымирания огромные пространства оказались никем не заселены.

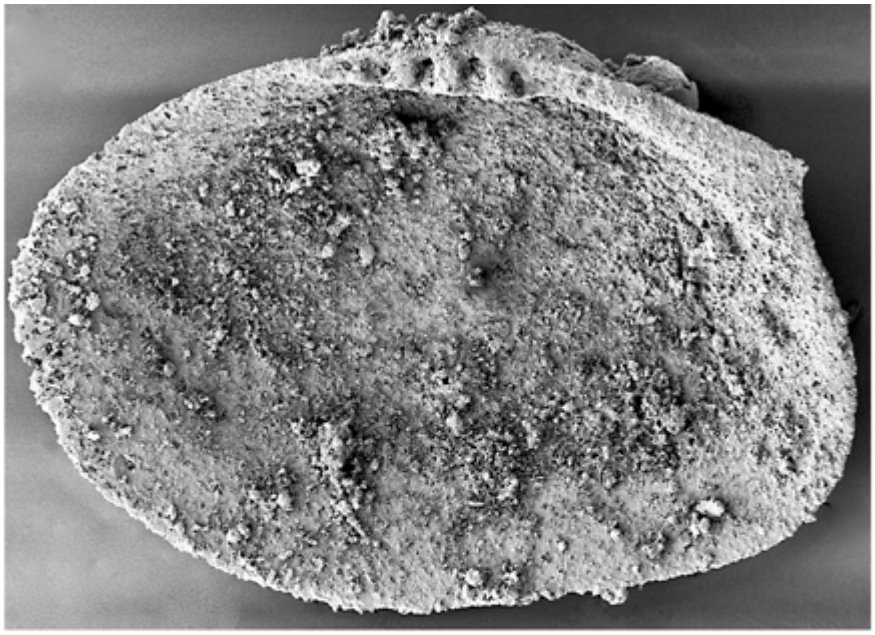


Рис. 18.14. Внутренняя сторона раковины двустворки пожетайи (*Pojetaia dentifera*) с зубным рядом вдоль спинного края, длина 0,2 см; среднекембрийская эпоха (504 млн лет); р. Большая Куонамка, Якутия (А. Кучинский; NRM)



Рис. 18.15. Внутренний слепок раковины двустворки экзохоринхуса (*Exochorhynchus*), длина 2 см; позднекаменноугольная эпоха (300 млн лет); Гжель, Московская обл.

К «растительному» образу жизни пришли и рудисты (Rudista; от *лат.* rudis — палка), тоже достигавшие двухметровой величины, но в высоту, а не в ширину (рис. 18.17). С позднеюрской до позднемеловой эпохи (160–66 млн лет назад) эти удивительные создания населяли тропические моря, а во второй половине мелового периода строили похожие на сростки канделябров рифы вместо кораллов, которые почти исчезли. И стали они совершенно похожи на конические кораллы, только с крышечкой. В толстой конической (правой) створке, которая прирастала к субстрату, располагались днища, тоже как у кораллов. Верхнюю, уплощенную (левую) створку с гипертрофированными, будто бивни, зубами, пронизывали ветвящиеся каналы. Отпечатки мускулов-замыкателей подсказывают, что это все-таки были двустворки, но крышечка могла приподниматься лишь на доли миллиметра. Значит, ток воды проникал в раковину через поры в крышке, распределялся по каналам и попадал в мантийную полость, позволяя животному дышать. Поровые системы крышки разнились, словно у губок, что также подтверждает использование этого естественного сита в качестве фильтровального аппарата (рис. 18.18). Быстрый рост рудистов (а они ежедневно откладывали новый слой карбоната, поэтому вся коническая створка испещрена поперечными морщинами) вкупе с огромными размерами позволяет предположить, что без помощи симбиотических водорослей здесь не обошлось. Водоросли оставили свой изотопный след: в суточных отложениях чередуются тонкие ночные (обедненные легким изотопом углерода) и более толстые дневные (обогащенные им) слойки. Значит, при свете дня скелет строился более споро — за счет карбоната, поставляемого водорослью. (Подсчет общего числа ритмов на раковинах рудистов показал, что в позднемеловую эпоху год длился 372 дня.) Ютиться водоросли могли в ячеях, покрывавших коническую часть (и

отчасти крышечку), причем сидели в верхней части этой створки (нижние ячеи по мере роста заплывали кальцитом).



Рис. 18.16. Створка мегалодонта дицерокардиума (*Dicerocardium jani*), реконструкция, длина 20 см; позднетриасовая эпоха (227–209 млн лет); Прованс, Франция; Галерея палеонтологии и сравнительной анатомии, Париж (commons.wikimedia.org)

Несмотря на чрезвычайно странный облик, и мегалодонты, включая уолловаконхид, и рудисты были родственниками самых обычных сердцевидок (Cardiida). Современный исполин тридакна тоже сердцевидка.

Соперничавшие с ними в размерах иноцерамы (Inoceramoidea) принадлежали к ветви устриц. Эти округлые двустворки с плавными концентрическими валиками на поверхности раковины появились в конце пермского периода, но достигли своего пика в меловом (260–70 млн лет назад). Успех иноцерамов именно в меловом периоде был определен строением раковины с толстым внешним слоем, состоявшим из

шестигранных кальцитовых призм, устойчивым в условиях высокого содержания растворенного углекислого газа. В отличие от рудистов, предпочитавших закрепиться цементом на твердой поверхности, иноцерамы лежали на мягком грунте, но не тонули в полужидком иле благодаря уплощенной раковине, порой расширявшейся до 3 м (рис. 18.19). При таких размерах они превратились в фильтровальные фабрики и обрели своеобразные жабры. (Как это часто бывает с ископаемым материалом, органические ткани и у них сохранились за счет фосфатизации.) Эти обширные решетчатые конструкции состояли из коллагеновых трубочек, поддерживавших многочисленные жаберные нити, которые управлялись мощными мышечными пучками. В большей степени развитый жаберный аппарат был необходим не для того, чтобы есть, а чтобы дышать. В позднемеловую эпоху иноцерамам часто приходилось переживать заморы, да и населяли они относительно глубокие воды, где кислорода всегда недоставало. Не исключено, что эти двустворчатые гиганты полагались на помощь хемосимбиотических бактерий: в районах меловых метановых просачиваний иноцерамы не редкость.

В отличие от рифостроителей рудистов, населявших тропический пояс, на западе которого закладывался Карибский бассейн, а на востоке — Средиземноморье, иноцерамы расселились по морям всей планеты. В самом конце мелового периода разнообразие гигантов пошло на спад, и мел-палеогеновый рубеж никто из них не преодолел. Пришло время новых успешных двустворок, прежде всего венерок (Veneroidea), устриц (Ostreida) и морских гребешков (Pectinida). Первые венерки, видимо, появились еще в ордовикском периоде, но их успех в кайнозойских морях вплоть до современности предопределило удачное сочетание сложного замка и косых ребер на поверхности раковины, благодаря чему они мгновенно вворачиваются в грунт, словно штопор. Получилось, что ребра

стали использоваться как средство не только пассивной защиты (они придают раковине прочность), но и весьма активной — как буровой инструмент. Ведь эти двустворки и сейчас остаются лакомым кусочком для многих — от все переживших мечехвостов до человека. Хочешь выжить — умей избежать конфликта, лучше в прямом смысле слова «избежать».



Рис. 18.17. Двустворчатые моллюски рудисты, высота раковин до 50 см; позднемеловая эпоха (100–85 млн лет); Пиренеи, Испания; Музей Сантьяго Лафарга, Барбастро

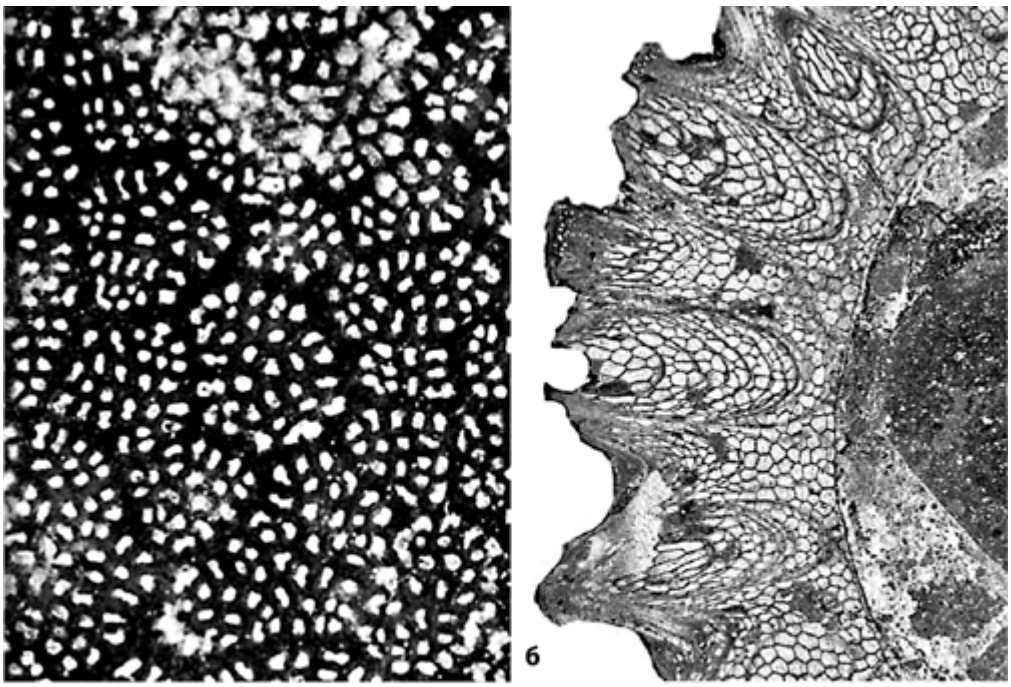


Рис. 18.18. Рудисты; позднемеловая эпоха (90–75 млн лет); Пиренеи, Испания (G. Lucena; MCNB): а) тангенциальный срез крышечки (левой створки) вакцинитеса (*Vaccinites zurcheri*), ширина снимка 1,3 см; б) поперечный срез конической (правой) створки радиолитеса (*Radiolites squamosus*), ширина снимка 2,5 см

Устрицы и гребешки ведут свое начало с пермского периода, но добились успеха, если считать признаками такового крупные размеры и большое разнообразие, в кайнозойскую эру (рис. 18.20–18.22). Причем к успеху они двигались в совершенно противоположных направлениях: гребешки стали самыми непоседливыми двустворками, научившись перемещаться в воде, а устрицы навсегда, с момента осаждения на дно личинки, прикипали к одному месту. Исходными для обеих групп были свободно лежащие на грунте формы, но к середине триасового периода устрицы начали обживать чужие подвижные раковины (например, аммонитов), а в меловом периоде стали образовывать плотные поселения на скалах, подобные тем, что можно увидеть и сейчас. Важной особенностью устриц стала мобильность мантии — органа, выделяющего раковину: в отличие от многих других двустворок их мантия может секретировать слои в любых

направлениях (а не в строго заданных). В итоге раковины красивыми не получаются, зато могут принимать произвольную форму, без чего в тесных поселениях не выжить. Кроме того, по глубоким продольным складкам раковины мантия быстро скользит, словно по рельсам, что позволяет решать самые разные задачи. Скажем, устрицы конбостреи (*Konbostrea*) оказались в начале позднемеловой эпохи у западного побережья Тихого океана, на месте Японии и Сахалина, где их буквально заваливали осадки. Конбостреи стали очень быстро расти в сторону брюшного края, развернутого вверх, пренебрегая любыми другими направлениями, и превратились в подобие конбо (японского холодного оружия) метровой длины (рис. 18.21). А на что еще могут быть похожи японские устрицы?



Рис. 18.19. Раковина гигантской двустворки иноцерамуса (*Inoceramus hobetsensis*), длина 50 см; позднемеловая эпоха (90 млн лет); Япония; Токийский национальный музей природы и науки (commons.wikimedia.org)

В пермском периоде двустворки проникли в пресные водоемы (намного раньше улиток, освоившихся там только ближе к концу

мезозойской эры). В триасовом они начали встраиваться в экосистемы черных и белых курильщиков, где подобно кольчецам обзавелись особыми клетками — бактериоцитами и перешли к тесному сожительству с хемосимбиотическими бактериями, облепившими их жабры. В сообществах курильщиков обосновались представители солемиид (Solemyida), тиазирид (Thyasiridae), везикомиид (Vesycoimyidae) и некоторых других семейств. В столь непростой обстановке живет и самая длинная (1,5 м) двустворка современности — куфус (*Kuphus*), когда-то попавшая туда вместе с затонувшей древесиной. Родственники куфуса — корабельные черви (Teredinidae), которые сверлят древесину, включая сваи причалов (в прошлом они представляли опасность для деревянного флота, поскольку за год могли превратить в труху до 60% облюбованного ими объекта). Эти двустворчатые моллюски совершенно утратили внешнее сходство со своими родственниками: у них похожая на бур трубчатая раковина и длинное тело, практически лишенное кишечника (рис. 18.23). Зато в теле поселились бактерии, способные превращать практически неразложимую целлюлозу в легко усваиваемые сахара. Благодаря этому новшеству терединиды забурились в плавучую древесину уже в меловом периоде, а может и раньше (в юрском плавнике есть только ходы, а в меловом — и раковины). Куфус в начале кайнозойской эры частично «заменил» ксилотрофных бактерий на серных и освоил новые местообитания. Получается, что все двустворчатые исполины настоящего и, видимо, прошлого достигли своего величия лишь с помощью симбиоза.

Две другие группы моллюсков — ростроконхи (Rostroconchia; от лат. rostrum — носик и *греч.* κοχλοσ — раковина) и скафоподы (Scaphopoda; от *греч.* σκαφευσ — копальщик, πουσ — нога) остались менее заметными, чем их брюхоногие и двустворчатые собратья. У ростроконхов вообще все в прошлом: они появились в конце кембрийского периода и исчезли в конце пермского (500–

255 млн лет назад), не дотянув даже до пермско-триасового рубежа, чтобы умереть вместе со всеми. Их предки легко просматриваются среди гельционеллоидов, поскольку ростроконхи сохранили протоконх в виде колпачка, который по мере развития организма разрастался в двухстворчатую раковину. Вот только створки у нее так до конца никогда и не разъединялись, а, наоборот, срастались еще и вдоль брюшного края, образуя замкнутое пространство. Задняя часть раковины вытягивалась в трубчатый ростр, на передней возникала уходящая внутрь пластина, к которой, видимо, крепился мускул, втягивавший ногу (рис. 18.24). Мускулов — замыкателей створок не было, или они исчезли за ненадобностью: створки и так все время сомкнутые. Жили ростроконхи в песчаном или илистом грунте, выставляя оттуда свой ростр, куда, возможно, выходил сифон.



Рис. 18.20. Раковина устрицы экзогиры (*Exogyra costata*), длина 8 см; позднемеловая эпоха (70 млн лет); Миссисипи, США (commons.wikimedia.org)



Рис. 18.21. Устрицы конбострея (*Konbostrea konbo*), длина до 30 см; позднемеловая эпоха (94–87 млн лет); Япония; Токийский национальный музей природы и науки (commons.wikimedia.org)



Рис. 18.22. Двустворчатые моллюски гигантопектены (*Gigantopecten*), ширина раковины 15 см; миоценовая эпоха (20–15 млн лет); Франция

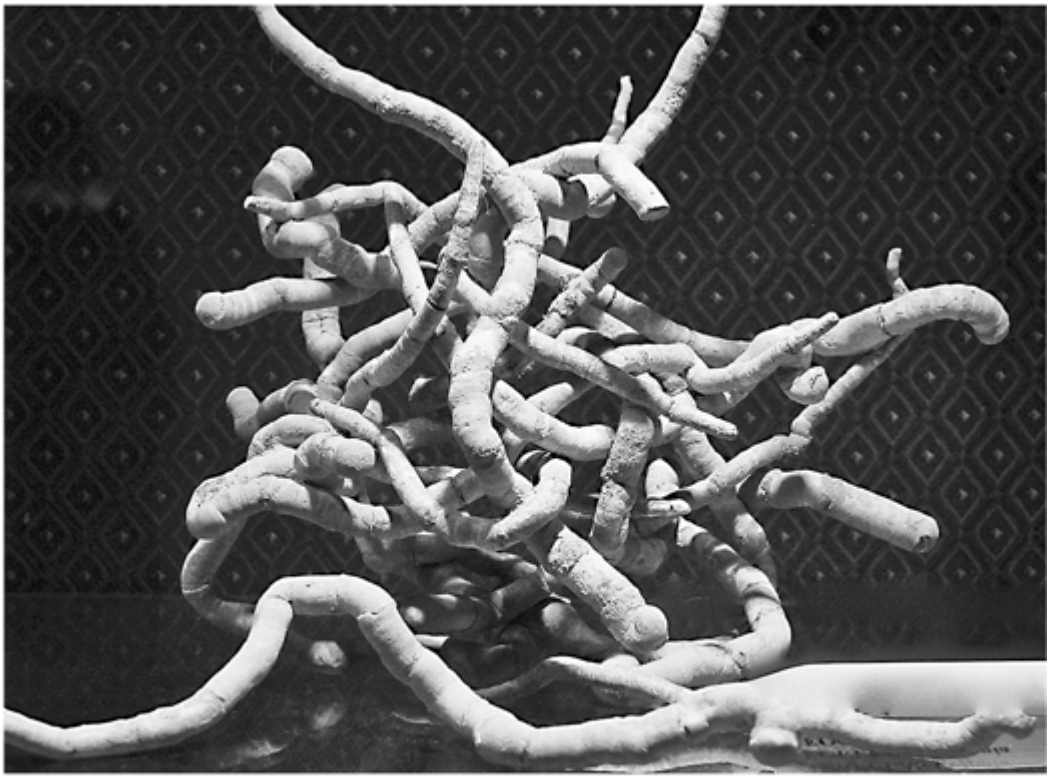


Рис. 18.23. Ходы и трубчатые раковины корабельных червей тереденид, длина до 30 см; палеогеновый период (65–30 млн лет); Пиренеи, Арагон, Испания; музей Сантьяго Лафарга, Барбастро

Можно было бы забыть о ростроконхах совсем, если бы они не являлись кандидатами в предки еще одной группы зарывающихся моллюсков — скафопод, или лопатоногих. Раковина последних имеет вид слабо изогнутой сужающейся трубки и более всего напоминает чей-нибудь пустой клык (рис. 18.25). (Бывает, что даже специалисты их путают, а один из отрядов этих моллюсков так и называется Dentaliida; от *лат.* dens — зуб.) Если из ростроконхов выбрать форму с длинным ростром и удлиненными створками, то это почти скафопода (рис. 16.1.25–26, 18.24). Вот только протоконхи у них не похожи и расположены совсем в разных местах раковины, поэтому роль прародителей им не подходит. Появились лопатоногие в ордовикском периоде (470 млн лет назад). Тогда море наполнилось амебами в раковинах — фораминиферами. Кто-то должен был их есть. Этим и занялись скафоподы, приобретя давящие зубы.

А теперь о самых необычных, самых умных и самых пугающих моллюсках — головоногих (рис. 18.26). Напугать они действительно могут до смерти, но сделает это не гигантский осьминог (достаточно дружелюбный), кальмар (ему у поверхности моря, где мы любим плескаться, делать нечего) или даже кракен (существо мифическое, вот пусть героями сказок и питается). Сделает это забавный и симпатичный малыш — синекольчатый осьминог (*Hapalochlaena*), которого каждый норовит взять на руки потискать, а затем получает укус в палец почти незаметными челюстями и отправляется на свидание к кракену еще до прибытия реанимационной бригады. (Антидота все равно нет, и спасет только аппарат искусственной вентиляции легких.) Смерть в зубах белой акулы, можно сказать, даже почетна, а в клювике «игрушечного» осьминога…



Рис. 18.24. Раковина ростроконха пиннокариса (*Pinnocaris lapworthi*), длина 2,5 см; ордовикский период (485–445 млн лет); Шотландия (J. Peel; NHM)

И ведь он предупреждал: его кольца становятся ярко-синими именно в момент раздражения. Осьминог выделяет ацетилхолин, подающий сигнал на ирридиофоры — клетки, содержащие стопки органических пластинок. Тонкие мышечные волокна меняют положение клеток, растягивая их. Поэтому пластинки сильнее преломляют и отражают свет, превращая кольца в сияющие ореолы. И только потом жертве впрыскивается тетродотоксин, произведенный симбиотическими бактериями и заботливо накопленный осьминогом в слюнных железах. Тетродотоксин блокирует ионные натриевые каналы на клеточных мембранах нервной системы врага. Далее следуют: остановка всей мышечной деятельности (труп коченеет, еще не будучи трупом), прекращение дыхания, тошнота, слепота, потеря речи, полный паралич нервной системы и смерть мозга от асфиксии. И кто из двоих самый умный?

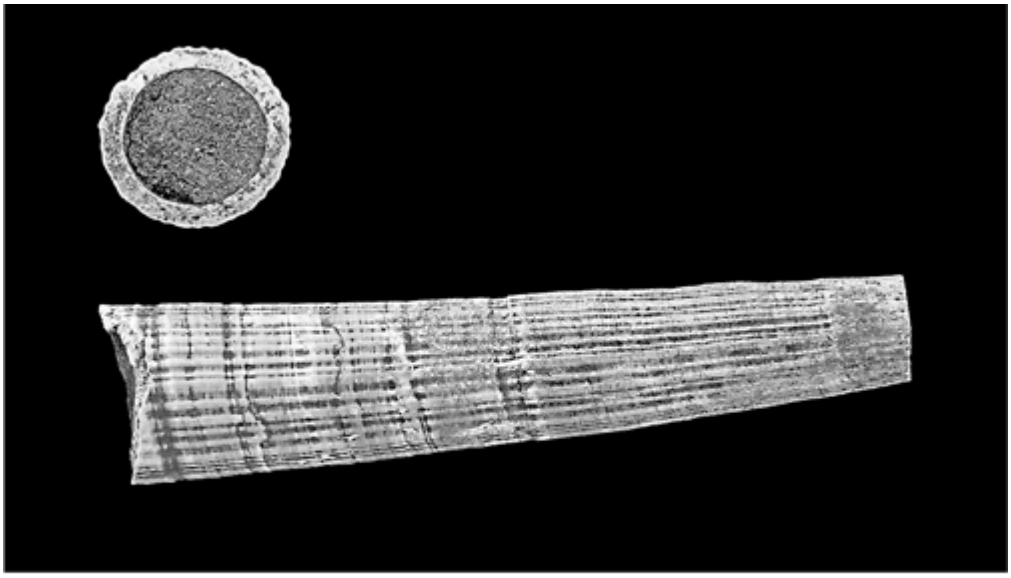


Рис. 18.25. Раковина лопатоногого моллюска фиссиденталиума (*Fissidentalium badense*), длина 3,8 см; миоценовая эпоха (12 млн лет); Германия (commons.wikimedia.org)

Как у прочих моллюсков, у головоногих (Cephalopoda; от *греч.* κεφαλη — голова и πουσ — нога), к которым относятся осьминоги, есть обширная мантийная полость с перистыми жабрами и многорядная радула, но вместо ноги — мощные щупальца, или руки (8, 10, а то и все 60), и сужающаяся наружу воронка. На руках большинства современных головоногих сидят многочисленные присоски, иногда с прочными хитиновыми ободками (превращающимися в зубчики и крючья), как у кальмаров, а глотка заканчивается парой плотных хитиновых челюстей, похожих на клюв попугая. Клювом их и называют. Этот орган буквально погружен в мощную челюстную мускулатуру.

Особенно важна для головоногих воронка: вбирая воду через щель в мантийную полость, моллюск затем резко сокращает мышцы брюшной стенки мантии и с силой выстреливает ее сквозь мускулистое жерло. Реактивная струя проталкивает моллюска сквозь толщу воды. Мышечные волокна воронки и брюшной стенки у кальмаров и каракатиц способны к особенно быстрым сокращениям, что позволяет этим головоногим

набирать крейсерскую скорость. И тогда, например, кальмары оммастрефиды (Ommastrephidae), расправив плавники и перепонки между щупальцами, взмывают над водой и пролетают 25–35 м со скоростью до 35 км/ч. Кроме того, воронку можно разворачивать в любую сторону и совершать стремительные маневры. А чтобы вода не сочилась сквозь мантийную щель, та застегивается на хрящевые клапаны, сидящие на внутренней поверхности мантии.



Рис. 18.26. Современный наружнораковинный головоногий моллюск наутилус (*Nautilus pompilius*); Хихонский аквариум, Астурия, Испания

Не терять бдительность на высоких скоростях помогают глаза. Большие, камерного типа с линзой-хрусталиком, они устроены даже лучше, чем у человека: нет слепого пятна, поскольку сетчатку не пересекает зрительный нерв, кровеносные сосуды не мешают фоторецепторам и сама сетчатка обращена к зрачку (а не наоборот, как у нас). (Рекордсменами среди глазастых животных

являются гигантские кальмары: глазное яблоко — 27 см в диаметре, зрачок — 9 см.) Да, головоногие не различают цветов, что для жизни под поверхностью воды, куда цветные волны спектра далеко не проходят, не беда. Зато они прекрасно распознают оттенки (иначе не могли бы слиться практически с любой поверхностью) и видят поляризованный свет. Ведь световые лучи различаются не только по спектру: проходя сквозь атмосферу и отражаясь от водной глади, они поляризуются. Если в обычном пучке света световые волны беспорядочно колеблются во всех направлениях, перпендикулярных к направлению распространения пучка, то в поляризованном свете колебания происходят в одной плоскости. В море главная плоскость поляризации лежит параллельно поверхности, и хищные головоногие моллюски научились извлекать из этого выгоду: если зрачок и расположение наиболее чувствительных участков сетчатки горизонтальные (как у осьминогов и каракатиц), то разрешающая способность глаза увеличивается почти вдвое. Используя разницу в поляризации световых потоков, в воде можно разглядеть прозрачные объекты — медуз, гребневиков, мелких кальмаров, которые, чтобы слиться с окружающим фоном, пытаются обратиться невидимками. Наоборот, крупные кальмары и каракатицы имеют окраску, различимую только для тех, кто видит поляризованный свет, — для своих партнеров.

У некоторых головоногих есть чернильный мешок и, как уже говорилось, слюнные железы: выделения и того, и другого органа можно использовать, чтобы парализовать добычу или хищника. Чернильное пятно, состоящее в основном из меланина, кроме того, принимает форму моллюска. Некоторые кальмары научились напускать чернильного тумана, чтобы, наоборот, незаметно подкрасться к добыче. (Кстати, этими органическими чернилами пользовался еще Аристотель, а Жорж Кювье обмакивал кончик пера в сепию — чернила каракатицы, чтобы нарисовать сепию.) Поскольку объем головы у этих моллюсков

небольшой, слюнные железы находятся позади мозга, и протоки, равно как и пищевод, проходят сквозь него. Наверное, при этом можно ощутить вкус пищи всем мозгом, но слишком большие куски через такой канал не пропихнуть, и добычу приходится мелко кромсать.

Нейтральная плавучесть — важнейшее свойство, необходимое при жизни в водной толще, достигается благодаря накоплению легких жиров в печени или хлорида аммония (он выделяется при обмене веществ и легче, чем раствор хлорида натрия — морская вода) во всем теле либо в некоторых тканях. (Эти особенности биохимии сказываются и на сохранности разных головоногих, в чем мы убедимся дальше.) Сохранять плавучесть помогают и арагонитовые скелеты: сепион каракатицы, свернутая трубочка с перегородками спирулы и, конечно, великолепная, сияющая перламутром раковина жемчужного кораблика — наутилуса (*Nautilus*) (рис. 18.26). Спирально-свернутый «домик» наутилуса подразделяется на жилой отсек, где восседает сам моллюск, и фрагмокон (от *греч.* φραγμα — перегородка и γωνια — угол) — многочисленные гидростатические камеры, разделенные перегородками. По положению раковины на теле наутилус является наружнораковинным головоногим, а все остальные его современные дальние родственники — внутрираковинными.

Каждая перегородка в раковине наутилуса прободена по центру, и через отверстия тянется длинный вырост задней части тела — сифон, заключающий артерии и вены. Как следует из названия этого органа, именно через стенки сифона нагнетается в камеры фрагмокона или откачивается оттуда гидростатическая жидкость, меняя плавучесть животного. В последнем случае через стенку сифона активно перемещаются ионы натрия. Поскольку электрический баланс должен сохраняться, за ними следуют ионы хлора. Осмотическое давление в гидростатической жидкости (по составу близкой морской воде) падает, и она всасывается в кровоток. Давление в камерах понижается, и газы, растворенные

в крови сосудов, наполняют фрагмокон: сначала кислород, затем его вытесняет азот. Раковины спирулы и каракатицы — это те же фрагмоконы (в сепионе перегородки сильно сближены и наклонены почти вдоль поверхности пластинки, а у спирулы есть даже сифон). Используются они точно так же, как у наутилуса, хотя оказались глубоко в теле моллюсков.

Есть остаток раковины — хитиновый гладиус — и у кальмаров: в основном это спинная часть фрагмокона, полностью утратившая минеральную составляющую. Органические «тени» перегородок все еще можно разглядеть в привершинной части этих пластин (у некоторых видов остался даже рудимент рострa, тоже хитиновый). Несмотря на относительно небольшие размеры гладиусов, это основная опорная система в теле современных внутираковинных головоногих, к которой крепятся мышцы головы, воронки и мантии и которая поддерживает плавники. Из всех моллюсков осьминоги — самые бесскелетные, у них даже спикул нет; есть только пара хрящевых стерженьков, поддерживающих плавники (и то не у каждого). А ведь и головоногие начинали путь в раковинах.

Как уже сказано, современные головоногие выделяются среди прочих моллюсков умом, чему посвящено множество хороших популярных книг, написанных как профессиональными малакологами (Игорь Акимушкин, «Приматы моря»[40]; Кир Несис, «Головоногие: умные и стремительные»[41]), так и натуралистами-любителями (Сай Монтгомери, «Душа осьминога: тайны сознания удивительного существа»[42]). Поэтому и в их родословной пытаются найти необычных предков. Скажем, в кембрийском периоде среди гельционеллоидных моллюсков существовали йохелсионеллы (*Yochelcionella*) — слегка сплющенные с боков высокие колпачки с длинной трубкой под макушкой. Зачем моллюску это приспособление, никто так и не понял, но в нем попытались увидеть прообраз сифона головоногих. Вряд ли из торчащей снаружи трубки мог

получиться сугубо внутренний орган. Скорее, этот раструб служил для ввода или вывода воды в мантийную полость, когда йохелсионелла зарывалась в осадок.

Новые экземпляры нектокариса (*Nectocaris*), описанного из среднекембрийского сланца Бёрджесс еще в 1970-е гг., пытались подать как сенсационное открытие — мягкотелого головоногого моллюска, более древнего, чем любые наружнораковинные формы (рис. 4.10). Конический орган на голове нектокариса объявили воронкой, которая ведет в мантийную полость, пару длинных головных выростов — руками. Вот только жить это существо, будучи моллюском, долго не смогло бы: воронка сужается внутрь и, значит, на роль сопла не подходит; нет мантийных щелей, куда вода должна поступать, прежде чем сокращение брюшных мышц вытолкнет ее наружу; а если «мантийная полость» — это неимоверно узкая трубка с жабрами, то у нектокариса не было и кишечного тракта. А ведь совсем рядом с нектокарисом, в том же сланце, огромное число остатков очень похожих на него существ, с парой предротовых придатков, ротовым конусом, всасывавшим пищу и отправлявшим ее в узкий кишечник с попарно расположенными пищеварительными железами, членистыми плавательными лопастями и парой стебельчатых глаз. Называются они аномалокаридиды и к моллюскам, как и нектокарис, никакого отношения не имеют, поскольку принадлежат к предковой ветви членистоногих…

Особенности микроструктуры раковины головоногих, в том числе мощный перламутровый слой, предполагают, что их предков нужно искать среди моноплакофор, гастропод или гельционеллоидов. Кто из них ближе, позволяет определить система множественных серийных мускульных отпечатков (от 4 до 25 пар), обычная на раковинах у древних, кембрийских и девонских, головоногих. В этом они ближе к гельционеллоидам и моноплакофорам, но у последних несколько иной, особый, перламутр. (И не будем забывать о щетинках, которые были у

гельционеллоидов: за сотни миллионов лет из всех моллюсков их заботливо сохранили беспанцирные и головоногие, пусть лишь осьминоги и только на личиночной стадии.)

В первой половине кембрийского периода среди гельционеллоидов (или все-таки гастропод?) появились высокие (до 3 см), немного изогнутые конические раковины, у которых верхняя часть колпачка по мере роста моллюска отсекалась от жилой камеры перегородками (рис. 18.27). Если положить такую раковину рядом с домиком древнего (позднекембрийского) головоногого, единственное отличие удастся найти с большим трудом (рис. 16.1.29). Эта разница — отверстия в перегородках, где при жизни головоногого протягивался сифон.

Появились первые такие моллюски 490 млн лет назад, когда до конца кембрийского периода оставалось 5 млн лет, и за это короткое время успели расселиться по всем тропическим морям Лаврентии, Сибири, китайской части Гондваны, казахстанских микроконтинентов и дать первую вспышку разнообразия — более 150 видов. Почему — понять можно: создание гидростатического аппарата позволило облегчить раковину. Из тяжелой обузы, что с трудом приходилось волочить по дну, она превратилась в легкий поплавок, который сам помогал двигаться. По сути, головоногие приобрели нейтральную, хотя пока еще неуправляемую, плавучесть. А это значит, что можно было дальше наращивать массу и тела, и раковины. Головоногие стремительно преодолели размерный барьер, который гастроподам и двустворкам покорился только в мезозойскую эру (вероятно, исключительно благодаря симбиотическим бактериям и водорослям).

Сифон в раковинах первых головоногих — плектроноцерид (Plectronocerida; от *греч.* πλεκτοσ — витой и κερασ — рог) широким каналом проходил вдоль брюшного края раковины, а перегородки имели слегка вогнутую форму, как у гастропод. То, что в этом месте располагался именно сифон, можно определить по резким изгибам перегородочного края назад — к вершине

раковины. Вместе со стенкой раковины эти изгибы образуют септальные трубки, соединенные известковыми кольцами и удерживающие сифональный тяж. Стенки соединительных колец пористые: покровная ткань сифона должна сообщаться с полостью камеры, иначе газообмен и перекачка жидкости невозможны. Этот малозаметный признак и указывает на то, что плектроноцериды были настоящими головоногими, способными использовать свой плавательный аппарат, чтобы зависать над дном. (Скорее всего, в момент опасности, как поступают некоторые современные каракатицы с отрицательной плавучестью.)

Была ли у древнейших головоногих воронка, неизвестно. Скорее нет, чем да: такая небольшая (все они менее 5 см длиной) и роговидная раковина, если подвести к ней реактивную тягу, превратится в неуправляемый снаряд. (Правда, далеко, как легковушка с ракетным двигателем в фильме «Премия Дарвина», не улетит.) Выпуклость соединительных колец, увеличивавшая площадь газообмена, и частое расположение перегородок подсказывают, что перекачка жидкости и газообмен у этих моллюсков были еще далеки от совершенства. Качественные недостатки приходилось компенсировать количеством камер фрагмокона.



Рис. 18.27. Внутренний слепок раковины гелционеллоидного моллюска цератоконуса (*Ceratoconus striatus*), диаметр раковины 0,7 см; раннекембрийская эпоха (530 млн лет); р. Котуй, Красноярский край (А. Кучинский; NRM)

Удачную конструкцию соединительных колец, «разработанную» плектроноцеридами, унаследовали (хотя, возможно, приобрели независимо) две наиболее успешные группы ранне-среднепалеозойских наружнораковинных головоногих — ортоцериды (Orthocerida; от *греч.* ορθοσ — прямой и κερασ — рог) и актиноцериды (Actinocerida; от *греч.* ακτισ — луч и κερασ — рог). И те и другие появились в начале ордовикского периода (около 480 млн лет назад), причем актиноцериды существовали до середины каменноугольного периода (325 млн лет назад), а ортоцериды как таковые — до триасового (250 млн лет назад). Выражение «как таковые» подразумевает, что их потомки с иным строением раковины — а это бактриты, аммониты и, видимо, все внутрираковинные головоногие — в данном случае не считаются. (Если же посчитать, то ортоцериды, получается, не вымерли, а только реинкарнировались в ином

воплощении.) У самих ортоцерид была прямая узкоконическая раковина, а сифон протягивался вдоль ее центральной оси (рис. 18.28). Другим важным новшеством этих головоногих стало появление округлого протоконха, с которого начиналась раковина и где проходило планктонное личиночное детство моллюска. (У плектроноцерид и ряда других древних головоногих юная особь мало отличалась от взрослой и, видимо, ползала по дну в раковине-колпачке, как у предковых гельционеллоидов.)



Рис. 18.28. Внутренний слепок раковины ортоцеридного моллюска, покрытый колониями узкоротых мшанок, длина сифона 3 см; позднеордовикская эпоха (455–445 млн лет); Кентукки, США (commons.wikimedia.org)

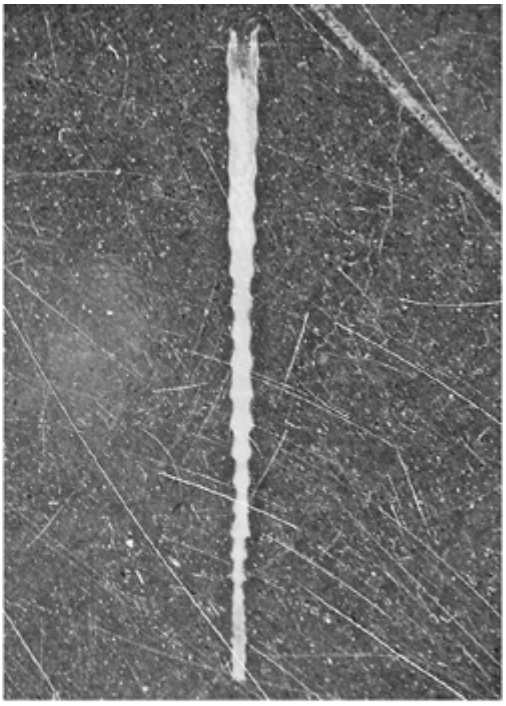


Рис. 18.29. Слепок сифона актиноцеридного моллюска, длина 30 см; ордовикский период (480–445 млн лет); аэропорт Стокгольма, Швеция

Были ли древние головоногие хищниками? Наверное. Вот только какими — стремительными охотниками или передвигавшимися по воле волн живыми поплавками, хватавшими все подряд? Чтобы ответить на этот вопрос, просто вертеть раковину в руках, разглядывая ее со всех сторон, мало.

«Жилые домики» ортоцерид часто образуют огромные залежи — ракушняки — в осадках, которые накапливались ниже базиса штормовой эрозии на внешнем шельфе (вдали от берега и достаточно глубоко). Конечно, морские течения могут унести пустую раковину за тридевять морей от тех мест, где жил ее владелец (пример тому — завитки наутилусов и сепионы каракатиц: их находят за сотни километров от ближайшего местообитания). Однако так в породе могут оказаться единичные раковины, но не плотные скопления, в которых можно выявить закономерности, свойственные естественным популяциям: определенное соотношение числа раковин от особей разных возрастов. Подобные популяции населяли пелагиаль глубоководных морей. Раковины ортоцерид были не просто прочными, а хорошо укрепленными благодаря толстому слою перламутра. Это, возможно, позволяло моллюскам совершать дальние — на пару сотен метров — вертикальные миграции, подобно современному наутилусу, без «опасений», что из-за перепада давления раковина лопнет при всплытии или схлопнется при погружении. Относительно часто расположенные перегородки тоже усиливали конструкцию, а обызвествление соединительные колец позволяло сифону работать при разных нагрузках. Небольшие мускульные отпечатки, однако, указывают на отсутствие мощных мышц, управляющих мягким телом, включая воронку. Положение раковины в толще воды можно определить по ее расцветке и прижизненным поселениям обрастателей. Цветные продольные полосы украшают исключительно спинную сторону моллюска. Этот защитный «дресс-код» (темный верх, светлый низ) используют животные, плавающие в толще воды: светлое брюшко сливается с океаническим небом, темная спинка — с бездной. Понятно, что такое животное обитало в хорошо освещенной зоне океана. Обрастатели-фильтраторы, вроде мшанок, предпочитают селиться на наиболее возвышенных участках (следствие закона

Бернулли, который мы уже изучили на примере губок). То, что они сидят на спинной поверхности раковин и особенно густо, причем со всех сторон, облепляют ее начальную коническую часть, подсказывает: ортоцериды располагались в воде не совсем горизонтально, а наискось — приподняв «макушку». Чтобы начать всплытие, им было достаточно освободить 2/3 объема камер от жидкости (согласно трехмерному моделированию).

Пищу ортоцериды перетирали радулой, состоявшей из 12–26 рядов конических зубов, по нескольку в каждом (почти как у аммонитов и всех современных головоногих, кроме наутилуса). Челюсти достоверно известны у позднедевонских и последующих поколений наутилоидов. Более древним, видимо, пришлось довольствоваться усиленным округлым щитком с подковообразной выемкой по верхнему краю. Удержать добычу таким приспособлением было непросто, разве что прикрыть щитком рот, чтобы та не сбежала. Но кто-то ведь выклевывал глаза ордовикским трилобитам? Следы от укуса клювом сохранились на фасеточных полусферических известковых органах зрения у переживших нападение и залечивших раны пелагических трилобитов. (Самое верное место для атаки именно глаз, а не что-то еще: и больно, и дезориентирует.)

Подводим итог: эти головоногие были медленными пловцами, совершавшими длительные погружения и подъемы, во время которых ловили все, до чего могли дотянуться щупальца. Скажем, ухватить большеглазого пелагического трилобита, перемещаясь сквозь стаю этих созданий, им было вполне под силу.

Кстати, щупалец у них, вероятно, было восемь или десять, и ортоцериды, равно как и другие древние головоногие, вовсе не были похожи на Горгону Медузу, хотя их часто так изображали. Многочисленные змеевидно извивающиеся придатки современного наутилуса развиваются всего из десяти зачатков, и, возможно, они стали новшеством современных наутилид, появившихся только в начале мезозойской эры.

Наутилус — последний представитель обширной палеозойской группы, существующей с девонского периода. Точнее, последние: три вида и два разных рода, различающихся не только окраской и формой раковины, но и строением мягких тканей. Наутилусам современного облика всего каких-то 60–70 млн лет: они существуют с мелового периода и, увы, не многим могут помочь в познании разнообразия вымерших головоногих. Эти моллюски приспособились к жизни на глубинах до нескольких сотен метров, где они больше принюхиваются, чем присматриваются к добыче, довольствуясь ролью медлительных падальщиков. Для этого им понадобилась сложная система из двух пар окологлазных щупальцев, нескольких пар (их число меняется от особи к особи) губных и 19 пар пальцевидных: ими пища и ощущается на расстоянии, и удерживается при поедании.

Палеозойская эра, особенно ордовикский и силурийский периоды, была порой экспериментов среди наутилоидных конструкций. Узкоконические уплощенные актиноцериды «проводили опыты» с сифоном, превратив его в систему веером расходящихся трубок в каждой отдельной камере фрагмокона (рис. 18.29). Столь мощный насос мог ускорить освобождение от балласта гидростатических камер, и представляется, что эти головоногие легко перемещались с поверхности в глубины океана и наоборот. Эндоцериды (Endocerida; от *греч.* ενδον — внутри и κερασ — рог), прожившие «всего» 400 000 столетий (480–440 млн лет назад), отвели под сифон треть объема почти цилиндрической раковины, проложив своего рода трубу в трубе. Внешняя «труба» достигала двухметровой длины, а по некоторым фрагментам можно предполагать, что существовали и девятиметровые гиганты (рис. 18.30). Тяжелый сифон, заполненный в начальной части известковыми отложениями, помогал им зависать в вертикальном или наклонном положении. Предполагалось, что они парили в воде, растянув между щупалец мембраны-зонтики, как это делают современные головоногие вампироморфы, и

собирали планктон. Свободно плавающего растительного (акритархи, хитинозои) и животного (граптолиты, мелкие головоногие и ракообразные) корма в то время было достаточно. Однако центр тяжести этих моллюсков находился в области жилой камеры, а центр плавучести — на уровне последних камер фрагмокона. Значит, их щупальца свешивались вниз, и эндоцериды могли собирать только донную живность. Онкоцериды (Oncocerida; от *греч.* ωον — яйцо и κερασ — рог) до середины каменноугольного периода (470–325 млн лет назад) поплавками висели на мелководье в грушевидных или роговидных домиках, выставив наружу лишь щупальца через фестончатое устье раковины (рис. 18.31).

О вертикальном положении раковины говорит и равномерная кольчатая окраска. Аскоцериды (Ascocerida; от *греч.* ασκοσ — мешок и κερασ — рог), вымершие в силурийском периоде (470–420 млн лет назад), попытались перейти к более активному образу жизни. С возрастом они отбрасывали значительную часть раковины и оставляли лишь небольшой яйцевидный ее фрагмент с перегородками фрагмокона, лежавшими параллельно спинной поверхности, как в сепионе каракатицы. Сразу видно, что животное плавало горизонтально, причем, наверное, с помощью воронки. Наконец тарфицериды (Tarphycerida; от *греч.* ταρφυσ — плотный и κερασ — рог), исчезнувшие во время позднедевонского массового вымирания (470–370 млн лет назад), и сугубо ордовикские литуитиды (Lituitida; от *греч.* λιτοζ — простой) первыми попытались использовать преимущества плоскоспиральной раковины с протянувшимся по ее оси сифоном (рис. 18.32, 18.33). Подобная компактная раковина позволяет расположить центр плавучести на одной оси с центром тяжести и почти в одной точке, что придает телу бóльшую остойчивость. Но многолопастное суженное устье и распрямленный последний завиток, особенно вытянутый (на метр и более) у литуитид, превратили эту многообещающую конструкцию всего лишь в еще

одну разновидность малоуправляемого поплавка (рис. 18.33). А были еще наутилоиды, уподобившиеся улиткам и ползавшие по дну, и другие — несколько раз менявшие форму раковины и, видимо, образ жизни по мере роста.



Рис. 18.30. Раковины гигантского эндоцеридного моллюска в плите парковой дорожки, длина 150 см; среднеордовикская эпоха (467–458 млн лет); Таллин, Эстония (Я. Шурупова)



Рис. 18.31. Раковины онкоцеридного моллюска (*Poterioceras*), длина 30 см; раннекаменноугольная эпоха (358–323 млн лет); Германия; музей Боннского университета (commons.wikimedia.org)

Юные особи наутилоидов держались вместе на строматопоровом мелководье, поскольку друг для друга они представляли меньшую опасность, чем любые взрослые. Увы, порой бурное море выбрасывало всю мелюзгу на берег, и среди девонских темпеститов (штормовых отложений) Англии есть пласты метровой мощности, нацело сложенные раковинками размером всего 2–6 мм.

В девонском периоде, когда прежние головоногие, кроме нарождавшихся наутилид, уже (или почти) исчезли, ортоцериды дали начало новой небольшой, но очень важной группе — бактритам (Bactritida, от *греч.* βακτρον — палка). Раковина «новичков» была довольно узкой и саблевидно прогибалась. Сифон, тоже суженный, занял положение на выпуклой, брюшной, стороне. У бактритов увеличился размер мускулов, связывавших раковину с мягкими подвижными частями тела, а перегородки прогнулись с брюшной стороны, образуя лопастной край и создавая пространство для размещения мышц воронки. Сами бактриты просуществовали до пермско-триасового вымирания (405–251 млн лет назад), но еще в раннедевонскую эпоху (400 млн лет назад) «породили» аммонитов (Ammonoidea, названных в честь древнеегипетского бога Амона, который изображался со спиральными рогами). Знаменательное событие в эволюции головоногих моллюсков — превращение бактритов в аммонитов — прошло совершенно незаметно, поскольку невозможно сказать, где заканчиваются бактриты и начинаются аммониты. Бактриты продолжали прогибаться, пока не свернулись в правильную плоскую спираль, при этом перегородки тоже несколько раз изогнулись, образовав несколько лопастей (складок, направленных к началу раковины) и седел (выпуклостей, обращенных к устью). А свернутые бактриты с усложненными перегородками фрагмокона — это и есть аммониты (рис. 16.1.30–31, 18.34).



Рис. 18.32. Тарфицеридный наутилоид афетоцерас (*Aphetoceras americanum*), диаметр завитка 20 см; раннеордовикская эпоха (480–470 млн лет); Ньюфаундленд, Канада; Хьюстонский музей естественной истории (commons.wikimedia.org)

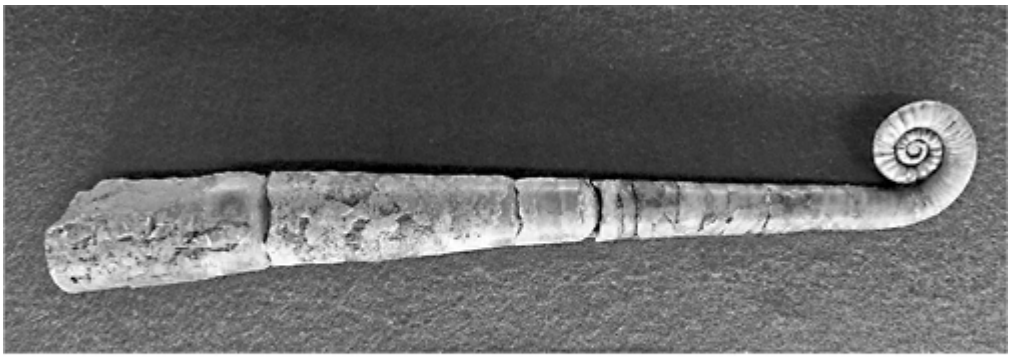


Рис. 18.33. Раковины литуитида (*Lituites lituus*), длина 10 см; средне-позднеордовикская эпоха (465–455 млн лет); Калининградская обл.; Зенкенбергский музей, Франкфурт-на-Майне (commons.wikimedia.org)

Раковины девонских аммонитов выглядели очень забавно: небольшой крючок с прямой трубкой на конце (например, *Metabactrites*, чье имя напоминает о его недавнем прошлом) и полный набор духовых инструментов в проекте (выполненных из

арагонита вместо медных сплавов) — от саксофона до тубы и валторны, разве что без клапанов. К началу каменноугольного периода практически все аммониты свернулись в тугую плоскую спираль. В отличие от раковины наутилуса, это был не свернутый цилиндр, а уплощенная с боков и сужающаяся наружу конструкция, так что устье выглядело не овалом, а скорее равнобедренным треугольником, обращенным вершиной вниз. Если первые аммониты «находились в поиске» правильного положения центров плавучести и тяжести, то их потомки обрели «точку опоры» раз и навсегда. (Почти «навсегда», конечно.)

Второе заметное отличие аммонитов от наутилусов и вообще наутилоидов тоже сложилось быстро: перегородки приобрели вид немыслимо сложных трехмерных конструкций с многочисленными карманами и выпуклостями, которые подразделялись на карманы и выпуклости, которые… И так — несколько раз (рис. 18.35). Чтобы не мучиться с описанием этих вычурных элементов, их классифицируют по форме контура, получившегося на стыке перегородки с поверхностью раковины (лопастной линии), и именуют по названиям групп аммонитов — от агониатитовой (наиболее простой: плавные изгибы почти как у наутилуса) до аммонитовой (самой «многофестончатой»). На ранних стадиях развития каждого аммонита перегородки меняли форму от простой к сложной, и эти изменения вкратце повторяли ход эволюции предков данной особи. Поэтому аммониты стали «палеонтологическими дворянами»: их родословные прослеживаются на много видовых поколений назад (некоторые ученые считают, что и вперед), и все это не просто записано в родословной книге, а увековечено в камне.

Необычные перегородки выявляют удивительную природу существ, проживавших в таких раковинах. Однако проникнуть в сложный внутренний мир аммонитов было непросто, пока на службу палеонтологам не пришли компьютерные томографы и программы по трехмерному моделированию. Оказалось, что свод

камеры фрагмокона под большим увеличением — это практически архитектура Антонио Гауди. Великий архитектор создавал макеты из подвесных гибких конструкций (веревок и цепочек), отражал в зеркале, а потом переводил увиденное в камень. Мягким шаблоном у аммонита служил задний край мантии, превратившийся в трехмерный геометрический фрактал, по лекалам которого закладывались арагонитовые слои. Сложная поверхность мантии имеет аналоги у современных моллюсков, но не головоногих, а голожаберных брюхоногих, у которых она образует кустистые выросты — цераты.

О том, что за счет многочисленных складок в месте соприкосновения перегородки с раковиной вся конструкция упрочивалась, догадаться можно было (гофрированный картон — намного прочнее склейки из плоских листов бумаги той же толщины), но вот рассчитать, насколько именно, — вряд ли. Может показаться, что без чрезмерно вычурных подпорок раковина сжималась бы при погружении и теряла плавучесть. Однако метод конечных элементов позволил понять, что при такой форме перегородки ничуть не лучше выдерживают нагрузки, чем простенькие переборки наутилуса. Аммониты могли опускаться на тысячеметровую и более глубину, где давление в десятки раз выше атмосферного, но вряд ли то была их среда обитания.



Рис. 18.34. Раковина аммонита дешайезитеса (*Deshayesites*), диаметр завитка 40 см; раннемеловая эпоха (130–115 млн лет); Татарстан; Музей естественной истории Татарстана, Казань

И если не в этом проявлялось главное преимущество столь сложной конструкции, то в чем? Прежде всего, огромная по площади поверхность многократно выпукло-вогнутых перегородок, видимо, была выстлана проницаемой тканью, что позволяло очень быстро откачивать из фрагмокона гидростатическую жидкость. Аммонит мог стремительно всплывать, уходя из-под носа хищника. (Морским рептилиям — мозазаврам и плезиозаврам погоня за такой добычей грозила декомпрессией, следы которой встречаются на их скелетах в виде костных некрозов.)

Однако и это не было основным предназначением перегородок. При точечном нажиме, который возникает, если кто-то пробует раковину на зуб или «на клешню», фестончатые септы снижают нагрузку на стенку фрагмокона. Раковина не пробивается сразу, что предотвращает быструю гибель моллюска из-за скачка давления. Остается возможность выскользнуть из

пасти или лап хищника. Пробитые, но запечатанные не слишком аккуратными известковыми заплатками раковины свидетельствуют об атаках раков-богомолов и других хорошо вооруженных членистоногих с клешнями. Красивый орнамент на поврежденных участках уже не формировался. Получались лишь скособоченные ребра и кили, а иногда вообще какая-то мешанина из бугорков и складок (будто Саграду Фамилию поручили достроить подрядчикам из Роскосмоса). В итоге аммонит выживал, даже потеряв пятую часть раковины.

Кроме того, если бы перегородки по мере роста аммонита оставались слегка вогнутыми, как у наутилуса, то с увеличением объема камер суммарная площадь поверхности возрастала бы на незначительную величину и моллюск с возрастом сильно терял в маневренности. Фигурные перегородки позволяли сохранить нужное соотношение площади и объема (и не отправлять аммонитов на пенсию раньше срока).

Не только существенные изменения в форме перегородок, но и многие другие преобразования раковины в эволюции этих головоногих показывают, что в «тренде» у них была скорость вертикальных и горизонтальных перемещений. Поэтому виды нередко приобретали схожий внешний облик (лишь форма лопастной линии позволяет удостовериться в их независимом происхождении). Среди общих направлений развития — появление обтекаемой раковины. Ее совершенство достигалось за счет уплощения с боков и формирования облегающих оборотов (каждый последующий завиток перекрывал предыдущие, предавая конструкции форму диска, а не двояковогнутой чаши). Также исчезли поверхностные ребра, бугорки и другая поперечная скульптура и появились продольные кили (рис. 18.36). Обтекаемая поверхность улучшала гидродинамику и снижала энергозатраты на производство известковых слоев: их количество внутри завитка можно было сократить, не проигрывая в прочности. То, что орнаментированные раковины в три-четыре

раза чаще имеют увечья, нанесенные раками, чем гладкие, подсказывает, что их хозяева были придонными хищниками. Но они именно плавали вблизи дна, а не ползали по нему. Если на такой аммонит садилась сбоку личинка червя, устрицы или усоногого рака, то, вырастая, она становились тяжелой обузой. В этом случае хозяину раковины приходилось смещать обороты в противоположном направлении, чтобы не потерять остойчивость.

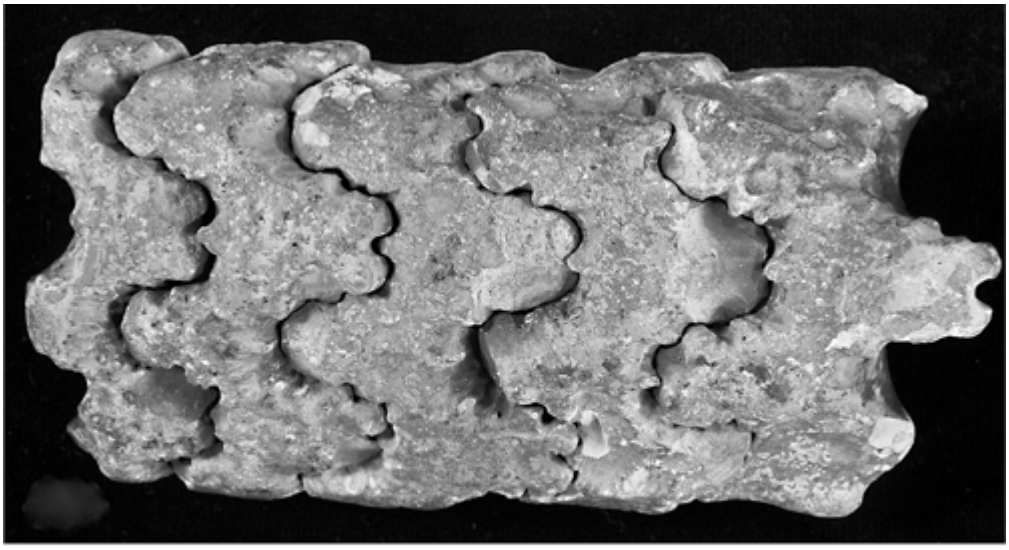


Рис. 18.35. Слепки камер прямого фрагмокона аммонита бакулитеса (*Baculites*), длина фрагмента 10 см; позднемеловая эпоха (100–95 млн лет); Вайоминг, США (commons.wikimedia.org)

Цвет раковины, даже посмертный, тоже может кое-что подсказать о жизни аммонитов. Яркая полосатая окраска выдает обитателей хорошо освещенных верхних слоев океана. Радужное сияние образца, превращающего его в полудрагоценный камень (аммолит) и связанное с наложением лучей, отраженных от многочисленных таблитчатых слоев перламутра, указывает на значительную толщину раковины и, следовательно, на склонность ее хозяина к глубоким погружениям (рис. 18.36).

Облик существа, жившего в раковине, можно реконструировать по отпечаткам мускулов на ее поверхности и по редким находкам остатков фосфатизированного мягкого тела.

И он вполне соответствует образу быстрого хищника. У аммонита были большие глаза, сидящие в хрящевых капсулах. Обширные внутренние отпечатки по бокам раковины, скорее всего, образовались в области крепления мощных мышц, управляющих воронкой. Возможно, аммониты даже разворачивали воронку при маневрах, как это делают, скажем, кальмары. Еще пара мускульных тяжей, сцепленных с раковиной, представляла собой (судя по месту крепления — перед мышцами воронки) мантийно-вороночный замыкатель, примерно такой же, как у кальмаров. Объемная мантийная полость могла накопить воду и выбросить сильную струю. Отворот мантии, разраставшийся над устьем раковины на поверхности предыдущего оборота (этот участок отличается шероховатостью для лучшего прилегания мягкой ткани), улучшал сцепление мягкого тела с внешним скелетом при активном плавании и питании.



Рис. 18.36. Раковина аммонита плацентицераса (*Placenticeras intercalare*), сохранившая переливчатый перламутровый слой (аммолит), диаметр завитка 15 см; позднемеловая эпоха (75–70 млн лет); Альберта, Канада; Американский музей естественной истории, Нью-Йорк (commons.wikimedia.org)

В мантийной полости находились и ветвистые жабры. Сифон, протянувшийся вдоль брюшного края раковины, состоял из пористой соединительной ткани, где проходила центральная вена, окруженная четырьмя крупными продольными артериями. Внешнюю выстилку сифона пронизывали многочисленные тонкие дренажные канальцы, следовавшие параллельно кровеносным сосудам. Канальцы представляли собой сильно вытянутые покровные клетки, при жизни вмещавшие огромное количество митохондрий и совсем тонких полостей, что позволяло быстро накапливать в них соль и тем самым обеспечивать бесперебойную работу осмотического насоса. Благодаря этой системе гидростатическая жидкость перекачивалась из камер фрагмокона через дренажные канальцы в сифон и обратно. От сифона наутилуса этот орган аммонита отличался меньшим числом канальцев, и кажется, что аммониты должны были уступать наутилусам в маневренности. Однако этот кажущийся недостаток конструкции нивелировался у аммонитов сложным профилем перегородок, покрытых пористой тканью (рис. 18.35). Именно эта губчатая ткань служила для забора «балласта» и его сброса.

Две клювообразные челюсти и многорядная радула (по семь острых зубов в ряду) могли раскрошить и крупную добычу (рыбу или рака), но аммониты предпочитали всякую мелочь. В их пищеводе и желудке можно найти планктонных морских лилий, небольших ракообразных, улиток и даже спикулы губок. Хитиновые челюсти палеозойских и триасовых видов внешне напоминали клюв осьминога. У крупного моллюска с восемью руками они не особенно бросаются в глаза, а вот у аммонита с трудом умещались в жилой камере (этот орган, с которого начинался процесс пищеварения, находился в глотке и выдвигался наружу, когда она выворачивалась). В юрское время челюсти стали обызвествляться: у одних форм нижняя разделилась на два элемента (аптихи), у других приобрела

заостренный или даже зазубренный известковый выступ (рис. 18.37). Такими приспособлениями можно было пробить и плотный панцирь. А еще крепкие челюсти закрывали устье раковины от внешнего вторжения. Добычу удерживали щупальцы, которых, наверное, было десять (увы, ни одной достоверной находки аммонита с окаменевшими руками пока нет).

Впрочем, были и другие аммониты (рис. 18.34, 18.35). Например, у распрямившихся в меловом периоде бакулитесов (*Baculites*) радула превратилась в тонкую частую гребенку, пригодную для фильтрации. Расчеты по гидростатике таких раковин показывают, что бакулитесы зависали в водной толще раковиной вниз. Фильтраторами, видимо, были и прочие «неправильные» аммониты — с раковиной в виде кораблика, треугольника, квадрата, правильного клубка, башенковидной улитки. У одних найдена гребенчатая радула, другие и не могли питаться иначе, будучи «прикованными» ко дну, а третьи, судя по необычному изотопному составу раковины, «паслись» на обильном планктоне вблизи холодных метановых просачиваний. И совершенно неясно, как и что ели огромные, трехметровые в диаметре «колеса», плававшие в меловых морях. На их фоне последние ихтиозавры выглядели мальками.

Уменьшение размера протоконха, наметившееся у ортоцерид и бактритов, продолжалось у аммонитов. Оно свидетельствует о высокой продуктивности этих головоногих: так в наполненном хищниками мезозойском океане вид имел больше шансов выжить. (Размер личиночных раковин бактритов и аммонитов не превышал 2–3 мм, ортоцерид — 5 мм, а у большинства других наутилоидов доходил до 10–60 мм.) Как современные осьминоги, они могли откладывать от сотен (самые древние) до сотен тысяч яиц. Находки огромных скоплений эмбриональных раковин — аммонителл — подтверждают, что так оно и было. Некоторые меловые аммониты вынашивали яйца в жилых камерах до

вылупления личинок. У аммонитиков даже сохранились маленькие аптихи, защищавшие их устья.



Рис. 18.37. Раковина аммонита неохетоцераса (*Neochetoceras steraspis*) с аптихами, закрывающими устье, диаметр завитка 14 см; позднеюрская эпоха (150 млн лет); Зольнхофен, Германия (commons.wikimedia.org)

Все эти эволюционные достижения позволили аммонитам пережить половину крупнейших массовых вымираний — они почти исчезали, но быстро возрождались вновь. Аммониты «перетерпели» и мел-палеогеновое вымирание, но, вероятно, не выдержали конкуренции со стороны более проворных кузенов, полностью отказавшихся от тяжелой наружной раковины. Палеогеновые аптихи — все, что осталось от последних аммонитов…

Всевозможные осьминоги, вампироморфы, кальмары, спирулы и каракатицы — действительно кузены аммонитов. Их

общими предками были девонские бактриты. В каменноугольном периоде уже существовало несколько групп внутираковинных головоногих с присосками-крючьями на щупальцах и многофункциональными чернильными мешками (в них так и остались лежать невостребованные гранулы меланина). Вот только фрагмокон (с сифоном) и жилая камера еще отличались внушительными размерами. Тело моллюска выглядело как обтянутый мускульной мантией конус, спереди от которого сидела большая голова с воронкой и тонкие щупальца, вооруженные крючьями. В качестве противовеса голове на заднем конце фрагмокона сформировался толстый стреловидный известковый нарост — ростр, куда спрятался протоконх, такой же маленький и круглый, как у бактритов. Жилая камера постепенно начала исчезать. Зато число элементов в каждом ряду радулы возросло: кроме семи зубов, появились две краевые пары пластинок. Некоторые каменноугольные головоногие, например польсепия (*Pohlsepia*) из лагерштетта Мэзон-Крик в Иллинойсе, успели полностью расстаться со скелетными элементами и уподобились осьминогам, но вряд ли имеют к последним отношение.

Среди этих подвижных существ в конце триасового периода (около 235 млн лет назад) выделились белемниты, у которых ростр стал основой скелета — в нем «утонул» не только протоконх, но и фрагмокон (рис. 18.38). Ростр формировался из радиально разраставшихся сферулитов, которые закладывались в органической матрице, имевшей вид плотной тетраэдрической ячеи. Именно плотная упаковка направляла рост сферулитов, превращая их в узкие конусы, а не в шарики. Исходя из числа концентрических линий ростра, хорошо видимых на его поперечном срезе (такие слои откладывались ежедневно), можно рассчитать индивидуальный возраст каждого белемнита. Получается, что даже полуметровые гигантские мегатеутисы (*Megateuthis gigantea*) жили около двух лет, а прочие — не более

года. (Впрочем, предельный возраст современных кальмаров — того же порядка, даже если им повезло не стать ингредиентом для салата.) Ростры различались своими очертаниями. Соотношение разных типов ростров с глубиной накопления отложений, где они застыли коричневатыми цилиндрами, подсказывает, что длинные ростры, вероятно, принадлежали стремительным пелагическим видам, толстые конические — медлительным обитателям глубин (до 200 м), а уплощенные — придонным мелководным формам, внешне напоминавшим современных каракатиц. Ростр, несмотря на его кажущуюся тяжесть, не служил противовесом крупной голове: при жизни из-за высокого содержания органического вещества его плотность не превышала 1,1–1,7 г/см^3 (у чистого кальцита — 2,5–2,7 г/см^3). Однако он мог придавать остойчивость быстро плывущему животному.



Рис. 18.38. Остатки белемнита пассалотеутиса (*Passaloteuthis bisulcata*) с крючьями на руках и внутренней раковиной (хорошо виден известковый ростр), длина ростра 10 см; раннеюрская эпоха (180–175 млн лет); Гольцмаден, Германия; Государственный музей естествознания, Штутгарт (commons.wikimedia.org)

Поверх ростра в передней половине тела появился новый скелетный элемент, похожий на трехчастный козырек, — отчасти органический проостракум. Именно проостракум заменил более тяжелую жилую камеру, став площадкой для крепления мускулов мантии и, видимо, воронки. Кальцитовый ростр служил опорой паре горизонтальных плавников, смещенных к заднему концу тела. Сифон и крепкие перламутровые (арагонитовые) перегородки свидетельствуют, что фрагмокон продолжал у белемнитов выполнять функцию гидростатического аппарата. Кроме хитиновых клювовидных челюстей, белемниты были вооружены восемью руками с сантиметровыми загнутыми, как когти, крючьями (до 40 штук на каждой) и парой щупальцев. Поэтому белемниты и их родственники (кальмары, сепии, спирулы), в отличие от осьминогов и вампироморфов, относятся к десятируким головоногим, хотя звучит это довольно забавно (рис. 16.1.32–33, 18.38, 18.39). Самцы белемнитов обзавелись еще и двумя саблевидными (до 4,5 см длиной) крюками, которыми пугали соперников или удерживали самку, что тоже требовало изрядных усилий (рис. 18.38). Подвижность и сила рук обеспечивались сочетанием слоев поперечной, продольной и косо-спиральной мускулатуры, иногда различимых на фосфатизированных «мумиях».

Совмещение в одном теле столь разных приспособлений для скоростного плавания, как мускулистая воронка, гидростатические камеры и плавники, а также крепкого вооружения, позволило белемнитам стать, наверное, самыми многочисленными хищниками юрских и меловых морей. Их остатков так много, что в древности песчаники или глины, «утыканные» ростpами, даже называли «полями битв». Как правило, все ростры с такого «поля» принадлежат белемнитам одного вида и примерно одинакового размера (менее 4 мм в диаметре), причем без признаков посмертной концентрации

отложений. Можно подсчитать, что в пласте на площади до нескольких десятков квадратных метров при мощности до метра единовременно упокоилось порядка 500 млн юных особей — скорее всего, под мощным мутьевым потоком, вызванным землетрясением или паводком. Встречаются скопления, занимающие площадь до 100 000 м^2.



Рис. 18.39. Отпечаток тела и органическая раковина вампироподного моллюска (Loligosepiina) дориантеса (*Doryanthes muensterii*), длина гладиуса 12 см; позднеюрская эпоха (150 млн лет); Зольнхофен, Германия; Городской археологический музей, Арсаго-Сеприо, Италия (commons.wikimedia.org)

Будучи весьма мясистыми, белемниты и сами служили завидной добычей. Их хорошо узнаваемыми известковыми и хитиновыми остатками часто набиты кололиты (окаменевшие кишки), копролиты и регургиты (фоссилизированная отрыжка) ихтиозавров, плиозавров, плезиозавров, морских крокодилов и, конечно, рыб. В желудке одной двухметровой гибодонтной акулы, целиком окаменевшей в нижнеюрском сланце Хольцмаден, нашлось сразу 200 ростров одного и того же вида — акроцелитеса

(*Acrocoelites*) (рис. 18.40). (Интересно, не потонула ли она от жадности, набросившись на стаю головоногих с тяжелыми скелетами?)

В отличие от аммонитов, белемниты оставались обычными обитателями морей еще лет пять (миллионов) после мел-палеогенового удара. Однако, и они уступили место еще более быстрым хищникам, у которых от раковины осталось всего ничего, — кальмарам, каракатицам, в том числе карликовым, и спирулам (рис. 18.41). Остаточные скелеты этих головоногих еще некоторое время сохраняли верность белемнитовому прообразу. У юрских спирул оставался прямой, а не спиральный фрагмокон. У палеогеновых сепий скелет (сепион) только начал принимать уплощенную форму и сохранял мощный ростроподобный вырост, где прятался все такой же бактритовый протоконх. Причем сепион пока был в большей степени хитиновый, чем арагонитовый, и сочетал признаки раковин спирулы и каракатицы: перламутровый слой и сифон есть именно у спирул, но не у сепий.

У кальмаров вместо всего этого остался только хитиновый проостракум, он же гладиус. Именно к нему крепятся мантия, сросшийся в единую плоскость плавник и мышцы воронки. Оказалось, достаточно и такой незамысловатой пластинки, чтобы сложилось все разнообразие современных кальмаров — от миниатюрных 2,5-граммовых светлячков ватасений (*Watasenia*) до гигантских глубоководных архитеутисов (*Architeuthis*), массой под тонну.

Другая широкая ветвь современных внутираковинных головоногих, которая включает плавниковых и бесплавниковых осьминогов и вампироморфов (вместе они называются вампироногами, Vampyropoda), тоже выделилась в середине мезозойской эры. Вероятно, и они ведут начало от каменноугольных-пермских белемнитоподобных существ, но уже к юрскому периоду успели полностью избавиться от известковой

раковины. Остались по большей части органические гладиусы, но столь разной формы (от узкоконической до овальной и ложковидной), что это предполагает изрядное многообразие видов (рис. 18.39). Практически утратив внутренний скелет, вампироподы обзавелись мускулистой мантией, настолько мощной, что, оказавшись погребенной осадком после гибели моллюска, она нередко минерализовалась. Случай достаточно необычный для совершенно мягкотелых существ. Видны даже отдельные мышечные волокна, связывающие мантию с краем гладиуса. Фосфатизированные остатки полуметровых головоногих находят в юрских и меловых отложениях от Англии до Костромской области и Ливана.

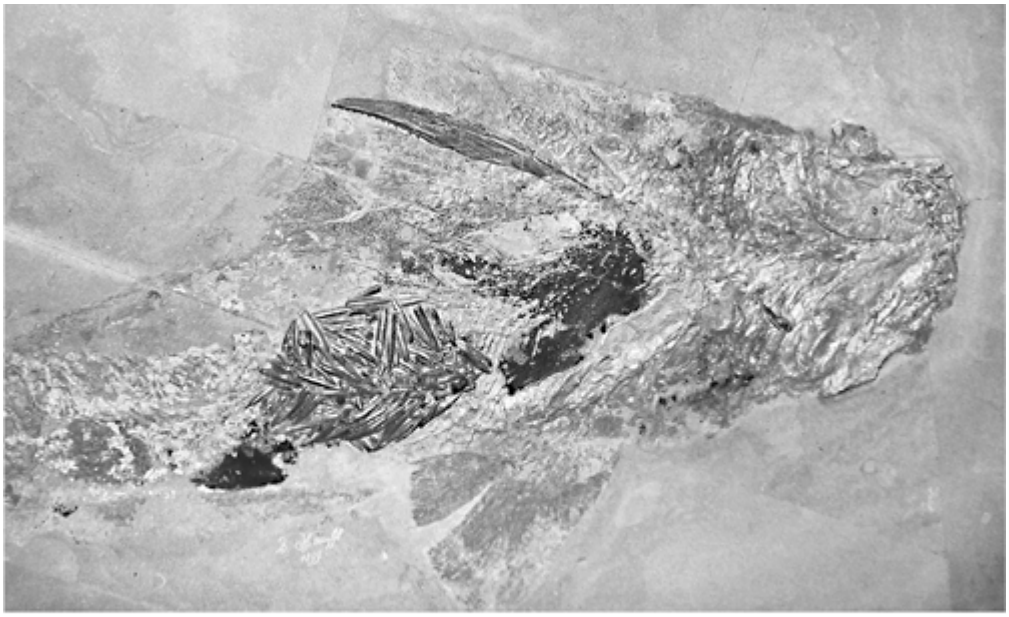


Рис. 18.40. Остатки гибодонтной акулы (*Hybodus*) с желудком, набитым 200 рострами белемнитов акроцелитесов (*Acrocoelites*), длина фрагмента акулы 60 см; раннеюрская эпоха (180–175 млн лет); Гольцмаден, Германия; Государственный музей естествознания, Штутгарт (commons.wikimedia.org)

Причина, по которой именно осьминоги и их восьмирукие родственники сохраняются лучше, чем «десятищупальцевые» головоногие, вроде кальмаров и белемнитов, заключается в разном механизме плавучести. Последние, как уже отмечалось,

накапливают в мягких тканях хлорид аммония, который формируется в азотном цикле обмена веществ как результат хищничества. Это вещество ядовито, и управляться с ним нужно предельно осторожно, для чего головоногие используют особые вакуоли. Они расположены в мышечных волокнах мантии и щупалец и занимают до 60% массы тела. После смерти животного его тело всплывает, словно газовый пузырь, и его с удовольствием съедают падальщики. Не следует думать, что дурно пахнущая (хлорид аммония, распадаясь, выделяет аммиак), но мясистая добыча никому не могла приглянуться. Так, в верхнеюрских сланцах Зольнхофен нашли остатки кальмароподобного плезиотеутиса (*Plesioteuthis*) с застрявшим в теле зубом молодого летающего ящера. Морской зверь оказался «воздушному» не по зубам, вместе с которыми и скрылся в пучине, но, увы, вскоре умер от полученных ран.

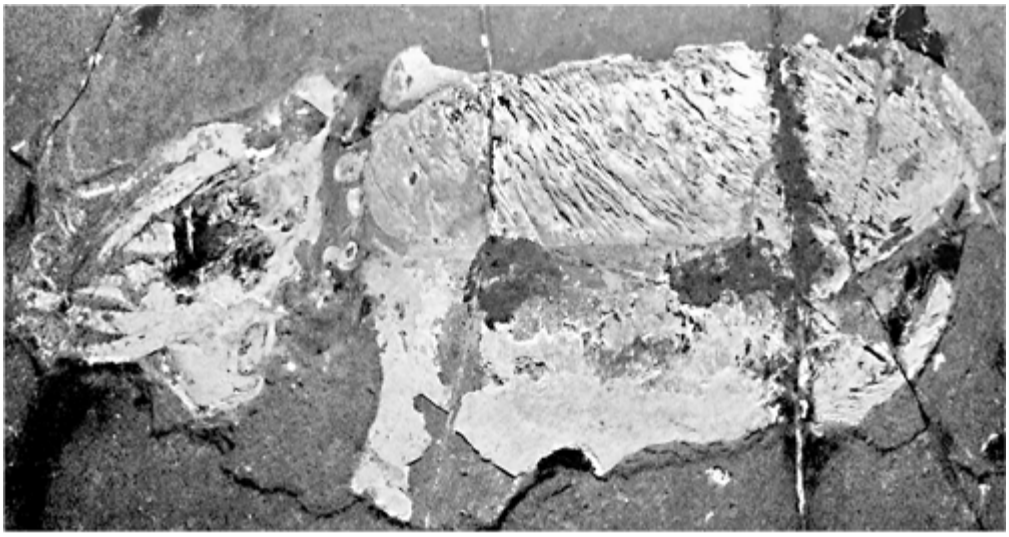


Рис. 18.41. Минерализованное тело каракатицы с сепионом (раковиной), щупальцами, капюшоном и глазами в ультрафиолетовом свете, длина 40 см; позднемеловая эпоха (100–95 млн лет); Ливан

Даже если плотное мутьевое облако утянет трупик на дно, насыщенные хлоридом аммония ткани быстро распадаются и даже гладиусов почти не остается. (Для самих головоногих это

неважно, поскольку главная задача любого существа — что-то сделать при жизни, а не пролежать десятки и сотни миллионов лет в виде мумии в фосфатном или глиняном мавзолее после смерти.) Тушки восьмируких, которые предпочитают придонный или глубоководный образ жизни, при котором плавучесть не столь важна, тонут сами. Такие виды предпочитали выхватывать добычу с илистого дна, вертикально зависая над поверхностью: почти правильные звездчатые отпечатки (*Asterichnites*) их конечностей местами покрывают обширные участки древнего дна. Порой они сопровождаются остатками их хозяина, видимо слишком увлеченного охотой и застигнутого врасплох мутьевым оползнем или подъемом ядовитого придонного водного слоя.

Как показали опыты, при разложении в телах вампироногов быстро повышается кислотность, что и способствует фосфатизации тканей. (Ионы фосфата получают преимущество перед более обильными ионами карбоната, когда пороговое значение водородного показателя опускается ниже 6,38.) В течение нескольких дней бренное тело превращается в нетленные мощи, которым любой святой позавидует. Конечно, желательно, чтобы придонный слой моря, куда погружаются остатки, не был насыщен кислородом. На первых порах это воспрепятствует действиям падальщиков, а грызть камни им уже и самим не захочется.

По этой причине на фосфатизированных телах вампироногов прекрасно видны мускульные волокна мантии, чернильный мешок и восемь рук, иногда с небольшой перепонкой между ними (рис. 18.39). В отличие от кальмаров и сепий, плавники у них не срастались и располагались, как правило, двумя парами по бокам крупного (до 0,3 м длиной) спинного гладиуса, в его хвостовой части, а на присосках не было хитиновых ободков и тем более крючьев. Тело современного вампиротеутиса (*Vampyrotheutis*) несет два плавника, но на ранних стадиях развития их по-прежнему закладывается четыре. У этого единственного в своем

роде (и отряде) животного в дополнение к восьми рукам имеется пара нитевидных придатков, которые он использует при питании. Это сильно редуцированные щупальца, связывающие его предков с десятирукими головоногими. Органический гладиус, поддерживавший пару плавников, не утратили и древнейшие, среднеюрские, осьминоги. Среди позднемеловых представителей этой группы появились привычные нам ловкие бесплавниковые формы. Правда, и у них еще оставалась пара широких хитиновых пластинок (вместо единого гладиуса), которые поддерживали плавники у их непосредственных предков (рис. 18.42). У современных бесплавниковых осьминогов, у которых эти пластинки «съежились» до малозаметных стерженьков, в эмбриональном развитии все еще можно наблюдать закладку плавников. Вот только дальше они не развиваются.

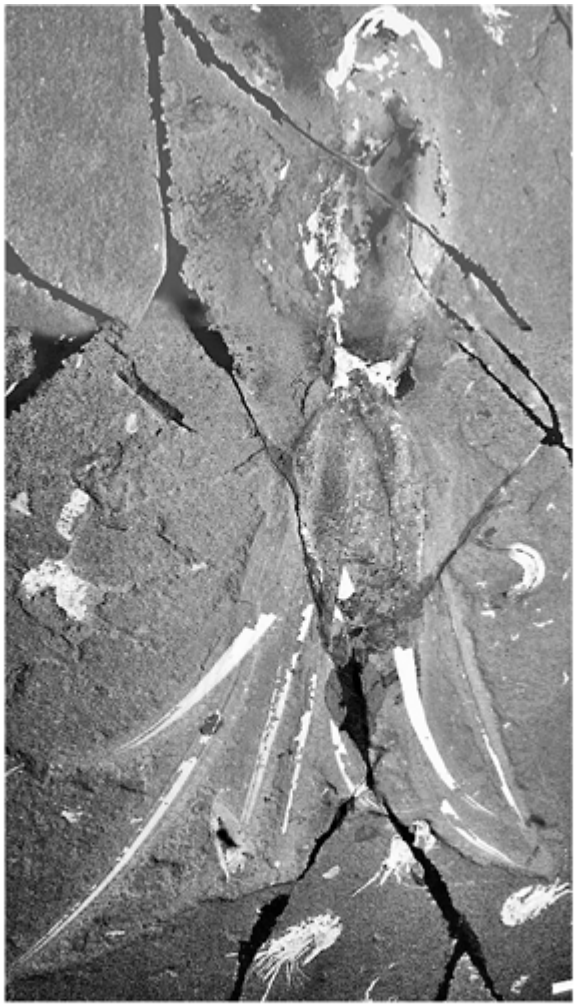


Рис. 18.42. Минерализованное тело осьминога кеуппии (*Keuppia levante*) со щупальцами и чернильным мешком в ультрафиолетовом свете, длина 27 см; позднемеловая эпоха (100–95 млн лет); Ливан

Окинем взглядом эволюцию удивительных «приматов моря», как образно назвал головоногих Игорь Акимушкин. На рубеже кембрийского и ордовикского периодов планктонная революция, которая подняла со дна морей множество разнообразных существ, пробудила жажду странствий и у небольших моллюсков, медленно ползавших в раковинах-колпачках. За несколько миллионов лет они превратились в многометровых гигантов, медленно паривших в океанской бездне. Новая нектонная революция середины девонского периода, когда в морях восторжествовали крупные подвижные хищники —

всевозможные рыбы, вынудила головоногих двигаться быстрее. Одни из них скрылись в плотных спирально-свернутых раковинах и превратились в аммонитов, другие спрятали раковину в теле, взамен приобретя скоростные качества, и дали начало внутрираковинным головоногим. И те и другие удачно сочетали маневренность и высокую продуктивность, раз за разом переживая массовые вымирания. Мезокайнозойская эскалация вооружений вывела на ведущие роли тех, кто практически расстался даже с внутренней раковиной. В то время даже аммониты и последние прямораковинные наутилоиды изменили традиционным ценностям. Среди меловых гетероморфных аммонитов и доживших до эоценовой эпохи антарктикоцерид (Antarcticocerida; от Антарктиды и *греч.* κερασ — рог) появились виды, у которых раковина была скорее внутри, чем снаружи.

Глава 19

На поиски первого животного. Намибия

Нет, в этом заголовке, на много страниц отстающем от начала книги, не содержится никакой отсылки к предыдущим главам, посвященным древнейшим организмам. Поиски остатков достоверных многоклеточных животных в породах, предшествующих кембрийским, пока затянулись. Последние пару миллионов лет эдиакарского периода в расчет не берем: где проводить эфемерную границу между протерозойскими и фанерозойскими слоями — дело вкуса.

Разве что трубочки клаудин несколько старше. Первые из них — возрастом 550 млн лет — встречаются в Намибии. В моря Сибири, Монголии и китайской части Гондваны клаудины попали на 5 млн лет позднее. Морской бассейн Намы тоже находился в тропической зоне Гондваны, только с другой стороны этого суперконтинента, если смотреть от Китая: до заморской Лаврентии было гораздо ближе.

Попал я в Намибию с командой седиментологов и геохимиков из Эдинбургского университета, которые сообщили мне, где мы в Виндхуке встречаемся, и… застряли в Хитроу. Туманный Альбион!

Добравшись на такси до места встречи — лодж Ареббуш где-то на окраине намибийской столицы, я убедился, что южноафриканский июль, будучи серединой зимы, — это наш

июль, который мы за неимением лучшего почитаем серединой лета. Вместо ключа я зачем-то получил от портье пульт от телевизора и был усажен в ленд-крузер, хотя порывался дойти до нужного домика со своим полевым снаряжением сам. Был не прав, поскольку среди многочисленных бугров, заросших всевозможными, но всегда колючими акациями, плутал бы долго. Обычный намибийский лодж — это обширная территория с кучей разнокалиберных домиков, рассчитанных на любое количество людей и расставленных так, чтобы эти люди друг друга в глаза не видели. (Кто-то ведь приехал на «биг гейм», а кто-то — созерцать местных пташек — к чему конфликт интересов?) Первым моим открытием было то, что «пульт от телевизора» — это панель управления всем домом, и если жать на кнопки подряд, то не только ворота откроются и закроются, но и джип с вооруженными ребятами прилетит. И улыбчивый охранник Майкл, не выпуская из рук калашникова, спокойно объяснит, в каких случаях его бригаду стоит вызывать. Второе откровение: ни одна из моего обширного набора вилок в местную розетку не втискивалась. Не вбивать же их туда геологическим молотком?

Таскать с собой ни живой ни мертвый ноутбук было просто бессмысленно. Он необходим даже больше, чем геологический молоток: Намибия — одно из мест, где работать с палеонтологическим материалом нужно прямо на разрезе: вывоз образцов строго ограничен (все подлежит возвращению в Виндхук). И я двинулся в ближайший молл, указанный на карте окрестностей. Вдоль дороги на пару километров растянулась мебельная фабрика под открытым небом: краснодеревщики вырезали изящные узоры на изящной мебели. Это был не ДСП и даже не пресловутый шпон, а настоящий массив любого природного оттенка — от зеленовато-желтого до темно-бордового. Я не удержался и спросил похожего на меня седой бородой и шевелюрой мастера, только более загорелого, почем

письменный стол с резными ящиками? Оказалось, что вполне по средствам, вот только в ручной клади вряд ли провезти дадут…

Дальше начинались холмы — вперемешку естественные глинистые и мусорные. Сверившись с картой и ребятами, торговавшими мешками с апельсинами, я решил срезать путь и вышел к очередной рощице акаций, все стручки на которых торчали вверх. Среди деревьев расположилась стая «догов». Темных, рослых, клыкастых, только с очень длинными хвостами, к тому же пара из них сидела на деревьях. «Бабуины, — догадался я, — эти поумнее и покрепче собак будут». Пришлось вернуться на дорогу. Раритетный намибийский штепсель в итоге был добыт и теперь занимает почетное (и по объему, и по массе) место в моем багаже — такое же, как все остальные его собратья, вместе взятые…

Тяжелое колониальное прошлое страны — ровная асфальтовая дорога, построенная с немецкой тщательностью и по британским правилам, — приводит нас на самый юг Намибии, к железнодорожному узлу Аус в центре горного уступа Шварцранд. (Дальше шоссе уходит к Атлантике — в Людериц, владения алмазных императоров «Де Бирс». А куда еще может вести ухоженная дорога?) Аус нам не по пути, но нужно взять ключи от каменистой пустыни, и отнюдь не символические: просторы Намибии поделены на фермерские участки, разгороженные сетчатыми оградами. Дорога за ограду идет через железные ворота. Ворота — на замке. Можно, конечно, и так вломиться (пока хватятся, мы уже будем дома), но это как-то не по-джентельменски. Поэтому встречаемся в кафе (превосходный штрудель) с хозяином нужной нам фермы Свартпунт Берндом Ремером, одариваем его (чисто символически) бутылкой южноафриканского вина и получаем гремящую связку. «Большой у вас участок?» — интересуюсь я. «Не очень, — отвечает джентльмен в костюме и при бабочке, — тысяч 35 акров». И правда, ферма размером с Тверь здесь огромной не считается;

бывают и с пол-Москвы: при скудности местной растительности прокормить крупное стадо можно только на весьма обширной территории…

Лагерь ставим под внушительной плоской горой, чтобы с утра пораньше на нее и взобраться. Палатки раздвигаются прямо на крышах тойот-внедорожников: две машины, четыре палатки, рассчитанны на восемь человек. Нас всего семеро, но я и Сесили Иинпинге, геолог из местного Министерства горного дела и энергии, предпочитаем поставить палатки на земле. «Зима, — поясняет она, — змеи и скорпионы отдыхают». На ужин — запеченные в фольге батат и мелкие, на один укус, тыковки. Костер разводим из привезенных с собой углей. Но такие полевые условия меня не устраивают, и я нахожу в русле вечно пересохшего ручья пару коряг, горение которых как-то лучше соответствует окружающему нас каменному амфитеатру с вычурными рядами теней наверху, более всего похожих на многорожковые фонарные столбы…

В отличие от других эдиакарских морей, Нама представляла собой два почти отделенных друг от друга бассейна, окруженных сушей. Поэтому здесь попеременно накапливались и глины с песками, которые очень нравились вендобионтам, и карбонатные илы, где появились самые первые животные с известковым скелетом. Это трубчатые клаудины, сотовидные, метровые в поперечнике, намапойкии (*Namapoikia*), которых сравнивали с губками, но они оказались бактериальными постройками, и совсем ни на что не похожие намакалатусы (*Namacalathus*), или чашечки (*греч.* κάλυξ — чашечка) из Намы. Последние рядком расположились в узком слое темно-синего известняка ближе к подножию горы. Они прочно закрепились тонкими стебельками в иле и навсегда застыли, как на прижизненных портретах: несколько похожих на мелкие шампиньоны существ, каждое из которых несет на «макушке» по два точно таких же грибка, только еще меньше. Век их был недолог: стоило подняться, даже во

время шторма, чуть более глубоким слоям воды, как наступала смерть от удушья. Кислорода в эдиакарском океане было мало, и на глубине в пару десятков метров живительный газ заканчивался. Это мы знаем благодаря детальному изучению изотопов урана и молибдена, соотношения разных форм железа и Фреду Боуйеру, который методично, по сантиметру, разбирает всю гору — сначала на образцы, потом на элементы.

В таких условиях прекрасно себя чувствовали бактериальные сообщества, на отрицательно заряженную слизь которых осаждались ионы металлов — в данном месте кальция и магния. И получился известняк с доломитом, пятнистый и бугорчатый (такую разновидность бактериальных образований называют тромболитами). Тромболиты обросли «трупики» намакалатусов, окончательно запечатав их в осадок, но и бактериальный век был недолог: поверх темного известняка лежит белесый и почти невесомый (если сравнить образцы с ладонь величиной) пласт вулканических пеплов. Очередной вулканический взрыв (а в эдиакарской Намибии вулканы извергались часто) на время уничтожил здесь все живое и позволил нам узнать, что намакалатусы жили и умерли между 542 и 540 млн лет до н.э.

Выше на склоне горы меня привлекают три объекта. Первый — выгородки из каменных плит, которые неизвестно кто и когда соорудил на узкой площадке. (Может, загоны для скота, может, ниши для отражения звуков во время ритуалов.) Второй — выставка вендобионтов в этих плитах. Можно рассматривать аусий (*Ausia*), похожих на дырявые мешочки; огромных свартпунтий (*Swartpuntia*), уподобившихся ребристым лопухам; знаменитых птеридиниумов и какие-то метровые формы, напоминающие плоское дерево с большими листьями, которые еще никто не изучал. (Выставка долговременная: смотреть и снимать можно, забирать нельзя.)

А третий объект — те самые «фонарные столбы», которые поразили меня накануне вечером. Вблизи они оказались еще

удивительнее: менее всего на горе посреди пустынных пейзажей Бушменленда ожидаешь обнаружить лес, пусть и редкий. Деревья выглядят более чем необычно, под стать пейзажу: блестящие конические стволы ветвятся совершенно геометрично, а треугольные зубчатые листья собраны в розетки на самых кончиках ветвей. Это древовидное алоэ (*Aloidendron dichotomum*) — самое большое дерево пустыни Намиб и окрестностей — вытягивается за 350 лет на 10 м. Все у него прекрасно продумано: золотистая кора, будто покрытая детской присыпкой, отражает избыточные солнечные лучи, а губчатый ствол и мясистые листья накапливают влагу, которой здесь можно не дождаться и за год. И ничего, растут: когда экологи сравнили фотографии здешних мест столетней давности и современные, то убедились, что почти каждое дерево стоит на месте. Бушмены назвали это растение колчанным деревом, поскольку его почти полые ветви легко превращались в колчаны для стрел. Пустой ствол служил естественным холодильником, где можно было хранить воду: она не портилась и мало нагревалась. Как у любого алое, мякоть листьев использовалась против воспалений и других болячек.

Перед работой можно передохнуть в «тени» алоэндронного леса и полюбоваться на долину с эдиакарскими колоновидными бактериальными рифами, которые поднимались над дном на 30–50 м, а сейчас силы природы восстановили их изначальную форму. Вершина горы плоская, и каменные площадки, которые совершенно не перекосило за 540 млн лет, — это морское дно той поры с лежащими на нем скелетиками клаудин. Поэтому каждый из нас семерых выбирает себе плиту потеплее и поудобнее, мелом по рулетке расчерчивает ее на правильные квадратики (10 × 10 см) и принимается считать и измерять клаудин. Задача — понять, как клаудины выживали в разных условиях и что им вообще было нужно? Разобраться в обстановке поможет седиментология в совокупности с анализом минералов, элементов и т.п. Спойлер: клаудины оказались на редкость пластичными, в экологическом

смысле, животными. В штормовой зоне (ныне обломочные известняки и обильные промоины, заполненные морским цементом) они только крепчали — скелеты становились толще, и трубочки прочнее прирастали к субстрату (рис. 14.1в). На скудном кислородном пайке (на что указывают обогащенные сульфидом глины) они мельчали, конечно, но жили, чем-то жадно всасывая воду. И заселили все карбонатные просторы Намибии да и всего мира. Конкурентов-то не было. Разве что намакалатус. Кстати, а он почему так часто не встречается — ни здесь, ни где-либо еще?..

Теперь наш путь пролегает на север — в другое намское море. Чтобы было еще интереснее, сворачиваем на проселок, где можно встретить несущихся напролом гну, красавцев ориксов, даже «изысканного жирафа», переставшего бродить, наконец, у далекого озера Чад, и целые семьи страусов, которые от мала до велика норовят бежать вровень с тойотой, обогнать ее и пересечь дорогу перед самым радиатором.

Лодж «Зебра Ривер» встречает нас зеленью (река все-таки, хоть и прячется под камнями, но где-то там течет) и шумом всяких пернатых. Рано утром из буша выходит птица в жемчужном оперении, подходит ближе и вдруг превращается в целую стаю. Это цесарки, которые передвигаются столь правильной цепочкой, что пока не окажутся на расстоянии нескольких метров, невозможно понять, сколько их. В кустах ловко перелезают с прутика на прутик маленькие хвостатые птицы-мыши (птицы ведь должны летать, а эти только и делают, что лазают, повисая то на одной лапе, то на клюве, и шуршат). А на финиковую пальму присаживается пара больших серых попугаев: хохолки, кривые клювы, цепкие лапы, которыми они ловко обрывают плоды. Вот только откуда в этой части Африки попугаи? Фермеры, которые заходят вечером в лодж поболтать с гостями и пропустить стаканчик вина, на мои расспросы о местных попугаях, отвечают, что это турако — совсем другие

пернатые. Теперь и турако, и птицы-мыши живут только в Африке, к югу от Сахары, а 50 млн лет назад их предки с фамильными чертами (мощный клюв либо длинный хвост) тоже обитали в одних и тех же местах — в центре Северной Америки.

За полмиллиарда лет до них намакалатусы двинулись в противоположном направлении: из будущей Южной Африки в уже почти сложившуюся Северную Америку. А на реке Зебра, которая вполне оправдала свое название (ночью полосатые ослики приходили на водопой прямо к бассейну в лодже), намакалатусы, видимо, когда-то хорошо питались. Их здесь много, они большие (до 5 см в диаметре) — не то что задохлики с фермы Свартпунт (менее сантиметра), и стенки скелета у них толстые и с шипами (рис. 6.6). Шипы — это далеко не всегда средство защиты: чаще скелетные иглы используются, чтобы не провалиться в мягкий грунт, или чтобы вынести чувствительные клетки дальше от тела и ощутить… Стоп! В таком случае это уже не простейшие, с которыми намакалатусов чаще всего сравнивают, и даже не родственники кораллов. Тогда кто? Попробуем потом заглянуть внутрь скелета, раз он такой мощный. А пока вперед на запад, в пустыню Намиб…

Песчаное море — не образное выражение, так назвали центральную часть Намиб ученые. Эта пустыня, протянувшаяся на 2000 км вдоль кромки Атлантического океана (при ширине от 50 до 150 км) и занимающая площадь 130 000 км^2, — вторая по величине. Первая, конечно, Сахара, расположенная на противоположном конце Африки. Но по высоте Намиб (у нее есть реальная высота) точно первая: дюны возвышаются на 80–120 м. Если измерять в многоэтажных домах, Москву-Сити накроет по самый пентхаус. В общем, не дюны, а горы. И ведут они себя, как горы. После тщательных многолетних измерений геоморфологи наконец поняли, что основания дюн (местами более 2 км шириной и несколько десятков длиной) почти неподвижны, а вот их гребни ежегодно смещаются метров на 15 на восток. Мелкие

— в несколько десятков метров величиной — песчаные холмики гуляют целиком.

А еще Намиб — самая древняя среди современных пустынь. Геологи предполагают, что она зародилась при динозаврах и нынешней величины достигла в два захода — около 16 и 5 млн лет назад, когда на планете разрастались ледниковые щиты, сначала Антарктический, потом Европейский и Северо-Американский (от последнего осталась Гренландия). Поскольку днем в пустынях обычно жарко, многим кажется, что они — порождение глобальных потеплений. На самом деле такие ландшафты образуются в холодные эпохи, когда значительная часть влаги застывает в ледяных шапках и воды для орошения всей планеты просто не хватает.

Кроме того, Намиб — самая сухая. С ней может поспорить разве что южноамериканская Атакама. Время от дождя до дождя здесь может затянуться на годы. Кстати, если этот самый дождичек вдруг и принесет, то совсем не со стороны Атлантики, до которой рукой подать, а из Индийского океана, через весь Африканский юг. Поэтому небо здесь очень чистое и все горные окрестности Намиб усеяны частными обсерваториями. Любой желающий может не только на ночлег остановиться и вкусно пообедать, но и рассмотреть в телескоп звездное небо под хозяйскую лекцию на «джермглише» — английском языке с неискоренимым немецким акцентом.

Вход в безводную пустыню строго по билетам и далеко не везде. Стреляют без предупреждения. И это не фигура речи: крупнейшая алмазодобывающая компания мира присвоила огромную часть Намибии и стережет с автоматами и пулеметами каждый карат. Какая польза от алмазов самой Намибии? Да никакой.

Поначалу кажется, что пустыня — она и есть пустыня. Один песок. Но вдруг среди дюн возникают рогатые силуэты, отбрасывающие какие-то уж совсем длиннорогие тени. Это

цепочкой, буквально след в след, по дюнам карабкаются ориксы. Если повезет, можно встретить стадо жирафов с подрастающим поколением и самых больших наземных животных — африканских слонов, тоже со слонятами. Куда идут все эти звери по бесконечным пескам? Хотят погреться? Ведь за пределами пустыни зимой иногда и замерзнуть можно. Или спасаются от докучливых паразитов? А может, слоны хотят повидать пустынных слонорылов? Эта носатая рыбка — эндемик пустыни (редких и мелких водоемов, конечно)! А странный вырост на рыльце ей нужен для улавливания колебаний электрического поля, которое она сама и создает в поисках пищи.

Все эти животные — аборигены Намиб, прекрасно приспособленные к невозможным, казалось бы, для жизни условиям. Ноги у здешних слонов длиннее, а сами они стройнее, поскольку так увеличивается поверхность тела для испарения и охлаждения. Ориксы превозмогают зной иным способом: у них собственная температура тела повышается до 45 °C, и разность температур внутри и снаружи выравнивается — значит, становится не жарко.

Все они, а также горные зебры, газели-спрингбоки и африканские страусы пасутся среди песков. В поисках излюбленных растений — мопане, тамарикса, комбретума — слоновьи группы могут не пить по четыре дня, преодолевая за это время до 200 км. Длительные переходы всухую совершают и жирафы, и ориксы. Но для них корма больше: многие дюны покрыты целыми полями местного кустистого злака — селина. Трава, правда, растет как-то странно: все пространство покрыто почти идеально круглыми проплешинами, метров десять в поперечнике. Кто же так ровно выел траву — ориксы, спрингбоки? На самом деле эти «ведьмины кольца» — ученые их так и называют — «выгрызают» сообщества почвенных бактерий и микроскопических грибов, разрушающие корневища активными органическими выделениями, чтобы их съесть…

Сопровождаемые большими блестящими жуками-чернотелками, которые без устали бегают вниз и вверх по склону, мы совершаем восхождение (иначе не скажешь) на дюну. Я останавливаюсь, и у меня на кроссовке, чтобы отдохнуть от жгучего песка, застывает чернотелка (только сейчас и становится понятно, что за блестящие создания носились вокруг, вздымая песчаные вихри). На вершину дюны взбирались больше часа, а вниз огромными прыжками уносимся за секунды…

Глава 20
Мшанки и брахиоподы: когда голова не всему голова

Когда-то эту большую группу животных — двустворчатых брахиопод, сетчатых мшанок и живущих в трубочках форонид — называли щупальцевыми. Просто и понятно. Теперь за ними закрепилось название лофофораты (Lophophorata; от *греч.* λοφοσ — грива, султан и φορεω — носить), и кто это, требуется объяснять. Хотя так, конечно, правильнее: ведь щупальца есть, например, у кольчатых червей, у медуз и кораллов. Получается, они тоже щупальцевые? В общем и целом — да, только другие.

У лофофорат маленькие щупальца протянулись одинарным или двойным рядом вдоль желобка, расположенного на особом органе — как можно догадаться, на лофофоре (щупальценосце). Щупальца покрыты многочисленными ресничками, которые гонят пищевые частицы ко рту, открывающемуся в основании подковообразного (обычно) лофофора, и также служат для дыхания. Парные выросты лофофора, как правило, скручены в две спирали. У некоторых древних брахиопод они укреплялись кальцитом или фосфатом и поэтому сохранились в ископаемых раковинах. (Кораллы и медузы, напомню, щупальцами удерживают добычу и умерщвляют ее стрекательными клетками, а кольчецы — ищут.) Все современные лофофораты — животные сидячие, кишечник у них сворачивается петлей, и анальное отверстие оказывается недалеко от ротового. У брахиопод с

кальцитовой раковиной кишечник слепой, без анального отверстия, или, реже, открывается между створок назад. Головы, если не считать небольшого сгущения тел нервных клеток над глоткой, нет как таковой.

Брахиоподы (Brachiopoda; от *греч.* βραχιων — рука и πους — нога) с помощью мантийных складок выделяют известковую либо хитиново-фосфатную двустворчатую раковину. Вот только створки у них — не правая и левая, охватывающие тело с боков, как у двустворчатых моллюсков, а брюшная, обычно более выпуклая, и спинная, уплощенная (рис. 15.1, 20.1). (Выдающейся брюшной стороной они даже похожи на нас.) Створки удерживаются вместе с помощью замка из мелких зубчиков, расположенных на заостренном (иногда клювообразном) заднем крае брюшной створки (соответственно, на спинной есть ямки), и мускулов-замыкателей. Брахиоподы и в этом уподобились двустворкам, но «инженерная мысль» у них работала хуже. Они открывают створки не гибкой связкой, лигаментом, а особыми мускулами-открывателями либо иными группами мышц, двигающими створки или нагнетающими давление в полости тела.

Впрочем, на палеозойский век брахиопод хватило и этого. На грунте они сидели задним краем вниз, прикрепляясь с помощью стебельчатой ножки, выходящей из треугольного или округлого отверстия на макушке брюшной створки (Rhynchonelliformea). Те, кто не имел замка на раковине, либо прикипали известковой брюшной створкой прямо к твердому субстрату (Craniiformea), либо, наоборот, с помощью суженной уплощенной раковины закапывались в мягкий ил, подсобляя себе длинной мускулистой ногой или волоча ее за собой (Linguliformea). Такие формы, вроде современной лингулы (*Lingula*), в Юго-Восточной Азии местные жители даже выкапывают ради их толстых ножек.

Ножка покрыта роговидной кутикулой, которая может уцелеть на окаменелостях в лагерштеттах. Неплохо сохраняются и

чувствительные хитиновые щетинки, такие же, как у кольчатых червей и древних моллюсков. Они располагаются рядком вдоль края мантийной складки и выходят через особые поры в раковине, иногда вытянутые в полые шипы (рис. 15.1). По этому признаку известковые раковины брахиопод легко отличить от раковин моллюсков (с фосфатными проще, таких у двустворок не бывает). Микроструктура раковин чаще пластинчатая или призматическая — вот в этом они с моллюсками несколько похожи. Тонкие пластины иногда выгибаются плотными узкими столбиками, чтобы усилить скелет. Моллюскам подобный внутренний каркас не понадобился: они усовершенствовали сами микроструктуры, создав, например, особо прочный перламутр.

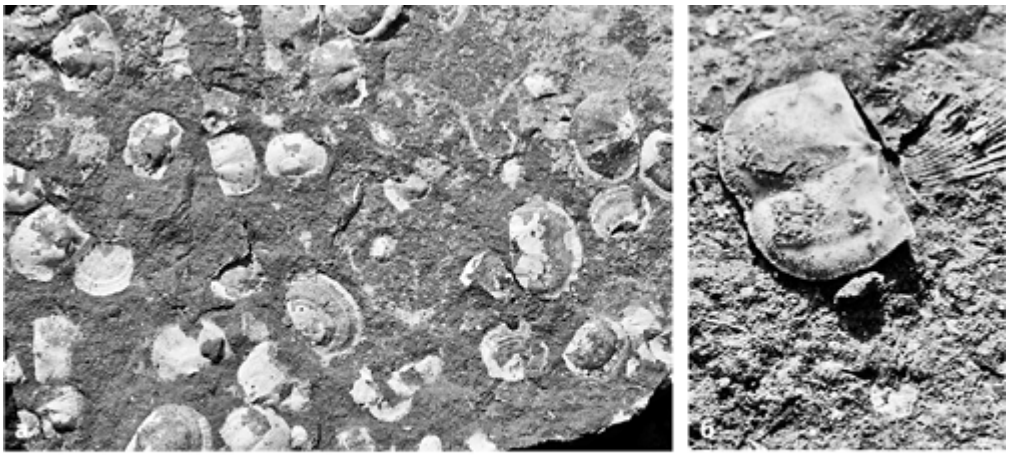


Рис. 20.1. Раковины брахиопод хонетид (*Neochonetes*), ширина до 3 см; позднекаменноугольная эпоха (300 млн лет); Гжель, Московская обл.: а) скопление раковин; б) внутренняя поверхность спинной створки

Примерно так же, как брахиопода, устроен каждый зооид мшанки. Вот только мшанки предпочитают жить сообща — большими колониями, растущими за счет почкования. Стенки зооидов обызвествляются, и получаются тонкие сеточки, которые в мелководных морях покрывают все живое и неживое (рис. 15.1). (На глубине они тоже живут, но там их увидеть сложнее.) Иногда они ветвятся или кустятся, уподобляясь мелким кораллам.

Мшанки единственные из современных лофофорат населяют и пресные водоемы, где даже научились ползать на общей для всех зооидов мягкой подошве со скоростью до 15 мм в день.

О форонидах (Phoronoidea; от *греч.* φωραω — ловить) с палеонтологической точки зрения сказать особо нечего. Живут эти червеобразные лофофораты в тонких органических, покрытых песчинками трубочках, которые строят по мере того, как углубляются в твердый или мягкий грунт. Поселения образуют густые, но, увы, даже если такой домик уцелеет, попробуй отличи его от трубки червя или кого-то еще. Поэтому, когда они появились, неясно.

Зато известно, что брахиоподы возникли в середине раннекембрийской эпохи, и мы можем проследить, от кого они произошли. Конечно, от многостворчатых раннекембрийских животных! (Раннекембрийская эпоха длилась 30 млн лет — дольше, чем целый силурийский период, и за этот немаленький отрезок времени много чего напроисходило.)

Если древнейшие моллюски были многостворками ползучими, то лофофораты — сидячими. Известны они как томмотииды (Tommotiida; напомню, что названа эта группа в честь поселка Томмот на реке Алдан в Якутии) и представляют собой плотненькие пластинчатые фосфатные конические раковинки (менее 3 мм размером) с мелкими порами (рис. 20.2а–в). Раковинки почти всегда асимметричные: встречаются левые и правые формы, а нередко вообще нечто бесформенное. Не случайно одна из древних томмотиид получила имя эксцентротека гуано (*Eccentrotheca guano*). Впрочем, встречались и очень изящно изогнутые, с броской сетчатой скульптурой. (Австралийские ювелиры даже используют их форму в качестве шаблона для изготовления золотых серег, причем им даже думать не надо, как должны выглядеть правая и левая.) Ученые быстро догадались, что перед ними не раковины отдельных животных, а склериты, слагавшие составные чешуевидные покровы —

склеритомы. Вот только как сложить пазл, если его прообраз неизвестен? В лагерштеттах томмотииды упорно не встречались, друг с другом просто — по наитию — не сочетались. Помогла бережная обработка образцов известняка из кембрийских ракушняков. Их растворяли в слабых кислотах и просеивали на тонких ситах.

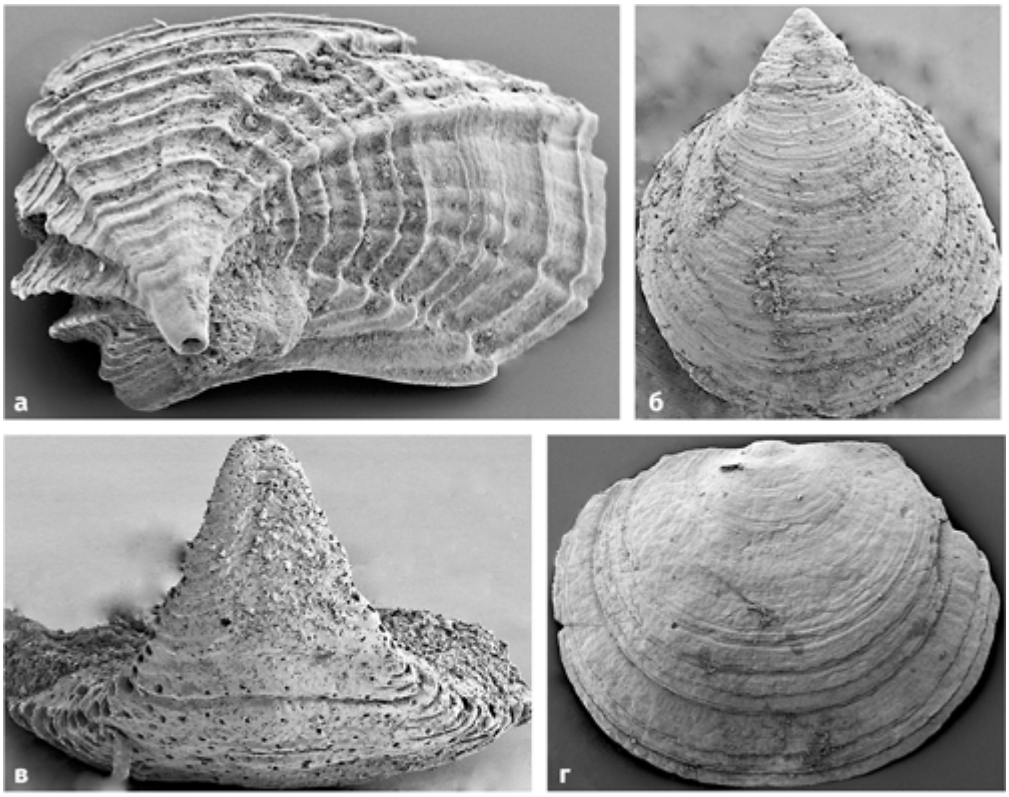


Рис. 20.2. Фосфатные раковины томмотиид и брахиопод; раннекембрийская эпоха (530–525 млн лет); Красноярский край и Якутия (А. Кучинский; NRM): а) склерит каменеллы (*Camenella garbowskae*), длина 0,15 см; б) склерит оймурании (*Oymurania gravestocki*), длина 0,16 см; в) склерит таннуолины (*Tannuolina pavlovi*), высота 0,07 см; г) спинная створка древней брахиоподы пельманотреты (*Pelmanotreta neguertchenensis*), ширина 0,2 см

В итоге удалось получить несколько цельных склеритомов. Выглядели они как многостворчатые фосфатные конусы (3–5 см высотой) с правильным овальным отверстием на вершине. При жизни организма через эту дырку могла высовываться ножка, и, значит, конус располагался вершиной вниз. Нижнюю часть

составляли самые крупные склериты, дальше они мельчали и, если это была эксцентротека, навивались спиралью, буквально врастая друг в друга, поэтому отдельные раковинки довольно бесформенные (рис. 20.3). Иные томмотииды имели в основании конуса два или три крупных пористых склерита, очень похожих на створки брахиопод (рис. 16.1.2). Из пор и трубчатых шипов, судя по их форме, когда-то торчали чувствительные щетинки. Если отбросить «все лишнее» — это уже готовая брахиопода. Именно так предки лингул — первые брахиоподы с фосфатными раковинами — и выглядели (рис. 16.1.7, 20.2г). Причем эти древние лофофораты, как и все их потомки и современные родственники, были сидячими животными. Происхождение брахиопод от более крупных предков проявилось еще в одном необычном явлении: почти у всех животных ранние формы мельче более поздних, а у брахиопод — наоборот! За время своей эволюции они сначала измельчали и лишь потом снова стали наращивать размеры.



Рис. 20.3. Фосфатные склеритомы томмотиид; раннекембрийская эпоха (520–515 млн лет); Юж. Австралия (C. Skovsted; SAMP): а) эксцентротека (*Eccentrotheca helenia*), высота 4 см; б) кулпарина (*Kulparina rostrata*), высота 1,6 см

У многостворчатых томмотиид лофофор пока не обнаружен, но у двустворчатых, например у гелиомедузы (*Heliomedusa*), этот орган можно рассмотреть во всех деталях на десятках экземплярах (рис. 16.1.6). Он несколько отличался от лофофора брахиопод, образуя два больших полукружия внутри раковины. Каждое из них несло довольно крупные щупальца (до 6 мм длиной) с двойным рядом заметных щетинок.

Брахиоподам примерно 525 млн лет, томмотиидам — 530. А раньше? Раньше всех был намакалатус. Правда, его известковые остатки внешне совершенно не похожи на скелеты хоть кого-то из ныне живущих существ, будь то животные, водоросли или какие-либо простейшие: на тонкой изогнутой ножке покоился шестигранник с круглой дыркой в центре каждой грани. Хотя намакалатуса считают примитивным организмом, он был далеко не прост и уж точно не являлся простейшим. Стенка скелета (до

0,1 мм толщиной) имела пластинчатое строение, с закономерными столбчатыми изгибами пластин и тонкими полыми шипами, как у брахиопод и мшанок (рис. 6.6, 16.1.1, 20.4). Почему бы этим, столь непохожим друг на друга, но родственным животным не иметь еще и некоего кузена из Намы, который жил за 15 млн лет до первых брахиопод и за 60 млн лет до мшанок? Тем более что он еще удивительным образом почковался: дочерние организмы исключительно парами и строго симметрично развивались на поверхности материнского. Так умеют только мшанки и еще некоторые вымершие лофофораты. (Несколько лет назад известный английский палеоанималист Джон Сиббик, с которым мы познакомились, работая над англо-американским «Атласом эволюционирующей Земли», помог воссоздать мне намакалатуса во плоти; правда, со щупальцами мы тогда немного переборщили, превратив это существо в помесь гидры и Гидры.) Из верхнего отверстия скелета, вероятно, выдвигались небольшие ресничные щупальца, а боковые служили для выхода половых клеток или оплодотворенных яиц. Хорошо бы еще найти остатки кишечника, чтобы убедиться, что он заворачивался петлей…

Будем искать дальше — и найдем! Более того, 70 с лишним скелетов, покрытых охряной корочкой, окажутся особями с уцелевшими мягкими тканями (рис. 20.4). Ведь эта корка, представляющая сейчас сложную смесь окислов и гидроокислов железа, образовалась по пириту: характерные многогранники данного минерала ни с чем не спутать, пусть он и утратил всю серу. Пирит же заместил мягкие ткани, и теперь мы можем убедиться в том, что у намакалатуса был не только петлевидный кишечник, с помощью пучка мускулов притянутый к скелету, но и тонкая органическая оболочка, выстилающая скелет снаружи и изнутри, чувствительные клетки, заполнявшие каналы в шипах, а также мембрана, связанная со щупальцами. (Сокращение мембраны втягивало щупальца внутрь, а ослабление —

выталкивало наружу.) Правда, от самих щупалец остались лишь цепочки бугорков, радиально расходящиеся от центрального отверстия в скелете.

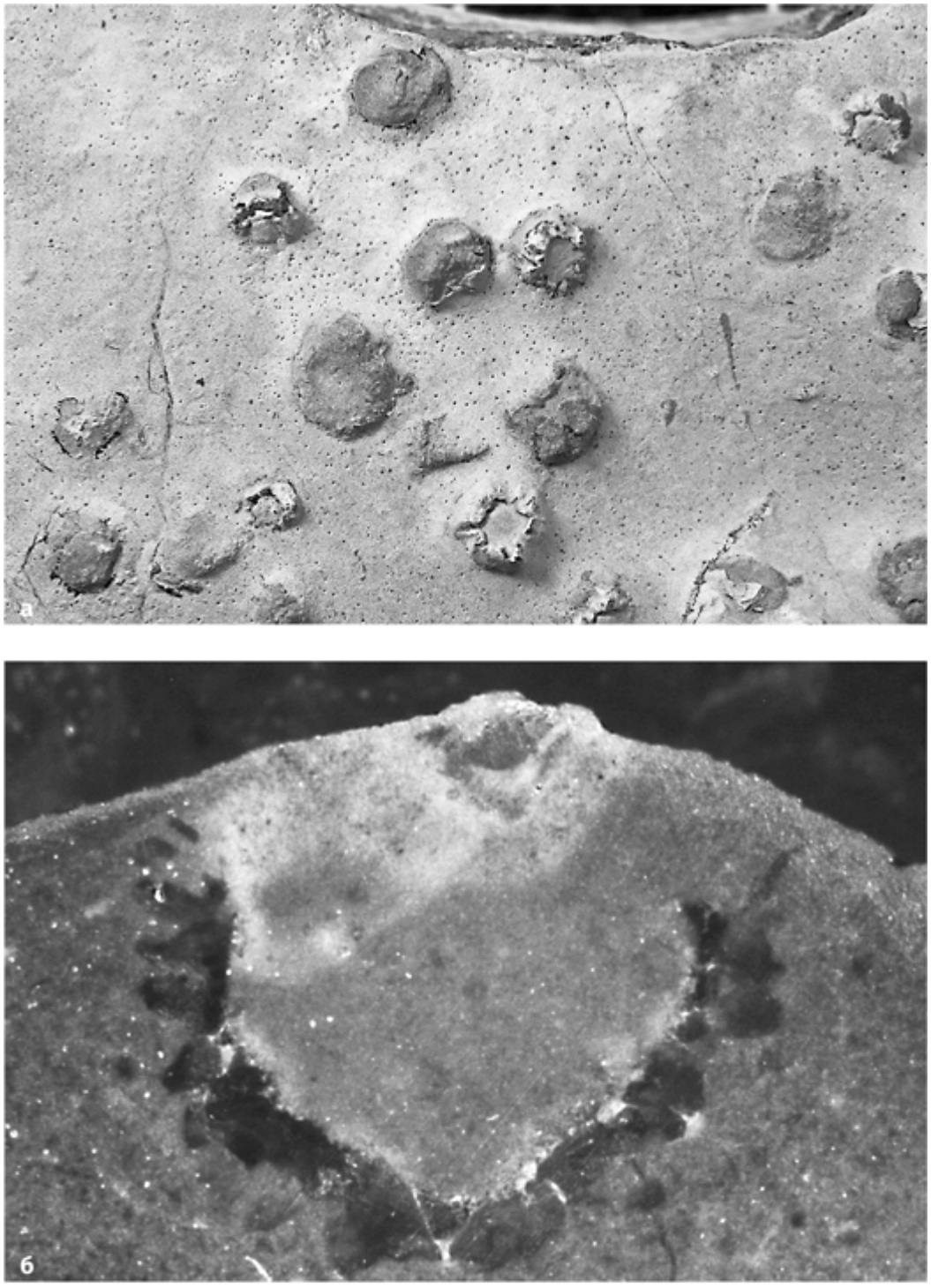


Рис. 20.4. Намакалатус (*Namacalathus hermanastes*), диаметр до 1,5 см; эдиакарский период (547–542 млн лет); Намибия: а) окаменелости с пиритизированными мягкими тканями, вид сверху; б) продольное сечение шипастого скелета (темный слой) с пиритизированными тканями, включая выстилку скелета и чувствительные органы в шипах (яркие слои)

Однако скелет намакалатуса известковый, а томмотииды и ранние брахиоподы принарядились в фосфатные раковины. Впрочем, в кембрии, как в Греции, все есть. В том числе конические известковые двустворчатые скелеты — хиолиты (Hyolitha; от *лат*. hio — быть раскрытым, зиять и *греч*. λιθοζ — камень; рис. 16.1.5, 20.5, 20.6). Одна створка была вытянута в длинный округлый или уплощенный конус (от 1 до 150 мм длиной), другая плотно прилегала к нему крышечкой (форма крышечки — округлая, трапециевидная, треугольная — зависела от очертаний поперечного сечения раковины). Из-за фиброзно-пластинчатой микроструктуры раковины считалось, что в ней сидел моллюск. Проблем добавляли отпечатки мускулов на крышечке: их оказалось столько, что создавалось представление о существе, только и думавшем, куда и как повернуть свою плоскую створку. При таком обилии мускульных тяжей разместить в раковине большую ногу или крупные щупальца, как у моллюсков, не представлялось возможным. Кишечник был петлеобразно свернут, причем «прямая» кишка с возрастом складывалась гармошкой и даже навивалась на пищевод. (Впрочем, куда еще он мог деться в закрытой конической раковине?) Снова помогли лагерштетты, где нашли хиолитов с минерализованными мелкими щупальцами, расположенными подковой. В целом больше похоже на лофофорат, чем на моллюсков.

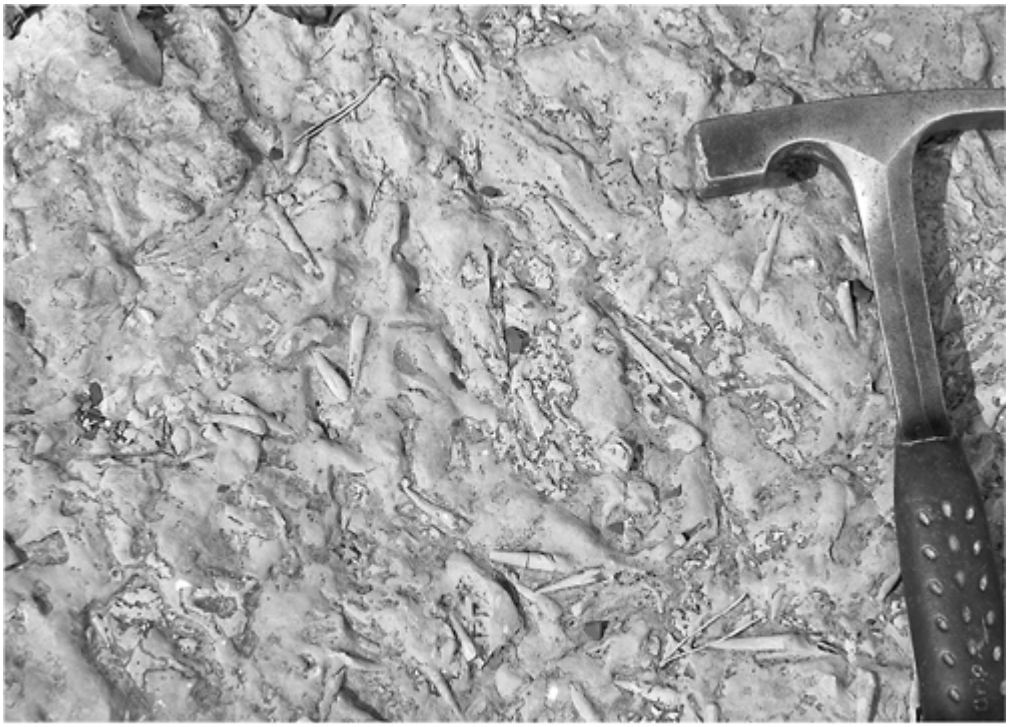


Рис. 20.5. Скопление раковин хиолитов, длина до 5 см; раннекембрийская эпоха (530 млн лет); р. Юдома, Якутия

Среди хиолитов выделялись две группы. Округлые в поперечном сечении ортотеки (Orthothecida; от *греч.* ορθοσ — прямой и θηκη — вместилище, ящик) располагались вертикально (кстати, в рифах, благодаря обрастателям, они нередко так, в прижизненном положении, и застывали). Уплощенные, с выпяченным вперед, словно губа, брюшным краем конической створки — собственно хиолиты — ложились на мягкий ил. Вероятно, они могли менять свое положение с помощью двух дополнительных известковых пластинок в форме длинных дуговидных шипов, связанных системой мускулов с крышкой. Опираясь на них, как на костыли, хиолиты разворачивали раковину против течения, чтобы щупальцами вылавливать пищевые частицы. Именно хиолиты оказались наиболее успешными лофофоратами кембрийского периода. Их обильные раковины образуют ракушняки мощностью до метра и площадью в несколько сотен квадратных метров (рис. 20.5). А многие

хищники, можно сказать, сидели на диете из хиолитов: десятки их опустошенных скелетиков находят в кишечниках головохоботных червей и членистоногих, в копролитах каких-то крупных охотников. Появились хиолиты еще до томмотиид — 540 млн лет назад — и дожили до раннепермской эпохи, хотя к тому времени оставалось всего несколько видов.

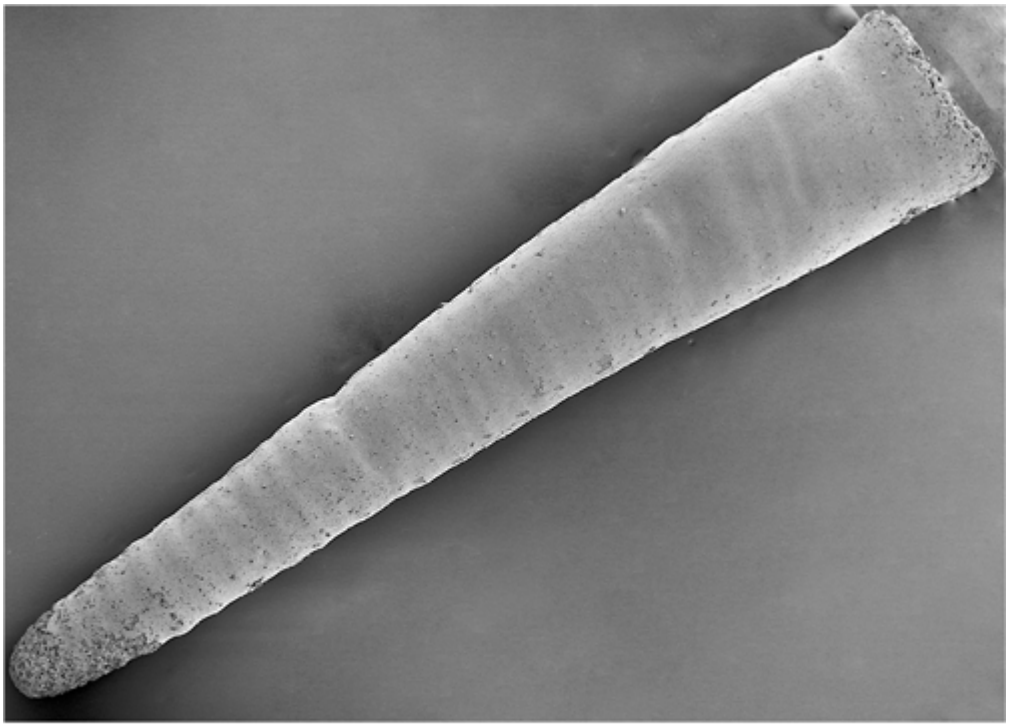


Рис. 20.6. Внутренний слепок раковины ортотециморфного хиолита хетатеки (*Khetatheca cotuiensis*), длина 0,4 см; раннекембрийская эпоха (530 млн лет); Таймыр, Красноярский край (А. Кучинский; NRM)

Среди раннекембрийский ископаемых Чэнцзяна встречаются остатки удивительного трехсантиметрового существа — юганотеки (*Yuganotheca*), сочетавшего в себе, казалось бы, совсем несочетаемые признаки. Юганотека жила в конической, как у хиолита, раковине, которая сверху заканчивалась двумя округлыми створками, вмещавшими спиральный лофофор, а снизу выпускала мясистую ножку — все как у брахиопод (рис. 16.1.4). Правда, все три части раковины были органическими, а

трубку покрывали песчаные зерна, как у форонид. Может быть, юганотека была переходной формой между разными группами лофофорат, а скорее всего, еще одним «экспериментальным животным», на которых так щедр был кембрийский океан.

К середине раннекембрийской эпохи брахиоподы уже приобрели такие же раковины, как сейчас, а поначалу некоторые из них даже «подражали» хиолитам: одна створка оставалась конической, другая только прикрывала полость раковины (рис. 16.1.7). Кроме того, первые брахиоподы были очень «щетинистыми», словно кольчецы или пелагиеллы. Длинные щетинки густо покрывали край мантии и торчали сквозь каналы в створках. Однако брахиоподы сделали небольшой шажок вперед: усовершенствовали спиральный лофофор — опору, на которой можно было разместить гораздо больше ловчих щупалец, необходимых для питания и дыхания. Причем в кембрийском океане вторая функция была особенно важна. Когда к концу раннекембрийской эпохи наступил кислородный кризис, брахиоподы смогли потеснить хиолитов. На внутренней стороне раковины ринхонеллиформных брахиопод часто видны разные известковые подпорки, поддерживавшие этот важнейший орган (рис. 20.1б).

Сегодня лингула сохраняет хитиново-фосфатную раковину, вот только уже равностворчатую. Блестящая гладенькая раковина лингулы часто вводит в заблуждение: кажется, что эта брахиопода совсем не изменилась за полмиллиарда с лишним лет эволюции. Впечатление обманчивое. Сначала лингулиды (это не один вид, а множество родов обширного отряда) жили на поверхности осадка, прикрепляясь к пустым панцирям трилобитов или раковинам хиолитов с помощью коротенькой ребристой ножки. Затем стали заякориваться в грунте толстым концом удлиненной тонкой ножки (рис. 16.1.8). Позднее они научились уходить в ил с головой (хотя головы почти и не было), для чего понадобились тонкие подвижные створки. Соответственно усложнилась и

система мышц, позволявшая смещать их относительно друг друга. Особенности мышечной ткани можно выявить, изучая отпечатки клеток на внутренней поверхности створок: ширина этих шестиугольничков составляет от 5 до 35 мкм, и чем они мельче, тем плотнее и мощнее были волокна прикрепленного в данном месте мускула.

При глубоком «познании» илов современным лингулидам пришлось столкнуться с нехваткой кислорода. Справились они с этой проблемой благодаря развитой системе кровеносных сосудов. Такой системы еще не было у триасовых лингулид, копавшихся, видимо, неглубоко. А вот чувствительные щетинки, ранее равномерно торчавшие во все стороны, сложились в три фильтровальных псевдосифона, которые приподнимаются над поверхностью для вывода и ввода водяных потоков. Все это позволило лингулидам, пусть и не слишком разнообразным, остаться одной из пяти групп брахиопод, доживших до наших дней. По меньшей мере 21 другая группа исчезла еще на кембрийско-ордовикской заре палеозойской эры.

Современные брахиоподы заметно различаются по типу личиночного развития, но сохранился ли хоть один из вариантов такого развития с давних, кембрийских, пор, или все это новшества ныне существующих групп, определить непросто. (Никому ведь в голову не приходит, что 40 млн лет назад хоботные выглядели как африканский слон или шерстистый мамонт, а со времен первых брахиопод времени утекло на порядок больше.) Древние формы, вероятно, сразу выделяли обе створки. Конечно, найти отдельную личиночную раковину практически невозможно, но брахиоподы не линяют, а просто увеличиваются в размерах, добавляя новые слои фосфата или карбоната по периферии скелета. Поэтому личиночные створки навечно остаются впаянными в самую древнюю, примакушечную, часть раковины и хорошо распознаются, несмотря на свою малость (0,05–0,1 мм). Их поверхность

ямчатая, поскольку на ней при жизни располагались кремневые чешуйки — весьма важная часть скелетика, позволявшая личинке оставаться планктоном, т.е. находиться в приповерхностных водах океана. Ведь кремнезем, подобно оконному стеклу (по сути, это одно и то же), не пропускает ультрафиолет. И кремневые вкрапления защищали личинку, поскольку при низком уровне содержания кислорода в кембрийской атмосфере озоновый щит еще не стал надежным экраном, отражавшим убийственное ультрафиолетовое излучение коротковолнового спектра.

Кроме того, у юной планктонной брахиоподки росли мощные пучки личиночных щетинок: эти тонкие органические шипики также улучшали плавучесть и позволяли ощущать окружающее пространство. (Выражение «офисный планктон» придумали экологически безграмотные авторы: на самом деле эти тяжелые на подъем, обрюзгшие от сидячей работы люди должны называться «офисный бентос».) Ложбинки, где они находились, тоже остаются на раковине. Зачаточная ножка помещалась между створок, и только когда подросшая брахиопода оседала на дно, для нее в брюшной створке формировался отдельный выход.

Эволюция этой группы в основном была связана с изменением формы лофофора, о которой отчасти можно судить по его скелетной опоре — сложно свернутым кальцитовым спиралям. Другим весьма по-разному обыгрываемым элементом брахиоподовой конструкции была система мускулов — замыкателей и открывателей раковины. Под крепеж этой системы отводились специальные площадки и выступы на внутренней поверхности створок. Развитые мышцы продуктид (Productida; от *лат.* productus — растянутый), появившихся в раннесилурийскую эпоху и доживших до начала мезозойской эры (440–245 млн лет назад), ворочали даже тяжеленные килограммовые створки. Эти брахиоподы стали крупнейшими среди всех лофофорат, дорастая до полуметровой длины. При таких размерах они обходились без ножки (все равно бесполезна)

и «лениво» лежали на грунте. Вероятно, именно с приспособлением к мягкому карбонатному илу и связан их гигантизм: широкая и длинная, похожая на шлейф брюшная створка не давала утонуть в полужидком осадке. Продуктиды поменьше, например среднепермский эхинаурус (*Echinaurus*), использовали для тех же целей длинные изогнутые иглы (рис. 20.7). Многие ископаемые брахиоподы обзавелись подобными полыми шипами, но не для защиты (они слишком хрупкие), а для «мироощущения»: иногда в таких трубках сохраняются остатки органического вещества и даже чувствительные щетинки. Некоторые рифовые брахиоподы утыкались иглами друг в друга, чтобы поддержать соседку — а может, и чтобы пообщаться (рис. 20.8)? (Из-за этого полезного украшения подобные брахиоподы стали вожделенной добычей коллекционеров, а те — жертвами мошенников-торговцев: в этом деле тоже существует жесткая пищевая цепочка.)

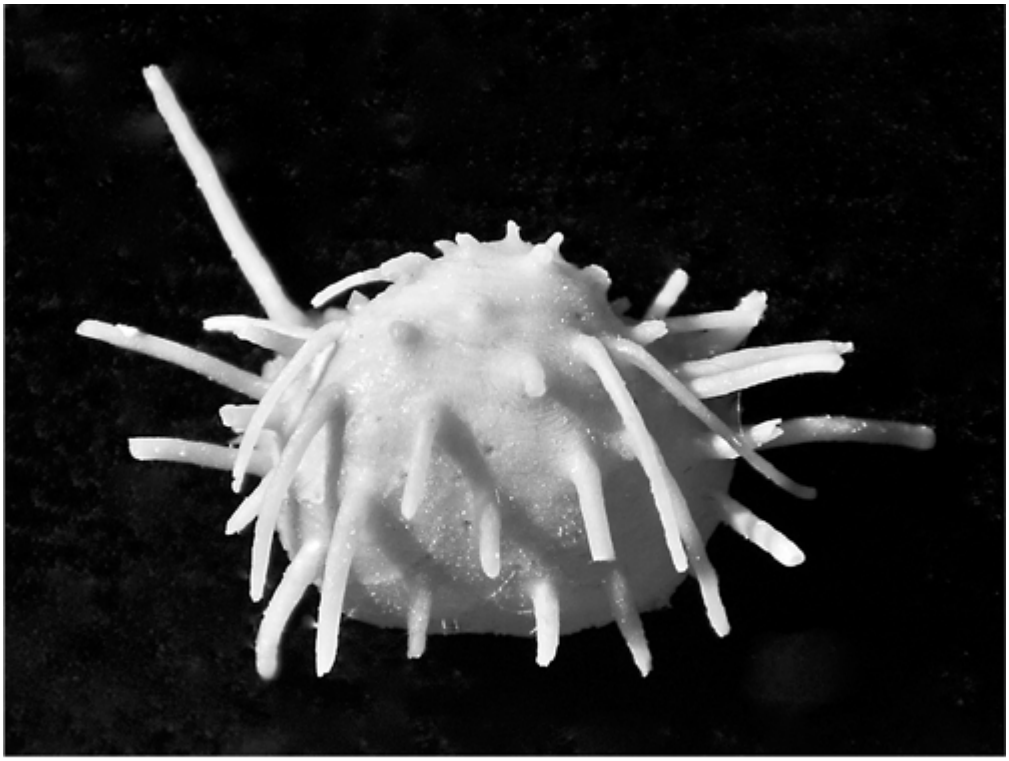


Рис. 20.7. Брюшная створка продуктиды эхинауруса (*Echinaurus*) с полыми шипами, ширина раковины 1 см; среднепермская эпоха (270 млн лет); Техас, США (commons.wikimedia.org)

Если не считать минерализованного скелета лофофора и площадок для крепления мускулов, о внутреннем устройстве древних брахиопод известно мало. А ведь строение органов у прежних форм могло сильно отличаться от такового современных, в чем мы уже убедились на примере лингулид. Скажем, у бертии (*Berthia*), раннесилурийской представительницы ортид (Orthida; от *греч.* ορθοσ — прямой), ножка была довольно длинной, поперечно-ребристой и заканчивалась пучком корневидных выростов, которыми она цеплялась к какому-то предмету. А у столь же древней атрипиды (Atrypida; от *греч.* α — без и τρυπημα — отверстие) по периферии створки лучами расходились множественные щетинки, как у раннекембрийских предшественниц. Среди нынешних брахиопод таких нет. Очень выделялись пермские рифовые брахиоподы, конической формой уподобившиеся кораллам или археоциатам

(рис. 20.8). (Может быть, они вспомнили облик своих кембрийских предков?)

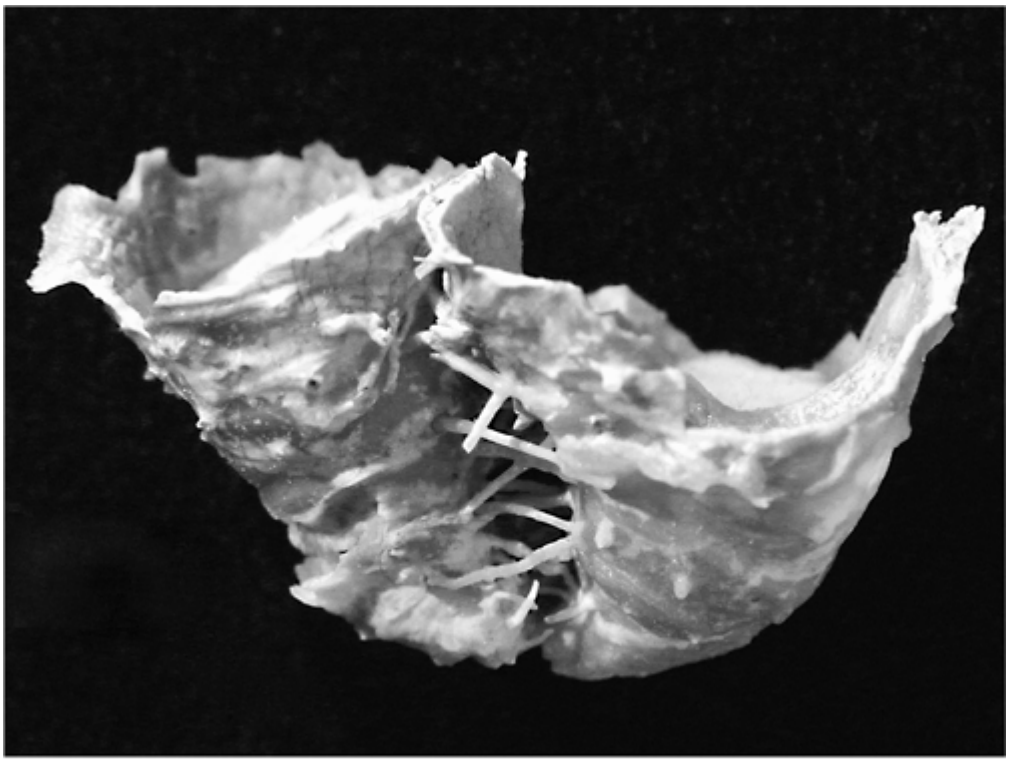


Рис. 20.8. Конические створки продуктид херкосестрия (*Hercosestria cribrosa*), ширина раковины до 2 см; среднепермская эпоха (270 млн лет); Техас, США (commons.wikimedia.org)

Учитывая, что кембрийские брахиоподы редко вырастали до сантиметрового размера, появление крупных спириферид (Spiriferida; от *греч.* σπειρα — извив и φερω — нести), название которых отражает форму лофофорного скелета, и продуктид очень хорошо показывает, что эти животные развивались в соответствии с правилом Копа (рис. 20.9). Действительно, к началу каменноугольного периода размеры брахиопод увеличились в среднем в 100 раз по сравнению с кембрийским, причем в разных группах независимо. В ордовикском, девонском и пермском периодах эти животные были особенно разнообразны: в морях одновременно обитало более 300 родов (в

девонском даже до 450 доходило). И хотя двустворки-моллюски пока что уступали им и в числе видов, и в размерах, в своем влиянии на состояние океана они превзошли двустворок-немоллюсков уже во второй половине палеозойской эры. Мускульные усилия на открывание створок требуют бóльших энергозатрат, чем пластичная связка-лигамент моллюсков. Это несовершенство конструкции, возможно, стало одной из причин того, что современные (и мезозойские) пляжи усеяли раковины двустворок, а не створки брахиопод, как палеозойские (рис. 20.1). Благодаря гибкой связке двустворки роют, сверлят, плавают. Брахиоподы же не могут ничего: все усилия уходят на то, чтобы открывать и закрывать раковину.

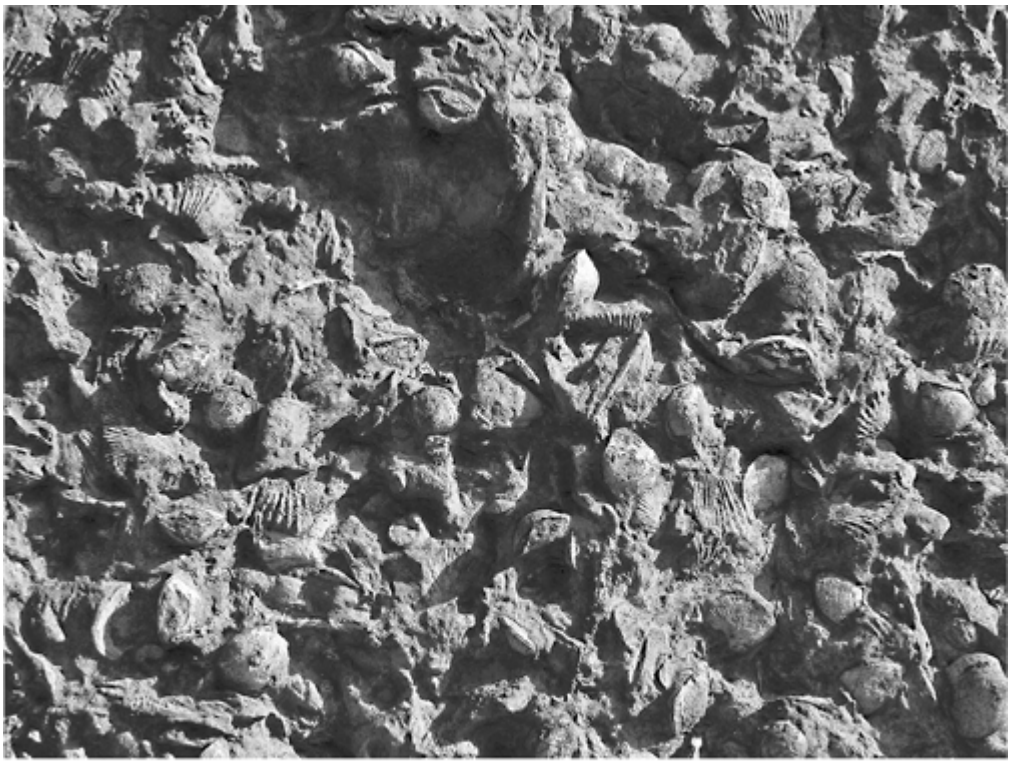


Рис. 20.9. Скопление раковин спириферид, ширина раковины до 5 см; девонский период (387–380 млн лет); Юж. Китай

Еще одна причина того, что брахиоподы «проиграли» — лофофор со щупальцами. Для достаточно крупных животных это

отнюдь не оптимальный орган питания и дыхания. Двустворки с мощным жаберным аппаратом и в этом добились преимущества. Можно даже посчитать какого: эти моллюски процеживают воду со скоростью 133–3155 мл/ч, тогда как брахиоподы сходной массы способны за то же время пропустить через себя лишь 39–516 мл жидкости. Вот поэтому за чистоту воды в океане с конца палеозойской эры борются двустворки, а не брахиоподы. Помогли двустворкам и более совершенные и прочные микроструктуры раковины, такие как, например, перламутр. При меньшей толщине перламутровых (отчасти) створок моллюски не были уязвимее брахиопод. К тому же перламутр и другие моллюсковые микроструктуры оказались весьма пластичными: раковину можно встраивать в любое пространство, не заботясь о соблюдении правильных пропорций (как это делают устрицы). Брахиоподам и это удается с трудом: в большинстве они заложники порядка, и без строгого соблюдения законов симметрии их мир рушится. «Прецедентное право», на которое положились двустворки, оказалось намного выигрышнее, чем эволюция по строго очерченным «формальным» правилам, установленным брахиоподами. После пермско-триасового вымирания разнообразие последних резко пошло на спад, не удивляли они и размерами. Сейчас насчитывается около 350 видов брахиопод (двустворок — свыше 10 000).

Мшанки показали, что коллективный разум, даже если его нет, лучше индивидуального. (По крайней мере, среди лофофорат.) Как и большинство брахиопод, они изначально избрали в качестве строительного минерала для скелета кальцит, поэтому их микроструктура хорошо сохраняется и позволяет отличать ископаемых мшанок от самых мелких внешне на них похожих губок, кораллов и водорослей. Живут они в общем доме — зоарии. Новые зооиды появляются путем почкования и остаются вместе на много поколений вперед. А чтобы не связываться с проблемой общественной канализации, мшанки лишились

органов выделения. Это вообще очень маленькие существа: целая мшаночная колония из сотен индивидов умещается на ладони, а отдельные индивиды — зооиды — обычно 0,1–0,5 мм в диаметре, реже достигают 1 мм (рис. 20.10, 20.11). Остатки древнейших мшанок начинают встречаться почти с самых нижних ордовикских слоев, датируемых возрастом 480 млн лет. И это единственный тип животных со скелетом, достоверные представители которого неизвестны из кембрийских отложений. Поскольку уже самые первые из них были колониальными, указать конкретных предков этой группы пока не удается. Разве что намакалатус, который умел почковаться как мшанка? Но он остался в далеком эдиакарском прошлом, не дожив до появления этих лофофорат 60 млн лет. Самые древние мшанки обитали в тропических морях китайской части Гондваны и Балтии, где стали особенно разнообразны и породили даже обособленный отряд эстониопорат (Esthonioporata).



Рис. 20.10. Колонии узкоротых мшанок прасопора (*Prasopora falesi*), диаметр до 2,5 см; позднеордовикская эпоха (450–445 млн лет); Айова, США (commons.wikimedia.org)

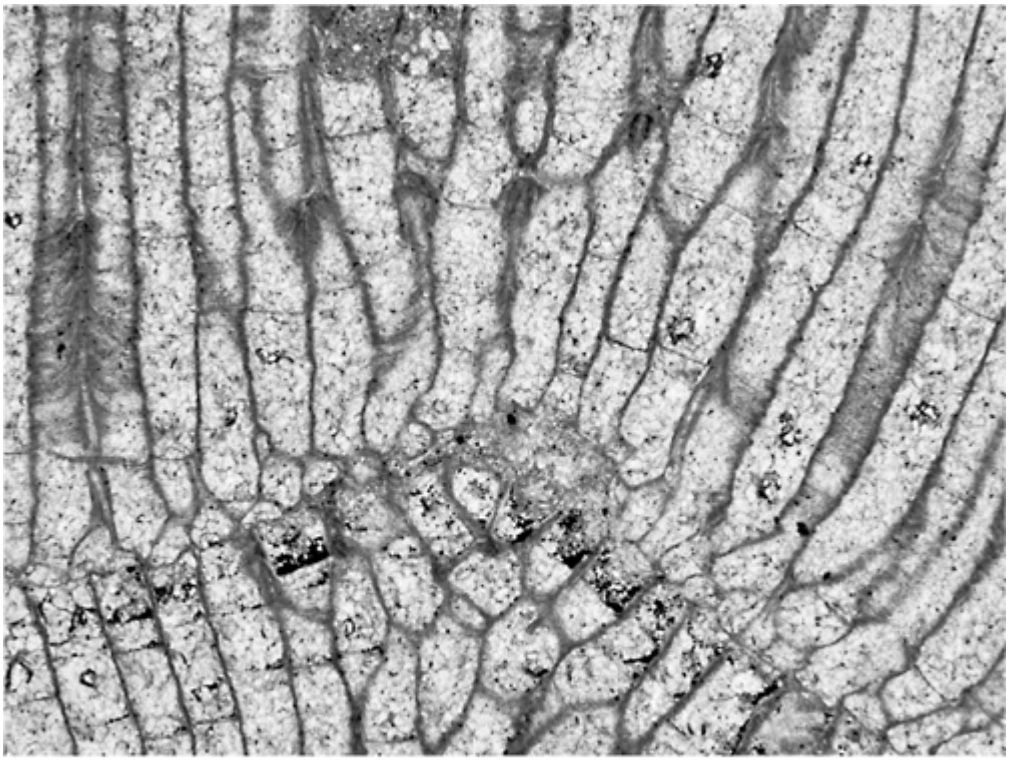


Рис. 20.11. Продольный срез колонии узкоротых мшанок стигмателла (*Stigmatella personata*), диаметр зооидов до 0,016 см; позднеордовикская эпоха (450 млн лет); Кентукки, США (commons.wikimedia.org)

Создав колонии-зоарии и воздвигнув над ними известковый каркас, мшанки, как и многие кораллы, двинулись по пути интеграции, но сумели превзойти в этом всех других животных (может быть, за исключением сифонофор). Ордовикские зоарии были довольно простыми: они состояли из одинаковых трубчатых питающих зооидов (автозооидов), образующих цепочки, веточки или массивные желваки (рис. 20.10). Такая конструкция зоария принадлежит в основном мшанкам, которых выделяют в группу узкоротых, или стенолемат (Stenolaemata; от *греч.* στενοζ — узкий и λαιμοζ — глотка). Ведь индивидуальное отверстие скелета (цистида), откуда высовывается полипид со щупальцами, у них закрывается (суживается) кольцевым мускулом.

Внутри скелетов развились пластинчатые выступы, к которым можно прикрепить усиленные главные мускулы тела. Эти сократительные мышцы, ретракторы, сжимаясь, втягивали

полипид внутрь, поскольку фильтровать ему приходилось снаружи. И чем удачнее располагались площадки для крепления ретракторов, чем шире они становились, тем быстрее и глубже полипид прятался в «домик» в случае опасности. Очень мелким существам всегда было кого опасаться. Конечно, огромные ракоскорпионы на мшанок вряд ли бы позарились, но конодонтофориды, морские ежи, улитки — все точили на них зубы (ежи — даже в прямом смысле). Сетчатые скелетики — обычное содержимое разных копролитов.

Это объясняет, почему уже в ордовикском периоде некоторые зооиды перестали самостоятельно ловить пищу и размножаться, измельчали. Они окружали питающие индивидуумы, и можно предполагать, что зооиды «средней упитанности» укрепляли стенку, а совсем «тощие» малыши взяли на себя роль охраны. Колонии также подразделялись на участки, различавшиеся по размерам и плотности зооидов и по высоте самих участков (возникли равномерно расположенные бугорки; рис. 20.12). Такие колонии часто разрастались вдоль поверхности раковин медленно плавающих наутилоидов. Когда моллюск плыл, вода струилась к вершинам этих бугорков, неся мшанкам пищевые частицы буквально прямо в рот — ведь отверстия зооидов были направлены по ходу движения. Со смертью гостеприимного хозяина жизнь мшанок не прекращалась: они продолжали развиваться на обломках его раковины и даже на уплотнившемся в ее отсеках осадке (рис. 18.28).

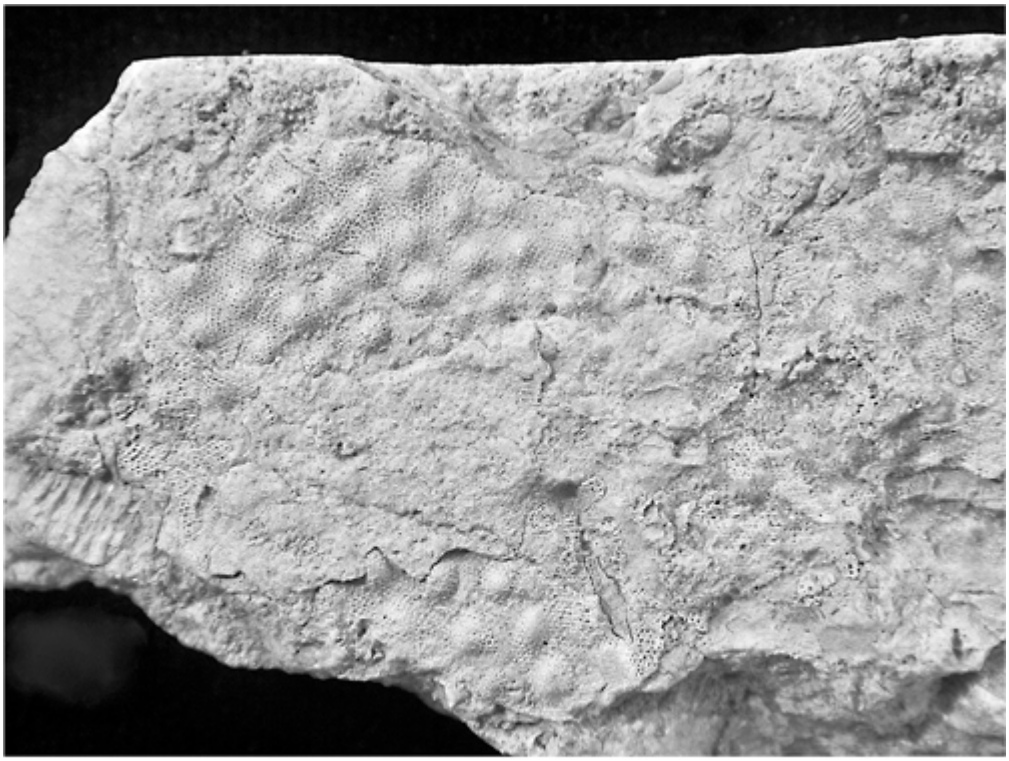


Рис. 20.12. Колония узкоротых мшанок фенопора (*Phaenopora superba*) на обломке раковины наутилоида, ширина видимой части колонии до 2,5 см; раннесилурийская эпоха (443–433 млн лет); Огайо, США (commons.wikimedia.org)

К концу девонского периода, когда весь океан охватила бурная перестройка пищевых цепей, узкоротым мшанкам пришлось проявить некоторую изобретательность в создании дополнительной защиты. Самые простые «оборонные сооружения», возможно появившиеся еще до этого сурового времени, представляли собой дополнительные валики на скелете. Более изощренные — валики с шипами. А самый передовой способ защиты заключался в создании «заградотрядов». На сей раз охрана набиралась из более упитанных и многочисленных зооидов. От них, увы, остались только закономерно расположенные поры в скелете, по которым видно, что они все же были мельче питающих собратьев. Кроме того, скелет начал укрепляться ровно тем же способом, что у намакалатуса и некоторых брахиопод: слои складывались правильными радиальными столбиками. (Хорошей наследственностью

пренебрегать никогда не стоит.) Усилив скелеты, девонские и каменноугольные мшанки даже начали самостоятельно возводить небольшие рифы (рис. 20.13).



Рис. 20.13. Риф, образованный колонией узкоротых мшанок; ранне-среднедевонская эпохи (407–388 млн лет); Кантабрийские горы, Испания

Наибольшую опасность для девонских мшанок, вероятно, представляли морские пауки (пикногониды) с хоботками, с помощью которых они высасывали мягкое содержимое зооидов прямо из трубок, как коктейль из бокала через соломинку. Девонский период — это время самых крупных пикногонид, и шипы вкупе с защитными зооидами в первую очередь предохраняли именно от хищников-высасывателей.

В пермском периоде мшанки — единственные среди ныне живущих лофофорат — проникли в пресные водоемы. Для этого они «позаимствовали» способ выживания у пресноводных губок: создали «капсулы времени» — статобласты, в которых мшаночная

почка, снабженная запасом пищи, могла пережить несколько засушливых или морозных лет. Дисковидные двустворчатые хитиновые статобласты с сетчатой поверхностью, хотя и достигают диаметра всего 0,5–0,8 мм, очень отличаются от любых других пресноводных ископаемых. Сетчатый рисунок на поверхности образован ячейками, при жизни заполненными газом, которые придают этим почкам плавучесть. По их обилию (например, в южноафриканском озере Мольтено, существовавшем около 225 млн лет назад) можно сказать, что расцвет пресноводных мшанок наступил в конце триасового периода. Больше от них ничего не остается, поскольку минерального скелета эти мшанки лишены. Относятся они к отдельной группе — покрыторотые, или филактолематы (Phylactolaemata; от *греч.* φυλαξ — страж, хранитель и λαιμοζ — глотка), поскольку их ротовое отверстие прикрыто небольшим выростом тела.

Следующая глобальная перестройка в микромире мшанок случилась в разгар мезозойской эры. Из многочисленных палеозойских стенолемат только те, кто обрел разнообразные зооиды — круглоротые, или циклостоматы (Cyclostomata; от *греч.* κυκλοζ — круг и στομα — рот), дожили до лучших времен (рис. 12.11). Некоторые мезозойские новшества стали общим достоянием всех мшанок. У них появились выводковые камеры. Созревшая и ко всему готовая личинка сразу по выходе могла закрепиться на грунте вместо того, чтобы подрастать, болтаясь в полной опасностей толще воды. Зооиды мшанок стали почковаться не только вдоль поверхности прикрепления, но и перпендикулярно ей. Так было легче обрастать препятствия и нерасторопных соседей-соперников. Циклостоматы развернулись в борьбе за пространство раньше прочих родственниц, в позднетриасовую-раннемеловую эпоху: у них был большой жизненный опыт — с ордовикского периода. Ветвясь во все

стороны, колонии мшанок-обрастателей лучше распределялись по поверхности.

Ктеностоматы (Ctenostomata; от *греч.* κτενος — гребень и στομα — рот), или гребнеротые мшанки, ввязались в борьбу за существование позднее — с позднемеловой эпохи. Эти животные имели давнюю историю как сверлящие организмы. Хотя от самих таких мшанок, даже от их скелетов, ничего не остается, примечательные дырки в чужих раковинах, похожие на мелкое сито, ни с чем другим спутать невозможно. По этим сложным микропорам можно в подробностях реконструировать строение всей колонии. Появились такие зоарии в ордовикском периоде (470 млн лет назад), прожили долгую, скрытую от посторонних глаз (и зубов) жизнь, чтобы в меловом периоде «выйти в свет», дав начало остальным гребнеротым, которые стали конкурентами других мшанок-обрастателей.

Гребнеротые мшанки обзавелись подвижными шипами для обороны от прожорливых голожаберных моллюсков — главных своих врагов наряду с морскими пауками. Гребенчатые щитки (они и дали название этой группе) надежно прикрыли поверхность уплощенных зооидов. Зооиды одной колонии образовали сплошную зону облова так, что щупальца соседей почти не соприкасались, но действовали в едином темпе и порыве. Водный ток устремлялся к центру колонии, лишенному зооидов, где восходил вверх в виде сильной струи, как дым в каминной трубе. Слаженная работа зооидов ускоряла прохождение воды сквозь колонию, и пищи поступало больше. У автозооидов, за счет которых все кормились, рот открывался шире, и выходящий поток не мешал входящему. Новшества гребнеротых оказались весомее, чем у других мшанок, а обмен веществ происходил в ускоренном темпе. В результате их быстро развивавшиеся колонии часто обрастали родственников-конкурентов, буквально подавляя их.

Наибольшим разнообразием зооидов отличались близкие родственники гребнеротых — губоротые, или хейлостоматы (Cheilostomata; от *греч.* χειλος — губа и στομα — рот), которые появились в конце юрского периода (160 млн лет назад; рис. 20.14).

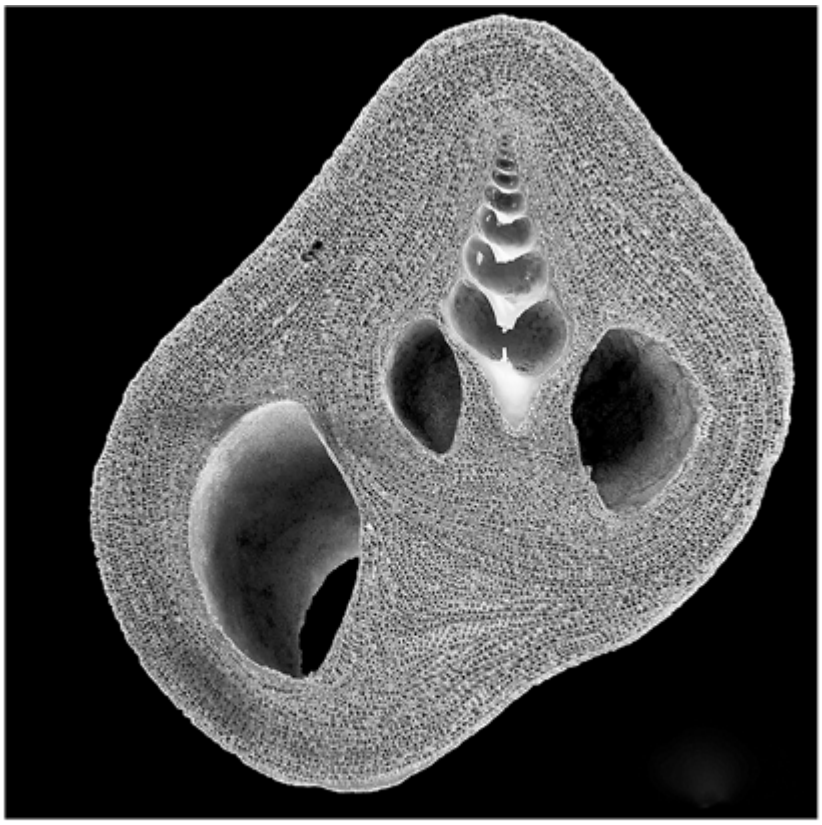


Рис. 20.14. Бриолит — разновидность каменного желвака, образованного мшанками. В данном случае гребнеротые (*Acanthodesia commensale*) в несколько слоев «укутали» раковину улитки, пока она служила убежищем для рака-отшельника (*Pseudopagurus granulimanus*), диаметр бриолита 5 см; Атлантический океан, Мавритания (commons.wikimedia.org)

Кроме питающих автозооидов, у них есть специальные дисковидные особи, закрепляющие колонию на субстрате, и два разных типа «защитников». Первые — это мелкие зооиды-вибракулярии с одним покрытым шипиками щупальцем, которым они как хлыстом отбивались от обрастателей. Вторые — авикулярии (названные так из-за сходства с птичьим клювом) —

благодаря подвижной крышечке захлопывались, словно мышеловка. «Защитники» разгоняли или даже хватали назойливых мелких хищников и нахлебников, а в случае большой опасности главный зооид мог спрятаться под крышечкой. Каждый автозооид мог почковаться, а мог вынашивать одно-единственное яйцо, для которого строил «детскую» — небольшую ячейку (овицеллу). Развивающийся зародыш питается за счет материнского организма: в какой-то степени как плод у плацентарных млекопитающих.

Вторая половина мелового периода ознаменовалась «проливными» планктонными дождями, что привело к накоплению тонких известковых илов, давших название периоду. Выжить мелким существам в таких условиях было непросто. Одни мшанки научились закрываться наглухо крышечками и «засыпать» на время под слоем осадка, пока его не размоет штормами. Другие научились ходить. Отважились на это губоротые — для столь мелких существ это был поистине огромный шаг. Колонии таких мшанок разрастались в виде диска около 2 см диаметром (и не более того: рост подобной колонии — конечный). На выпуклой верхней стороне сидели питающие автозооиды овальной формы, на уплощенной нижней располагались вибракулярии и автозооиды с утолщенными стенками, а также непитающие зооиды, укрепляющие подошву. Именно вибракулярии и служили ножками. Если присмотреться, колония напоминает модель спиральной галактики в миниатюре, поскольку зооиды почковались, образуя спиральные ряды, что тоже усиливало общую постройку. И все же лучший способ перемещения заключается в том, чтобы оседлать раковину более подвижной улитки, или панцирь краба, или — два в одном — жилище рака-отшельника (рис. 20.14). Научились мшанки и восстанавливать поврежденную часть колонии, латая дырки на обломанном краю и возводя усиленные «бастионы» всем коллективом.

В итоге гребнеротые и губоротые, а также обновленные круглоротые мшанки с быстро растущими колониями составляют подавляющее большинство среди современных мшанок и лофофорат в целом. За считаные месяцы они могут покрыть тонким слоем немаленькое затонувшее судно. Да и вообще в море редко можно найти твердую поверхность, на которой не было бы легко узнаваемой сеточки…

На этом заканчивается история современных лофофорат, но не будем забывать и тех, кого уже нет рядом с нами. Конечно, большинство устаревших конструкций осталось в далеком эдиакарском-кембрийском прошлом. Однако была среди лофофорат по крайней мере еще одна интересная группа, о которой стоит упомянуть. Палеонтологи знали представителей этой группы давно, но не догадывались, кто это: тентакулитоидов относили отчасти к моллюскам, а отчасти к кольчатым червям. Тентакулитоиды (Tentaculitoida; от *лат*. tentaculum — щупать) существовали в трех довольно разных формах с середины ордовикского периода (460 млн лет назад). Все они были миниатюрными созданиями — несколько миллиметров длиной или в диаметре. Силурийско-девонские тентакулиты (Tentaculitida) строили узкоконические раковинки (обычно до 1,5 см длиной) с тонкими продольными и резко выступающими поперечными ребрами, создававшими на поверхности сетчатую скульптуру (рис. 20.15). Из-за миниатюрности и отсутствия каких-либо следов прикрепления считалось, что тентакулиты, населявшие исключительно тропические моря, переносились по воле волн и течений. (Именно из-за похожести раковин на «домики» планктонных моллюсков их долгое время и относили к таковым.) Однако там, где их раковинки сохранились лучше всего, например в хунсрюкских сланцах, видно, что они тесно облепляли раковины наутилоидов, расположившись щупальцами в сторону головы моллюска, и при жизни путешествовали, как пассажиры.

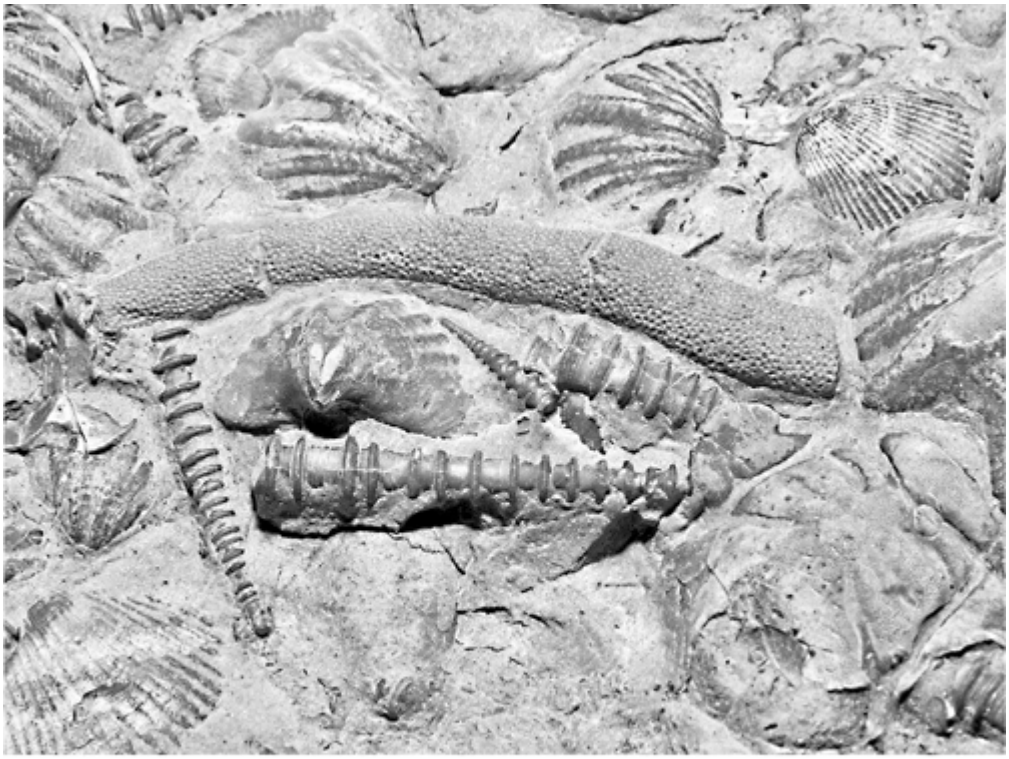


Рис. 20.15. Раковины тентакулитов (*Tentaculites*), до 1,5 см длиной, среди створок брахиопод и скелетов мшанок; раннедевонская эпоха (419–410 млн лет); Мэриленд, США (commons.wikimedia.org)

Похожие на ребристые рожки, ордовикско-каменноугольные корнулиты (Cornulitida; от *лат.* cornu — рог и *греч.* λιτοζ — простой), наоборот, с самого начала взрослой жизни (как только личинка оседала на дно), старались закрепиться на гальке или чьем-то скелете, а лучше — спрятаться между шипов морской лилии или ребер раковины брахиоподы (рис. 20.16). Некоторые корнулиты даже успевали прилепиться к парящим в водной толще граптолитам и путешествовали вместе с ними.



Рис. 20.16. Раковина корнулита на створке строфоменидной брахиоподы, длина 1,2 см; позднеордовикская эпоха (455–445 млн лет); Индиана, США (commons.wikimedia.org)

Свернутые в уплощенную спираль микроконхиды (Microcochida; от *греч.* μικροζ — малый, небольшой и κοχλοσ — раковина) прожили наиболее долгую и интересную жизнь. Они появились к концу ордовикского периода (450 млн лет назад), в девонском (задолго до мшанок) освоили пресные водоемы и пережили все потрясения конца палеозойской эры (рис. 20.17, 20.18).



Рис. 20.17. Раковина почкующегося микроконхида геликоконхуса (*Helicoconchus elongatus*), диаметр материнской раковины 0,1 см; раннепермская эпоха (298–272 млн лет); Техас, США (commons.wikimedia.org)



Рис. 20.18. Раковины микроконхид, приросших к поверхности панциря листоногого рака, диаметр завитков до 0,16 см; позднепермская эпоха (252 млн лет); р. Ниж. Тунгуска, Красноярский край (Д. Щербаков; ПИН РАН)

В раннетриасовую эпоху они стали первыми, кто воспрянул духом после пермско-триасовой катастрофы, и заселили буквально все пространство от глубоких морей до мелководья, а также реки и озера (рис. 15.2). Пока не вернулись губки и кораллы, микроконхиды даже строили рифы, широкими оборотами вытягивая раковину вверх. Подобно корнулитам, они закреплялись на различных организмах: могли плотно, как мшанки, обрастать погруженные в воду стебли и листья растений, могли осесть на пустых раковинах двустворок, панцирях пресноводных рачков и мечехвостов. Лишь в середине юрского периода (около 165 млн лет назад) из морей их вытеснили кольчатые черви, свернувшиеся такой же известковой спиралью, а из озер — пресноводные мшанки. Последние повели себя совсем не как родственники, хотя таковыми и являлись. Ведь изучение микроструктуры раковины микроконхид (а также корнулитов и тентакулитов) показало, что она слоистая, со складчатыми столбиками и с порами, такая же, как у мшанок и брахиопод, — у лофофорат.

Особенности микроструктуры и пор для чувствительных клеток позволяют объединять столь непохожие организмы как намакалатус, томмотииды и тентакулитоиды с настоящими лофофоратами — брахиоподами и мшанками. У древних ордовикских-девонских мшанок поры во внешних стенках зоария были еще очень хорошо выражены и, вероятно, тоже служили для выхода щетинок. Может быть, тентакулитоиды, особенно микроконхиды, и есть те самые одиночные предки мшанок, которых палеонтологи никак не могут найти, поскольку опять не тех и не там ищут? Или, по крайней мере, ископаемая группа, сохранившая облик этих предков лучше, чем сами мшанки?

Микроструктуры известкового скелета и наличие чувствительных щетинок сближают и три большие группы организмов, которые обсуждались в этой части, — кольчатых

червей, моллюсков и лофофорат. Кроме собственных ноу-хау в области построения раковины в одной отдельно взятой группе, у всех них можно найти и общие: например, слои из собранных в пучки шестоватых кристаллов есть в скелетах моллюсков и червей, призматические и некоторые варианты слоистых структур — у моллюсков и брахиопод. Щупальцевые хиолиты и кольчатые махайридии вообще жили в «чужих» моллюсковых раковинах, долгое время смущая все еще неокрепшие умы палеонтологов. Все это совсем не казусы, а проявление признаков общих для кольчецов, моллюсков и лофофорат предков. Признаки эти, конечно, чаще проявлялись у древних представителей групп, кем, собственно, и были хиолиты и махайридии (и на самом деле еще много кто: всех перечислить и изобразить невозможно — понадобится многотомное издание).

Другой важный с точки зрения палеонтологии (т.е. относительно часто сохраняющийся) признак — хитиновые щетинки, пронизанные тонкими продольными канальцами, в которые уходят чувствительные выросты клеток. «Ощетинившимися» предстают перед нами не только первые многощетинковые кольчецы, которым даже само имя велело такими быть, но и брахиоподы (раннекембрийские гораздо «щетинистее» современных), и неотличимые от улиток моллюски пелагиеллы. Особые поры и каналы для щетинок мы видим у намакалатуса, томмотиид, древних брахиопод и мшанок. Если кольчецы и брахиоподы сохранили этот общий для них признак, то среди моллюсков его «сберегли» только беспанцирные и осьминоги (на личиночной стадии), а у мшанок аналоги щетинок неожиданно оказались на стенках желудка и служат для перемалывания пищи.

Молекулярно-генетические и эмбриологические исследования тоже показывают, что все эти щетинки имеют одинаковое строение, химический состав (один и тот же тип хитина), образуются в особых карманах сходных клеток — хетобластов и

управляет всем этим один и тот же набор генов. (Эти же гены активизируются и при росте раковины.)

Лофотрохозои (Lophotrochozoa), как молекулярные систематики назвали эту группу, объединяющую животных с лофофором (брахиоподы, мшанки, форониды) или с личинкой трохофорой (моллюски, кольчецы), имеют не просто много общих генов, но и общих предков, которых порой весьма непросто отличить друг от друга (рис. 16.1). Так, если выложить в ряд раннекембрийских фрагмохету, халькиерию и дейлиатию (*Dailyatia*), найти общие черты у них проще, чем различия. Это и сегментированное (кольчатое) тело, и покровные пластинки, и жабры (у древних кольчецов они были такими же, как у моллюсков), и отсутствие выраженного головного отдела. Дейлиатия — это еще одна томмотиида, но не сидевшая на одном месте, а, видимо, ползавшая: у нее парные асимметричные склериты, которые можно правильно расположить лишь вдоль двусторонне-симметричного тела (рис. 16.1.3).

Так что среди древнейших лофофорат были и подвижные формы. А среди предковых моллюсков — сидячие. Назывались они ханцеллориды (Chancelloriida; по горе Канцеллер, расположенной рядом со сланцем Бёрджесс) и прикрывали свое тело точно такими же полыми шипами-склеритами, как халькиерии (рис. 16.1.17, 20.19). Только шипы эти были собраны в звездчатые розетки и покрывали радиально-симметричное тело. Ханцеллориды, появившиеся на исходе эдиакарского периода, жили везде — и среди археоциатовых рифов, и на обширных иловых полях, ставших сланцами Чэнцзян и Бёрджесс. Но дожили лишь до начала среднекембрийской эпохи, быстро вымерли и в сплющенном виде уподобились игольчатым губкам. Вот только вместо спикул у них склериты, пор в теле не было, а поверхность между склеритами покрывала сплошная кожистая мембрана. Да и тело они могли сокращать, как хотели, защищая шипами свою внутреннюю полость, чего губки не могут (рис. 20.19б).

Так что образ жизни общих предков лофотрохозой — ползали они или сидели на месте — пока остается загадкой.

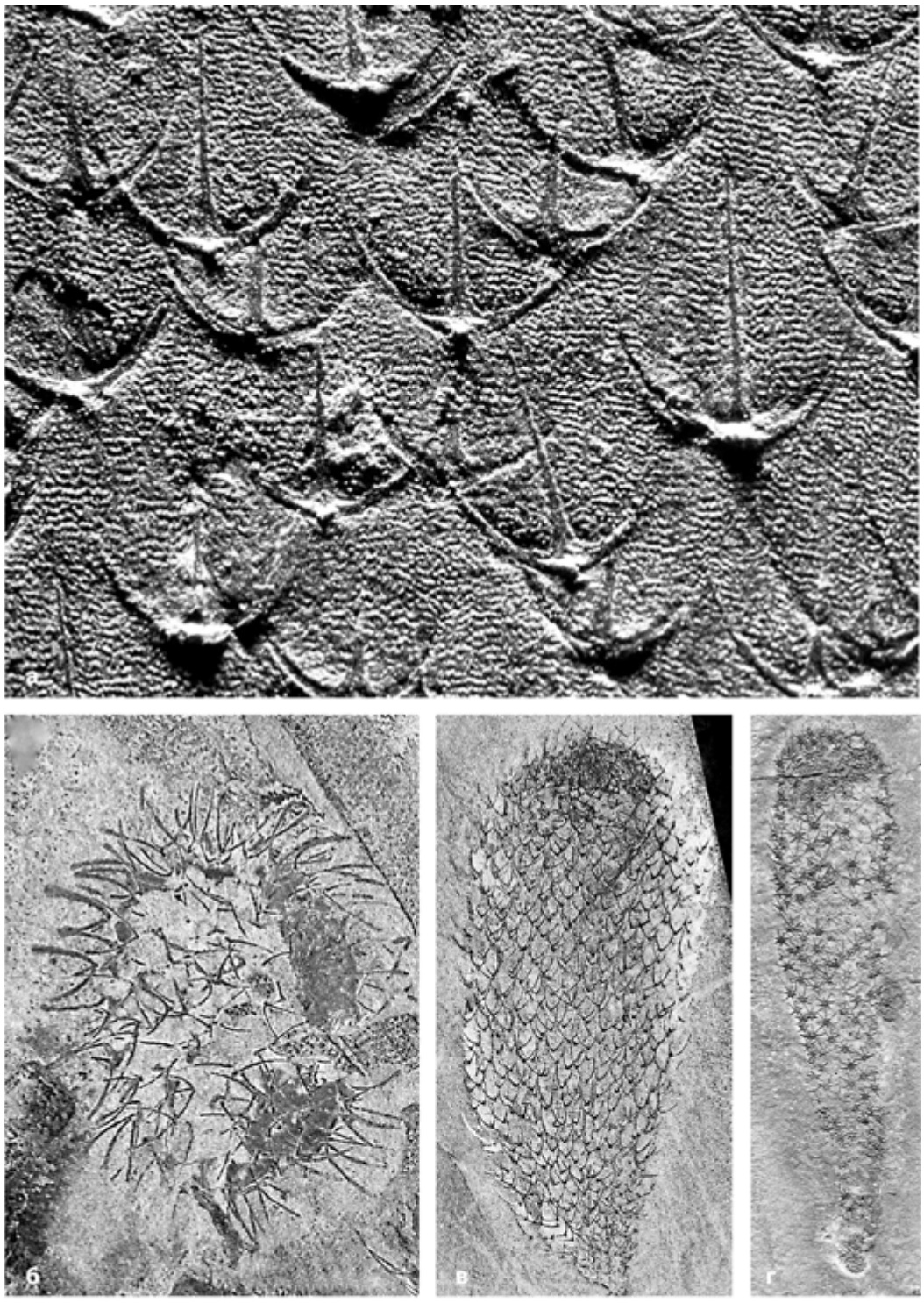


Рис. 20.19. Склеритомы ханцеллорий; среднекембрийская эпоха (505 млн лет); сланец Бёрджесс, Британская Колумбия, Канада (S. Bengtson; ROM): а) покровная структура архиастереллы (*Archiasterella coriacea*), ширина кадра 2 см; б) общий вид аллоннии, диаметр 2,5 см; в) общий вид аллоннии (*Allonnia tintinopsis*), диаметр 3 см; г) общий вид ханцеллории (*Chancelloria eros*), диаметр 1 см

Часть IV

Пора линять



Рис. 21.1. «Влюбленные из Муреро»: пара трилобитов эккапарадоксидесов (*Eccaparadoxides pradoanus*) с хвостовыми щитами разной формы, длина панциря 6 см; среднекембрийская эпоха (500 млн лет); Иберийские горы, Арагон, Испания (E. Liñán; MPZ)

Глава 21
Вино с трилобитами. Арагон

«…И совсем недавно эта странная птица, *Archeopteryx*, с длинным, как у ящерицы, хвостом, несущим по паре перьев на каждом сочленении, и с крыльями, снабженными тремя свободными когтями, была открыта в оолитовых сланцах Зольнхофен. Вряд ли какое-либо из современных открытий доказывает убедительнее, чем это, как мало мы еще знаем о прежних обитателях мира»[43], — с восторгом и удивлением истинного ученого отмечал Чарльз Дарвин в шестой редакции «Происхождения видов».

Без малого 150 лет спустя палеонтологи все еще могут с тем же восторгом и удивлением повторять его слова, вставляя вместо названия «*Archeopteryx*» множество других, под которыми они описывают новые виды, некогда населявшие планету. Причем это не просто вариации уже известных форм, а нечто действительно новое, доселе не только не ведомое, но даже и не предполагаемое, каким был для своего времени «древнекрыл». (Археоптерикс теперь не считается самым важным переходным звеном между пресмыкающимися и современными птицами. Тем не менее он все-таки был ранней формой летающих оперившихся существ, наглядно доказывая, что эволюция не только происходит, но и как бы «пытается» решить одну и ту же задачу многими способами.)

Необычные открытия поджидают везде, даже в такой, казалось бы, истоптанной ногами палеонтологов земле, как Испания: там проходят практику студенты Германии и Англии, копается

несметное число любителей. (Одна из неожиданностей встретилась в книжном магазине рядом с гостиницей — на его витрине красовалась переведенная на испанский язык моя собственная книга, сопровождаемая слоганом: «В Европе продано 40 тысяч экземпляров!»)

Итак, сентябрьская суббота (лекционные и лабораторные курсы не дают возможности вырваться за пределы города на неделе). В 9 часов утра мы с Хосе Антонио Гамесом Винтанедом неспешно (поскольку планировали отправиться в 5) отъезжаем от дверей факультета наук о Земле Университета Сарагосы и направляемся на юг, где в районе городка Муреро на поверхности лежит изрядный ломоть зеленых сланцев возрастом 510–500 млн лет. (Из-за малости городка как-то в разговоре с местным виноградарем я назвал его деревней. Тот даже обиделся: «Murero no es una aldea, Murero es una ciudad — tenemos la iglesia!» Короче: «Мы не деревня, у нас даже собор есть!»)

Желто-кирпичные улицы Сарагосы скоро сменяются красно-зелеными приплюснутыми горами, обступившими долину реки Уэрва и ее притоков. Их склоны покрыты виноградниками многочисленных хозяйств Кариньены, Панисы и других, чьи произведения вкусом не уступают знаменитым напиткам Рибера-дель-Дуэро и Ла-Риохи. А прямо под холмом, где мы собираемся провести ближайшие выходные, стоит винодельня Мурет, на этикетках которой изображен трилобит. И не какой-то там трилобит вообще, а акадопарадоксидес мурерский (*Acadoparadoxides mureroensis*) — местная палеонтологическая звезда. Это почти полуметровое древнее членистоногое было одним из крупнейших обитателей кембрийских морей и теперь красуется на гербе Муреро. (Редкая честь для давно исчезнувших созданий: даже знаменитые астурийские динозавры в лучшем случае довольствуются этикетками от сидра, которого и один глоток отхлебнуть не всегда удается — челюсти реально сводит.) Виноград сорта гарнача, завезенного сюда еще финикийцами,

высажен прямо на склоне, и его уже налившиеся чернотой и сахаром ягоды неплохо подкрепляют силы, пока несколько часов кряду разбиваешь на тонкие плитки довольно плотные сланцы. Такие же ягоды ели Ганнибал, проходя через Испанию на Рим, и уроженец здешних мест, мастер едких эпиграмм Марциал: его городок Бильбилис (ныне Калатаюд) все так же спускается древним амфитеатром в долину за хребтом. Вот она — причастность к большой истории! Калатаюд тоже отличный винодельческий район, и одно из наших новых ископаемых теперь носит гордое имя «гарначакалатус бильбилисский». (Знать бы еще, что это.) Получается, что местные напитки содержат те же элементы, включая атомы углерода, из которых состояли кембрийские существа. И от них зависит винный букет. (Это правда. Когда мы с тектонистом Пьером Куржо-Раде из Тулузского университета работали в другом кембрийско-винодельческом регионе — Минервуа на юге Франции, он по вкусу напитка из холодного керамического кувшинчика определял, где росла лоза: на таких же, как здесь, сланцах или на археоциатовых рифах. «И зачем нам бегать? Сядем в винотеке и органолептически все закартируем», — предложил я.)

С шоссе мы заруливаем в интересный город Дарока, когда-то весьма значимый для истории Испании: здесь пересекались торговые пути с юга (из Валенсии) на север (в Сарагосу, вокруг которой собиралось новое испанское государство) и с запада (Мадрид) на восток (в Барселону). Время обеда пока не наступило, и мы проезжаем через город, дома которого скопились в узкой долине усохшей ныне реки Хилока. Учитывая стратегическую важность Дароки, ее постоянно, с IX по XVII в., обносили крепостными оградами: земляными — арабы, кирпичными и каменными — арагонцы. Куда не кинь взор, везде тянутся ряды желтых башен и стен с прорезями бойниц, из-за которых выглядывают красные черепичные крыши. Подобное расположение и устройство города чуть было не привело к

трагедии: весной 1575 г. река разлилась и затопила его по самую черепицу. Захлебнулись бы все, но мощное течение своротило мельницу, вынесенный оттуда каменный жернов пробил нижние ворота, и вода сошла. С тех пор жернов высится на постаменте, а жители Дароки прорыли для реки 600-метровый туннель, по которому ее русло обходит город…

В отличие от местных завсегдатаев, начинающих день с бутылочки-другой «гасады» (смесь красного вина и газировки, прекрасно утоляющая жажду в зной), нам приходится отложить момент дегустации до вечера. Пока же довольствуемся эспрессо. И в 10 с небольшим поднимаемся в Иберийские горы, наискосок пересекающие Испанию от Кантабрии до Валенсии. Вдоль гор проходит глубинный разлом Харке (так называется средневековая мавританская крепость, возведенная прямо на разломе и до сих пор еще не развалившаяся окончательно), который разделяет две разные древние провинции (не исторические, а доисторические). Поэтому ископаемые фауны по обе стороны от него не совсем одинаковые. Испания когда-то была частью Гондваны, а не Европы и состояла из нескольких отдельных морских бассейнов. Их взаиморасположение все еще остается загадкой. Удивительно, но и сейчас есть геологи, которые на полном серьезе считают, что ничего не менялось и все материки находятся на своем месте испокон библейских веков. Одного из них — геохимика Марселиано Лаго Сан Хосе — я иногда встречал в студенческих столовых Университета Сарагосы. Узнав, что я оканчивал МГУ, он очень воодушевился и сказал, что только в Московском университете сохранились подлинные тектонисты, которые понимают, что обширные участки Земли погружались и всплывали, но с места отнюдь не двигались. В XXI в. услышать такое было удивительно, но еще больше меня потрясло, что мой собеседник принадлежал к Опус Деи: я-то наивно полагал, что все это исключительно фантазии Дэна Брауна. Однако Опус Деи существует! Никакой он, конечно, не тайный и даже не

сектантский, за головами профессоров с особым цинизмом не охотится, но тектонику плит «Дело Божие» считает кознями дьявола…

Нужно ли повторять, что ископаемые Пиренейского полуострова как нельзя лучше подтверждают мозаичную и непростую эволюцию этих древних земель, которые никогда не стояли на месте и пребывали то анклавами Гондваны, то сближались с Северной Америкой. (История самой Испании не менее мозаична: всего в нескольких десятках километров отсюда среди самых высоких Иберийских гор — двухтысячников — прячется удивительный город-крепость Альбаррасин, который, будучи в центре владений Кордовского халифата, еще в XII в. стал независимым христианским анклавом — тайфой.)

К нам присоединяются патриарх испанской палеонтологии Эладио Линьян, очень похожий на кабальеро с картин Эль-Греко, и молодежь: Самуэль Самора — бледный блондин, которого все принимают за русского в нашей компании, и Хорхе Эстеве — полная во всех отношениях ему противоположность, наш Гаргантюа. Эладио открыл, что горы Муреро — это необычный кембрийский лагерштетт, Самуэль, благодаря местным находкам, перевернул всю науку о древних иглокожих, а Хорхе, наоборот, свернул, точнее, показал, что здешние трилобиты первыми научились сворачиваться в колючий клубок. Такой же колючий клубок можно теперь увидеть вместо фрески «Се человек» в церкви Богоматери Милостивой, что в Борхе (на севере отсюда). Изображение Иисуса Христа, «отреставрированное» доньей Сесилией Хименес — 80-летней прихожанкой, которую возмутила слишком долгая возня профессионалов, теперь следует называть «Се нечто». (Впрочем, никто из местных жителей не высказал сожаление об утрате оригинала и тем более не заявил о попранных религиозных чувствах, поскольку аляповатая старая фреска, в отличие от новой, толпы зевак не привлекала.)

Когда-то одной из первых находок Эладио стала пара крупных эккапарадоксидесов, лежавших рядом и очень отличавшихся друг от друга формой хвостовых щитов (возможно, обусловленной половыми различиями самца и самки; рис. 21.1). Эта пара теперь известна под именем amantes de Murero, отсылающим к amantes de Teruel — «влюбленным из Теруэля» — паре усохших средневековых мумий, которых не так давно удостоили особой усыпальницы в красивом мавританском городе на юге Иберийских гор (тоже недалеко от нас). Когда в 1553 г. во время перестройки теруэльской церкви Святых Козьмы и Дамиана вскрыли могилу с мумиями женщины и мужчины, горожане вспомнили давнюю историю о почивших вместе влюбленных, передававшуюся из уст в уста. Еще четыре столетия спустя на сходство местной легенды с одним из сюжетов «Декамерона» Джованни Боккаччо, который использовал Уильям Шекспир при создании «Ромео и Джульетты», обратили внимание и литературоведы. Ведь автор «Декамерона» дал им имена Джироламо и Сальвестра, и если записать их как положено, латинскими буквами, то оказывается, что это анаграмма имен влюбленных из Теруэля — Марсилья и Сегура. В 1217 г. бедный юноша Хуан Мартинес де Марсилья полюбил дочь богатого жителя Теруэля Педро Сегуры. Надо ли уточнять, что девушка ответила юноше взаимностью, а отец воспротивился их браку? И, простившись с возлюбленной, обещавшей ждать его пять лет, Хуан Мартинес отправился добывать славу и богатство в сражениях с маврами. (Для этого в те годы далеко от Теруэля и отъезжать не надо было.) Вернулся он, как обещал, на коне и с полным кошельком. Только опоздал на день. Именно в тот день его возлюбленная по настоянию отца сыграла свадьбу. Пока шло застолье, отчаявшийся юноша проник в спальню, чтобы испросить у девушки прощальный поцелуй. Когда молодой супруг уснул, Хуан напомнил ей о данном обете. Она отказала, и влюбленный умер рядом с ложем новобрачных. Испуганная

молодая жена разбудила мужа и поведала ему историю первой любви, указывая на тело Хуана Мартинеса. На другой день, когда несчастного отпевали, девушка все же решила вернуть юноше поцелуй, на который она не осмелилась при его жизни. Когда же необычный обет был выполнен, она пала бездыханной у гроба. Все, кто видел это, прониклись уважением к влюбленным и решили похоронить их в одной могиле…

Скептики, правда, утверждают, что ничего этого не было, а саму историю туролесцы, как именуют себя жители Теруэля, придумали лишь после находки мумий. Однако в кафедральном соборе города, к которому от церкви с погребением спускается улица Влюбленных, сохранился удивительный расписной деревянный свод XIII в. с изображениями святых и… светских фривольных сценок. Вот отправляется в поход всадник со щитом, цвета которого напоминают цвета герба семьи де Марсилья, действительно проживавшей в Теруэле… Юноша обнимает девушку, нежно лаская ее грудь… Пышная свадьба с музыкантами… Постельная сцена… Вся история влюбленных. Значит, это случилось на самом деле?

«Влюбленные из Муреро» мумифицировались на полмиллиарда лет раньше. Превращение покойников в ископаемые «мумии» — процесс длительный. Во-первых, нужно, чтобы их накрыло облаком тонкой мути, которая заполнит мельчайшие полости между телом и его многочисленными лапками, антеннами и другими легко отваливающимися органами, а также изолирует труп от вездесущих падальщиков. (Среди прочего из таких мутьевых потоков формировались отложения древней продельты Муреро.) Далее на остатки органического вещества, потерявшего воду и превратившегося в тонкую пленку, осядут ионы металлов — железа, кальция, магния, титана, — растворенные в морской воде. И под действием бактерий начнется частичное замещение скелета, других тканей и органов глинистыми минералами разного

состава и формы: пластинчатые хлориты заместят фасетки на глазах и панцирь, шестоватые иллиты — мышечные волокна. Десятки миллионов лет спустя, во время горообразования, уже затвердевшие илы разогреются до температуры под три сотни градусов, кристаллы разрастутся, заполняя оставшееся пространство… Через несколько сотен миллионов лет придем мы…

…И достанем из пикапа связку ломов и увесистых кувалд, чтобы совершить давно задуманное: своротить небольшую скалу, нависшую над сухим руслом, где проходит тропа для будущей международной геологической экскурсии. Скала уже дала мощную трещину, и не хотелось бы, чтобы она обрушилась на геологов или туристов. Все наше шумное и пыльное действо, включая стремительный пролет скалы по склону и ее развал на части в конце пути, документирует съемочная группа из Сарагосы. Когда пыль рассеивается, мы окружаем обширные сколы древнего дна, зеленые от хлорита панцири трилобитов с серебристым иллитовым брюшком, словно они только что скинули свои линные шкурки. Каменные плитки с ископаемыми удивительно похожи на местную керамику в стиле мудехар (так называли арабов, принявших христианство), тоже зеленую и с высоким содержанием магния и железа, которую производят в гончарных мастерских Муэля с XV в. Один из сколов отправится в будущий музей Муреро, другие мы разберем на части.

В час дня температура поднимается до 40 с лишним градусов в тени, которую совершенно не хотят давать колючие местные дубки. Мы собираемся на дороге, чтобы решить, куда отправиться на обед: к Марвину в Брею (между дворцом и замком могущественного антипапы Бенедикта XIII) или поближе — к Артуро в Муреро. У Марвина скучно не бывает. Он долго причитает на тему, что мы зря приехали, поскольку у него ничего нет, потом нехотя достает меню и начинает его… петь, а затем, пока готовится седло барашка, предлагает выпить чего-нибудь

вроде самодельного вермута, от которого сразу отнимаются ноги. По окончании обеда он норовит собрать несколько корзин с припасами и бутылками и ехать вместе с нами «в экспедицию»… И тогда прощай вечерний график работ. Артуро более деловит. Он знает наше пристрастие к чулетам — баранине, запеченной на ребрышках. Пока блюдо поспевает, напоит всех сангрией или местным пивом, заиндевевшие кружки для которого извлечет из морозильника, и предложит богатый ассортимент стартеров: хлеб с оливковым маслом и растертым помидором с перцем, разные оливки и кучу копченостей, включая самый известный хамон из Каламочи (до нее отсюда рукой подать). И все это за счет заведения…

Но лучше не бередить душу и желудок, истекающий соком от одних воспоминаний. В этой стране в любой забегаловке накормят, как в ресторане (в Москве же — в любом ресторане, как в забегаловке). Послеобеденную дрему (правильно поступили испанцы, что изобрели сиесту!) сдувает горный ветерок. В три часа пополудни мы возвращаемся на гору. Ведь здесь сохранились остатки животных, которые гораздо интереснее трилобитов. Обычно они распадаются на мельчайшие, трудно поддающиеся определению частицы или исчезают без следа. Лишь лагерштетты способны сохранить необычных существ целиком. Первое, что я нахожу, — карандаш с готическим шрифтом: к сожалению, немецкие варвары повадились сюда, чтобы собирать и вывозить уникальнейшие образцы на продажу. Впрочем, российские мародеры, постоянно разоряющие редчайшие местонахождения Беломорья и Сибири, ничем не лучше. У нас, как в стране победившего капитализма, расправляются с побежденными, в первую очередь с наукой. Научные исследования геологических структур на современном уровне фактически оказались под запретом, зато бизнес на костях процветает. Причем российские «черные копатели», в отличие от западных умельцев, ничего сами не ищут, а пользуются открытиями профессиональных

палеонтологов, для чего внимательно следят за научными сайтами. Создание национального парка или государственного заказника служит для них призывом бросить все свои силы на его разграбление, как происходит с Приморским заказником в Архангельской области и природным парком «Ленские столбы» в Якутии. Не спасает даже тот факт, что «Ленские столбы» — одна из немногих российских территорий, признанных памятником природы всемирного значения. А ведь это редчайшие местонахождения древнейших животных, аналогов которым в мире просто нет! (Поэтому любые украденные с этих территорий окаменелости легко распознаются в зарубежных лавках и на страницах интернет-аукционов, даже если данные об их происхождении умышленно перевраны.)

По счастью, кое-какая информация к размышлению на месте еще осталась. Среди многочисленных трилобитов сначала попадаются несколько расплющенных толстых (почти в сантиметр) поперечно-полосатых червей, свернувшихся кольцом, затем передняя часть еще более толстого и тоже полосатого организма с вытянутым хоботком и маленькими короткими толстенькими лапками, как у мультяшного кота из «Возвращения блудного попугая». Они тоже несут ребристый рисунок — это отпечатки кольцевой мускулатуры, благодаря которой при жизни животного лапки могли втягиваться и вытягиваться, словно телескопическая труба.

Собрав улов, возвращаемся в вечернюю Сарагосу. После 8 вечера жизнь в Испании только начинается. Открываются таверны и ресторанчики, сияют огнями витрины магазинов. По ярко освещенным улицам шествуют толпы народа, любуясь удивительным конгломератом трех культур: римскими театрами и крепостями (ведь Сарагоса — бывшая римская Цезарьавгуста и мавританская Сарагаста), католическими соборами, своим орнаментом больше напоминающими мавзолеи Самарканда, и дворцами, идеально сочетающими полет поздней готики,

раскрепощенность Ренессанса и узорочье арабских мотивов. Народное бурление продлится до двух ночи, когда слегка угомонившиеся жители разбредутся и разъедутся по домам Сарагосы, города Франсиско Гойи и Луиса Бунюэля.

Увиденные в Иберийских горах «персонажи» вполне бы могли вписаться в сюжеты «Капричос» или появиться в кадрах «Андалузского пса». Ну как подобное толстое червевидное создание с хоботом, названное мурероподией, могло передвигаться на своих несуразных культяпках, растопыренных в разные стороны? Когда-то подобные черви — и с ногами, и почти без ног, и совсем без оных — составляли обширную группу животных, независимо от членистоногих приобретших черты «членистоногости», подобно тому как археоптерикс и его родственники накопили признаки птиц независимо от птиц.

Глава 22
Головохоботные черви: эволюция ампутантов

В середине 1990-х молекулярные биологи объявили, что членистоногие (мечехвосты, пауки, раки, насекомые) — родственники круглых червей (аскарид и им подобных) и странных приапулид с втягивающимся и вытягивающимся шипастым хоботком, а отнюдь не кольчецов… Хотя, казалось, что именно кольчатые черви (особенно ползающие многощетинковые) и членистоногие имеют так много общего: сегментированное (членистое) тело с повторяющимся набором органов в каждом сегменте, парные конечности на каждом членике тела, отчетливо выраженная голова с щупальцами-антеннами и глазами, наружные кожные жабры (у наиболее простых водных ракообразных). А у какого рака или скорпиона вы видите втягивающийся хобот или хоть что-то похожее? Или, наоборот, где у круглого червя и приапулиды сегменты, не говоря уж о конечностях?

И ученый мир счел, что на этом молекулярная биология и закончилась, толком не начавшись. Если сходство молекул, пусть даже таких сложных и важных, как ДНК и РНК, приводит к столь странным представлениям о родстве совершенно не похожих друг на друга животных, то стоит ли доверять таким выводам да и вообще продолжать подобные исследования? Тем более что в пользу своей точки зрения молекулярные биологи смогли

привести лишь один серьезный аргумент, не считая собственно сходства в последовательности расположения определенных структурных элементов в этих молекулах: все эти существа линяют. Даже общее название для них предложили — линяющие, или экдисозои (Ecdysozoa; от *греч.* εκ-δυω — снимать и ζωον — животное). Ладно, пусть линяют, это все делают. Скажем, зайцы.

Однако ни зайцы, ни кольчатые черви никогда не расстаются со своей шкуркой целиком. Лишь с отдельными ее кусочками или выростами. Это скорее не линька, а шелушение, которое может происходить в определенное время (например, смена зимней шубки на летнюю или наоборот), а чаще — всю жизнь, но по чуть-чуть. Экдисозои сбрасывают свою шкуру (кутикулу) целиком и достаточно регулярно под действием определенного гормона, который, конечно, называется экдизон (если быть точным, 20-гидроксиэкдизон). Без такой смены внешнего скелета, которым служит весьма прочная (хитиновая и нередко укрепленная фосфатными или карбонатными минералами) кутикула (*лат.* cuticula — кожа), они просто не способны расти. Хотя внешняя опора вместо внутренней, как у позвоночных, не позволяет экдисозоям мериться размерами с завроподами, свои гиганты (1–3 м длиной) в их истории тоже появлялись. Но главное, именно линяющие господствуют на Земле, на суше и на море, начиная с кембрийского периода, подавляя всех прочих существ своей численностью, биомассой и разнообразием. Только видов жуков уже описано почти 400 000 (всех вместе взятых млекопитающих — только 6000), а на одном-единственном дереве в Перу можно насчитать 43 вида муравьев. Согласно апокрифическому научному преданию, когда у одного из основоположников генетики и теории «химической преджизни» Джона Холдейна в компании теологов как-то поинтересовались, о чем бы он спросил Всевышнего, если к нему попадет, тот ответил: «О чрезмерном пристрастии к жукам». И ведь чрезмерно много не только жесткокрылых…

В современном мире к экдисозоям принадлежат круглые черви, волосатики, приапулиды, киноринхи, лорициферы, онихофоры, тихоходки и членистоногие, а среди последних выделяются хелицеровые, включая не вполне похожих на них морских пауков, или пикногонид, и ракообразные, в том числе их прямые потомки — пятиустки, насекомые и, видимо, многоножки. По мере надобности и по ходу повествования мы со многими из них познакомимся ближе.

Пока же обратимся к кембрийским отложениям и увидим, что «линяющих» в них не просто много, а ошеломительно много. Древние ракушняки состоят в основном из известковых панцирей трилобитов, а не из раковин брахиопод, как палеозойские, или двустворок, как мезозойско-кайнозойские. Поверхность лагерштеттов, включая Чэнцзян, сланец Бёрджесс, Муреро, Синские на Ленских столбах покрыта остатками всевозможных линяющих червей и членистоногих. В большинстве это линочные шкурки или сброшенные пустые панцири. Трилобиты, например, подходили к периодической смене «наряда» очень тщательно: прятались в общие норы или, если не очень крупные, в пустые раковины каких-нибудь моллюсков и хиолитов. Чаще они образовывали большие скопления: пока обновленный панцирь не затвердеет, членистоногие уязвимы и желанны для всяких хищников, которых, правда, можно отпугнуть большой массой. Интересно, что среди трилобитовых видов выделялись явные и очень педантичные правши и левши: одни, покидая старый панцирь, откладывали его головную часть почти всегда направо, другие — налево.

С момента своего появления в середине раннекембрийской эпохи (около 520 млн лет назад) экдисозои составляли львиную долю и биоразнообразия, и биомассы как в отдельных сообществах, так и в океане в целом. Причем в большей степени это было проявление, чем появление. Следы несомненных членистоногих и «сомненных» линяющих червей заметно древнее

(538–532 млн лет). Однако именно обретение линяющими плотной сменной кутикулы создает иллюзию их единовременного и внезапного возникновения во всем кембрийском разнообразии. Здесь подчеркнем — кембрийском, поскольку это далеко не то же самое, что разнообразие нынешнее. В кембрийских морях жили: палеосколециды, ксенузии, аномалокаридиды, ветуликолии и членистоногие, представленные в основном трилобитами и множеством других групп, исчезнувших уже к середине палеозойской эры (рис. 22.1). Сравните со списком на предыдущей странице и, как говорится, почувствуйте разницу.

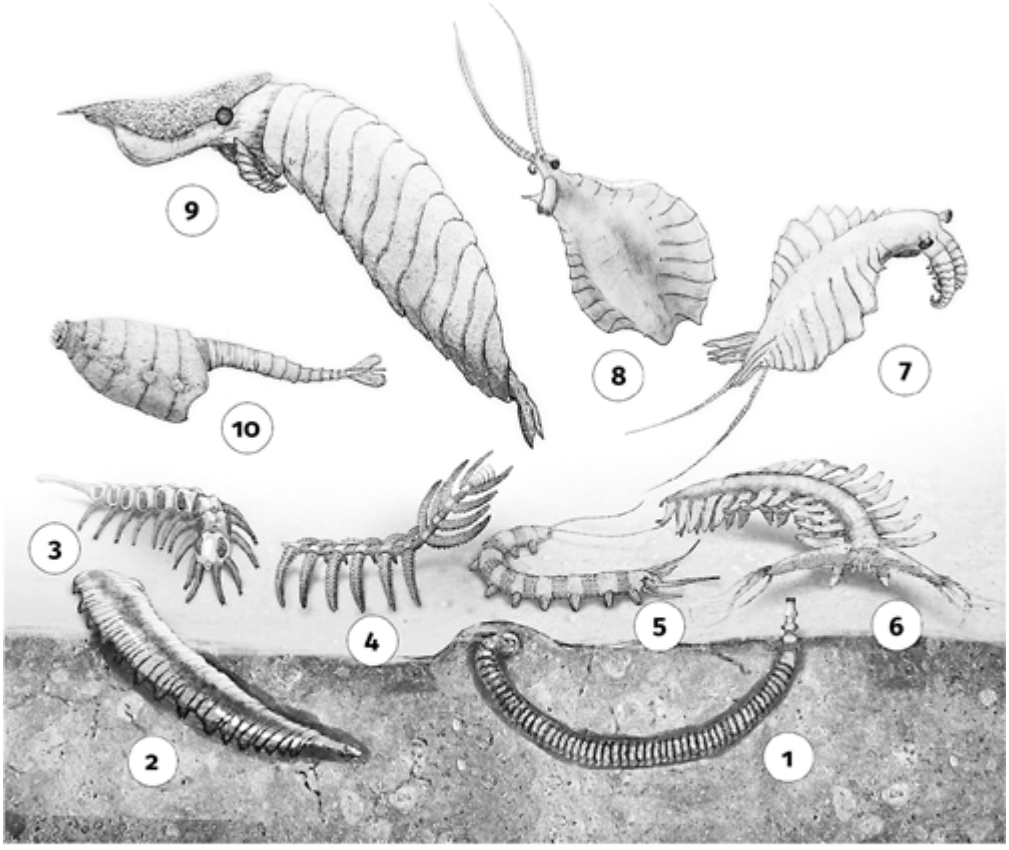


Рис. 22.1. Кембрийские экдисозои: 1 — палеосколецидный червь; 2–6 — ксенузии: 2 — мурероподия (*Mureropodia*), 3 — микродиктион (*Microdyction*), 4 — диания (*Diania*), 5 — антеннакантоподия (*Antennacanthopodia*), 6 — памбделурион (*Pambdelurion*); 7–9 — аномалокаридиды: 7 — амплектобелуа (*Amplectobelua*), 8 — нектокарис (*Nectocaris*), 9 — хурдия (*Hurdia*); 10 — ветуликолия (*Vetulicola*) (В. Абрамов)

Кембрийский бог явно благоволил червям с хоботками, а чтобы поиздеваться над учеными, в придачу к ним сотворил галлюцигению и аномалокариса (*Anomalocaris*). Со времени открытия этих существ на рубеже позапрошлого и прошлого веков как их только не собирали, разбирали и переворачивали (и задом наперед, и вверх ногами). Почему — понятно: ксенузии, к которым относится галлюцигения, и аномалокаридиды еще сохранили, казалось бы, несочетаемые признаки линяющих червей и членистоногих.

Так уж случилось, что в середине 1990-х палеонтологи начали понимать, что в их руках оказались важные переходные формы, промежуточные звенья эволюции, и они отнюдь не указывали на происхождение членистоногих от кольчатых червей. Именно палеонтологи четверть века назад первыми протянули руку помощи молекулярным биологам, начавшим переворачивать наши представления о том, кто кому родственник.

С ксенузий (Xenusia; от *греч*. ξενοζ — чужеземец, чтобы подчеркнуть их необычность), пожалуй, и начнем, хотя эти существа уже были с ножками, а всех, кто ходил, принято выводить от тех, кто ползал (рис. 22.2). Посмотрим. Галлюцигения — это двухсантиметровый червяк с поперечно-ребристой шкуркой и несколькими парами гибких втяжных лапок, каждая из которых на кончике несет по паре твердых изогнутых коготков (рис. 22.2а). С помощью таких ножек удобно лазить по любым поверхностям, цепляясь за них коготками, словно скалолаз в ботинках с триконями. Не случайно ксенузий, подобных галлюцигении, нередко находят на губках и слоевищах водорослей. А еще они могли втискиваться в любую щель, поскольку лапки складывались, словно телескопическая труба, и убирались в тело. Две пары лапок превратились в подобие тонких щупиков, которые болтались у галлюцигении в основании очень вытянутой хоботоподобной головы. Сходство с хоботком усиливается положением рта — на самом ее кончике. Оттуда

сквозь все тело протягивался совершенно прямой кишечник, открываясь заднепроходным отверстием на противоположном конце. Но голова все-таки на то и голова, чтобы хоть чем-то отличаться от другого конца: в глотке располагался ряд утолщений кутикулы в виде полых зубов, а сверху и чуть по бокам смотрели два простых продолговатых глаза. Они хорошо различимы по сгущению пигментных клеток (рис. 22.2а).

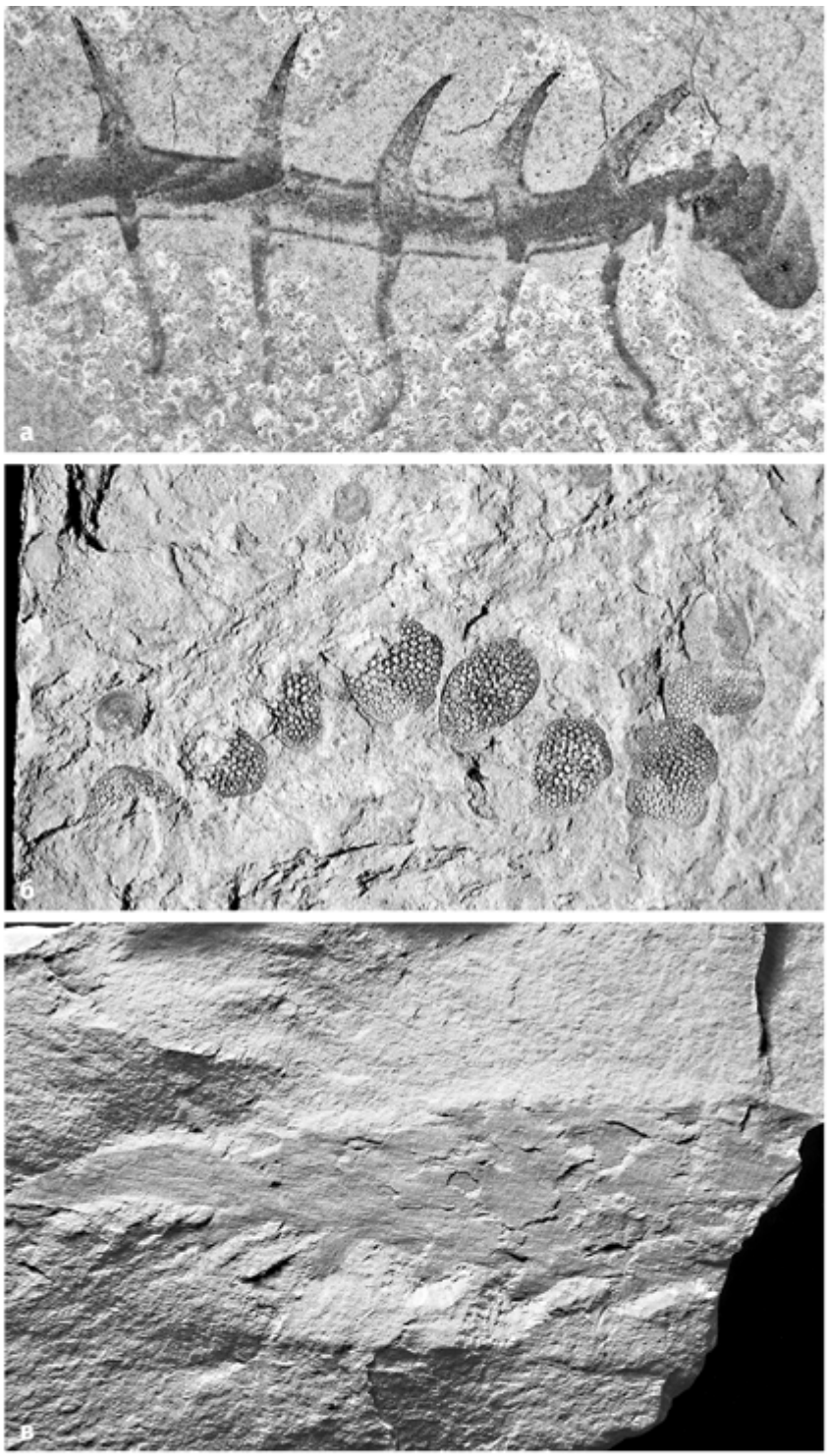


Рис. 22.2. Раннекембрийские ксенузии: а) галлюцигения (*Hallucigenia fortis*) с длинными шипами и конечностями, голова справа (темное пятно — глаз), длина фрагмента 2 см (Университет Юньнани); б) микродиктион (*Microdictyon sinicum*) с крупными покровными склеритами, длина 2 см; 518 млн лет; Чэнцзян, Юньнань, Китай (Фанчень Чжао, НИГПАН); в) мурероподия (*Mureropodia apae*), хоботок слева, длина 8,6 см; 510 млн лет; Иберийские горы, Арагон, Испания (MPZ)

Чем особенно примечательна галлюцигения, так это очень длинными жесткими и сетчатыми спинными шипами, число пар и положение которых примерно соответствуют таковому лапок. При линьке новые когти и шипы закладывались под старыми, а шкурка лопалась вдоль на брюшке. Питались галлюцигении, видимо всасывая через хоботообразную голову жидкое содержимое губок, водорослей и падали. Примерно так питаются единственные современные экдисозои с хоботками — морские пауки. (Хотя их считают родственниками современных хелицеровых, не исключено, что эта древняя группа сохранила ротовой аппарат «на память» о предках: у девонских и юрских пикногонид он просто огромный, такой же длины, как и все остальное 10-сантиметровое тело. К этим интересным существам мы еще вернемся.)

Галлюцигения отнюдь не самая простая из ксенузий. Есть виды, у которых все конечности совершенно одинаковые, на голове нет даже глаз, а некоторые — совершенно гладкие. (Даже на реконструкциях эти голые черви с лапами выглядят не слишком привлекательно.) Другие обрели столь длинные шипы, что за ними поначалу не разглядели тела с лапками и посчитали эти колючки за водоросли.

Что можно сделать из ксенузии? Самое простое — онихофору (Onychophora; от *греч.* ονυξ — коготь и φορεω — носить): такого же поперечно-ребристого червячка с втягивающимися когтистыми лапками. Всех отличий — только что на голове имеется по паре антенн, крючковатых челюстей и особых слизистых желез, а рот смещен на брюшную сторону. Живут они на суше во влажных тропиках, где охотятся на насекомых, выстреливая липкую, быстро застывающую слизь. (Стреляют прицельно по ногам, чтобы добыча не сбежала.) Несмотря на кажущуюся простоту, эти хищники обладают развитым мозгом: они умеют нападать на жертвы сообща. Ведь в одиночку не

просто справиться со сверчком, лягающимся сильными зазубренными ногами. К поверженной добыче первой, чтобы насытиться, приходит матриарх небольшой стайки, состоящей из особей разного пола и возраста. Во время общей трапезы взрослые самки делятся пищей с молодняком. (Не исключено, что определенным уровнем социальности обладали уже ксенузии: их особи нередко сосуществовали на одних и тех же губках и водорослях, одновременно линяли.)

Если обратить внимание на очень специализированные органы онихофор — антенны, челюсти и паутинные железы, то окажется, что на ранних стадиях индивидуального развития все это закладывается как парные ходные конечности. И сходство челюстей с коготками, как внешнее, так и структурное, совсем не случайно. Иначе говоря, онихофора рождается ксенузией. Ведь и среди кембрийских ксенузий были виды с антеннами или челюстями. Правда, и того и другого сразу не бывало. Вот только слюнных желез они не имели — какой смысл плеваться в море? А сформировались эти железы, видимо, на основе парных выделительных органов ксенузий, располагавшихся как раз в основании ножек. Появились онихофоры (точнее, ксенузии выбрались на берег) в середине каменноугольного периода (около 300 млн лет назад), когда на суше разрослись влажные леса и образовались кучи прелой листвы, которые они с тех пор и населяют. (Слюнные железы и даже разлетевшиеся во все стороны слюни, как всегда, застыли в янтарях — 20 млн лет назад и позднее.) Выведя своих прямых потомков из моря, настоящие ксенузии тогда же навсегда исчезли.

А если попробовать стать совсем маленькой ксенузией — около миллиметра длиной или и того меньше, чтобы смочь спрятаться под любой дерновинкой? Тогда нужно сократить число когтистых лапок до минимума (скажем, до четырех пар), а хоботок — до втяжного ротового конуса (рис. 22.3). Ротовое и анальное отверстия при этом остаются на противоположных

концах измельчавшего тельца. Мышечная система тоже сокращается до предела: вместо мощных кольцевых и продольных мышц, образующих единый кожно-мускульный мешок, как у ксенузий и онихофор, остаются тонкие разрозненные продольные пучочки в несколько волокон каждый. Чтобы питаться, прокалывая и высасывая растительные клетки или какую-либо подвижную мелочь, разместим в ротовой полости пару острых жестких стилетов. (Их можно «сделать» все из тех же коготков.) Правда, исходя из «ксенузийной модели», если у онихофор челюсти — производное второй пары конечностей, то у этих существ, видимо, первой. Получаются тихоходки, или тардиграды (Tardigrada; от *лат*. tardus — медленный и gradus — шаг), прозванные так за свою медлительность. Генетические исследования выявили, что эти организмы действительно лишились изрядной части важных генов Hox-комплекса, а вместе с ними и буквально целых кусков тела. По сравнению с ксенузиями у них не развиваются средние сегметы туловища.

Как бы лениво тихоходки ни передвигались (1/10 000 км/ч), за 505 млн лет своего существования эти симпатичные, хотя и странноватые на вид создания, освоились и в море, и на суше: от тихоокеанских глубин до гималайских высот, от тропических морей до арктической тундры. Сухопутные предпочитают жить во мху, который для них все равно что для нас высоченный лес.



Рис. 22.3. Современная тихоходка парамакробиотус (*Paramacrobiotus craterlaki*) с ротовым конусом, втяжными лапками и коготками на них, длина 0,05 см (Eye of science / Science photo library)

Тихоходки могут похвастаться не только долгой историей, но и завидным долголетием. В тундре сезон, называемый «теплым», настолько короток, что большую часть жизни лучше провести во сне. Если летние температуры недостаточно высоки, тардиграда может не просыпаться сотню-другую лет и очнуться, когда по-настоящему потеплеет. Первым оживание этих организмов после оттаивания наблюдал натуралист Ладзаро Спалланцани из Университета Реджо-ди-Калабрия в 1776 г. Он-то и придумал название «тардиграды», отметив, что природа наградила их «способностью к настоящему воскрешению после смерти». Чего любопытные и коварные ученые с ними только ни делали: нагревали до +151 °C, охлаждали почти до 0 К, воздействовали мощными дозами гамма-лучей, ультрафиолетового и рентгеновского облучения. Но тихоходки упорно воскресали даже

после фотосъемки в сканирующем электронном микроскопе, что означало бомбардировку электронами в вакууме. Выживали они и в вакууме космическом, будучи выставленными за иллюминатор без скафандра. (Недавно тардиград выловили в открытом космосе: наверное, какой-то экипаж, покидая космическую станцию после смены, забыл закрыть форточку…)

Хотя собственный скафандр у тихоходок есть — это опять же жесткая, почти непроницаемая кутикула. Кутикула древнейшей — среднекембрийской — тихоходки (ее нашли на севере Сибири, впрочем в то время тропической) еще состояла из покровных пластинок, как у ксенузий, хотя само существо уже было очень мелким (0,35 мм) и на тельце помещалось всего три пары ходных ножек. Однако это могла быть не взрослая особь, а личинка. Конечно, на такую мелочь палеонтологическая летопись не разменивается: еще пара древних видов известна из меловых и кайнозойских янтарей. Причем даже те из них, которые жили примерно 30–20 млн лет назад в лесах Гаити, имели челюсти, больше похожие на челюстные крючья онихофор или коготки ксенузий, чем на стилеты современных тардиград. И что самое интересное, у молоди «янтарных» тихоходок было по три пары конечностей, а четвертая отрастала лишь у взрослых.

Некоторые ксенузии тоже лишились почти всех конечностей, но, наоборот, «решили» вырасти до исполинских, по кембрийским меркам, размеров (1–2 м длиной) и воспарить над дном — отправиться в толщу воды. Так получились аномалокаридиды (Anomalocaridida), чье название (от *греч.* ανωμαλια — несоразмерность и καρκινοζ — рак, т.е. «похожие на огромных раков») говорит само за себя. Впрочем, о раках у аномалокаридид, кроме названия, напоминают только шипастые членистые головные придатки и огромные (до 4 см в диаметре) сложные (фасеточные) глаза на стебельках (рис. 22.1.7, 22.1.9, 22.4). В кембрийских отложениях австралийского острова Кенгуру минерализованные остатки таких фасеточных глаз

сохранились настолько хорошо, что можно сосчитать каждый отдельный глазок — омматидий (от *греч.* ομματοω — снабжать глазами): их от 3000 до 24 000 в каждом глазу (для сравнения: у рабочих муравьев — около 100, у стрекозы — до 28 000). Наиболее крупные линзы сосредоточены в верхней части глаза (рис. 22.4б). Расположение и размер преломляющих шестигранных линз указывают на то, что эти органы зрения принадлежали активному хищнику, способному видеть даже при тусклом освещении и предпочитавшему нападать на жертву снизу — из темных глубин. Устройством они ни в чем не уступают фасеточным глазам одних из самых совершенных насекомых — мух. (Даже не все глазастые трилобиты могли «похвастаться» столь острым зрением: у них фасеток заметно меньше, и линзы устроены проще.) К моменту появления австралийских гигантов аномалокаридиды прожили уже 15 млн лет (с 520-миллионного года до н.э.). И хотя их единственная пара членистых конечностей очень похожа на ножки раков или других членистоногих (рис. 22.5а), она расположена там, где у настоящих членистоногих ничего подобного нет — перед ротовым отверстием. Но есть у ксенузий. И само это отверстие — совершенно круглое и иногда вытягивается в ротовой конус и даже небольшой хоботок, как у ксенузий. В нем по кругу размещены плоские треугольные зубы с режущим краем (рис. 22.5в). Причем вершины зубов у некоторых «монстров» — сдвоенные и строенные, а в глотке находятся дополнительные ряды зазубренных пластин, опять же как у ксенузий.

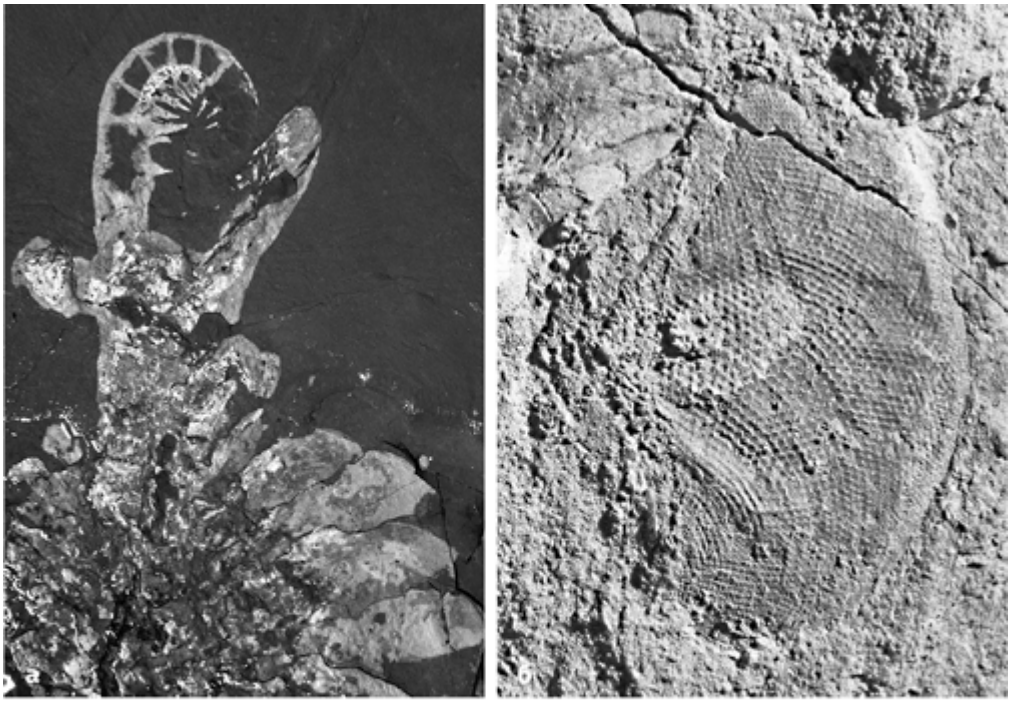


Рис. 22.4. Аномалокаридиды: а) аномалокарис (*Anomalocaris*) со стебельчатыми глазами и членистыми хватательными предротовыми конечностями, длина фрагмента 11 см; среднекембрийская эпоха (505 млн лет); сланец Бёрджесс, Британская Колумбия, Канада (ROM); б) сложный глаз из 3000 омматидиев, диаметр 2 см; раннекембрийская эпоха (510 млн лет); о. Кенгуру, Австралия (M. Lee; SAMP)

Снаружи позади рта могли располагаться несколько пар больших жестких крючьев — это гипертрофированные коготки ксенузий (все, что осталось от передних ножек). Далее вдоль брюшной стороны и по бокам в два этажа сидели широкие плавательные пластины: верхние представляли собой выросты кутикулы, нижние — преобразованные конечности ксенузий. Если у некоторых ксенузий от лапок отходили тонкие, видимо дыхательные, трубчатые выросты, то у аномалокаридид они превратились в еще более тонкие жаберные нити, образовавшие плоские широкие жаберные лепестки. Подвижному плавающему хищнику кислорода требуется больше.

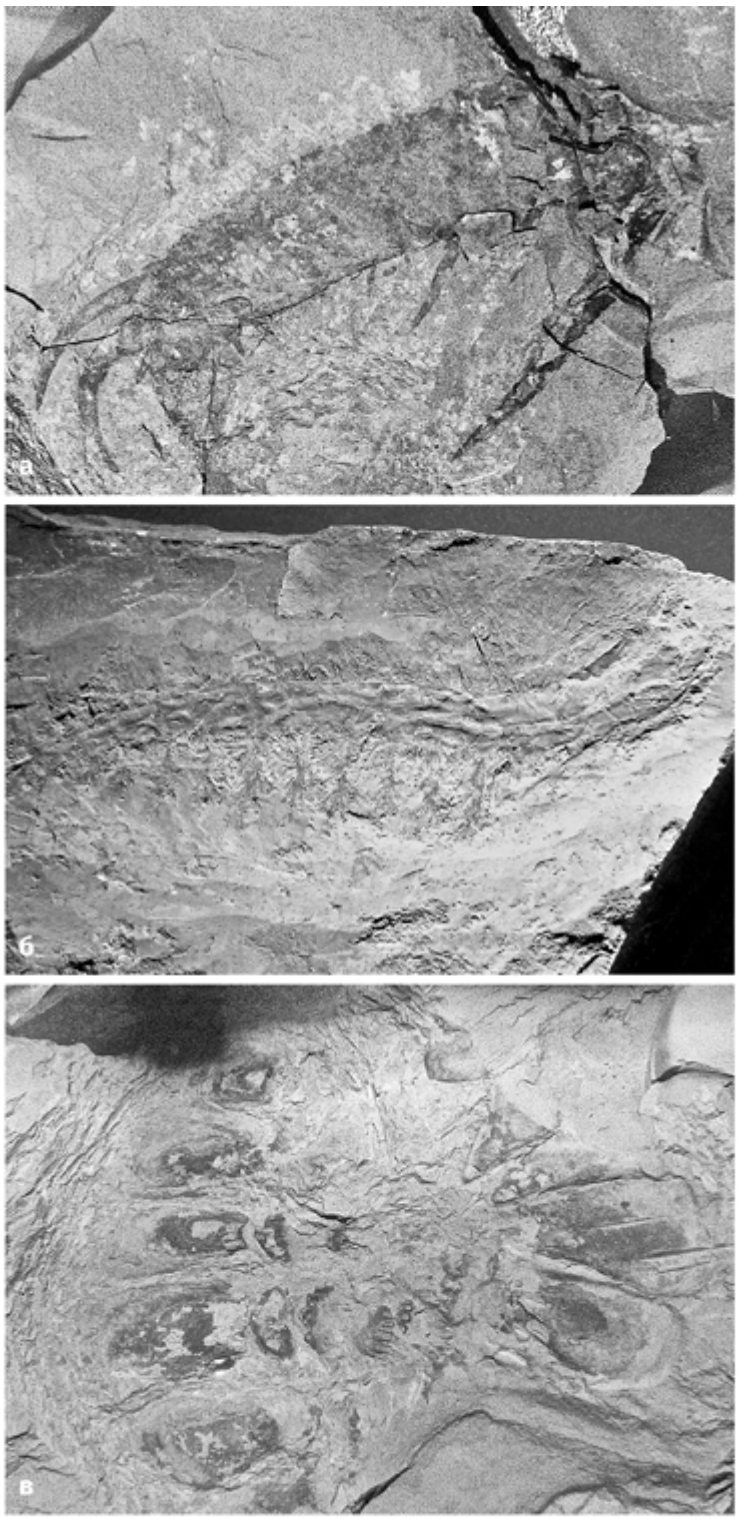


Рис. 22.5. Аномалокаридиды; раннекембрийская эпоха (518 млн лет); Чэнцзян, Юньнань, Китай: а) предротовая хватательная конечность амплектобелуа (*Amplectobelua symbrachiata*), длина 10 см; б) предротовая конечность хоукариса (*Houcaris saron*), длина 10 см; в) ротовой аппарат омниденса (*Omnidens amplus*), диаметр 20 см

И все это происходило постепенно, «на наших глазах». Сначала появились крупные ксенузии с огромными хватательными предротовыми конечностями и дыхательными выростами на лапках (такие, как синский *Siberion*); потом уплощенные ползающие и плавающие формы со все еще «мягкими», но мускулистыми предротовыми конечностями, ротовым хоботком, направленным по ходу движения, и многочисленными брюшными ножками (*Pambdelurion* и *Kerygmachela* из Сириус-Пассета, рис. 22.1.6). И только затем возникли настоящие аномалокаридиды с усиленными членистыми органами захвата, зубастым ртом на брюшной стороне и жаберными пластинами. Одновременно совершенствовалось зрение: если донные ксенузии смотрели на мир отдельными простыми глазками, то у всплывших существ глазки образовали плотные ряды, которые у аномалокаридид преобразовались в огромные фасеточные глазища.

Опыты с моделями аномалокаридид в аквариумах показали, что плавали они очень неплохо, и кусались тоже. Более того, отхваченные полукругом хвосты трилобитов несут на себе отпечатки именно их зубов. Вряд ли неглупые (с большим трехчастным мозгом) аномалокаридиды охотились на закованных в известковую броню членистоногих — достаточно было выждать, когда те соберутся вместе, снимут прежний твердый панцирь и останутся «голыми» и беззащитными… (Залеченные следы укусов на хвостовых и туловищных пластинах как раз свидетельствуют о том, что трилобитов пытались есть, пока они мягкие.) Не все аномалокаридиды остались хищниками. Самые крупные из них превратились в своего рода левиафанов кембрийских и ордовикских морей: шипы на предротовых конечностях преобразовались в частую гребенку, и вместо пронзающих жертву органов захвата получился «китовый ус» (рис. 22.5б).

Считается, что настоящие членистоногие — потомки аномалокаридид. Однако они никогда не стали по-настоящему членистыми, и до последних дней своего существования (в раннедевонскую эпоху — 400 млн лет назад) так и не приобрели дополнительных конечностей. Скорее наоборот, потеряли последние. И получились ветуликолии (Vetulicolia; от *лат*. vetulus — старый и colis — стержень; рис. 22.1.10, 22.6). Эти бочковидные организмы с членистыми хвостами модно считать древними формами вторичноротых животных, близкими к хордовым, поскольку у них вроде бы были жаберные мешки с тонкими лепестками, как, скажем, у миноги. Однако ротовое отверстие с радиально расположенными зубами, кишечник, протянувшийся через все тело, головной панцирь, как у некоторых аномалокаридид, и членистый (подчеркнем это слово три раза), совершенно нерыбий хвост выдают в них все тех же экдисозой. Даже во время линьки палеонтологи их неоднократно «заставали». Меняли они свой прежний покров точно так же, как трилобиты и многие другие древние членистоногие: упирались головным панцирем во что-нибудь твердое и сгибались, пока шкурка не треснет поперек и из нее можно будет выползти. А как же «жаберные мешки»? Они у аномалакаридид есть — как и у ксенузий, и многих кембрийских членистоногих. Только называются по-другому, поскольку к органам дыхания никакого отношения не имеют. Это выросты кишечника, где располагались объемные пищеварительные железы, и они складчатые, словно часть желудка коровы, называемая книжкой. Из-за того что ксенузии, аномалокаридиды и первые членистоногие не имели органов для измельчения добычи (могли только захватить ее и слегка помять), прочные чужие панцири и раковины приходилось долго переваривать, используя обильные выделения таких желез. Не исключено, что среди этих складок жили симбиотические бактерии, помогавшие сбраживать пищу.

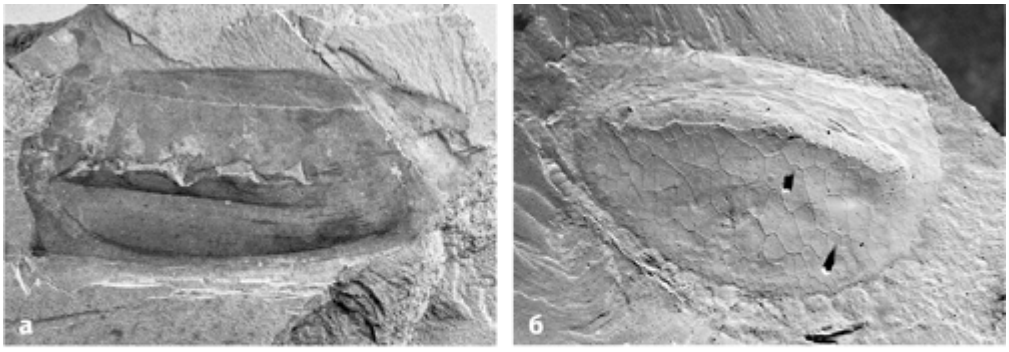


Рис. 22.6. Раннекембрийские экдисозои; 518 млн лет; Чэнцзян, Юньнань, Китай: а) панцирь ветуликолии (*Vetulicola cuneata*), длина 4 см; б) схожий с ним панцирь двустворчатого членистоногого тузои (*Tuzoia*), длина 4 см

Вся эволюция аномалокаридид показывает, что к сходству конструкций можно прийти множественными параллельными путями и магистральную дорогу необязательно прокладывать к какому-то одному условному храму — такой путь всегда ведет в тупик. Пункты назначения многообразны и зависят от конкретной ситуации. Поэтому некоторые ксенузии начали осваивать еще одну совершенно новую для них среду — илистый осадок. Причем таких попыток было несколько. Самая необычная — превратиться в заякорившегося фильтратора, который время от времени переползал с места на место, опираясь на ножки, сохранившиеся в передней части тела. Задней, «обезножевшей», частью эта ксенузия — фацивермис (*Facivermis*) — уже была червяк червяком, что подчеркивает и наполовину «червивое» название (*лат.* vermis — червь). Однако далеко так не уйти и даже не уползти. И вообще нужно вести активный образ жизни, хоть и зарывшись с головой в осадок. Как сделать первые шаги на мягких лапках в этом направлении, показывает пример мурероподии. В отличие от родственниц, живущих на поверхности осадка, у нее усилилась поперечно-кольцевая мускулатура, в сочетании с продольной образовавшая единый кожно-мускульный мешок (рис. 22.1.2, 22.2в). Сокращая переднюю часть этого мешка, можно было выжать полостную жидкость в заднюю часть туловища, упираться ею и втискиваться

«похудевшим» головным отделом в осадок. Затем крепко вцепиться коготками укороченных и сместившихся в боковое положение ножек в стенки проложенного туннеля и, раздувшись теперь уже спереди, расширить его. И поползли — медленно, но верно. Конечно, в осадке ловить особенно нечего и некого. Это, прежде всего, надежное укрытие от хищников и возможность незаметно подкрасться к жертве. А потом как… Нет, выпрыгивать не обязательно, да быстро и не получится. Достаточно высунуть хоботок, ввернутый до поры до времени, чтобы не мешал ползать, и схватить то, что лежит, сидит, идет на поверхности. Для этого внутриполостная жидкость закачивается уже непосредственно в хоботок. Убирается он — вворачивается — очень быстро, будучи втянутым мощными пучками сократительных мышц. (И не надо думать, что это я сейчас на ходу сочиняю: благодаря минерализации мускульных волокон менее 0,1 мм толщиной в кембрийских лагерштеттах можно в деталях представить, чем различаются мускульные системы разных ксенузий, червей и настоящих членистоногих.)

Осталось окончательно избавиться от лапок или сохранить их в виде кольчатых чувствительных сосочков, и получается червяк с хоботом на голове. Среди современных червевидных животных такой вворачивающийся хоботок (интроверт) есть, хотя бы на личиночной стадии, у приапулид, лорицифер, киноринх и волосатиков, которых Владимир Васильевич Малахов с кафедры зоологии беспозвоночных МГУ объединил в тип головохоботных червей (Cephalorhyncha; от *греч*. κεφαλη — голова и ριν — нос).

Древнейшие представители головохоботных — палеосколециды (Palaeoscolecida; от *греч*. παλαιοζ — древний и σκωληξ — червь), кроме рудиментов конечностей, унаследовали от предков с ножками плотную фосфатную кутикулу из красивых, похожих на пуговички без дырок круглых пластинок, выложенных на поверхности тела правильными кольцами (рис. 22.1.1, 22.2б, 22.7, 22.8). У таких пластинок есть либо острые

края, либо загнутые шипы на поверхности, которые можно использовать для заякоривания в осадке. Так зачем от них отказываться? Поскольку покров — это самая прочная часть червя и каждый червь постоянно линял (можно даже найти ископаемые экземпляры, у которых под старой шкуркой уже начала формироваться такая же рельефная новая), россыпи миниатюрных (менее 0,3 мм в диаметре) пуговок накопились практически в любых морских отложениях. Нередко они вводили в заблуждение палеонтологов, не очень хорошо знакомых с кембрийским «зоопарком»: их принимали за остатки панцирей древних позвоночных. Сходство усиливает микроструктура пластинок: тонкий гладкий внешний слой, утолщенный средний слой, пронизанный вертикальными каналами и рыхловатый на вид пористый внутренний слой. Чем не эмаль, дентин и кость?

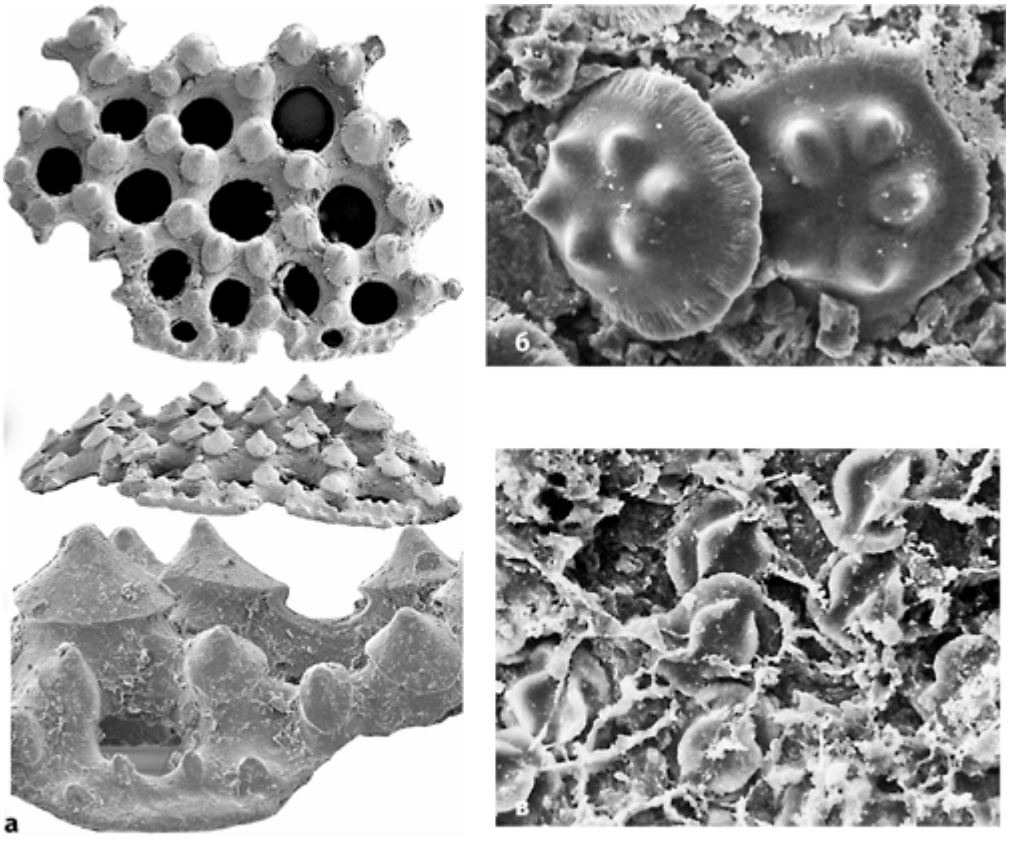


Рис. 22.7. Покровные склериты раннекембрийских ксенузий и палеосколецид (513–512 млн лет), Якутия: а) микродиктион (*Microdictyon rhomboidale*), диаметр 1,5 мм (А. Кучинский; NRM); б) вронасколекс (*Wronascolex lubovae*), диаметр 0,2 мм (ПИН РАН); в) пилосколекс (*Piloscolex platis*), диаметр до 0,3 мм (ПИН РАН)

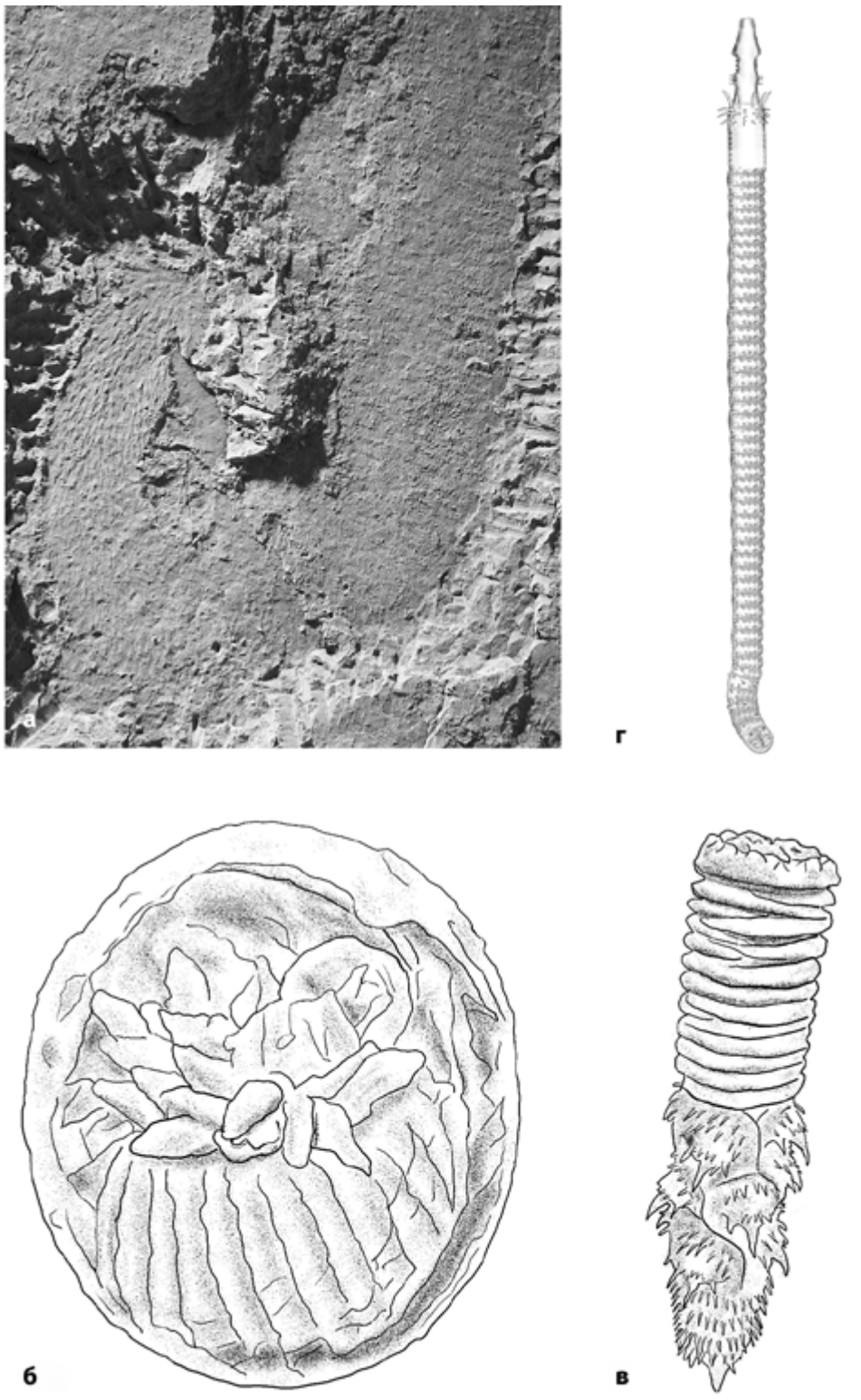


Рис. 22.8. Кембрийские палеосколецидные черви: а) хоботок со скалидами и туловище халазосколекса (*Chalazoscolex pharcus*), ширина 5 мм; 515 млн лет; Сириус-Пассет, Гренландия (J. Peel; MGUH); б) реконструкция эмбриона, диаметр 1 мм; в) личинка, длина 2 мм; г) взрослая особь (J. A. Gámez Vintaned)

На самом деле различия видны, даже если от червя или ксенузии остались одни пластинки: с нижней стороны они покрыты правильным ромбическим узором из косо расположенных канальцев. В канальцах находились коллагеновые тяжи, образовывавшие нижний слой кутикулы и служившие для передвижения (сокращение продольных мышц сворачивало червя, ослабление — за счет пружинящего распрямления этих тяжей — вытягивало). Вертикальные каналы в средней части были вместилищем чувствительных ворсинок или клеток. Плотный пластинчатый внешний слой служил главным защитным барьером. Кутикулы ксенузий, палеосколецид, онихофор, приапулид (особенно личиночный панцирь) устроены совершенно одинаково и удивительно похожи внешне. Даже шестиугольные отпечатки выделявших кутикулу клеток, придающие ее поверхности сетчатый рисунок, одинаковые (10–20 мкм в диаметре; кстати, и у членистоногих они такие же). Только у современных форм покров хитиновый, а у древних был хитиново-фосфатный. Чем-то нужно было пожертвовать, чтобы стать гибкими, как онихофоры и приапулиды. Покрытые броней палеосколециды просто затаивались в дуговидных норках и поджидали добычу (некоторые там и остались). Приапулиды (Priapulida; от *греч*. Πριαποζ — в честь бога плодородия Приапа и от ειδοζ — образ) превратились в активных исследователей пространства: они плавно продвигаются в осадке, совершая регулярные выпады то налево, то направо по ходу движения. Эти пробные выпады позволяют обследовать (в поисках съестного, конечно) большую площадь, не покидая основного туннеля. А равномерность процесса обеспечивает, как в любых опытах, статистически достоверный результат исследования. Так что не случайно подобные сложные следы — трептихнус педум (*Treptichnus pedum*) — стали символом поведенческого прогресса, и по времени их появления (538 млн лет назад) проводится

важнейшая историческая граница — между протерозойским и фанерозойским эонами.

Получается, что головохоботные черви возникли раньше ксенузий и, значит, наоборот — ножки развились из чувствительных сосочков?.. Не будем спешить с выводами. Пока же отметим, что и древние приапулиды, и палеосколециды были умелыми охотниками: в их кишечниках можно найти десятки хиолитов, брахиопод, кольчецов, трилобитов и других мелких членистоногих. Причем особой привередливостью в еде головохоботные черви не отличались: у когда-то рядом живших особей содержимое желудка и помета (который теперь выстилает их ходы в виде извилистых копролитов) могло быть совершенно разным. Слоган дня у них явно был: «Хватай не глядя!» Глаз действительно не было, зато вооружение хоботка оказалось отменным: несколько кругов гребенчатых глоточных зубов (таких же как у некоторых ксенузий и аномалокаридид) и полых, одновременно чувствительных и двигательных (ими вцеплялись в стенки туннелей) крючковидных выростов кутикулы — скалид. У палеосколецид арсенал был попроще, у приапулид — особенно изощренный (рис. 22.8, 22.9).

Все первые головохоботные черви были достаточно крупные — 3–10 см длиной. Находки некоторых ротовых аппаратов позволили предположить, что существовали и метровые гиганты, но «дольчатые кругляши» все-таки оказались ротовыми конусами аномалокаридид. (Что опять же подчеркивает сходство древних экдисозоев: их очень непросто различать.) Современные черви этой группы, за исключением считаных видов приапулид и волосатиков, не превышают в длину миллиметра, обычно и того меньше. Вероятно, вся эта мелочь произошла от крупных предков, поскольку кембрийские головохоботные, похожие на киноринхов и лорицифер, тоже достигали относительно большого размера — в несколько миллиметров. Ископаемые киноринхи (Kinorhyncha; от *греч.* κινεω — двигать и ριν — нос)

узнаваемы по сегментированной, почти как у членистоногих, кутикуле, а лорициферы (Loricifera; от *лат*. lorica — панцирь и fero — носить) — по длинным тонким скалидам и по как бы «стеганому» панцирю, на котором выделяются продольные, а не поперечные элементы (рис. 22.10). Интересно, что в кембрийских морях этим червякам приходилось часто сталкиваться с малокислородной обстановкой. Возможно, именно поэтому даже крупные современные приапулиды способны переживать длительные заморы, а среди лорицифер есть виды, у которых весь жизненный цикл проходит в бескислородной среде. Эти единственные в своем роде животные вместо митохондрий обладают их производными — органеллами гидрогеносомами, выделяющими водород.

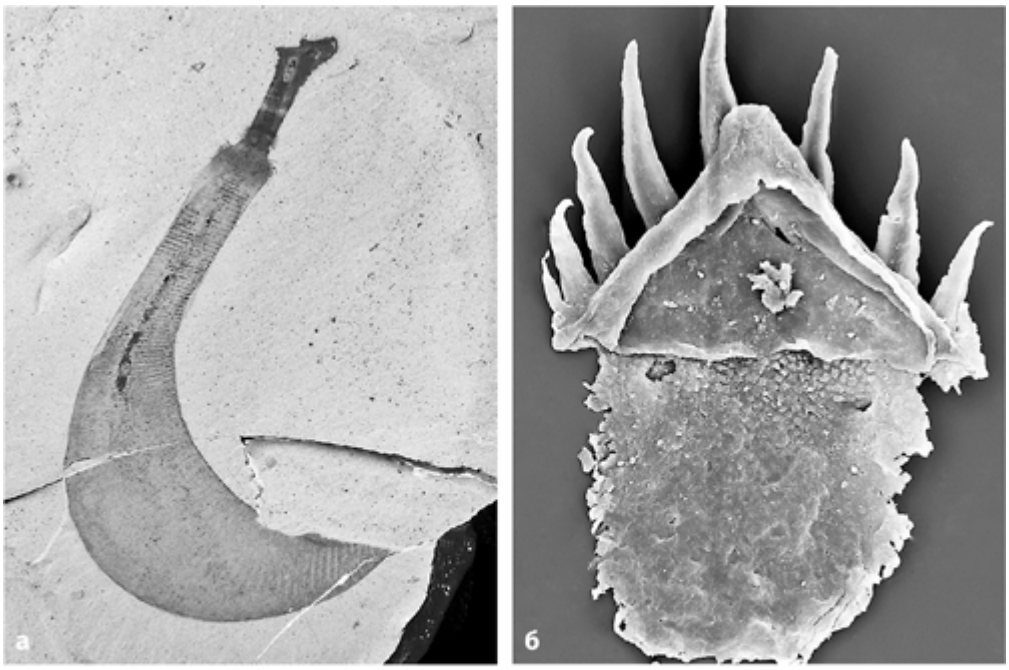


Рис. 22.9. Кембрийские головохоботные черви; Канада: а) оттоя (*Ottoia tricuspida*) с вывернутым хоботком, несущим скалиды и глоточные зубы (темная полоса, идущая вдоль оси тела, — кишечник), максимальная ширина тела 1,5 см; 505 млн лет; сланец Бёрджесс, Британская Колумбия (ROM); б) отдельный глоточный зуб (*Ottoia prolifica*), длина 0,2 см; 495–485 млн лет; Саскачеван (GSC)

Кутикулярные покровы некоторых палеосколецид, состоящие из мелких, плотно уложенных табличек, исчерченных с внутренней стороны диагональными каналами для коллагеновых волокон, очень напоминают таковые взрослых волосатиков. Правда, хоботок имеет больше сходства с выдвижным ротовым конусом паразитической личинки волосатика (у зрелых, свободно живущих форм его нет). Волосатики (Nematomorpha; от *греч*. νημα — нить и μορφη — образ) прозваны так за сходство с конским волосом: при небольшом диаметре они достигают полутораметровой длины. Живут эти черви в основном в пресных водах, а их личинки паразитируют на некоторых жуках и других хищных насекомых, попадая в их организм вместе с промежуточными хозяевами — водными личинками, которыми те питаются. Скажем, тараканы, желая попить, нередко заглатывают с водой таких личинок. Поскольку путешествуют тараканы везде, могут «обронить» уже повзрослевшего червя и на древесной коре, по которой стекает смола, как это произошло в позднемеловых лесах Мьянмы. (В 77 г. н.э. Плиний Старший записал, глядя на примерно такого волосатика, что «черви происходят из жира тараканов»[44]; увидев такой янтарь, он понял бы, что не только из жира, но и из самих тараканов.) На этом ископаемая летопись нематоморф и начинается, и почти заканчивается (еще они встречаются в эоценовых бурых углях Германии).

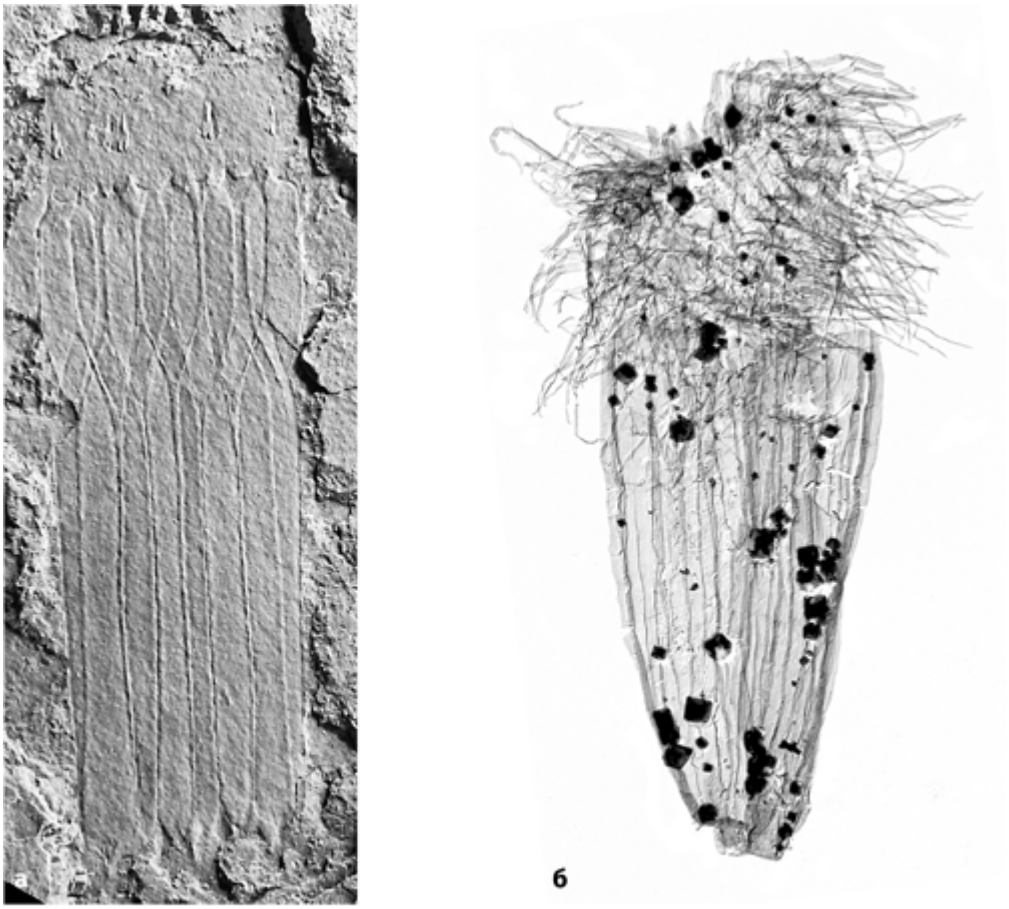


Рис. 22.10. Органические скелеты кембрийских лорицифер; а) сирилорика (*Sirilorica carlsbergi*), длина 0,5 см; 515 млн лет; Сириус-Пассет, Гренландия (J. Peel; MGUH); б) эолорика (*Eolorica deadwoodensis*) с хлыстовидными скалидами, длина панциря 0,2 см; 497–485 млн лет; Саскачеван, Канада (N. Butterfield; GSC)

Морские волосатики селятся в раках. Чтобы забуриться в тело жертвы, личинкам нужен вооруженный ротовой аппарат. Как завелись эти паразиты? Скорее всего, подобно другим животным, перешедшим к нахлебничеству (*греч.* παρα-σιτοζ), они начинали как почти безобидные сожители, примостившиеся на шкурке хозяина. Уже на больших (10–15 см длиной) головохоботных червях в Чэнцзяне находят поселения из полутора десятков мелких (до 3,3 мм) приживал, присосавшихся к чужому брюху, правда задним концом. Спереди они весьма похожи на головохоботных, и кишечник у них сквозной. Может, с таких

«поселенцев» — так переводится их родовое название «инкикус» (*лат.* inquicus) — все и началось?

Круглые черви (Nematoda; от *греч.* νημα — нить и ειδοζ — образ), если не считать толстой сменяемой кутикулы (хитин, правда, сохранился лишь в выстилке глотки), полностью утратили какое-либо сходство с прочими линяющими. Хотя это огромная и разнообразная группа, составляющая значительную часть биомассы морского дна, пресных водоемов, почвы, а также внутренностей многих животных (в качестве паразитов; так при слоновой болезни нематоды весят больше, чем человек, в котором они живут), в основном это очень мелкие червячки. Можно сказать, исчезающе мелкие, поскольку до появления среди них паразитов в ископаемой летописи они практически не встречаются. Разве что очень тонкие ходы в нижнеордовикском морском осадке (менее 0,1 мм шириной) в виде правильных извилин, выложенных округлыми гранулами, очень похожи на следы свободноживущих нематод. Свободноживущие круглые черви особо себя не утруждают: довольствуются трупами других животных — сразу и кров, и пища. Следы их питания в виде извилистых ходов остались, например, на каркасах среднетриасовых наутилоидов. Проложены они тогда, когда те уже были тронуты тленом и отчасти смешались с илом. В мягком, «пряничном» для них, домике и поселились нематоды.

Самые древние круглые черви встречаются в устьицах раннедевонских наземных растений в шотландском Райни (410 млн лет назад). Даже в этом, одном из древнейших, сообществе суши их уже очень много. В одной и той же былинке, несколько сантиметров высотой, обнаружены 500 веретеновидных червячков разного возраста (до 1 мм длиной), названных палеонемами (*Palaeonema*), и их яйца. Кутикула палеонем многослойная, рот расположен на самом кончике тела и окружен колющими щетинками, в глотке есть кутикулярные зубцы, а в полости тела осталось множество яиц на разных стадиях

созревания. Примечательно, что этот древний червь больше похож на морских нематод, чем на паразитов растений с выдвижным колюще-сосущим органом — стилетом.

С появлением обильной древесной смолы, куда влипали самые разные животные, история круглых червей начинает выглядеть намного богаче и ярче (благодаря красивому янтарному оттенку). В позднемеловых и кайнозойских ископаемых смолах мы видим, как нематоды аккуратно, через задний проход, покидают зараженных тлей, мокрецов, москитов, звонцов, дрозофил, муравьев; оттуда же десятками вываливаются их личинки и яйца (рис. 22.11). Нередко длина паразита в два-три раза превышает размер тела хозяина. Хорошо известные человеку (по личному опыту) острицы и аскариды уже в триасовом периоде паразитировали на крупных и хорошо питавшихся, судя по размерам копролитов, наземных четвероногих, позднее — на меловых динозаврах и крокодилах. Вероятно, «нахлебничать» нематоды начали на растениях и вместе с ними, как с кормом, попали в кишечники разных животных. Толстая экдисозойная кутикула надежно предохраняла от «желудочного сока», а способность быстро и обильно плодиться позволяла круглым червям споро приспосабливаться к чужому внутреннему миру. Дополнительным условием выживания стало усиление оболочки яиц, чтобы они не сварились вкрутую или в мешочек. Это и предопределило их прекрасную сохранность в окаменевших экскрементах.



Рис. 22.11. Паразитический круглый червь хейдениус (*Heydenius formicinus*) покидает тело крылатого муравья пренолеписа (*Prenolepis henschei*), диаметр червя 0,2 мм, длина муравья 3,4 мм; эоценовая эпоха (40 млн лет); Калининградская обл. (G. Poinar)

Молекулярные данные предполагают, что аскариды завелись именно на суше у каких-то каменноугольных четвероногих, которые щедро поделились ими с пресноводными акулами и костными рыбами. (Оказывается, не только рыбы могут заражать нас гельминтозом, но и мы — их). Когда планету заселили люди — существа многочисленные, прожорливые и не слишком чистоплотные, — аскариды освоили и этот благоприятный для них биом. Некоторые из них, например нитчатки, попали к человеку с яйцами птиц. С самими пернатыми они сожительствуют давно (около 20 млн лет) и даже обменялись друг с другом мобильными генными элементами.

Паразитам совершенно неважно было, что это особа, а не просто особь. Так, в очередной раз не повезло английскому королю Ричарду III. Стараниями Уильяма Шекспира весь мир знает его как злобного хромого сухорукого карлика-горбуна,

который дорвался до власти, «расчистив путь кровавым топором», не щадя при этом ни женщин, ни детей, ни друзей, ни родственников. Пьеса заканчивается словами графа Ричмонда (будущего Генриха VII Тюдора), сразившего лицемерного уродца в честном поединке при Босворте: «Победа наша, сдох кровавый пес!» А ведь в хрониках того времени (1452–1485) нет ни слова об увечном облике Ричарда III, и на портретах он скорее миловиден, чем уродлив. Да и историки считают, что придворные хронисты Тюдоров, свидетельствами которых пользовался Великий бард при создании трагедии, навели на короля напраслину. Кстати, именно Ричард III ввел понятие презумпции невиновности в английское правосудие. А вот был ли невинен он сам? Казалось, однозначного ответа на этот вопрос не будет. Ведь даже кости поверженного короля, согласно свидетельствам историков, были выброшены в реку после разрушения монастыря Серых братьев в Лейстере — месте упокоения королевских останков. Однако в 2012 г. при реконструкции автомобильной стоянки, расположенной на месте монастыря, был обнаружен скелет 30-летнего мужчины, умершего, согласно радиоуглеродным датировкам, в конце XV — начале XVI в. Из костей извлекли митохондриальную ДНК, последовательность нуклеотидов в которой оказалась такой же, как у ныне живущих потомков йоркширской ветви Плантагенетов по материнской линии в 19-м и 21-м колене (среди них — известный актер Бенедикт Камбербэтч, тоже поделившийся с учеными своей ДНК). Именно к Йоркам и принадлежал Ричард III. Более того, ДНК подсказала, что покойный Йорк был, вероятно, светловолос и голубоглаз, как Ричард III на ранних портретах. Горба у погибшего короля не оказалось — лишь сильный сколиоз, из-за которого одно плечо было выше другого. Вопреки Шекспиру, «мошенница природа» не всучила ему ни хромоту, ни кривобокость. Росту, наоборот, только прибавила. А вот огромная дыра в теменной части черепа от колющего удара мечом или алебардой сохранилась, и еще —

несколько следов от ударов кинжалом; верхняя челюсть сломана — свидетельство того, что последние минуты жизни король провел в бою с разбитым шлемом. Но увы, это еще не все: среди его тазовых костей оказались яйца аскарид, живших когда-то… Ну, сами понимаете, где…

Однако вернемся к головохоботным червям и ксенузиям. Кто из них от кого все-таки произошел? Инерция мышления настаивает, что вначале был червь. Но черви сомнения гложут мозг, словно аскариды — Ричарда III: можно представить (как раньше и делали), что членистоногие произошли от кольчецов, но предположить, что кто-то с ногами является потомком головохоботных — более чем неправдоподобно. Ведь многощетинковые черви весьма активные создания с развитыми конечностями и головой, несущей щупальца и глаза, и все это развивалось при движении по дну. Головохоботные черви устроены совершенно иначе: они обитают в осадке, где и перемещаются, и добычу ловят с помощью гипертрофированного интроверта, который вворачивается и выворачивается наизнанку, при этом буквально пронзая мозг. Конечности им совершенно без надобности. Чтобы интроверт мог свободно ходить туда и сюда, центральная нервная система обернулась вокруг него окологлоточным кольцом. Преобразовать его в трехчастный надглоточный мозговой отдел членистоногих или хотя бы аномалокаридид уже не получится. Более того, приапулида, если ее извлечь из норки и положить на поверхность осадка, превращается в беспомощное существо, беспорядочно перекатывающееся с боку на бок, пока ей не удастся, наконец, заякориться интровертом в осадке и поскорее уйти туда с головой. Палеосколециды, которые на ксенузий похожи гораздо больше, чем приапулиды, будучи закованными в панцирь, раздвигающийся и сжимающийся, словно гармошка, на поверхности ничего из себя, кроме легкой добычи, вообще не представляли. Так что эволюционная картина, где

малоподвижные головохоботные червяки ни с того ни с сего покидают удобные норки и пытаются ползти в надежде, что у них вдруг вырастут ножки, выглядит еще фантастичнее пейзажа, на котором полудохлые рыбы, опираясь на разъезжающиеся плавники, надеются перебраться из высохшего водоема в высыхающий.

Рожденный ползать — ходить не будет!

Вот обратный переход — с поверхности осадка в норки — был возможен. Ксенузии проделывали это самыми разными способами, достаточно вспомнить получервя-полуксенузию фацивермиса или коротколапую мурероподию с втяжным (уже!) хоботком — по сути, интровертом (рис. 22.2в). Память о бывших конечностях еще жива даже у некоторых современных приапулид — в виде чувствительных сосочков, папилл. А у палеосколецид папиллы были особенно крупными и, видимо, могли втягиваться, словно телескопические ножки. И следы на морском дне, оставленные существами с ножками, древнее, чем следы головохоботных червей (трептихнус). Такие следовые дорожки нашли на юге Центрального Китая, в уезде Илин провинции Хубэй, и назвали илингия (*Yilingia*). Проложить их могли существа, похожие на очень многоногих ксенузий (рис. 22.12). (Или на Котобуса из мультфильма Хаяо Миядзаки; не случайно один из новых видов онихофор, открытых зоологами из МГУ в лесах Вьетнама, назвали Тоторо — в честь другого персонажа из того же шедевра анимации.) В некоторых следовых дорожках в виде трехмерных керамических слепков застыли и сами авторы следов: это были весьма длинные (почти 30 см при ширине 2,5 см) и членистые (не менее 50 сегментов) двусторонне-симметричные существа с многочисленными мягкими лапками. Возраст илингии — более 539 млн лет, и, следовательно, она бегала раньше, чем черви начали ползать.

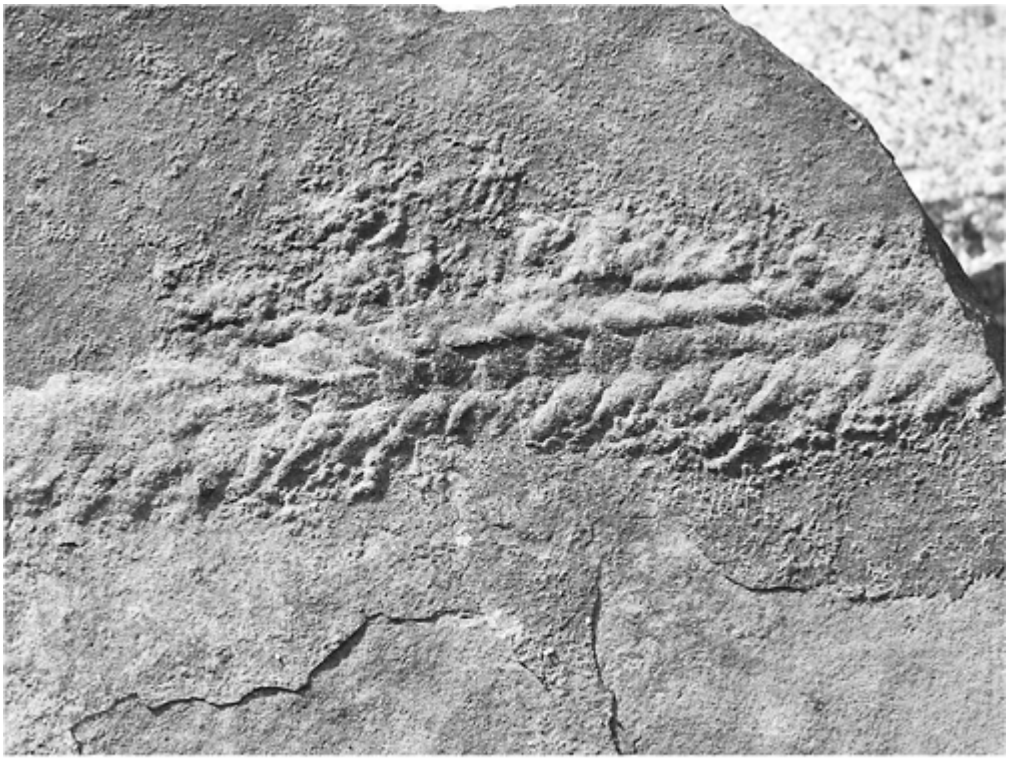


Рис. 22.12. Следы многоногой илингии (*Yilingia spiciformis*), длина фрагмента 11 см; эдиакарский период (550–540 млн лет); Хубэй, Китай (Шухай Сяо; НИГПАН)

Самые удачливые потомки ксенузий, которые, начиная с кембрийского периода, составляют наиболее многочисленную и разнообразную группу животных — членистоногие (Arthropoda, от *греч*. αρθρον — сустав, член и πουζ — нога). С конечностями и привычкой бегать они уже не расстались (рис. 22.13). Именно в наличии конечностей, которые используются не только для передвижения по грунту или плавания, но и для поимки добычи, измельчения пищи, спаривания и вынашивания потомства причина успеха данной группы. Можно, конечно, попытаться представить, что непосредственными предками членистоногих были аномалокаридиды, а не ксенузии. Но не получится: единственная пара членистых конечностей аномалокариса и иже с ним находится там, где у настоящих членистоногих ничего нет. Проверить родство несложно: достаточно рассмотреть мозги аномалокаридид и членистоногих из кембрийских отложений,

скажем фусианьхойи (*Fuxianhuia*). Если голова достаточна большая, а окаменелостей много, мозг рано или поздно найдется, пусть это всего лишь тонкая углеродная пленка с «налипшими» на ней кристалликами глинистых минералов. Итак, у тех и других мозг — трехчастный, как и у современных членистоногих. Но у аномалокаридид нервные тяжи передней части мозга (протоцеребрума) отходят в хватательные предротовые конечности, а у фусианьхойи передняя пара конечностей — чувствительные антенны — связана со вторым отделом мозга (дейтоцеребрумом) ровно так же, как антенны любых раков. Есть у настоящих членистоногих и нервные волокна протоцеребрума, но они иннервируют только небольшие парные выступы в передней части головы — лабрум. Можно, конечно, представить, что лабрум — это рудимент страшных головных конечностей аномалокариса. Вот только если мысленно «оторвать» у него и эти ножки, получится ветуликолия, но никак не условный рак или скорпион. Даже фусианьхойя не получится: она очень многоногая, как ксенузия, и все ее лапки, кроме антенн, одинаковые, лишь размер разный — тоже как у ксенузий.

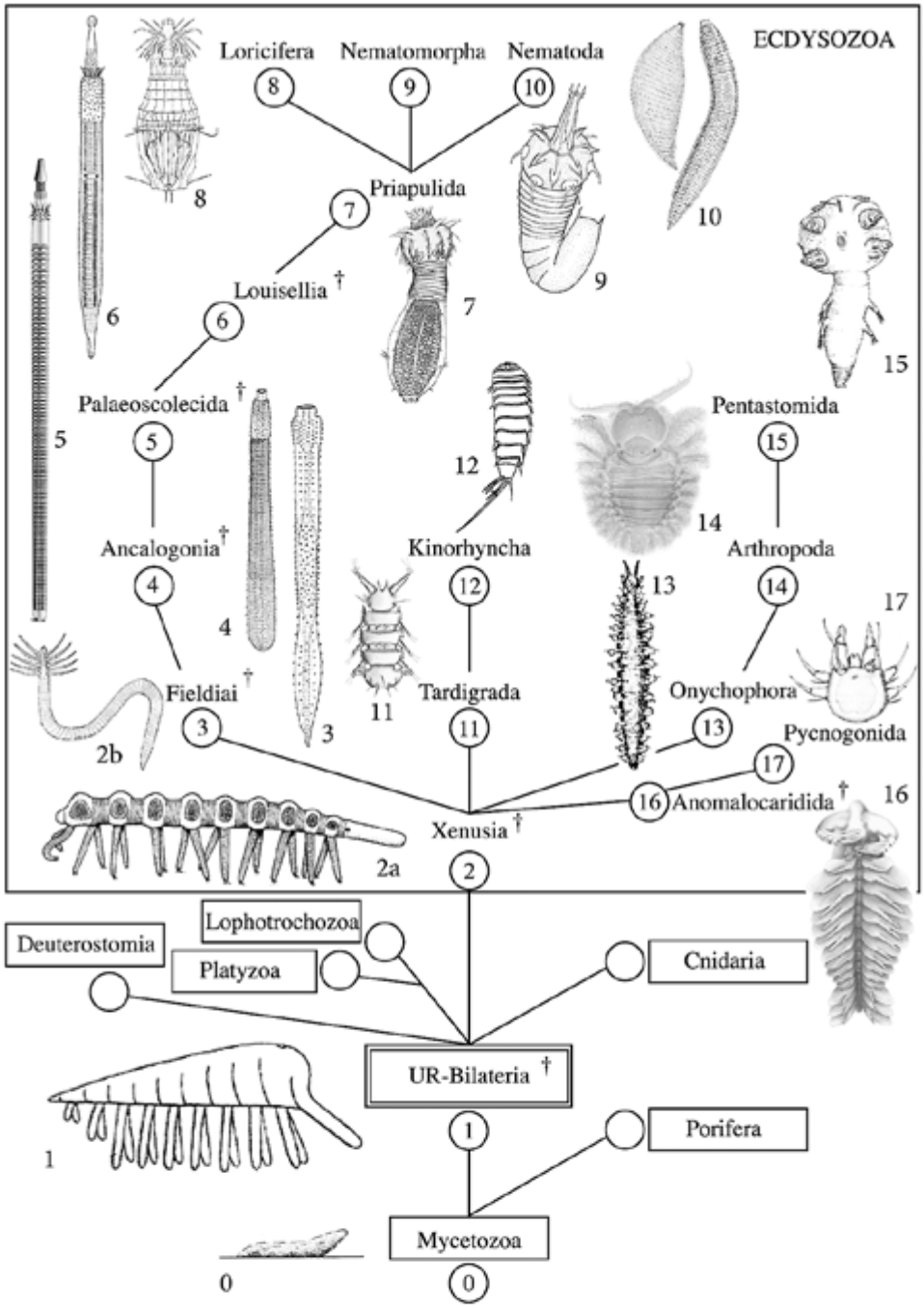


Рис. 22.13. Палеонтологическая история линяющих животных (Ecdysozoa): 0) слизевики; 1 — гипотетический общий предок двусторонне-симметричных животных, который мог оставлять следы, подобные илингии; 2 — ксенузии с втяжными ходными конечностями (а) и лишенные части конечностей (б); 3, 4 — головохоботные черви филдиаи и анкалогонии с невтяжным хоботком; 5 — палеосколециды; 6 — ранние приапулиды луиселлии; 7 — приапулиды; 8 — лорициферы; 9 — волосатики; 10 — круглые черви; 11 — тихоходки; 12 — киноринхи; 13 — онихофоры; 14 — членистоногие; 15 — пятиустки; 16 — аномалокаридиды; 17 — пикногониды, или морские пауки

Принципиальное отличие самых древних членистоногих (возрастом 520–518 млн лет) от ксенузий кроется в степени жесткости внешнего скелета. Если кутикула сравнительно мягкая, ножки можно телескопически втягивать и вытягивать. Если внешний покров приобретает жесткость (склеротизируется), нужно изобретать новый способ сгибания и разгибания конечностей, чтобы их использовать. Так появляются суставы, а ножки разделяются на отдельные жесткие членики, соединенные гибкими, но тоже хитиновыми мембранами. Вытягиваются такие конечности за счет нагнетания в них гидравлической жидкости, а сгибаются с помощью мускульных рычагов. (Сегодня во многих лабораториях мира этой «простой» машинерии уделяют пристальное внимание в надежде разработать быстрых и прыгучих роботов, способных преодолевать любые препятствия и двигаться по любой поверхности, в том числе вертикальной.)

И получаются членистоногие. Именно такими членистоногими стали некоторые ксенузии, вроде чэнцзянской диании (*Diania*, рис. 22.1.4). Вот только голова у нее «подгуляла» — осталась хоботом. Притом что другие ксенузии обзавелись антеннами и глазами (например, *Antennacanthopodia* все из того же Чэнцзяна), но предпочитали ползать на мягких лапках (рис. 22.1.5). Остается только помечтать, как заневестившаяся Агафья Тихоновна у Николая Васильевича Гоголя: «Если бы губы Никанора Ивановича да приставить к носу Ивана Кузьмича…» На самом деле и это не так сложно: например, с помощью вируса перенести ген *Tc-mex-3* от антеннакантоподии, у которой он (ген, а не вирус), возможно, был, к дианию, и у той головной отдел приобретет законченный вид. (Такая форма переноса генов — вирусная трансдукция — в природе существует на самом деле, но чаще она происходит между разными бактериями или бактериями и другими организмами.) Возможно, и переносить ничего никуда не пришлось: нужно просто порыться в

лагерштеттах, неисчерпаемых на сюрпризы старых и совершенно неизведанных новых…

Для того чтобы проследовать дальше по эволюционной лестнице членистоногих, обратим внимание на их собственную нервную лестницу — брюшную нервную цепочку, образованную двумя продольными стволами, связанными поперечинами — комиссурами. Причем в каждом сегменте тела есть свой «мини-мозг» — парные сгустки нервных клеток, или ганглии. Эта особенность строения тоже когда-то казалась верным признаком близкого родства членистоногих и кольчецов. Однако у раннекембрийских членистоногих эти парные ганглии сильно сближены — точно так же как у одновозрастных приаупулид, — а не расставлены на ширину тела, как у кольчецов. Зато мозг древнейших членистоногих, как отмечалось ранее, уже имел трехчастное строение, типичное для современных форм. Получился он из надглоточных ганглиев ксенузий, которые сначала приобрели двухчастное строение, как, например, у керигмахелы. Протоцеребрум у ксенузий иннервировал предротовые антенны (и такое положение дел сохранилось у онихофор), а у всех членистоногих — лабрум. Дейтоцеребрум (когда выделился в составе мозга) — первую пару ходных конечностей (ксенузии), челюсти (онихофоры), первые антенны (ракообразные) и хелицеры (хелицеровые). Тритоцеребрум (третий отдел) — слюнные железы (онихофоры), вторые антенны (ракообразные), педипальпы (хелицеровые). Из этой схемы можно понять, во-первых, в чем заключаются сходство и различия между этими ходячими и линяющими родственниками, во-вторых, что эволюционные пути членистоногих очень быстро разошлись на две магистральные линии. В той, что вела к ракам и насекомым, среди конечностей сначала выделились чувствительные антеннулы, а в той, что повернула в сторону скорпионов и пауков, — хватательные клешневидные хелицеры.

И не забудем, что многие мелкие ракообразные с помощью антеннул еще и плавают.

Глава 23

Мои встречи с хелицеровыми: как излечиться от арахнофобии

Честно говоря, всяких пауков я поначалу недолюбливал. Наверное, сказался импринтинг от детского ужастика Корнея Ивановича Чуковского «Муха-Цокотуха», в котором все персонажи в испуге разбегаются от злодея, вонзающего острые зубы в самое мушиное сердце. Да и вообще поди пойми, что на уме у волосатого существа, которое сидит в темном углу, все в паутине и не мигая смотрит оттуда сразу восемью глазами. В густой якутской лиственнично-еловой тайге пауки порой изрядно донимают. Не сами, конечно, а их технические сооружения: в какую сторону ни поверни, тут же влипаешь в невидимую паутину. Не утешает, даже мысль: «Вот я и весь в шелках!», поскольку паутинная нить — это длинная, уложенная плотным гофре, белковая молекула, которую мы и называем шелком. Правда, росяным ранним утром лес, благодаря паукам, выглядит действительно сказочным: между тонкими стволиками лиственниц растянуты колесовидные шедевры ткацкого искусства крупных крестовиков, а с елей, превращая их из сентябрьских в рождественские, гирляндами белоснежных куполов свисают ловчие сети маленьких пауков-балдахинников (рис. 23.1а).

Годы спустя выяснилось, что сидящие по углам комнаты небольшие домовые паучки тегенарии — очень полезные домашние животные. Они уничтожают всякую двукрылую

нечисть (листовых комариков), личинки которой жрут корни комнатных цветов. Поэтому время от времени сметая слишком разросшиеся тенета под женские крики «убери ЭТО там!», я стараюсь отловить хозяина и бережно пересадить его в другое укромное место. Паучок при этом скатывается в шарик и доверчиво падает на ладонь.

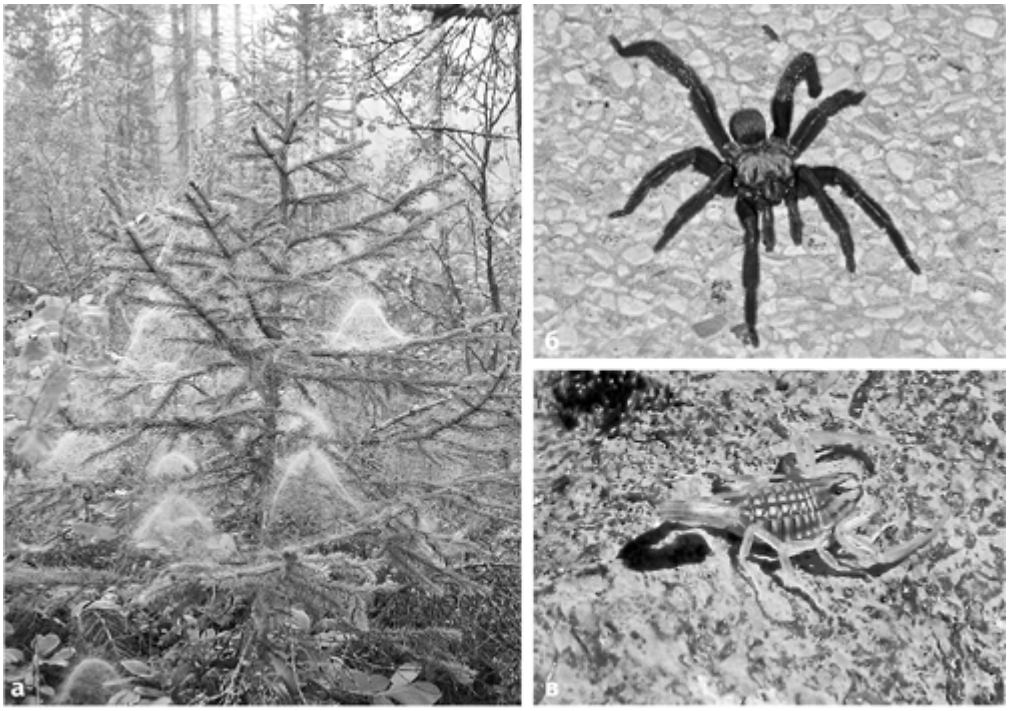


Рис. 23.1. Современные хелицеровые: а) сетевая «лаборатория» пауков-балдахинников; Якутия; б) паук-птицеед; Малайзия; в) скорпион среди клаудин; Намибия

В тропиках, например в Малайзии, нормальную кухню без хорошего паука и представить страшно. В том смысле, что лучше бы он там был, и покрупнее (рис. 23.1б), иначе давить тараканов придется самому — а они четырехсантиметровые, неприятно хрустят да еще норовят шлепнуться с потолка в тарелку во время ужина. (Представьте, что вы в это время увлечены чтением статьи в ноутбуке…) Лучше всего с ролью домашнего питомца справляются крупные птицееды, сантиметров семь длиной. Когда к такому пауку обращаешься, наклонившись, он как-то по-

собачьи приседает на заднюю половину конечностей, приподнимает длинные передние лапки и словно внимательно слушает собеседника, обратив на него взор. И его хорошо видно при свете, издалека. Ночью, когда паук выходит на охоту, конечно, проявляются некоторые издержки: все-таки черный бесшумный зверь, в темноте… Приходится пользоваться налобным фонариком. Главное — правильно распределиться в пространстве и времени. И хотя эти крупные животные любят тепло, погреться в постель без спросу не залезают…

Куда страшнее выглядят сольпуги. Столкнувшись с таким существом лицом к лицу где-нибудь в горах Армении, когда рано по утру оно зависает в предбаннике палатки, в первый момент думаешь: наверное, это еще сон, причем кошмарный. Тело сольпуги не превышает 5–7 см в длину, но гораздо мощнее, чем у паука. Из-за резкого перегиба между головогрудью и туловищем сольпуга выглядит горбатой и даже прозвана пауком-верблюдом. Лапы кажутся неестественно тонкими и очень волосатыми. А спереди вместо пары аккуратных крючковатых хелицер торчат какие-то неправдоподобно жуткие сдвоенные клещи, да еще зубчатые. Причем разводятся они не в стороны, а вверх и вниз, словно клыкастая пасть Хищника. Да, этому представителю внеземного разума пытались придать сходство со скорпионом, но жвалы развели не в те стороны, и получилась голова сольпуги. Некоторые персонажи невнятного кинопроекта «Дрожь земли» тоже с сольпуги срисованы: не хватило у авторов фантазии создать что-то свое. (Впрочем, у них вообще с фантазией плохо.) Испытывать на себе, ядовита сольпуга или нет и может ли она прокусить палец, совсем не хочется… (Спойлер: не ядовита, но хорошо цапнуть может.)

Сенокосцы, наоборот, выглядят совершенно безобидно: эфемерное тонконогое создание с маленьким округлым тельцем среди спицеподобных конечностей. В детстве их не мучил только ленивый — интересно же проверить, будет ли изогнутая косой

ножка шевелиться, пока ее хозяин улепетывает на том, что осталось. Но не доверяйте сенокосцам, когда они в конце лета скапливаются у вас в палатке на степном берегу реки Завхан и всей кучей залезают погреться в овчину. Напяливаешь холодным звездным вечером тулуп и вдруг чувствуешь, что он привстает на спине и начинает самостоятельное движение. А если пытаешься удержать его на месте, плотно притянув к себе, то еще и щиплется. У сенокосцев в основании педипальп и передних ног есть особые отростки, которые действуют, как челюсти.

Живого скорпиона в природе мне удалось увидеть только в Намибии (рис. 23.1в). Была тамошняя зима, и он, весь такой переливчатый (шкурки этих хищников светятся под ультрафиолетовыми лучами), грелся на камне, который я как раз собирался располовинить. Попытки согнать существо с облюбованной им площадки успехом не увенчались. Вместо того чтобы бежать от близко поднесенной руки, скорпион все время разворачивался к ней клешнями (у него, как у большинства хелицеровых, но в отличие от сольпуги, крупные орудия захвата расположены на педипальпах, а не на хелицерах) и «приветливо» сворачивал хвост колечком. Наверное, под камнем у него было гнездо, и пришлось оставить территорию за этим членистоногим. Через пару дней в книжном киоске у въезда в пустыню Намиб я заметил красочный определитель местных скорпионов: это был толстый и дорогой двухтомник, в котором отыскать давешнего знакомца мне оказалось не под силу…

А в Китае по телевизору крутили часовой фильм об этих хелицеровых. Шел он в программе, которую можно было бы назвать «Сельский час», и рассказывал о том, как выращивать скорпионов в особых каменных фермах-террариумах, отсаживать беременных самок, где закупать для них корма и как выгодно продать рестораторам…

Увы, съесть мы пытаемся всё и всех. На ферме-ресторане, пришвартованной в одном из проливов малайзийского

архипелага Лангкави, где обитает один из всего четырех видов мечехвостов — тахиплеус гигантский (*Tachypleus gigas*), служащий вкрадчивым голосом поведал, что в пищу используются только яйца самок. Правда, почему в садке копошатся два десятка самцов, с суповую тарелку величиной каждый, он толком объяснить не смог. И сделал вид, что плохо в этом разбирается, чему я откровенно не поверил. (У самцов, в отличие от самок, две первые пары длинных ходных конечностей заканчиваются не клешнями, а чем-то вроде кулачков с крюками (рис. 23.2а): ими можно удобно ухватиться за панцирь подруги во время спаривания, чтобы не соскользнуть; захват крепкий — оставляет выбоины и царапины.) Ответ на самом деле прост: панцири и конечности продают на черном рынке для снадобий восточной «медицины» — по большей части за границу, несмотря на запрет вывоза этих, теперь уже редчайших, животных из Малайзии и, конечно, полную бесполезность порошков из хитина.

А ведь эти старожилы планеты могут принести людям и настоящую пользу. Так, сыворотка из крови мечехвоста, хотя она и представляет собой в основном медьсодержащий гемоцианин (а не наш «железный» гемоглобин), помогает выявить причины отравления: этот белок чувствителен к ядам некоторых бактерий и грибов. Кроме того, бактерии-симбионты мечехвостов выделяют активные вещества, пригодные в качестве антибиотиков. И что важно, этих членистоногих можно «сдаивать», не причиняя вреда популяции.

Все родственники мечехвостов — такие как скорпионы, клещи, сенокосцы — давно (больше 400 млн лет назад) обосновались на суше, и лишь они остались верны морской стихии. Выглядят мечехвосты совершенно по-палеозойски. Широкий подковообразный головогрудной щит резко сочленяется с колючим трапециевидным туловищным сегментом, из-под которого сзади торчит длинный узкий «меч», или хвостовой шип, и все это перемещается на нескольких парах

клешневидных лапок. На спинной стороне головного щита хорошо видны пара прикрытых общей прозрачной роговицей узких фасеточных глаз — по бокам — и срединная пара простых глазков — в передней части (рис. 23.2б). По мере линек количество омматидиев в сложных глазах увеличивается. Получается, что с возрастом мечехвосты видят только лучше: нам бы так.

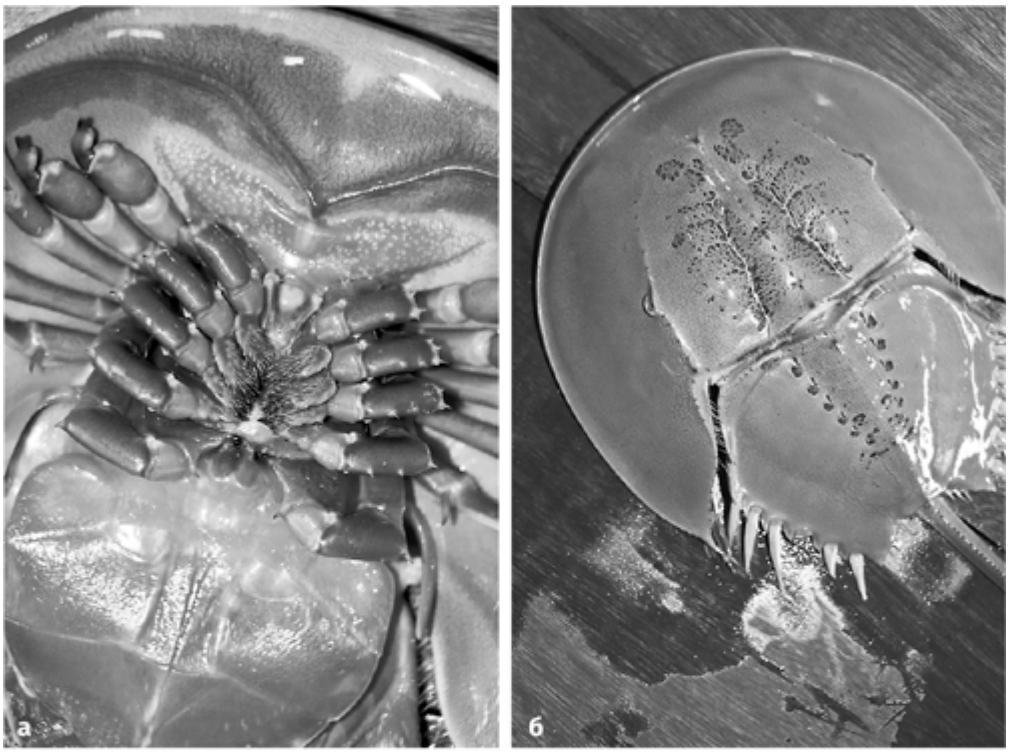


Рис. 23.2. Самец гигантского мечехвоста (*Tachypleus gigas*), длина 30 см; Андаманское море: а) вид с брюшной стороны: маленькие клешневидные хелицеры, удлиненные педипальпы и пять пар ходных конечностей с шипастыми жевательными отростками (гнатобазами) по центру, за которыми следуют тонкие хиларии и первая пара жаберных крышек; б) спинная сторона: по краям центрального поля головного щита расположена пара сложных глаз, впереди по центру — сближенная пара простых глазков

Вдоволь налюбовавшись, как они с керамическим стуком (и цвет, и блеск панциря соответствуют дорогой майолике) ползают по деревянному настилу, пытаются спрятаться под босую ногу, поддевая ее своей подковой, и, упираясь шипом в пол,

переворачиваются на брюхо, если опрокинуть их на спину, я решил спасти если и не всех, то хотя бы самых больших обитателей садка. Сторговавшись с хозяином на 20 ринггит за оптовую покупку, я отловил пяток тахиплеусов «пожирнее». Несмотря на внушительный вид нескольких пар клешневидных конечностей, я уже убедился, что существа эти совершенно безобидные (палеозойским обитателям моря они такими вряд ли казались), и выуживал их, хватая за что попало, пока удивленный владелец ресторана-зоопарка не опомнился.

Живой улов был вывезен на илистую отмель рядом с мангрaми, и я уже предвкушал, как отсниму мечехвостов в естественной среде обитания… Но, как это часто случается в Малайзии, набежавшая небольшая тучка ливанула так, словно наверху открыли шлюзы Ниагары. Ловить в первую очередь пришлось фотоаппарат, а не счастливых (видимо) существ, уносимых потоками жидкой грязи…

Глава 24
Мечехвосты, скорпионы и пауки: «Ах, ножки, ножки!»

С плавающих теперь где-то в Андаманском море мечехвостов (Xiphosura; от *греч.* κυφοζ — согбенный и ουρα — хвост) — единственных ныне морских хелицеровых (Chelicerata, от *греч.* χηλή — раздвоенный и κεραζ — рог) — и начнем. Заплыв они, кстати, совершают на спине, взмахивая в унисон пластинчатыми жаберными крышками и листочками. Жаберные крышки — это разросшиеся защитные придатки первой пары брюшных ножек (от самих лапок остались почти невидимые рудименты), которые прикрывают нежные жабры. Всего ножек 13 пар: маленькие хелицеры, удлиненные педипальпы, еще 4 пары похожих на них ходных с клешнями, совсем мелкие хиларии и 6 пар брюшных листовидных (рис. 23.2а). (Без этого длинного перечня никак не обойтись, поскольку вся история членистоногих — это череда преобразования их конечностей.) Последняя пара ходных ножек особенно развита, поскольку мечехвосту приходится ими упираться в грунт, когда он бороздит ил головным щитом, словно бульдозер. Именно так добывается большая часть пищи — моллюски и черви, живые и не очень.

Основания передних конечностей снабжены шипастыми жевательными отростками (гнатобазами). Да, именно так: чем ходим, тем и едим. Членистоногих ноги кормят не фигурально, как волков, а в прямом смысле этого выражения. Захваченная

пища, даже двустворки и улитки вместе с раковинами, уминается, по возможности измельчается и подается этими отростками сзади — от ступора, которым служат хиларии, — вперед, к кромке головогрудного щита, где между хелицерами открывается ротовое отверстие. (Про того, кто способен укусить, принято говорить: такому пальца в рот не клади; в рот мечехвоста палец можно засовывать смело, но вот между гнатобазами — не советую.) То, что не искромсали лапы, дожевывается во вместительном мускулистом желудке, выстланном зубчатой кутикулой. Переварить пищу помогает объемистая печень, заполняющая почти все пространство под головным щитом (с брюшной стороны панциря ее даже видно на просвет). Кстати, гнатобазальные шипы полые, в полости заходят нервные окончания, позволяя мечехвосту ощутить вкус, температуру и «степень готовности» еды.

История мечехвостов уводит нас в начало ордовикского периода — 478 млн лет назад. Первые мечехвосты были похожи на современных (иначе бы мы их не узнали), но далеко не во всем. Во-первых, туловищные сегменты еще не слились в единый щит, и «меч» тоже был сегментом, только подлиннее. Во-вторых, почти все конечности, кроме хелицер, раздваивались на верхнюю, наружную (экзоподит), и нижнюю, внутреннюю (эндоподит), ветви, а хелицеры вытягивались, словно антенны (рис. 24.1). Преобразование двуветвистых конечностей в одноветвистые происходит благодаря подавлению определенной группы генов, отвечающей за расщепление зачатка конечности. А опыты с современными сенокосцами показали, что для подобного превращения достаточно отключить всего пару генов.

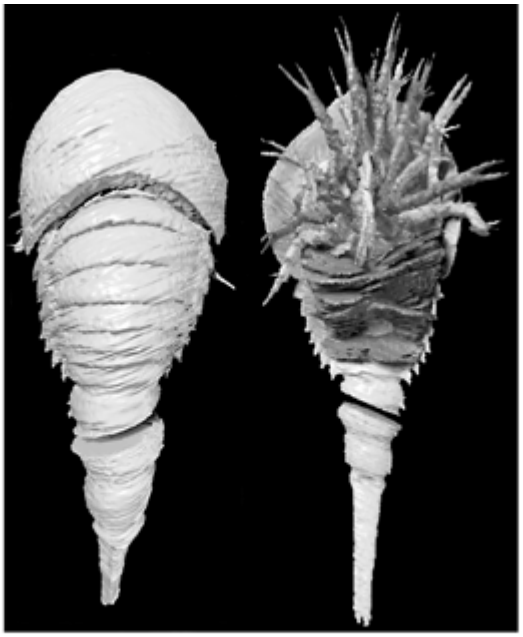


Рис. 24.1. Мечехвост дибастериум (*Dibasterium durgae*), вид со спинной и брюшной стороны, компьютерная реконструкция на основе серийных срезов, длина 2,3 см; раннесилурийская эпоха (430 млн лет); Херефордшир, Англия (D. Siveter; OUMNH)

Сейчас архаичная двуветвистость сохранилась только на брюшных ножках мечехвостов: жаберная крышка или листочек — это экзоподиты, а тонкий рудимент — эндоподит. Поэтому ордовикские-девонские мечехвосты напоминали своих более древних предшественников, даже таких как фусианьхойя, — равномерно членистых, с двуветвистыми конечностями (рис. 24.2). У последней был еще один признак, сближающий ее с мечехвостами, — выраженные шипастые жевательные отростки на передних парах ножек. Питаться и ей как-то надо было.

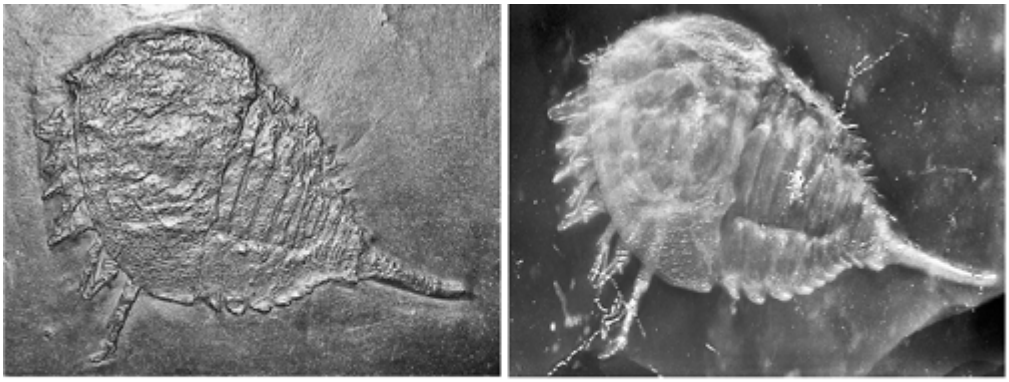


Рис. 24.2. Мечехвост вайнбергина (*Weinbergina opitzi*), общий вид и рентгенограмма, длина 10 см; раннедевонская эпоха (405 млн лет); сланец Хунсрюк, Германия (commons.wikimedia.org)

Чтобы окончательно стать хелицеровыми, древним членистоногим нужны были хотя бы хватательные хелицеры вместо чувствительных антенн. Некоторые попытались сочетать обе эти функции в передней паре придатков. Так появились мегахейры (Megacheira; от *греч.* μέγαζ — большой и χείρ — рука), или «большеруки», существовавшие 520–490 млн лет назад. У них первая пара конечностей превратилась в хлысты или острые пальчатые, трехчастные клешни, как бы согнутые в «локтях» (рис. 24.3а, б; 24.21.1), как у богомолов и раков-богомолов (рис. 24.4, 26.20). Резко распрямив сустав, этим оружием можно было в мгновение ока оглушить добычу или проткнуть ее насквозь. Примерно так, за доли секунды развивая огромное давление, срабатывают ударные ногочелюсти современных раков-богомолов. Различаются только положение органов нападения (у раков-богомолов это грудные ножки) и, видимо, изощренный способ нанесения противнику урона (рак с ударными конечностями убивает бесконтактным приемом: мгновенно нагнетая огромное давление, он создает и взрывает тучу воздушных пузырьков у тела противника). Даже 8-миллиметровые личинки мегахейр несли хватательные ножки с тремя крепкими шипами на концах, с помощью которых можно

было пронзить чужую юную особь или отбиться от страшных личинок аномалокаридид.

Конечно, они не владели столь сокрушительным ударом, как раки-богомолы: не было мускульного «пружинного» механизма. Однако длина взрослых мегахейр (5–10 см) — весьма солидная по кембрийским понятиям — и развитый трехчастный мозг делали их весьма опасными хищниками своего времени. Важно, что все три части мозга мегахейр еще хорошо различимы и что их ударные конечности иннервируются именно дейтоцеребрумом (рис. 6.7), как и хелицеры, например, мечехвоста. (Хотя у взрослого мечехвоста распознать, где какая часть мозга и с чем она связана, очень непросто: за сотни миллионов лет этот важнейший орган превратился в довольно монолитную структуру.)

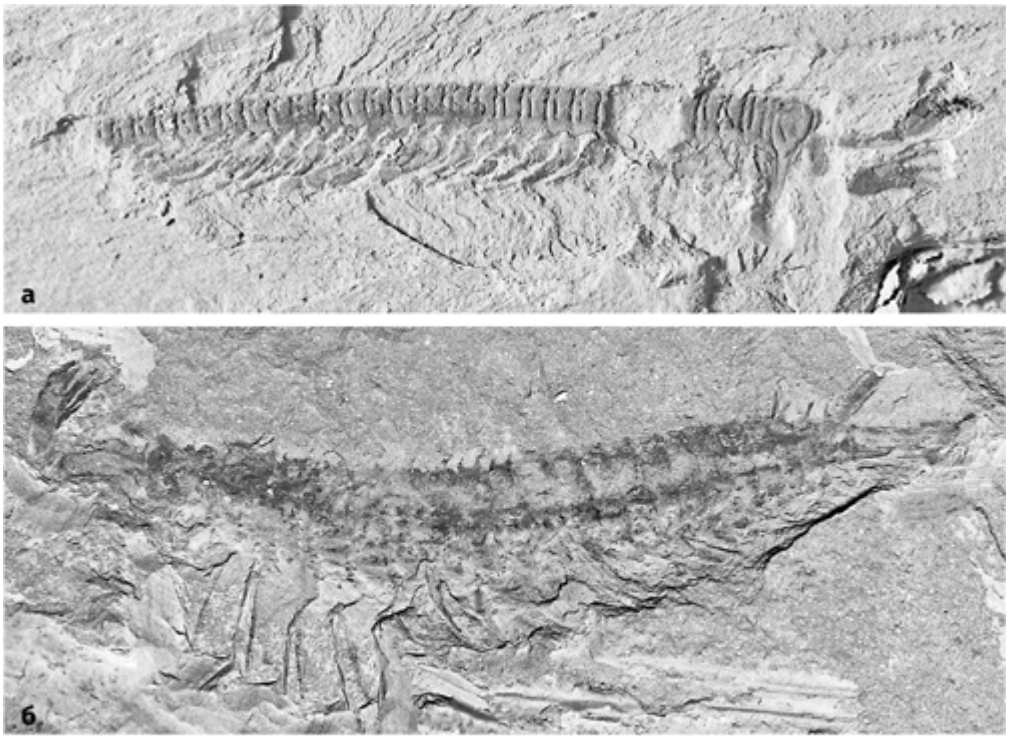


Рис. 24.3. Раннекембрийские мегахейры; 518 млн лет; Чэнцзян, Юньнань, Китай (Фанчень Чжао, НИГПАН): а) склеролибион (*Sklerolibyon maomima*), длина 2 см; б) фортифорцепс (*Fortiforceps foliosa*), вид сбоку, длина 6 см

Сходство сложных органов захвата у раков-богомолов и мегахейр предполагает, что последние должны были обладать хорошим зрением. Плохо различая добычу, такими конечностями ее не убить. Раки-богомолы обладают 16 спектральными типами светочувствительных клеток, и 10 или 12 из них используются для цветового восприятия. (Нам, с нашим трихроматическим зрением, остается только завидовать им, и не дано даже приблизительно узнать, что видят эти членистоногие.) Цветовое восприятие возникло лишь дважды: у позвоночных и членистоногих. Его лишены даже головоногие моллюски. И поскольку цвета различают многие ракообразные, их потомки — насекомые, а также хелицеровые, очень вероятно, что появилось это свойство прежде, чем разошлись данные ветви. Сравнивая у них способности к распознанию цветов, можно вычислить, что исходно они обеспечивались четырьмя типами опсинов. (Опсин — белковая часть пигмента, другой частью является хромофор — производное витамина А; структура хромофора меняется под воздействием света, а опсин улавливает этот химический сигнал и передает его дальше, в зрительный нерв.) То были молекулы, чувствительные к средним (желто-зеленым) и длинным (сине-зеленым) волнам, ультрафиолетовому и коротковолновому излучению (УФ/КВ), а также родопсин-7, воспринимающий свет вообще. (У высших раков и насекомых произошло удвоение гена, кодирующего опсин УФ/КВ, и зрение у них стало тетрахроматическим.) Все членистоногие со сложными глазами обладают либо три-, либо тетрахроматическим зрением, а расширение зрительной реальности случилось позднее. Поэтому возможно, что уже мегахейры, фусиньхоя, а также их потомки с фасетками видели мир ярким и красочным. (В некоторых линиях, перебравшихся на сторону сумрака, например у мечехвостов и наземных скорпионов, эти способности были утеряны.)



Рис. 24.4. Современный богомол с хватательной передней парой грудных конечностей; Астурия, Испания

Чтобы случайно не перепутать то, на что можно нападать, с тем, от чего нужно прятаться, некоторые мегахейры смотрели не в оба, а во все четыре глаза (рис. 6.7). Важно, что каждый глаз был сложным, а еще важнее, что все фасетки в нем были покрыты общей роговицей, от которой к омматидиям отходили конические линзы, как у мечехвостов или ракоскорпионов, которым еще предстояло появиться. У раков и насекомых фасеточные глаза устроены несколько иначе, и это значит, что мегахейры действительно могли быть предками хелицеровых, но не ракообразных.

Продолжим считать ножки мегахейр: все прочие конечности были двуветвистые, и пластинчатые щетинистые экзоподиты могли служить не только для дыхания, но и для плавания (рис. 24.3б). Поскольку в рот добыча отправлялась почти целиком, у мегахейр вдоль всего кишечного тракта располагались крупные

складчатые пищеварительные железы. (Сами животные в кембрийских лагерштеттах обычно сохраняются в виде тонких органических пленок, покрытых глинистыми минералами или кремнеземом, но богатые фосфором пищеварительные органы превращаются в трехмерные слепки из гидроксилапатита. Поэтому каждую такую железу можно разобрать на отдельные листочки, словно книжку.)

Хабелииды (Habeliida, от рода *Habelia*, который назван по пику Хабел рядом со сланцем Бёрджесс), жившие 510–500 млн лет назад, еще больше уподобились хелицеровым. Они обрели крупные головные щиты, стали уплощенными, как мечехвосты, и даже превзошли их в количестве «клешней» (рис. 24.21.2). Скажем, у 10-сантиметрового санктакариса (*Sanctacaris*; так палеонтологи обыграли созвучие имен окаменелости от *греч.* καρκινοζ — рак и Санта-Клаус) спереди выступало пять пар устрашающих хватательных конечностей. Причем двуветвистых, хотя экзоподит был тонюсенький. Примерно так же была вооружена хабелия, но у нее жевательные отростки превратились в жутковатые давяще-режущие зубчатые лезвия. Да еще кутикулярный покров на них усилился за счет складок и многослойности. (В ископаемом состоянии эти зубцы выглядят рельефнее и совершенно непрозрачны.) Хорошо оснащенные орудиями нападения и захвата хищники не только пугали всех окружающих, но и ели тоже всех. Например, у австралийского родственника санктакариса — висангокариса (*Wisangocaris*) кишечник был набит кусками трилобитов, существ с жестким панцирем, крупных и далеко не безобидных. Несмотря на столь мощное вооружение, хабелиидам спокойно тоже не жилось: длинные, стоящие торчком шипы на первых туловищных сегментах свидетельствуют, о том, что обороняться и им приходилось. Моллисония (*Mollisonia*) обрела не только настоящие клешневидные хелицеры, но и широкие листовидные жаберные ответвления на брюшных ножках. Чтобы окончательно

превратиться в мечехвоста, этому «монстрику» оставалось лишь обзавестись жаберными крышками и менее выступающими глазами.

Что и случилось на рубеже кембрийского и ордовикского периодов (490–480 млн лет назад) с появлением хасматаспидид (Chasmataspidida; от *греч.* χασμα — проем и ασπιζ — щит). Эти хелицеровые, обычно от 1 до 30 см длиной, сохранили продолговатое членистое тело: из многих сегментов состояли и средний, и хвостовой отделы (рис. 24.5, 24.21.3). А четвертая пара ходных конечностей со временем преобразовалась в уплощенные гребные. Далеко хасматаспидиды не заплывали, ограничившись теплым мелководьем Сибири и Лавруссии. Многообразием они не отличались (десяток с небольшим видов) и исчезли уже в середине девонского периода (390 млн лет назад). Однако сыграли роль важного эволюционного звена, связавшего кембрийских предков сразу с двумя самыми обильными группами водных хелицеровых — мечехвостами и ракоскорпионами и, как следствие, вероятно, со всеми их наземными потомками. За сходство с теми и другими один из раннедевонских родов хасматаспидид, плававший с помощью мощных гребных конечностей в южных морях ныне Северной Сибири, прозван двуликиасписом (*Dvulikiaspis*).

Ранние, ордовикские, мечехвосты напоминали современных (правда, лишь со спинной стороны): панцирь у них состоял из подковообразного головогрудного щита и хорошо различимых туловищных сегментов, а вместо хвостового шипа рос толстенький членистый «хвостик». Такой облик у некоторых из них сохранялся до середины палеозойской эры (рис. 24.1, 24.2, 24.21.4–5). Одни мечехвосты обзавелись известковым панцирем и научились сворачиваться в плотный шарик, другие вытянулись почти на метр в длину. Похожими на взрослых эти членистоногие становились еще в эмбриональном состоянии, пока развивались в яйце. Кладка из десятка яиц мечехвостов (около 0,7 мм длиной

каждое) найдена, например, в каменноугольных отложениях Хакасии.



Рис. 24.5. Хасматаспидид гоплитаспис (*Hoplitaspis hiawathai*), вид сверху, длина 4 см; позднеордовикская эпоха (449–445 млн лет); Мичиган, США; Университет Висконсина (J. Lamsdell)

К девонскому периоду эти хелицеровые освоились в илистых местообитаниях близ устьев рек, где они живут по сей день, и оттуда перебрались в реки и озера. Точнее, перебирались, поскольку совершали этот непростой переход по меньшей мере пять раз. В позднедевонских-триасовых пресноводных водоемах они были привычными обитателями дна. Попутно они подросли: если палеозойские виды достигали в среднем 3–5 см в длину (с хвостом), то мезозойские увеличились на порядок (рис. 24.6, 24.21.6). Некоторые и в ширину: австролимулюс (*Austrolimulus*) отрастил настолько длинные, расходящиеся в стороны щечные шипы, что уподобился секире. До наших дней уцелели лишь морские представители группы, причем два из трех родов настоящие долгожители: и тахиплеус, ныне обитающий у берегов Юго-Восточной Азии, и флоридский лимулюс (*Limulus*) существуют со среднетриасовой эпохи (около 245 млн лет).

Сейчас оба они реликты. А когда-то, в среднетриасовую эпоху, на северных тропических пляжах океана Палеотетис (будущая Центральная Европа) эти существа порой скапливались в таких количествах, что ими приходили полакомиться предшественники динозавров — эупаркерии (*Euparkeria*) и макрокнемы (*Macrocnemus*). Столь живописную картину, а также то обстоятельство, что мечехвосты собирались для спаривания, можно восстановить по следам всех этих животных. Такими следовыми дорожками, буквально иллюстрирующими выражение «как курица лапой», испещрено прежнее дно многих мезозойских мелководий. (В том, что по дну гуляла все-таки не курица, можно убедиться по прямой ложбинке, прочерченной «хвостиком», и по отчетливым отпечаткам двух коготков.)



Рис. 24.6. Мечехвост мезолимулюс (*Mesolimulus walchi*), вид с брюшной стороны, среди морских лилий саккокома (*Saccocoma tenella*), длина мечехвоста 20 см; раннеюрская эпоха (150 млн лет); Зольнхофен, Германия (commons.wikimedia.org)

Если от былого великолепия (около 50 ископаемых родов) мечехвостов хоть что-то осталось, то из более разнообразных ракоскорпионов (почти 80 родов) до наших дней, увы, не дожил ни один. У сохранившихся целиком ракоскорпионов, или эуриптерид (Eurypterida; от *греч.* ευριζ — широкий и πτερυξ — крыло, весло), прежде всего бросаются в глаза головные придатки (рис. 24.7, 24.21.7–8). Ведь только клешневидные орудия захвата на концах длиннющих хелицер могут быть размером с ладонь, а то и вдвое больше! Хватательной могла быть и вторая пара конечностей. А также и третья, и четвертая… (Правда, в последнем случае размер хелицер сокращался до «каких-то» 10 см.) Само животное вырастало за 2 м. Это не фантазии арахнофобов и даже не выверенная экстраполяция ученых, а реальные находки в верхнесилурийских морских сланцах штата Нью-Йорк. Монстры, такие как акутирамус (*Acutiramus*), появились в середине ордовикского периода, и последние из них дожили почти до конца палеозойской эры (465–255 млн лет назад). За 200 с лишним миллионов лет своей истории они неоднократно поражали гигантизмом. Скажем, «паук-переросток» мегарахна (*Megarachne*) из позднекаменноугольных затопляемых лесов Аргентины на поверку оказался короткотелым ракоскорпионом — всего-то 35 см длиной (рис. 24.8)! А лаврусскийский раннедевонский йекельоптерус (*Jaekelopterus*) предположительно дорастал до 2,5 м.



Рис. 24.7. Передняя часть ракоскорпиона миксоптеруса (*Mixopterus kiaeri*), муляж, длина хватательной конечности 15 см; позднесилурийская эпоха (427–423 млн лет); Норвегия (commons.wikimedia.org)

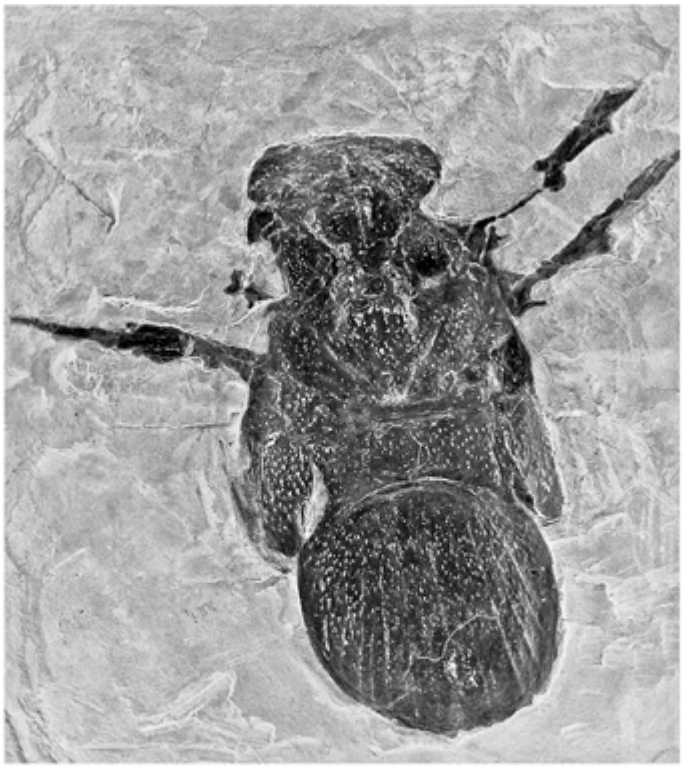


Рис. 24.8. Ракоскорпион мегарахна (*Megarachne servinei*), длина 34 см; каменноугольный–пермский период (358–252 млн лет); Аргентина (commons.wikimedia.org)

Сустав позволял пальцам зубчатых клешней ракоскорпионов раскрываться на 180°. Охотились эти хищники практически на всех, кто не потрудился обзавестись достаточно твердым панцирем. В том числе на своих собратьев, на хитиновых (когда-то) покровах тела которых так навсегда и остались ровные ряды дырок от сжавшихся клешней. Пойманную жертву длинные хелицеры убирали под брюхо, где ее зажимали «шестеренки» жевательных выступов — гнатобаз, сближенных у ротового отверстия (рис. 24.9). Зубцы уминали добычу до состояния фарша и одновременно, словно по конвейеру, продвигали ее в рот, скрытый под округлой пластинкой — гипостомой. Ракоскорпионы явно сидели на разных диетах: у одних кутикула гнатобаз была усилена, как у крупных современных мечехвостов, и позволяла растолочь хитиновый и даже известковый панцирь жертвы, другие обходились мягкой «кашкой» из моллюсков,

предварительно вытащенных из раковин. Вот раздробить крепкий панцирь бесчелюстных рыбообразных позвоночных им, пожалуй, было не под силу. (Конечно, это все не домыслы, а результат «плановых» работ по изучению диеты современных мечехвостов, строения кутикулы конечностей ракоскорпионов и распределения нагрузок на жевательные зубцы методом конечных элементов.) Некоторые зубцы имели полости для нервных ответвлений, и, значит, ракоскорпион мог попробовать добычу на вкус.

Самый большой не значило самый свирепый. Огромный акутирамус не отличался ни хваткой, ни острым зрением и, возможно, предпочитал нападать на медлительных в его время, хотя и сравнимых с ним размерами, головоногих, отстригая им щупальца. Клешни его хелицер были с острым режущим краем.

Детали строения глаз могут многое рассказать об особенностях поведения животного. Так, у эуриптеруса (*Eurypterus*) отдельные линзы были на порядок мельче, чем у акутирамуса (0,03–0,065 мм против 0,3–0,38 мм), но их насчитывалось значительно больше (3150–6700 против 1150–1600 в зависимости от размера особи). Важно, что оптические оси соседних линз расходились под углом 0,9–1,8° (1,8–2,9° у акутирамуса), как у наиболее активных хищников среди членистоногих, например у стрекоз. Это значит, что эуриптерус обладал достаточно острым зрением, чтобы преследовать подвижную добычу, совершая сложные маневры, и при этом не упускать ее из виду. Именно самые зоркие ракоскорпионы были вооружены усиленными щипцами. Сложные глаза йекельоптеруса смотрели почти вперед, создавая стереоскопическую картинку, как у истинного хищника, и особенно выделялись размером — 2 см. Когда в эти глаза заглянули поглубже, насколько позволял каменный материал, то выяснилось, что они устроены точно так же, как у мечехвостов: светочувствительные рабдомы, или зрительные палочки, в

каждом глазке-омматидии выстраивались звездочкой. Отдельные фоторецепторы у них были просто гигантскими — около 0,07 мм (у нас, для сравнения, 0,001 мм.) Глаза подобного строения не известны ни у одного другого существа. Зная, как работает этот орган у мечехвостов, несложно представить, что крупные ракоскорпионы прекрасно видели в сумерках и легко перестраивались от яркого дневного освещения у поверхности моря к сумраку глубин и наоборот. И вероятно, в большинстве обладали цветным зрением.



Рис. 24.9. Жевательный вырост конечности ракоскорпиона акутирамуса (*Acutiramus macrophthalmus*), длина 5 см; позднесилурийская эпоха (420 млн лет); шт. Нью-Йорк, США; Хьюстонский музей естественной истории (commons.wikimedia.org)

Судя по большим гребным конечностям (рис. 24.10, 24.11), плавали ракоскорпионы неплохо, порой оставляя на мелководье дуговидные следы лапок. Их стиль можно охарактеризовать как баттерфляй: движение начиналось с широкого гребка назад и под

себя до касания с грунтом, из этого положения плавательные ножки возвращались вперед, прочерчивая дуги. Способность передвигаться где вплавь, где ползком позволила ракоскорпионам заселить буквально все водоемы планеты — от морского мелководья до пересоленных лагун, солоноватоводных устьев рек и пресноводных озер. Вероятно, кровь ракоскорпионов, как и мечехвостов, была изотонична морской воде, если животное обитало в нормально-соленой или пересоленной воде, но становилась гиперосмотической (с прежними концентрациями ионов натрия и хлора) при снижении солености.

Выводить излишки соли им, видимо, помогали не только выделительные органы, расположенные в основании пятой пары ходных ног, но и стенка кишечника, и пищеварительные железы.

У некоторых ракоскорпионов обнаружен сперматофор. Этот наполненный спермой удлиненный мешочек с прочной оболочкой выделялся самцом. Мешочек передавался от мужской особи к женской. Сперматофора не было у мечехвостов, но он есть у многих наземных хелицеровых. Парный орган для выделения сперматофоров располагался там, где и положено, — вблизи половых отверстий.

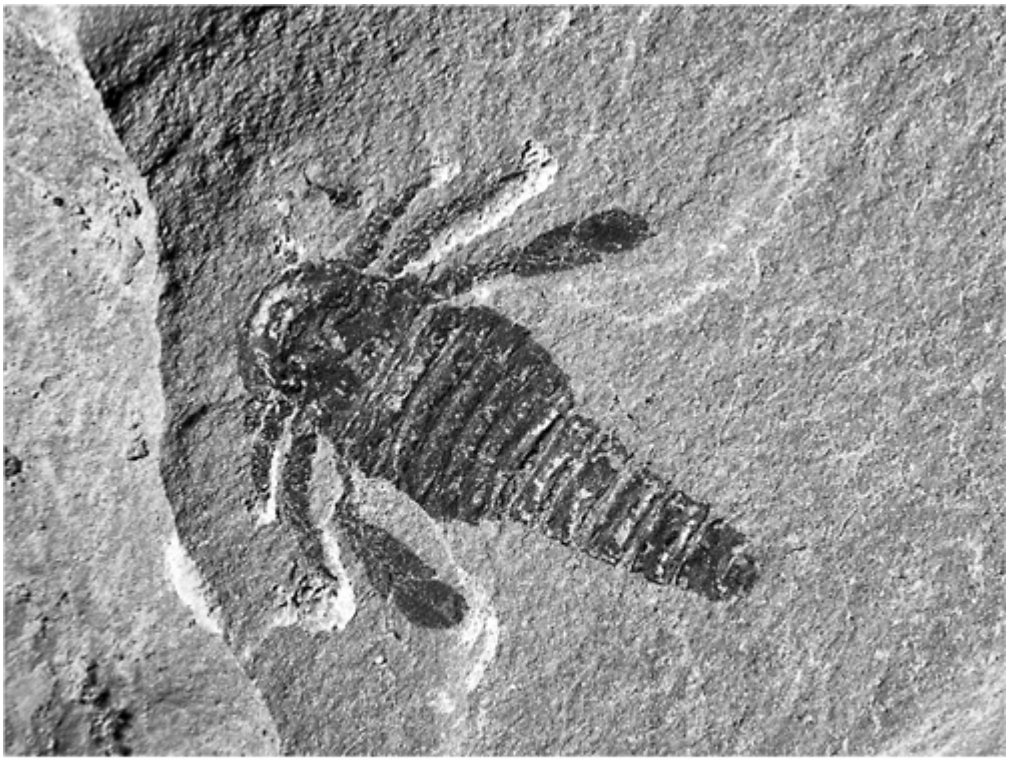


Рис. 24.10. Ювенильная особь ракоскорпиона аделофталмуса (*Adelophthalmus carbonarius*) с плавательными конечностями, вид со спинной стороны, длина 0,9 см; позднекаменноугольная эпоха (305 млн лет); Луганская обл., Украина (Д. Щербаков; ПИН РАН)

Судя по всему, у некоторых ракоскорпионов должны были появиться и аналоги легких. Иначе зачем им сперматофор? Действительно, каменноугольные аделофталмусы (*Adelophthalmus*) немного «преобразовали» дыхательные органы: между жаберными листочками они «установили» небольшие разделительные стерженьки, мешающие жабрам слипаться. С такими «жабролегкими» можно было гулять на воздухе, хоть и недолго, и откладывать яйца в отрезанных от моря озерах. Молодь развивалась в относительно безопасном месте, где почти не водились крупные хищники, зато было вдоволь «детского питания» — щитней, жаброногов и листоногих раков (рис. 24.10). А вот дальше — как повезет: водоем мог пересохнуть, оставив на радость палеонтологам шкурки от целого детского сада, а мог соединиться с морем во время паводка, и тогда подросшее младое

племя перебиралось в иную стихию. В каменноугольном и пермском периодах к пресным и опресненным водам озер и речных дельт были привязаны и последние взрослые ракоскорпионы.



Рис. 24.11. Ракоскорпион эуриптерус (*Eurypterus*) с плавательными конечностями, вид с брюшной стороны, длина целого экземпляра 12 см; позднесилурийская эпоха (427–420 млн лет); шт. Нью-Йорк, США; Венский музей естественной истории (commons.wikimedia.org)

Неудивительно, что, пока одни древние ракоскорпионы двигались по пути совершенствования в охоте на водную добычу, другие решились еще на один шаг и отнюдь не отчаянный: они выбрались на сушу, став скорпионами (Scorpiones). Для этого ничего даже менять не пришлось: плотная кутикула, предохранявшая от высыхания; мощные ходные конечности-рычаги; вооружение, пригодное и в море, и на суше (правда, роль главного орудия захвата окончательно перешла к педипальпам); половые крышки, прикрывавшие важные для каждого животного

органы; листовидные жабры, которые, как мы видим, несложно преобразовать в четыре пары книжных легких. Называются они так потому, что напоминают аккуратную стопку бумажных листочков. Книжные легкие скорпионов, строго говоря, — это те же жаберные ножки, только ввернутые внутрь тела. Наружу они открываются через небольшие щелочки — дыхальца.

Скорпионы как таковые появились в первой половине силурийского периода (около 437 млн лет назад) и отличались от современных разве что наличием сложных глаз да отсутствием пары гребневидных органов на брюшке и предротовой трубки, которую формируют тазики околоротовых конечностей (рис. 24.21.9–10). По такой трубке размягченная пища у более поздних форм поступала прямо в рот. Интересно, что длинный пульсирующий спинной сосуд с несколькими пережимами — сердце — у самых первых скорпионов был точно таким же, как у современных форм. От него к жабрам (теперь к легким), где кровь обогащалась кислородом, отходило несколько пар ветвистых артерий.

Окончательно со своим «рачьим» прошлым — с водной средой — скорпионы расстались только к концу девонского периода. Это заметно по появлению дыхалец.

Гребневидные органы, которых не было у ракоскорпионов и первых скорпионов, возникли в каменноугольном периоде. Располагаются эти маленькие гребенки между половыми крышками и легкими: они необходимы на суше для химического и механического восприятия партнеров, добычи, хищников и препятствий. Это, кстати, означает, что скорпионы обладают наиболее полным набором конечностей среди всех наземных хелицеровых. При некоторых мутациях, связанных с гомеотическими генами, у них на месте гребневидных органов, половых крышек и легких вновь возникают ходные ножки.

У каменноугольных скорпионов также начали сближаться тазики конечностей, образуя предротовую трубку, а педипальпы

«обросли» трихоботриями — особыми волосками, ощущающими колебания воздуха. Все это у водных форм отсутствовало за ненадобностью. Еще у наземных форм изменилась поступь: водным скорпионам достаточно было опираться на коготки, а все наземные хелицеровые стали «стопоходящими» — для опоры потребовалась бóльшая площадь. Пара коготков, чтобы крепче держаться за поверхность, конечно, осталась. (Эта же особенность присуща и многим насекомым — тоже наземным членистоногим.) От сложных глаз скорпионы не спешили отказываться вплоть до позднетриасовой эпохи, пусть в глазах к этому времени и насчитывалось всего по 25–35 фасеток. Ядовитый крюк — своеобразное орудие защиты и нападения этих хелицеровых, похоже, был у скорпионов с самого начала их долгой истории. (В том, что яд появился у них еще в море, ничего удивительного нет: этот своеобразный белок есть и у некоторых насекомых, представляющих другую, «рачью», ветвь членистоногих. Нужен он для защиты от болезнетворных бактерий, а значит, что-то похожее могли использовать и общие предки.)

Конечно, были у палеозойских скорпионов и другие отличительные черты. Например, их клешни имели устрашающие зазубрины (рис. 24.12), а у современных они гладкие (рис. 24.21.11). Может быть, в то время эти существа меньше полагались на ядовитый шип как на оружие превентивного удара и больше — на режущий захват клешнями?



Рис. 24.12. Коготок на конечности скорпиона, длина 0,8 см; позднепермская эпоха (260 млн лет); Вологодская обл. (Д. Щербаков; ПИН РАН)

Скорпионье племя, включая ракоскорпионов и мечехвостов, роднит еще одно необычное свойство: их кутикула отражает ультрафиолетовые лучи длинного спектра и при этом сияет — флюоресцирует. Данное свойство не утеряли даже покровы давно вымерших ракоскорпионов. Идею о том, что свечение привлекает добычу, например насекомых, или особей другого пола, можно сразу отринуть. Эти членистоногие — существа по большей части либо ночные, либо живущие в довольно мутной воде. Скорее, такая особенность блестящего гиалинового слоя кутикулы связана с защитой от излучения. Ведь вплоть до позднедевонской эпохи уровень кислорода в атмосфере был не слишком высоким, озоновый щит — тоньше и, как следствие, интенсивность ультрафиолетового излучения у поверхности земли и в верхних слоях водоемов — выше. Изолировавшись от коварных фотонов высокой энергии, которые запускают в организме цепь

разрушительных реакций, связанных с свободными радикалами кислорода, можно было освоить и мелководье, и сушу, что скорпионы и сделали намного раньше других наземных существ.

Следующими за скорпионами шли (по суше) тригонотарбы (Trigonotarbida, от *греч.* τρι-γωνοζ — треугольный и ταρβοζ — страх) — сравнительно небольшие существа (0,5–3 см длиной, редко до 5,5 см), немного похожие на пауков, но с жестким панцирем, уплощенным членистым брюшком и без паутинных желез. Панцирные пауки стали последними в ряду хелицеровых, кто обладал фасетками: три больших глаза и ряд из 10–11 мелких между ними (не у всех, конечно). «Простые» органы зрения, расположенные по бокам головы у современных наземных хелицеровых, — это результат слияния фасеток, поэтому у некоторых пауков боковые глазки до сих пор лежат аккуратными рядами. Крупный щиток тригонотарбов прикрывал со спинной стороны головогрудь и часто выступал вперед в виде острого шипа (рис. 24.13, 24.21.13). Ходных ног было четыре пары, а тонкие педипальпы несли небольшие, но острые и зазубренные клешни, позволявшие и поймать кого-нибудь, и даже поднести ко рту капельку воды, чтобы попить. Серповидные, как у пауков, хелицеры, тригонотарбы использовали, чтобы проткнуть добычу, которую затем прижимали к шипастым внутренним выступам педипальп и передней пары ходных ножек. Рот открывался не назад, как у скорпионов, а вниз и вперед — в сторону хелицер, чтобы удобнее было впиться в жертву. Ее шкурка прокалывалась и в тело впрыскивалась пищеварительная жидкость, растворявшая внутренние ткани, чтобы высосать улов, не разжевывая. Так стали питаться практически все последующие наземные хелицеровые, или паукообразные (грызть пищу способны только сенокосцы и некоторые клещи). Извлекать из полумертвой добычи содержимое помогали мощные сосательные глотка и желудок. Чтобы слишком большие куски не застревали в глотке, перистые щетинки вокруг рта выполняли роль фильтра. У

раннедевонских тригонотарбов на фильтровальных щетинках даже застряли фрагменты чьих-то шкурок.

Дышали тригонотарбы, как и скорпионы, книжными легкими, но всего двумя парами — тело-то укоротилось. Чтобы легочные листочки не слипались, их разделяли твердые шпеньки. Обитали эти паукообразные почти исключительно на просторах Лавруссии с позднесилурийской по раннепермскую эпоху (415–290 млн лет назад). Особенно обильные и разнообразные тригонотарбы водились в позднекаменноугольных лесах, где, судя по длине и расположению конечностей, подстерегали добычу, затаившись в трещинах толстой коры древовидных папоротников, хвощей и плаунов (как это делают такие же мелкие пауки-бокоходы).

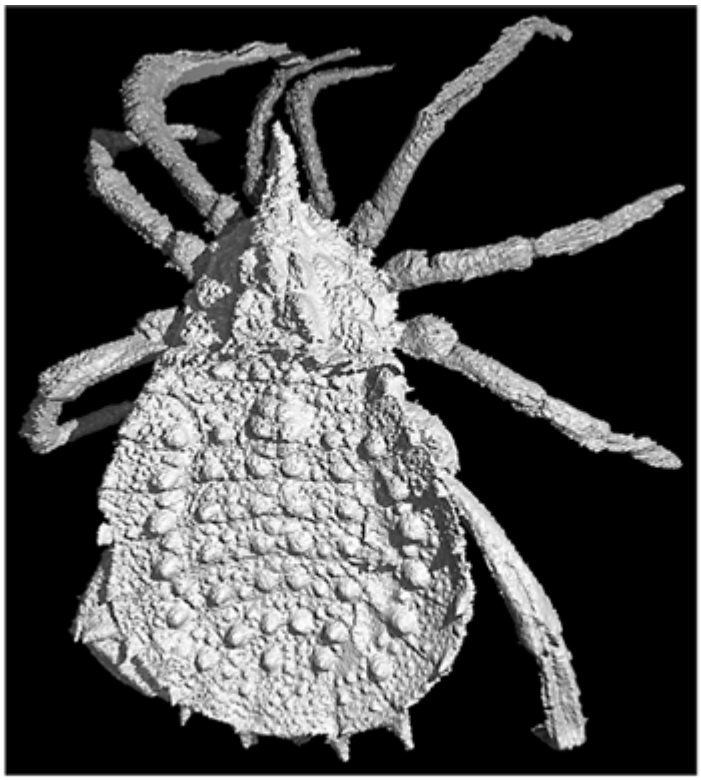


Рис. 24.13. Тригонотарб эофринус (*Eophrynus prestvicii*), рентгенотомография, длина панциря 3 см; среднекаменноугольная эпоха (310 млн лет); Англия (R. Garwood; NHM)

«Потомственные» тригонотарбы — телифоны (Uropygi; от *греч.* ουρα — хвост и πυγη — зад) и фрины (Amblypygi; от *греч.* αμβλυζ — тупой и πυγη — зад) сохранили жесткое членистое брюшко и щиток, прикрывающий головогрудь (рис. 24.14, 24.21.16–17), но клещевидными хелицерами больше напоминают скорпионов; педипальпы у них заканчиваются крюками, а первая пара ходных конечностей преобразовалась в длинные тонкие щупики. Поэтому телифонов также называют жгутоногими скорпионами, а фринов — жгутоногими пауками. И те и другие — тропические, в основном лесные, хищники и появились в позднекаменноугольную эпоху (315 и 305 млн лет назад). Конечно, полые крюки хелицер служат у них для прокалывания добычи и впрыскивания в нее пищеварительного сока. А ротовое отверстие окончательно развернулось вперед, чтобы удобнее было высасывать жертву, и в таком положении осталось у всех паукообразных. Телифоны удлиненным туловищем (до 7,5 см), особенностью дыхательной системы (книжных легких — две пары) и крепкими клешневидными педипальпами и правда напоминают скорпионов, только с тонким нитевидным «хвостиком» вместо ядовитого шипа. Поэтому и защищаются они по-другому: выстреливают из-под хвоста едкой пахучей жидкостью. Эти паукообразные ничуть не изменились с палеозойских времен.



Рис. 24.14. Панцирь телифона с глазами на переднем конце, длина 0,4 см; позднекаменноугольная эпоха (305 млн лет); Луганская обл., Украина (Д. Щербаков; ПИН РАН)

У древнейших, каменноугольных, фринов педипальпы были немногим больше хелицер, но со временем они все удлинялись и удлинялись за счет разрастания «плеча» (которое у этих существ называется бедром), пока не превратились в широкие и шипастые давящие «ухваты» (рис. 24.21.18). Раннемеловой фрин бритопигус (*Britopygus*) из лесов Бразилии отрастил «клещи» 15 см в размахе, притом что тельце паукообразного всего 2 см. (В пересчете на наши пропорции такое строение соответствует 8-метровому размаху рук при среднем росте.) Учитывая, что его современные родственники подобного размера ловят ящериц, колибри и летучих мышей, хищник вполне мог промышлять «птенцами» крылоящеров. (Остатки бритопигуса происходят из лагерштетта Крато, хранящего множество птерозавров.) Несмотря на архаичный, «палеозойский», облик, фрины обладают большим мозгом с грибовидными телами (свойственными

насекомым и некоторым высшим ракам) и являются очень сообразительными существами. Они способны обучаться, обхаживают партнера, соблюдая сложный ритуал, по нескольку месяцев заботятся о потомстве и могут жить сообща. Небольшая семья фринов кронахаронов (*Kronocharon*) из самки и трех юных особей даже застыла вместе в раннемеловом янтарном саркофаге из Мьянмы. (Родовое название этого жутковатого с виду существа обыгрывает имена греческого бога времени Крона и перевозчика душ умерших Харона, а также корень «харон», который часто используется в научных именах фринов.)

Среднедевонские-раннепермские (390–280 млн лет назад) ураранеиды (Ururaneida; от *греч.* ουρα — хвост и *лат.* aranea — паук), т.е. «паукохвосты», такие как уральская пермарахна (*Permarachne*), еще более уподобились паукам, хотя и сохранили четыре пары ходных ножек и длинный членистый жгутик на конце тела (рис. 24.15, 24.21.19). Они уже обзавелись паутинными железами и выделяли шелковую нить для гнезд или коконов, но вот ткать паутину не умели. Нужен был «ткацкий стан», который изобрели пауки (Aranei; от *греч.* Αραχνη — имя искусной ткачихи, превращенной в паука), возникшие в конце каменноугольного периода, 310 млн лет назад. Во-первых, нить стала не просто выделяться железой, а направленно протягиваться с помощью «навоев» — паутинных бородавок (видоизмененных ножек) на «бердо», роль которого выполняют гребневидные коготки-каламистры (*лат.* calamister — щипцы для завивки волос) на лапках, одновременно служащих челноками. Правда, в отличие от бородавок, такие коготки видны только на мезозойских окаменелостях, и пока неясно, связано это с сохранностью материала или с отсутствием каламистров у древних пауков. Во-вторых, для более сложного прядения, чтобы нити не слипались, понадобился еще один элемент — крибеллюм (*лат.* cribellum — ситечко), двойная ситовидная хитиновая пластинка в ободке, расположенная чуть впереди особых

многососковых паутинных бородавок. Проходя сквозь ситечко, паутина расщепляется на несколько тонких нанометровых ниточек, причем наэлектризованных и притягиваемых друг к другу межмолекулярными силами. Из заряженной и самостягивающейся паутины добыче выбраться куда как сложнее. Оснащенные крибеллюмом пауки, похоже, появились только в мезозойскую эру.



Рис. 24.15. Ураранеида пермарахна (*Permarachne novokshonovi*), длина тела 0,5 см; раннепермская эпоха (275 млн лет); Пермский край (К. Еськов, ПИН РАН)

«На память» о предках некоторые пауки сохранили длинное членистое брюшко (рис. 24.16). Они так и называются членистобрюхими (Liphistiomorphae). Эти существа были

обычными обитателями каменноугольных и пермских лесов Пангеи, а сейчас несколько реликтовых видов доживают своей век в Юго-Восточной Азии. От прочих родственников эти небольшие (до 3,5 см) паучки также отличаются торчащими вперед хелицерами, длинными педипальпами и четырьмя парами паутинных бородавок, которые еще не сдвинуты к концу брюшка. Даже в позднемеловую эпоху встречались удивительные создания вроде химерарахны (*Chimerarachne*), которая практически целиком запечаталась в бирмите, но все равно поставила ученых в тупик. Длинный хвостовой жгут и членистое тельце у нее были как у ураранеид, а паутинные бородавки размерами мало уступали ножкам (рис. 24.21.20). При этом имелись и крибеллюм, и хелицеры с гладким серповидным коготком. В общем, «паучья химера», не иначе. А по сути, переходная форма между хвостатыми и настоящими пауками.



Рис. 24.16. Паук, длина тела 0,25 см; раннепермская эпоха (298–275 млн лет); Алматинская обл., Казахстан (Д. Щербаков, ПИН РАН)

Со временем паучье брюшко стало компактным, у многих — округлым и практически утеряло членистость, из конечностей на нем остались только одна-две пары легких (которые могут замещаться трахеями) и одна — четыре пары паутинных бородавок, иногда членистых, как ножки. Педипальпы у них несколько укоротились по сравнению с четырьмя парами ходных конечностей головогруди. Из-за этого мы и представляем пауков как восьминогих созданий. Служат педипальпы для осязания и — у самцов — для совокупления. Хелицеры превратились в короткие двучленные ротовые придатки с острым подвижным серповидным «зубом» на конце (и нередко с ядовитой железой) — ведь пауки тоже хищники, а в глотке сформировался решетчатый фильтр из поперечных зазубренных пластинчатых выступов «нёба». Это еще одно паучье новшество, неизвестное ни

тригонотарбам, ни жгутоногим. Смерть от слишком большой условной мухи, застрявшей в горле, паукам уже не грозила. Некоторые пауки вместо легких стали дышать через особые трубочки — трахеи. Отчасти это не что иное, как ввернутые в тело конечности. Получается, что и дышат они через ножки.

Благодаря «янтареносным» лесам сохранилось немало пауков (равно как и других хелицеровых), но если в меловом бирмите намертво застыли представители целых вымерших семейств, то в эоценовых балтийских, ровенских и сахалинских янтарях встречаются уже почти исключительно современные роды.

Возможно, хелицеровые не единожды обживали сушу. Во всяком случае, сенокосцы (Opiliones; от *лат.* opilio — пастух) перебирали тонкими лапками уже среди низкорослых растеньиц Райни 410 млн лет назад (рис. 24.21.23–24). Причем, дышали через трахеи, открывавшиеся парой решетчатых дыхалец в основании брюшка. От современных форм палеозойские представители этой группы отличались сочетанием признаков, ныне свойственных далеко разошедшимся ветвям. Например, у них было четыре простых глаза: пара — по центру головы и пара — по бокам, что напоминало расположение органов зрения у скорпионов и даже мечехвостов. Сегодня все сенокосцы смотрят на мир одной парой глаз. Некоторые ископаемые сенокосцы обладали довольно длинным для этих небольших существ членистым туловищем (2 см). В отличие от многих паукообразных собратьев, сенокосцы свою добычу не только пьют, но и едят, отрывая по кусочку хелицерами и дожевывая выступами других конечностей. И хелицеры у них бывают немаленькие, что видно на примере прибалтийского сенокосца пианхи (*Piankhi*), 40–35 млн лет назад увязшего в древесной смоле. Пианхи также отличался исключительной шипастостью и панциря, и конечностей. (Назван этот янтарный пленник в честь одного из египетских фараонов, поскольку янтарь использовался при мумификации; пианхи пополнил династию

мумифицированных сенокосцев, уже представленную шабакой и тахаркой.) Предками сенокосцев могли быть раннедевонские фалангиотарбиды (Phalangiotarbida; от *лат*. phalanga — одно из названий сольпуг и *греч*. ταρβοζ — страх), которые исчезли в начале пермского периода. Небольшое, до 2 см длиной, тельце этих хелицеровых имело сходный с сенокосцами набор конечностей, включая небольшие хелицеры, педипальпы, а также трахеи, но вытянутой формой напоминало скорпионье (рис. 24.21.12).



Рис. 24.17. Лжескорпион, вид со спинной стороны, длина тела 0,2 см; эоценовая эпоха (50–40 млн лет); балтийский янтарь (commons.wikimedia.org)

В раннедевонскую эпоху (395 млн лет назад) появились и лжескорпионы (Pseudoscorpiones) — трахейнодышащие хелицеровые, менее сантиметра длиной, с педипальпами, как у

скорпионов, но с округлым, более подходившим бы клещу, тельцем и паутинными железами на концах хелицер (рис. 24.17, 24.21.25). Благодаря незначительным размерам лжескорпионы оказались лихими наездниками: эоценовые-миоценовые особи «седлали» жуков и мотыльков, прицеплялись к длинным ногам сенокосцев и мух-зеленушек. Они продолжают делать это до сих пор, ведь на летающем или хотя бы длинноногом «скакуне» микроскопическому существу проще перебраться в другое место.



Рис. 24.18. Личинка галлообразующего клеща сколотидеуса (*Scolotydaeus vlaskini*), длина тела 0,04 см; эоценовая эпоха (37–34 млн лет); ровенский янтарь, Украина; Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена (DOI:10.6084/m9.figshare.7962602.v1)

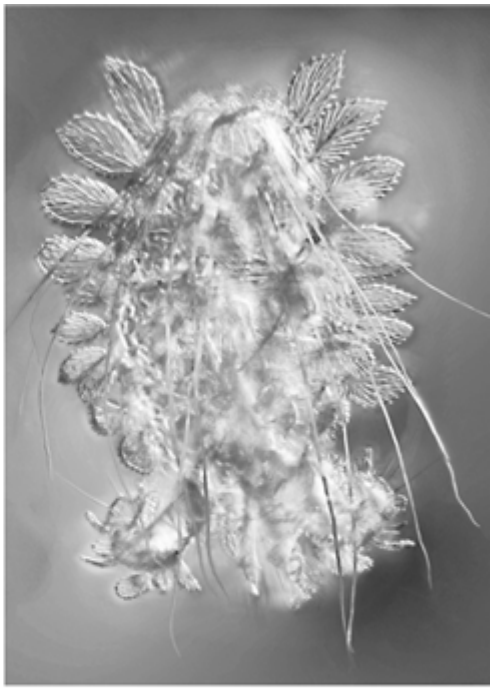


Рис. 24.19. Павлиний клещ тукерелла (*Tuckerella weiterschani*), длина тела 0,03 см; эоценовая эпоха (40 млн лет); балтийский янтарь; Университет Гамбурга (DOI:10.6084/m9.figshare.c.3743399.v2)

Раннедевонский возраст имеют и первые «безобидные» акариформные клещи (Acariformes; от *греч*. α-καρηζ — малый, ничтожный и *лат*. forma — образ) с трахеями, составлявшие часть наземного сообщества членистоногих Райни (рис.

24.21.26). Уже тогда они размером не выделялись (до 0,4 мм длиной). Туловище у них было (и осталось) отчетливо расчлененным и сохранило облик, характерный для древних хелицеровых, а хелицеры и педипальпы были хорошо развиты. Клещи ловили круглых червей и ногохвосток, обычных в Райни, ели грибы и в поисках съестного, скрытого в прелой растительности, вероятно, первыми из всех наземных животных занялись важным делом — образованием почвы из гниющих органических остатков. В среднедевонскую эпоху среди них выделились грызущие панцирные клещи (Oribatida; от *греч*. ορυξιζ — копание и βαθρον — грунт) с очень жесткой кутикулой, что позднее, в позднекаменноугольных и пермских лесах, позволило им внедриться в древесину папоротников, хвощей, плаунов и голосеменных. Там они проложили мелкие разветвленные ходы и оставили обильные шарики копролитов.

Усовершенствовав грызущий аппарат (передние конечности слились практически воедино, а хелицеры уподобились стилетам), клещи стали одной из самых многочисленных групп наземных животных (рис. 24.18). В позднетриасовых янтарях, хотя эти древние смоляные капельки и сами по себе микроскопические (2–6 мм), уместились галлообразующие клещи (Trombidiformes) менее 0,1 мм длиной, похожие на мельчайших безглазых червячков, у которых осталось всего две пары сдвинутых вперед конечностей. Эти «черви» внешне уподобились своим раннекембрийским предкам и 230 млн лет назад, видимо, паразитировали на чешуевидных листьях исчезнувших хейролепидиевых хвойных, которые выделяли тогда янтарную смолу. Много позднее, в эоценовую эпоху (около 40 млн лет назад), среди таких клещей даже появились свои «павлины»: в момент опасности они топорщат хлыстовидные шипастые щетинки и поводят «хвостом». Кого-то это пугает. Клещи эти так и называются павлиньи, или Tuckerellidae (рис. 24.19). В позднемеловых лесах Юго-Восточной Азии, где изобиловали

насекомые, некоторые акариформные хищники, наоборот, «разъелись» до гигантского — сантиметрового — размера, как чубакков имменсмарис (*Immensmaris chewbaccei*). И среди палеонтологов есть фанаты «Звездных войн», подобравшие косматому великану Чубакке достойного клеща. Кому досаждал чубакков клещ, доподлинно неизвестно, но его меловые родственники вцеплялись в шкурки мух-зеленушек и мокрецов.

Совсем упростились и полностью утратили членистость тела паразитоформные клещи (Parasitiformes) со сплошным твердым (не раздавишь!) панцирем. У кровососущих паразитов хелицеры приобрели вид втягивающихся колющих стилетов. Сохраняются эти создания только в ископаемых смолах, начиная с середины мелового периода (100 млн лет назад). Появиться они могли и много раньше, но достоверно известно, что донимали позвоночных с этого времени, когда иксодовые, опасные переносчики заболеваний, стали оставлять характерные погрызы на перьях динозавров и энанциорнисов. И обжились они в этом шкурном микрокосме очень неплохо, поскольку обзавелись большими семьями. В тельце клеща с Гаити, тоже запечатанном в янтаре, но в середине кайнозойской эры, даже остались красные кровяные тельца млекопитающего, в которых, в свою очередь, сохранились клетки кровяных паразитов — споровиков пироплазмид (Piroplasmida; от *греч.* *πυρ* — огонь и *πλασμα* — подобие). Этот почти незаметный (3 мм величиной) иксодовый клещ, распустив слюни при укусе, еще и своего хозяина заразил смертельным недугом, разрушающим эритроциты. (Размер этих клеток, несколько различающийся у млекопитающих, а также знание фауны Гаити позволяют установить, что клещ кусал обезьян.) Другие гаитянские клещи из той же группы вполне могли распространять болезнь Лайма: они переносили спирохет, таких как боррелия (*Borrelia*), вызывающих серьезные изменения в суставах и центральной нервной системе. Похожие спирохеты (15 мкм длиной), но с утолщенной оболочкой, обнаружены в

кишечном тракте этих ископаемых хелицеровых. И сейчас болезнь Лайма шире распространена в Северной Америке, чем на других континентах. Одной из причин смерти «ледяного» человека Этци 5300 лет назад тоже стала эта болезнь (и клещи).

Клоп Говорун — к сожалению, ныне почти забытый персонаж повести «Сказка о тройке» братьев Стругацких — несколько преувеличивал свое значение, заявляя: «…мы проникаем всюду, куда захотим». Истинными хозяевами земли и всего, что по ней движется, стали именно клещи: они населяют тело практически каждого млекопитающего, птицы, пресмыкающегося, а также многих земноводных, слизней, многоножек, общественных насекомых и своих собратьев — пауков, скорпионов и сенокосцев. А начиналось все, возможно, вполне невинно, когда в каменноугольном периоде маленькие нелетающие клещи оседлали насекомых для быстрых и дальних перелетов. Этот способ перемещения, называемый форезия (*лат*. forensis — внешний, праздношатающийся), они практикуют и сегодня. В деле паразитизма главное начать. Потом не оторвешь.

Довольно крупные хелицеровые с мощной системой трахей, подобные сольпугам (Solifugae), появились, как и еще несколько очень небольших групп паукообразных, не позднее середины каменноугольного периода (рис. 24.21.22). Известны сольпуги в основном по меловым и кайнозойским ископаемым смолам и лагерштеттам.

История хелицеровых — от раннекембрийских «большеруков» до привычных нам пауков — вроде бы выстраивается довольно отчетливо. Однако если обратиться к построениям молекулярных биологов, то в основании родословного дерева этих членистоногих мы увидим еще одну группу — морских пауков, или пикногонид (Pycnogonida, от *греч*. πυκνοζ — плотный и γονυ — колено; рис. 24.20). Обитают они (примерно 1400 видов), понятно, в морской среде, где высасывают губок, гидроидных полипов и мшанок. У пикногонид есть своего рода хелицеры

(хелифоры), педипальпы (пальпы) и четыре пары ходных ножек. На самом деле даже пять, поскольку яйценосные придатки, или овигеры (на них вынашивается потомство в коконах), согласно генетическим данным, являются видоизмененными ходными ножками. Раз есть коконы, имеются и прядильные железы. Кутикула передней кишки образует цедильный аппарат. Вроде все как у обычных хелицеровых? Не все: в сильно вытянутые конечности у морских пауков упрятаны половые железы. А куда их девать, если тело — это узкий членистый цилиндр, не шире любой ходной ножки? На этом набор признаков хелицеровых заканчивается, и начинаются настоящие странности. Спереди торчит массивный хобот с трехлучевым ротовым отверстием. Трехчленный мозг, наоборот, отсутствует: его место занимает надглоточный ганглий, иннервирующий хоботок, хелифоры и глаза.

Где-то мы это видели? Да, в кембрийском периоде у ксенузий и их ближайших потомков. Кстати, и личинка у пикногонид довольно необычная — как бы голова маленького аномалокариса, которая оторвалась и существует сама по себе. Ископаемая летопись, хотя и весьма пунктирная (орстен — Херефордшир — Хунсрюк — Зольнхофен, а также относительно глубоководный среднеюрский лагерштетт Ла-Вульт-сюр-Рон на юге Франции), тоже свидетельствует о не вполне хелицеровом прошлом этой группы: не у всех были овигеры и даже хелифоры, а хобот мог вытягиваться на длину, равную всему остальному телу. В девонском периоде появлялись плавающие и хвостатые формы, каких сейчас нет — до 0,4 м в размахе конечностей (рис. 24.20б). И если отрешиться от молекулярных данных, то складывается впечатление о морских пауках как о прямых потомках ксенузий, давно эволюционирующих своим путем. Ведь такие данные, к сожалению, точны только для ныне живущих организмов. Найти верное место ксенузий или мегахейр, которые были настоящими и очень непростыми предками, может только палеонтология.

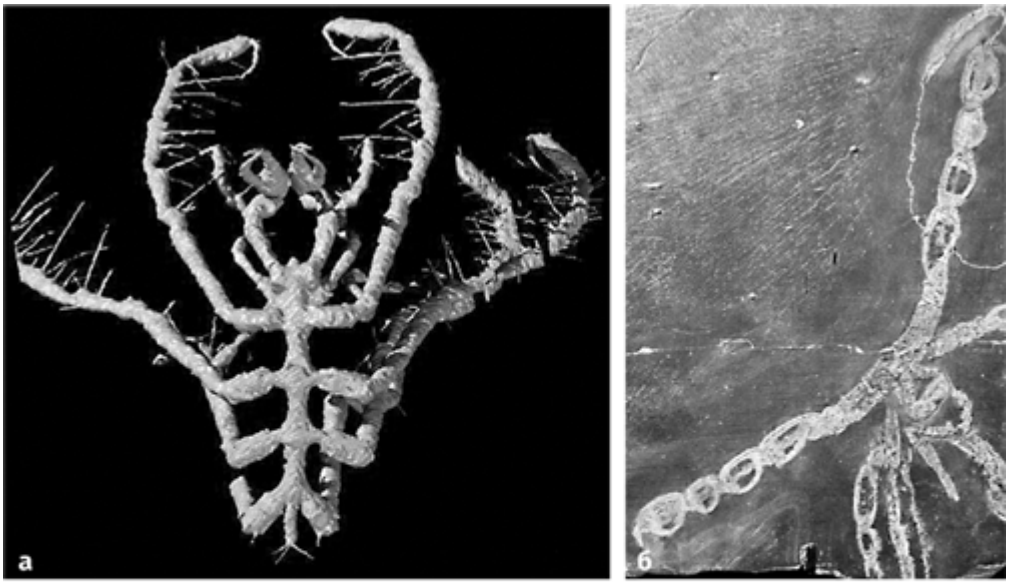


Рис. 24.20. Пикногониды: а) халиестес (*Haliestes dasos*), длина тела 3 см, компьютерная реконструкция на основе серийных срезов; раннесилурийская эпоха (430 млн лет); Херефордшир, Англия (D. Siveter; OUMNH); б) палеоизопус (*Palaeoisopus problematicus*), размах передних конечностей 40 см; раннедевонская эпоха (405 млн лет); сланец Хунсрюк, Германия; Венский музей естественной истории (commons.wikimedia.org)

Удивительная история хелицеровых и их конечностей позволила этим животным не раз становиться весьма важным и заметным во всех отношениях элементом фауны. Расцвет ракоскорпионов пришелся на силурийский период, когда, например, на восточной окраине Лаврентии (ныне окрестности Эдинбурга) образовался эуриптеридный слой. В нем наряду со скелетами морских звезд и лилий, раковинами головоногих и брахиопод (их присутствие указывает на море нормальной солености) можно найти девять разных видов ракоскорпионов (плавающих и донных), древнего членистого мечехвоста и морского скорпиона. В девонском периоде челюстноротые позвоночные (рыбы) вытеснили хищных хелицеровых конкурентов из морей, но те «не растерялись» и быстро освоили сушу, образовав несколько очень разных групп мелких хищников. (И, по словам все того же клопа Говоруна, «…с тех пор мучительно мечтали вернуться в родную стихию. Вы бы только

послушали их песни и баллады о море!».) Почти до середины каменноугольного периода хелицеровые оставались самыми крупными плотоядными существами на всех континентах, сравниться с которыми могли лишь хищные многоножки. В позднекаменноугольных лесах хелицеровые быстро освоили многочисленные ниши, предоставленные древовидными исполинами: пробуравили древесину (панцирные клещи), зарылись в корнях (скорпионы), затаились в коре (тригонотарбы), расставили тенета (пауки) … В этих лесах одновременно уже существовали, вероятно, все группы паукообразных, дожившие до наших дней, и еще несколько вымерших.

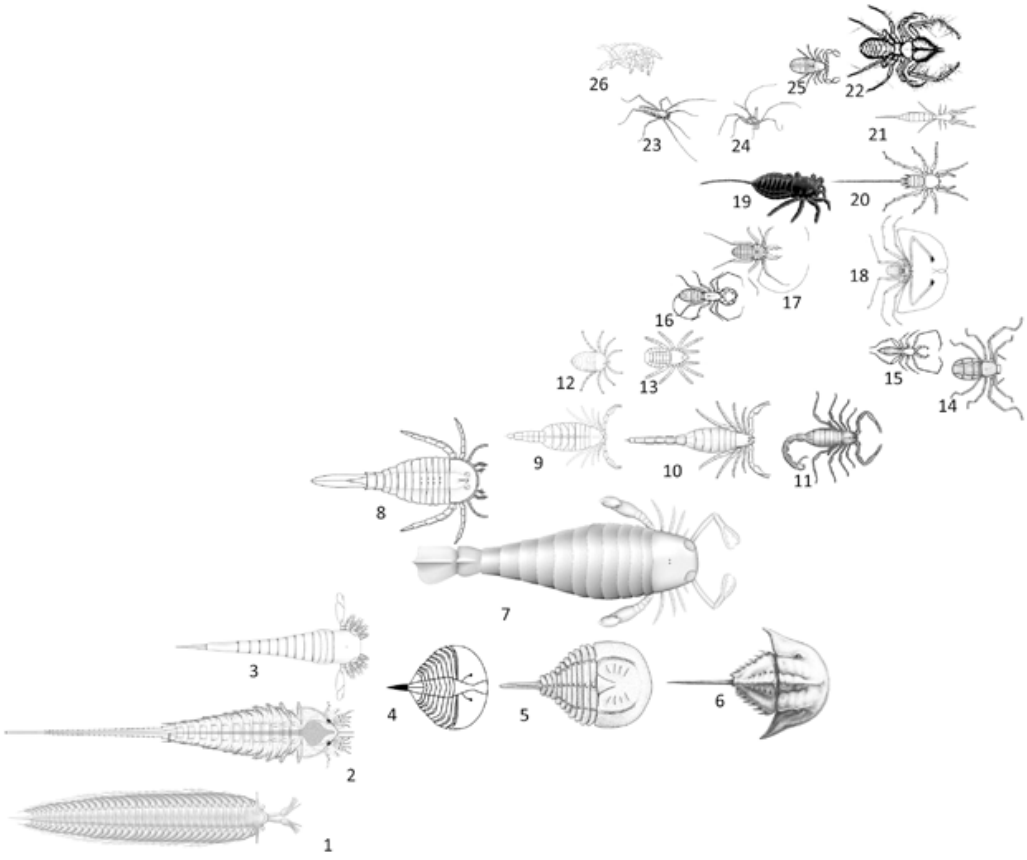


Рис. 24.21. Палеонтологическая история хелицеровых: 1 — мегахейры (*Sklerolibyon*, Megacheira); 2 — хабелииды (*Habelia*, Habeliida); 3 — хасматаспидиды (*Hoplitaspis*, Chasmataspidida); 4–6 — мечехвосты (Xiphosura: 4 — раннеордовикская форма, 5 — *Weinbergina*, 6 — *Sloveniolimulus*); 7–8 — ракоскорпионы (Eurypterida: 7 — *Jaekelopterus*, 8 — *Drepanopterus*); 9–11 — скорпионы (Scorpiones: 9 — *Parioscorpio*, 10 — *Proscorpius*, 11 — *Opsieobuthus*); 12 — фалангиотарбиды (*Mesotarbus*, Phalangiotarbida); 13 — тригонотарбы (*Palaeocharinus*, Trigonotarbida); 14 — рицинулеи (*Pseudocellus*, Ricinulei); 15 — тартариды (Schizomida); 16 — телифоны (Uropygi); 17–18 — фрины (Amblypygi: 17 — *Graeophonus*, 18 — *Damon*); 19 — ураранеиды (*Permarachne*, Uraraneida); 20 — пауки (*Chimerarachne*, Uraraneida / Aranei); 21 — кенении (*Electrokoenenia*, Palpigradi); 22 — сольпуги (Solifugae); 23–24 — сенокосцы (Opiliones: 23 — *Archaeometa*, 24 — *Hastocularis*); 25 — лжескорпионы (Pseudoscorpiones); 26 — акариформные клещи (*Protacarus*, Acariformes)

С помощью своих конечностей хелицеровые не только ходили, но хватали и жевали добычу, плавали, осязали пространство, пряли паутину и даже дышали и спаривались. И каждый очередной поворот в истории их ножек означал появление новой, ранее не существовавшей эволюционной ветви, иногда толстой и очень разветвленной (клещи, пауки, сенокосцы, лжескорпионы, скорпионы, сольпуги), иногда тонюсенькой (тартариды, фрины, телифоны, кенении, рицинулеи, мечехвосты), но все еще неувядающей, а порой, увы, и такой, которая очень быстро совсем усохнет (ракоскорпионы, тригонотарбы, паукохвосты, фалангиотарбиды, гаптоподы; рис. 24.21). Здесь упомянуто несколько больше групп, чем разобрано выше, но, к сожалению, на всех никаких страниц не хватило бы, да и известно об их ископаемых представителях немного. «Ах, ножки, ножки!», — хочется воскликнуть вслед за «нашим всем», глядя на историю хелицеровых.

Глава 25
В полях и на полях Юньнаньщины

Уже в аэропорту Куньмина, центра провинции Юньнань, вас встречают яркие плакаты с радостными многоножками, призывающие обязательно побывать в Чэнцзяне. Где именно находится это место, любой китаец может догадаться по названию, ведь «многоножка» на самом деле является раннекембрийским членистоногим фусианьхойей. А Фусиань — это весьма немаленькое озеро («хой» — по-китайски), окруженное многочисленными гостиницами и домами отдыха, примерно в часе езды к югу от Куньмина.

Юньнань — это китайская «Кубань», местная житница. Здесь действительно выращивают все — от пшеницы (деликатесные блины из которой со сгущенкой можно отведать в местных кафе) до цитронов или руки Будды (это удивительной формы плоды, в которых совсем нет мякоти, но много невероятно приятно пахнущей цедры). Растут здесь также черный, серый и красный (причем некрашеный!) рис; все самые востребованные сегодня чаи (улун, пуэр); фасоль со съедобными листьями (ее мешками закупают приезжие из Нанкина); водяной каштан (в очищенном виде похожий на лук и формой, и вкусом); очень популярный ныне имбирь… Перечислять можно не только до конца главы, но и до конца книги. Так что на местные рынки можно ходить как в ботанический сад. Вдоль дорог стоят крестьяне с мешками, торгующие чем-то похожим на редис. Правда, стоит он почему-то неимоверно дорого (хотя и намного дешевле, чем пучок сияющей

от нитратов редиски на весеннем московском базаре). Оказывается, этот корнеплод — андийского происхождения, и заинтересовал он местных работников сельского хозяйства как быстрый и надежный источник обогащения. Это афродизиак, а на афродизиаках китайцы (а вслед за ними и все сравнительно небольшое население остального мира) просто помешаны. Под афродизиачные культуры теперь распаханы все южные отроги Куньлуня до высоты 3500 м. Выше лезть не пришлось.

Нас интересовали не только виды на урожай в Юньнаньщине, но и в первую очередь знаменитые чэнцзянские лагерштетты раннекембрийского возраста (518 млн лет). Сам Чэнцзян — это несколько овражков в окрестностях одноименного городка, сбегающих в сторону озера Фусианъ. Здесь история Земли спрессована на самом деле. На расстоянии менее полукилометра, как книги на полке, расставлены слои от верхнеэдиакарских глинистых доломитов (набитых лентами ненокситесов) до нижнекембрийских фосфоритов (с раковинками моллюсков, ханцеллориид и халькиериид) и аргиллитов (переполненных панцирями трилобитов и остатками древних представителей практически всех групп животных, существующих ныне) и среднекембрийских песчаников (с редкими обломками трилобитов). Именно в этом месте в середине 1980-х гг. палеонтолог Шиань-Гуан Хуо из Нанкинского института геологии и палеонтологии обнаружил остатки древнейших аномалокаридид, мегахейр, брадориид, хордовых и много кого еще. С тех пор этот институт занимает лидирующее положение в изучении удивительных местных древностей, область находок которых, конечно, не ограничивается одним оврагом. Делать здесь вообще ничего нельзя — это памятник природы Всемирного значения под эгидой ЮНЕСКО. Разрешено только ходить, рассматривать аккуратные стопочки слоев и, если не размыло тропинку, читать вдоль нее подробные указатели на китайском, где и кого можно найти.

Вдоволь полюбоваться на местный кембрийский зоопарк можно на горе Маотяньшань в паре километрах от Чэнцзяна. Здесь расположен музей, куда и заманивали плакаты с фусианьхойями и где можно с лупой или даже без увидеть челюсти и хватательные конечности аномалокариса, ксенузию микродиктиона, покрытую парными сетчатыми табличками, линочные шкурки палеосколецид и ветуликолий и так далее. Менее ценные экспонаты — панцири трилобитов, фусианьхой и огромных двустворчатых членистоногих — разложены прямо на склоне горы под стеклянным полом. Они создают иллюзию если и не морского дна, то небольшого карьера, который долго долбили молотками и зубилами палеонтологи. Кстати, часть Маотяньшаня — действующий научный карьер, и хорошо утоптанная тропа ведет оттуда прямо к закольцованному двухэтажному лабораторному корпусу. В этом торе можно и жить, и работать, поскольку он оснащен разной техникой.

Этот карьер не единственный: по всем уездам, окружающим Куньмин, разбросаны подобные палеонтологические прииски. Поскольку вся территория принадлежит местным крестьянским кооперативам, то крестьяне в них по большей части и работают. Доход от подобных предприятий ничуть не меньше, чем от выращивания афродизиаков. В основном предприятия совместные: работы ведутся под наблюдением и при непосредственном участии палеонтологов. Найти какую-то очередную «неведомую зверушку» для ученых — не самоцель. Интересно, конечно, но важнее разобраться в хитросплетениях жизни древнейших сообществ: кто в них преобладал, как складывались тесные взаимоотношения вроде хищничества и паразитизма, как вообще появились древнейшие на планете многовидовые сообщества. Для этого тщательно расчищается поверхность слоя в несколько квадратных метров, представлявшая собой когда-то морское дно с единовременно существовавшими организмами, и в течение недель — месяцев

ведется строгий учет: кого, сколько и каких размеров здесь можно увидеть. Все зарисовывается, фотографируется, полученные данные выверяются всевозможными статистическими уравнениями, и мы узнаем, что… 518 млн лет назад сообщества в значительной части состояли из линяющих животных, в основном членистоногих, и в первую очередь из тех, кто «решил» эволюционировать в направлении ракообразных.

Глава 26
Ракообразие

Как уже было сказано, ракообразные (Crustacea; от *лат*. crustata — моллюск, покрытый панцирем), включая насекомых, «рулят» и в море, и на суше. В раннекембрийскую эпоху на сушу они, конечно, еще не выбрались, но в море… Хотя были ли они настоящими ракообразными?

Начнем с фусианьхойи (рис. 26.1). Зря, что ли, она так призывно смотрит с плакатов? Тем более что о ней мы знаем практически все: и о кишечном тракте с многочисленными парными железами, и о кровеносной системе в виде крупного спинного сосуда с ответвлениями в каждом сегменте, и о мозге. Вспоминаем, что мозг был трехчастным, а передняя пара конечностей — чувствительные антенны — иннервировалась вторым отделом мозга (дейтоцеребрумом). Работал мозг, по-видимому, очень неплохо, и это заключение следует не только из того обстоятельства, что фусианьхойи выжили и, вероятно, дали начало многим линиям других членистоногих. Эти создания научились очень ловко менять старую «одежку» на новую: сбрасывали головной щит и вылезали из панциря, словно из танка, аккуратно вынимая каждую ножку из прежнего чехла. С каждой линькой у них добавлялось по новому сегменту брюшка, и, вероятно, фусианьхойя меняла панцирь более 30 раз за свою жизнь. Причем если у юных форм самым широким был головной щит, то с возрастом значительно расширялось брюшко. «Раздобревшие» фусианьхойи даже прятали под широкими

сегментами с десяток «худеньких» молодых особей. Учитывая, что детки успевали пережить до восьми линек, не покидая взрослых, фусианьхой можно назвать заботливыми родителями. Кстати, первыми в истории Земли. Поскольку зрительные органы этих созданий были фасеточными и зрение у них с возрастом улучшалось по мере добавления фасеток, взрослые особи, поводя стебельчатыми глазами в разные стороны, конечно, могли углядеть врага гораздо раньше молоди.

Отдельный глаз фусианьхойи состоял из более чем десятка омматидиев, каждый из которых имел свой хрусталик (около 0,025 мм в диаметре) и хрустальный конус. (Эти прозрачные элементы, усиливающие световой сигнал и резкость изображения, тоже состояли из хитина и подлежали смене при линьке.) Разнообразное положение стебельков, сидевших по центру головы перед антеннами у разных окаменевших особей, указывает на сложную систему мускулов и нервных волокон, которые с ними были связаны. От мозга вдоль тела протягивалась двойная брюшная нервная цепочка с усиленными узлами-ганглиями в каждом сегменте, чтобы многочисленные конечности не ходили вразнобой (рис. 26.1). Тем более что эти придатки были двуветвистые — с цилиндрической суставчатой ходной ветвью (эндоподитом) и уплощенной жаберной ветвью (экзоподитом), несущей плотные щетинки на конце и дыхательные нити вдоль верхнего края. Нити образовывали пластинки, и каждая пара таких пластинок сообщалась через капилляры со спинным кровеносным сосудом (рис. 26.1). Столь подробная характеристика этого животного дается потому, что его сложившийся образ важен для понимания эволюции ракообразных. Кроме того, мы рассуждаем о существе, которому стукнуло без малого 520 млн лет, и нам известны такие детали, о которых всего десять лет назад палеонтологи и помыслить не могли! (А обыватели до сих пор считают, что мы изучаем какие-то невнятные отпечатки.)



Рис. 26.1. Одно из древнейших членистоногих фусианьхойя (*Fuxianhuia protensa*), длина 9 см, слева направо: строение кровеносной системы, взаиморасположение кровеносной, пищеварительной и нервной систем в панцире и без него; раннекембрийская эпоха (518 млн лет); Чэнцзян, Юньнань, Китай (В. Абрамов)

У тех членистоногих, кто эволюционировал в сторону хелицеровых, вместо антенн появились хватательные придатки. Но ведь встречались и такие, кто сохранил антенны. Они есть у любых современных раков и насекомых. Были эти органы у древних ракообразных и их предшественников. Если фусианьхойя являлась относительно безобидным созданием, то этого не скажешь о ее ближайших потомках размером 10–12 см (рис. 26.39.1). Членики конечностей у рта, к которым крепились ходная и дыхательная ветви, превратились в шипастые или зубчатые жевательные отростки — гнатобазы. Особенно мощным стало усиление самых ближних ко рту придатков.

От таких существ ведут начало трилобиты (Trilobita; от *греч.* τρειζ — три и λοβοζ — лопасть) — одна из самых распространенных групп членистоногих в палеозойских морях и океанах (рис. 26.39.3). Трилобиты в ископаемой летописи не появились, а скорее проявились. Около десятка разных видов этих существ 520 млн лет назад одновременно возникли в мелководных морях Сибири, Балтии, Лаврентии,

североафриканской, испанской и южнокитайской частей Гондваны. Все потому, что в это время они начали строить панцирь из кальцита. Эти животные, несомненно, существовали на 10 млн лет раньше, успев наследить своими многочисленными ножками на дне тех же морей. Среди подобных «тропинок» особенно известны крусианы (*Cruziana*; так назвал эти следы, найденные в Боливии, французский палеонтолог Альсид д'Орбиньи в честь своего друга Андреса де Санта-Круса, борца за независимость этой страны от испанцев; рис. 26.2).



Рис. 26.2. Справа — следовые дорожки трилобитов крусиана (*Cruziana*), слева — следы затаивания русофикус (*Rusophycus*), ширина образца 10 см; раннеордовикская эпоха (485–470 млн лет); Иберийские горы, Арагон, Испания

Вопрос в том, можно ли называть точно таких же созданий, но без известкового панциря, трилобитами? Если да, то будем отмечать 530 млн лет со дня их рождения, а если нет, то всего 520. А кем тогда считать тех, кто обзавелся биоминеральным панцирем только отчасти, точнее на треть? Среди первых

трилобитов были и такие: у них обызвествлялся только головной подковообразный щит с удлиненными щечными шипами по краям — цефалон (от *греч*. κεφαλη — голова).

Просуществовали трилобиты до самого конца пермского периода (252 млн лет назад), но после позднеордовикского вымирания заметно сократились и разнообразие видов, и численность. За это время, изменяя только форму и размеры панциря (некоторые особи превышали 0,6 м в длину), они успели наплодить множество непохожих друг на друга и порой очень причудливых существ (даже число описанных форм превысило 20 000). Трилобиты — редкая группа беспозвоночных, которым посвящают отдельные научно-популярные издания. (Такую книгу, с большой любовью написанную знающим «трилобитоведом» Ричардом Форти из Музея естественной истории в Лондоне, удачно перевели на русский язык: «Трилобиты. Свидетели эволюции»[45].) Для многих любителей окаменелостей их глазастые и членистые панцири стали завидной добычей. Увы, скупая за приличные суммы вычурных ордовикских трилобитов из Ленинградской области и Китая и девонских из Марокко, они не подозревают, что это полные или частичные подделки из современных, быстро застывающих композитов, куда добавили толченой породы. Выставленную на интернет-распродаже фигурку в микроскоп не рассмотришь и в компьютерный томограф не положишь.

Еще трилобиты помогают завалить нерадивых студентов на экзамене или зачете по палеонтологии. Когда ни одного попадания в цель не случается, можно задать контрольный вопрос: «А что у трилобита было вот здесь?» — и ткнуть ручкой в самую выпуклую часть головного щита, глабель (*лат*. glabellus — гладкий). После ответа: «Мозг», — поясняешь: «Не мозг, а большой желудок. Как и у вас». Впрочем, второе предложение произносится мысленно. Можно еще спросить в стиле ЕГЭ: «Почему трилобиты так называются — у них трехлопастное

строение, трехчленное тело или три лба?» И не думайте, что последняя версия никем не признается за верную.

От фусианхойи и ее родственников трилобиты унаследовали трехчастное строение сегментов: была осевая часть, где располагались внутренние органы, и две боковые (плевральные) лопасти, под которыми скрывались двуветвистые конечности. На отдельных сегментах боковые лопасти иногда сильно удлинялись в сторону «хвоста» или вверх, превращаясь в красивые дуговидные шипы (рис. 26.3). Вместе всех туловищных и хвостовых сегментов могло насчитываться с десяток, а могло и более 100. Причем их число особенно сильно варьировало у кембрийских видов (и даже в популяциях одного вида), а у более поздних стабилизировалось и сократилось до 6–13 в разных группах. За исключением пары одноветвистых антенн, высовывавшихся вперед из-под цефалона, прочие конечности разнились лишь немного — по степени развития жевательных отростков и размеру (рис. 26.4). Всего-то отличий от предшественников было, что передние сегменты отчасти слились в головной щит (членистость по-прежнему проступала в очертаниях глабели), а хвостовые — в пигидий (от *греч.* πυγη — зад). (Хвостовой щит похож на головной, но без глаз, и шипы, если есть, торчат не в сторону туловища, а наружу.) Вот это и был минимальный набор элементов, позволивший этим сугубо морским животным, в большинстве 3–10 см длиной, просуществовать 270 или 280 млн лет.

И не забудем о сложных глазах, которые, впрочем, уже были у фусианхойи. Правда, каменные органы зрения — это ноу-хау именно трилобитов. Благодаря рентгеновской спектроскопии и компьютерной томографии высокого разрешения можно даже увидеть, что находится внутри этих немигающих глаз. У первых представителей данной группы небольшое число фасеток выстраивалось в два узких ряда по бокам от глабели. Настоящих линз в глазах не было. Зато был хрустальный конус, который

исправлял эффект преломления светового луча в жидкой среде. (Вопреки названию, хрустальный конус состоит у раков и насекомых не из кремнезема, а из хитина, а у трилобитов — из кальцита.) Конус фокусировал свет на омматидии, и луч порождал электрический сигнал, который передавался по нервным окончаниям омматидия, образующим зрительный нерв, в другие части мозга. Омматидий представлял собой звездчатый в поперечном сечении столбик (около 15 мкм в диаметре), образованный двойным кольцом клиновидных клеток (рис. 26.5б).

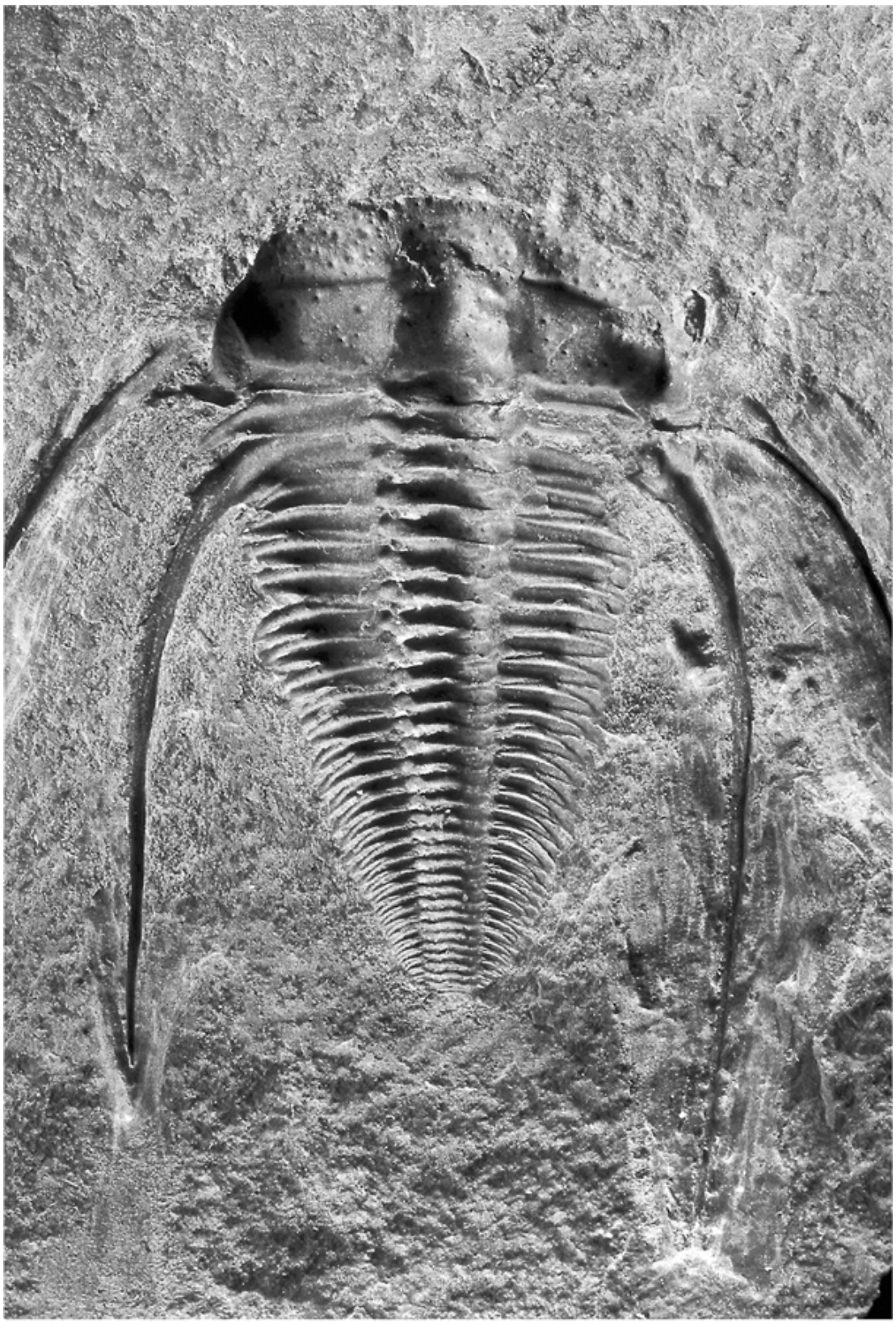


Рис. 26.3. Панцирь трилобита алдонайи (*Aldonaia ornata*) с длинными щечными

и плевральными шипами, длина панциря 3 см; раннекембрийская эпоха (512 млн лет); р. Лена, Якутия (ПИН РАН)



Рис. 26.4. Панцирь трилобита хоншияньасписа (*Hongshiyanaspis yilinangensis*),

спереди видны антенны, справа — двуветвистые ходные конечности с широким уплощенным экзоподитом, длина панциря 3,5 см; раннекембрийская эпоха (518 млн лет); Чэнцзян, Юньнань, Китай; НИГПАН (Фанчень Чжао; НИГПАН)

Значит, устроены эти глаза были точно так же, как у многих раков и насекомых: воспринимающий аппарат омматидия, рабдом, состоял из восьми светочувствительных клеток, плотно замкнутых экранирующими пигментными тельцами (чтобы попавшие в рабдом фотоны не «разбегались» в стороны). Глаза подобного строения называются аппозиционными и служат в дневное время.

В отличие от более поздних «сложноглазых» членистоногих, у древнейших трилобитов пигментные клетки выстилали округлые ямки под каждым конусом, а не образовывали внешний слой омматидия. Такие зрительные приспособления годились для жизни на дне, где любоваться особенно было не на что и хватать приходилось все, что движется или хотя бы пахнет едой. Держаться ближе к поверхности животным не позволял высокий уровень ультрафиолетовой радиации.

Трилобитовые «искусственные» линзы сделали глаза гораздо совершенней. (Известковыми хрусталиками для глаз пользуются также иглокожие офиуры и моллюски хитоны, но у них линзы рассеяны по всему панцирю и позволяют отличить разве что ночь ото дня.) Наиболее сложно устроенные глаза появились у ордовикских факопид (Phacopida; от *греч.* φακοζ — чечевица, линза и οπασιζ — зрение). У них каждая линза (до 2 мм в диаметре) состояла из трех частей: внешней, которая представляла собой совершенную апланатическую линзу Рене Декарта (у некоторых — Христиана Гюйгенса), срединного ядра и чаши. Внешняя линза не была цельным кристаллом, ее образовывали отдельные оптические цилиндры, изогнутые так, что к поверхности линзы они подходили под прямым углом на любом ее участке (рис. 26.5а). Такая конструкция четко фокусировала луч на пигментных клетках, помогала избежать сферических искажений — самой большой проблемы оптических приборов — и хорошо видеть в жидкой среде благодаря близкому

коэффициенту преломления магнезиального кальцита и воды. Впрочем, отдельные «узлы» линзы могли состоять из разных карбонатных минералов. Кроме того, эта оптическая система была бифокальной (или даже трифокальной), что позволяло, как в бифокальных очках, рассматривать и удаленные объекты, и те, что прямо под носом (антеннами). Причем если у человеческих очков центры фокусировки находятся в верхней и нижней частях, то в «очках» трилобитовых эти центры располагались в средней, каплевидной, части линзы (ближнее зрение) и на ее периферии (дальнее).

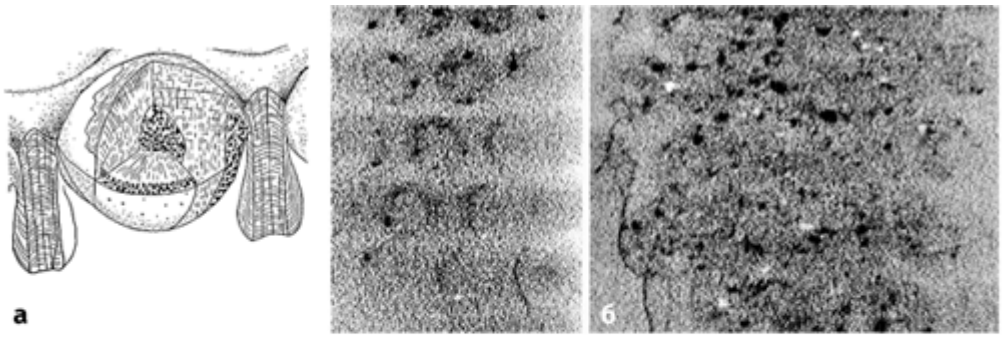


Рис. 26.5. Сложный глаз трилобита: а) реконструкция отдельного сферического хрусталика (диаметр 2 мм), состоящего из нескольких линз, каждая из которых образована столбчатыми кристаллами магнезиального кальцита (А. Коноваленко); б) тангенциальный срез нескольких омматидиев у трилобита геесопса (*Geesops schlotheimi*), где видны розетки (диаметр 400 мкм) пигментных клеток, диаметр омматидия 0,25 мм; среднедевонская эпоха (390 млн лет); Германия (B. Schoenemann)

По мере роста трилобита глаза и число линз увеличивались, поэтому угол зрения постепенно менялся от 30° до 90°. Соседние омматидии использовались для получения объемного изображения. Многократно засекая один и тот же объект (возможного хищника или жертву) парой соседних омматидиев, фиксировавших интенсивность поступавшего в них света (т.е. тень, отбрасываемую объектом), трилобит измерял расстояние до него и скорость его передвижения. Выполнение подобных

расчетов подразумевает относительно сложную организацию мозга у этих существ.

Чувствительность отдельного омматидия зависит от количества улавливаемых им фотонов, и по мере увеличения диаметра линз и рабдомов, а также длины рабдомов зрение улучшается. Что и происходило в эволюции трилобитов. Наиболее совершенные глаза отличались настолько плотной упаковкой линз, что они из дисков превратились в правильные шестигранники. В течение ордовикского периода появились пелагические формы с огромными, почти шаровидными глазами, состоявшими из 1100 линз каждый, и сферическим обзором, как у телефины (*Telephina*). Это значит, что кислорода в атмосфере прибавилось и образовавшийся озоновый щит отражал большую часть ультрафиолетового излучения. Можно было плавать у самой поверхности, не опасаясь, что флюоресценция собственных линз ухудшит зрение. (Такое излучение вызывает возбуждение ионов в кристаллической решетке кальцитовой линзы и, как следствие, испускание фотонов, или свечение, что мешает зрительному восприятию.) В конце девонского периода многие трилобиты почти ослепли — либо лишились органов зрения, либо остались с маленькими, в несколько фасеток, глазками. Это было время, когда уровень кислорода вновь сильно упал, а в прибрежные моря стали выноситься большие объемы нитратов и фосфатов, вызывавшие цветение фитопланктона, из-за чего водная толща утратила прозрачность. А зачем в темноте столь дорогостоящий прибор? Лучше полагаться на антенны.

Чувствительные антенны в первую очередь служили трилобитам для поиска жертвы: нащупал, наполз, взрыхлив осадок головным щитом, как мечехвост, и дави. Никаких дополнительных приспособлений вроде хелицер или ногочелюстей, чтобы ухватить сопротивляющуюся (или не очень) жертву, у этих существ не было. Кромсать то, что попало в лапы, приходилось исключительно гнатобазами. Представьте, что вы

измельчаете пищу собственными предплечьями и ими же продвигаете ее ко рту. Разница лишь в том, что «предплечья» трилобитов имели какие-никакие «зубы» в виде усиленных шиповидных кутикулярных выступов и их было несколько пар. Попала в эти зубы брахиопода, смял ее хитиново-фосфатные створки — и в рот; попала игольчатая губка — колется, но ешь. Остатки всех этих организмов сохранились в кишечных трактах трилобитов. По экземплярам, у которых уцелели основания конечностей, становится понятно, что диета трилобитов — пожестче или помягче — зависела от длины, толщины и числа шипов на гнатобазах. Поскольку сочетание этих показателей можно варьировать в широких пределах, мы и получаем очень разных трилобитов, хотя сверху (со стороны панциря) нам они кажутся почти одинаковыми. Конечно, для выяснения всех этих особенностей трилобитовой трапезы требуется компьютерная томография и картина распределения нагрузок на полученных трехмерных образах гнатобазов.

Особи покрупнее с усиленными гнатобазами могли выходить на охоту и находить с помощью антенн пустоты в грунте и шевелящихся там толстых головохоботных червей. Расположившись вдоль тела потенциальной и, кстати, опасной жертвы, они захватывали червя всеми конечностями и впихивали его, вполне еще живого, в рот. Тот конец червя, откуда выдвигался хорошо вооруженный хоботок, должен был при захвате оказаться ближе ко рту, иначе хищник и жертва могли поменяться местами. (Панцири трилобитов встречаются в кишечниках таких червей.) Некоторые охотники рисковали и нападали на червя, лежавшего поперек, видимо быстро разворачивая его многочисленными лапами. Все это немного напоминало схватку каймана и анаконды, только «анаконда» с ее чешуйчатым панцирем не могла обвиваться и душить, а «кайман» не мог рассчитывать на силу челюстей за неимением оных. И все это опять же не сочный плод палеонтологических фантазий, а

результат изучения следовых дорожек трилобитов — таких как крусиана (охотничья «тропинка» трилобита) и русофикус (*Rusophycus*, след затаивания и нападения), — а также ходов червей. Представленная картина охоты во всех трехмерных подробностях запечатлена в камне.

Некоторые трилобиты скрывались в вырытых ими ямках и, прогнувшись, как многоножка, ждали, когда что-нибудь съедобное само в рот заползет. Другие сидели в норках вертикально, положив на край тяжелую округлую голову. Поскольку такие формы обычно встречаются среди хорошо промываемых рифов, они, вероятно, были фильтраторами. Со временем (в ордовикском периоде) трилобиты, фильтрующие и плавающие с помощью перистых ножек, превратились в настоящих обитателей пелагиали. Именно у них разрослись шарообразные глаза.

Пойманная добыча попадала в рот, открывавшийся под глабелью назад, и прикрытый спереди округлой, трапециевидной или раздвоенной известковой пластинкой — гипостомой (от *греч.* υπο — под и στομα — рот). Судя по разнообразию форм и рельефа гипостомы, эта часть скелета играла важную роль в жизни трилобитов. Вот только какую именно, пока никто не догадался. Пища переваривалась во вместительном мускулистом желудке, занимавшем все внутреннее пространство глабели. (Отпечатки мускульных тяжей, которые поддерживали желудок и растягивали его, иногда остаются на внутренней поверхности глабели.) В желудок открывались объемные пищеварительные железы (рис. 4.11б). Такие же железы, состоящие из разветвленных трубочек, обычно парами располагались вдоль всего кишечного тракта: переварить сырую и плохо пережеванную пищу было непросто.

Однако ели трилобиты хорошо и постоянно росли. Скелет у них, как у всех членистоногих, находился снаружи, поэтому его по мере роста приходилось скидывать. Линяли они от 8 до 30 раз

в течение жизни, каждый раз удлиняясь на один-два туловищных членика, а в целом вытягиваясь до 1200 раз. В определенный момент прежняя «шкурка» распадалась по всем швам (это действительно были швы, и они прекрасно видны на панцире) и обновленная «душа» трилобита через разрыв между головным щитом и туловищными сегментами выбиралась наружу. По сравнению с животным, «закованным» в твердый панцирь, это действительно была душа — почти бестелесная, нежная и очень ранимая. Подавляющее большинство смертных случаев у членистоногих приходится на время линьки, когда они оказываются совершенно беззащитными перед хищниками. Потому на время смены «одежки» трилобиты либо скрывались в пустых трубках червей и раковинах моллюсков и хиолитов, либо сбивались в большие стаи, выстраивались цепочками и уходили в безопасное место. Возможно, туда, где поглубже: без света и с минимумом кислорода хищникам не разгуляться. Примерно так ведут себя лангусты, которые, касаясь «усами» впереди идущего, чтобы не потеряться и не нарушить строй, совершают дневные переходы. (А на ночь выстраивают каре, как овцебыки, выставив наружу вместо острых рогов колючие антенны.) Как обычно в палеонтологии, ученые радуются, когда очень не повезло их объекту исследования: остатки панцирей трилобитов, погибших в общих норах или оставшихся лежать извилистыми цепочками в пару десятков особей, свидетельствуют о коллективном поведении этих членистоногих. Раннеордовикские (480 млн лет назад) «носатые» ампиксы (*Ampyx*), вероятно, использовали свои длинные торчавшие вперед головные шипы, чтобы следовать друг за другом (рис. 26.6).

В колонну по одному трилобиты выстраивались отнюдь не случайно: опыты с виртуальными течениями показывают, что таким образом все, кроме лидера, испытывали меньшее (на 65–80%) лобовое сопротивление потока. По той же причине чем теснее прижимаешься к пигидию товарища, тем легче ползти. А

уставшего лидера, чтобы сложившееся общество поступательно двигалось вперед, всегда можно поменять, даже не дожидаясь его естественной смерти.



Рис. 26.6. Трилобиты ампиксы (*Ampyx priscus*), выстроившиеся в цепочку, в конце которой пристроился азафеллюс (*Asaphellus*), длина панциря ампикса с ростром 3 см; раннеордовикская эпоха (480 млн лет); Марокко (commons.wikimedia.org)

Возможно, умение различать себе подобных закладывалось в трилобитах с личиночного детства, когда они стайками кружились вокруг выносившей их самки. Неизвестно, действительно ли они жили какое-то время «семьями», но находки скоплений взрослых трилобитов одного вида и размера, например силурийского арктинуруса (*Arctinurus*) в сланце Рочестер (штат Нью-Йорк, США), подсказывают, что «совместное проживание» практиковалось как способ избежать больших неприятностей. Панцири почти всех трилобитов в этой стае

«понадкусаны» с одного конца — это правый край пигидия, реже передняя часть туловища. Значит, они постоянно подвергались атакам хищника (или хищников, тоже стайных), которого выдает поведенческий стереотип: напасть сзади и справа. Оставляя в зубах или клюве противника куски плевр, трилобит скрывался среди скопления соплеменников, куда хищник соваться остерегался.

Некоторые захоронения, изобилующие панцирями однотипных трилобитов, могли образоваться совсем по другой причине, хотя они тоже свидетельствуют о коллективном поведении этих членистоногих (рис. 26.7). У самок отдельных видов под головным щитом, в краевых его частях, иногда сохраняются яйца. Подобный способ вынашивания яиц наблюдается у мечехвостов, причем самцы оплодотворяют эти яйца во время больших сборищ у самой кромки берега. Похоже, что именно так, с наружным оплодотворением, происходило спаривание и у трилобитов. В это время они тоже собирались в одном месте сотнями и тысячами особей. Иногда так и оставались: в среднеордовикских слоях Лаврентии (Оклахома) на каждом квадратном метре скопилось до 170 штук веретеновидных гомотелусов (*Homotelus*). Все панцири примерно одной величины (около 5 см) лежат исключительно спинной стороной вверх, и это не линочные чехлы, поскольку они не распались, сохранив на месте даже быстро обламывающиеся гипостомы. Если трилобиты «окаменевали» в процессе линьки, то их свежие, еще не до конца окрепшие панцири сохраняются сильно сплющенными и сморщенными.

Опасаться было кого: небольших трилобитов и фрагменты панцирей часто находят в кишечниках головохоботных червей и разных членистоногих, а также в копролитах всевозможных хищников. Откушенные полголовы с зубчатой раной означали верную смерть в чьих-то дробящих конечностях. Но многим удавалось ускользнуть из лап преследователей, сохранив на

панцире отметины от укусов. Раны порой были очень болезненными и незаживающими — хищник отхватывал несколько плевральных лопастей или изрядный кусок пигидия. Эти лопасти или шипы на хвостовом щите уже никогда не отрастали до исходной длины, и форма повреждения сохранялась даже после нескольких линек. В кембрийских морях примерно каждый восьмой трилобит жил с не до конца залеченными ранами. Живучесть этих созданий просто поражает: так, у среднеордовикской пелагической телефины был серьезно поврежден глаз, а значит, частично и мозг. Однако трилобит не истек синей гемолимфой, поскольку рана быстро затянулась. Для этого нужно было обладать развитой иммунной системой, способной усилить активность особых клеток — гранулоцитов, которые секретируют гелеобразное вещество, чтобы закупорить повреждение.

Трилобиты выживали и продолжали существовать. Если расположить трилобитов по возрасту от самых первых (кембрийских) до самых последних (пермских), то можно заметить, что улучшение зрения, способов высвобождения из тесного поношенного скелета и приобретение навыков к сворачиванию были важнейшими вехами в их долгой истории. Раннекембрийские трилобиты скручиваться не умели, большими глазами не обладали, и самые первые из них имели единственный шов на панцире — между головным и туловищным отделами. Лицевые швы, проходившие вдоль фасеточных глаз и позволявшие быстро высвобождать эти важные органы, появились несколько позднее. (Боковые части цефалона, отпадавшие при линьке, называются подвижными щеками.) А сворачиваться в шипастый и замкнутый на сложный «замок» шарик они научились лишь ближе к концу кембрийского периода (рис. 26.8). Шипастым он получался потому, что многие виды в дополнение к щечным шипам несли иглы позади глабели, на пигидии, а также вдоль спинной части сегментов. Все эти

усовершенствования и помогли трилобитам стать столь разнообразными.

Нельзя сказать, что шипы всегда использовались исключительно для защиты. У раннедевонской конепрусии (*Koneprusia*), например, очень тонкие и лихо изогнутые колючие шипы торчали по обе стороны панциря, а самые длинные отходили от хвостовой части назад. Немногим более древний цифаспис (*Cyphaspis*) мог похвастаться парой щечных шипов и еще одним, который под углом выступал из средней части туловища и был длиннее самого трилобита. Свернуться в плотный клубок с такими шипами не представлялось возможным. Вряд ли подобные украшения помогали при защите, но вполне могли понравиться разборчивой самке. А широко расставленные и распластанные по дну выступы туловищного и хвостового панциря психопиге (*Psychopyge*) — еще одного обитателя раннедевонского моря Северной Гондваны (Марокко), скорее всего, помогали не утонуть в жидком иле.

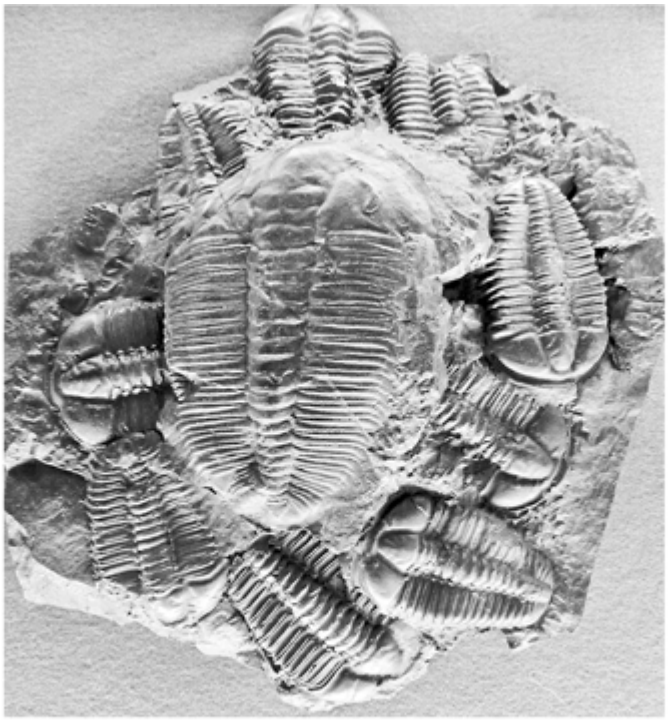


Рис. 26.7. Скопление трилобитов конокорифе (*Conocoryphe sulzeri*) и крупный гидроцефалюс (*Hydrocephalus carens*), длина гидроцефалюса 10 см; позднекембрийская эпоха (495 млн лет); Чехия; Зенкенбергский музей, Франкфурт-на-Майне (commons.wikimedia.org)

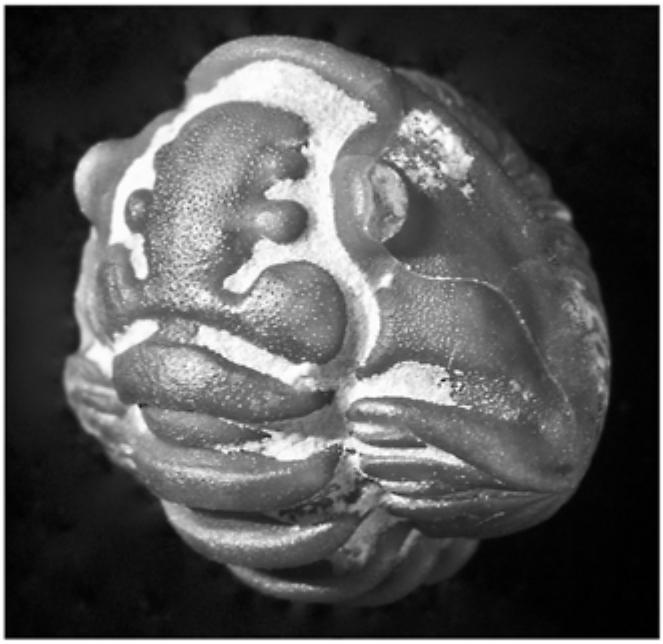


Рис. 26.8. Свернутый трилобит флексикалимене (*Flexicalymene meeki*), диаметр 2 см; позднеордовикская эпоха (455–445 млн лет); Огайо, США (commons.wikimedia.org)

К кому из основных групп членистоногих трилобиты были ближе — к хелицеровым или ракообразным, можно понять, внимательно посмотрев им в глаза. Сложные глаза с отдельными линзами и хрустальными конусами — эволюционная привилегия ракообразных. Хелицер у трилобитов нет: вместо них второй отдел мозга управляет чувствительными антеннами. Вот только прочие ножки — все одинаковые, тогда как у ракообразных есть еще вторая пара антенн, мандибулы и две пары максилл (не у всех), а иногда и ногочелюсти с клешнями, которые относятся к грудному сегменту, но стали частью ротового аппарата. (Не будем забывать, что у членистоногих, в отличие от позвоночных, «челюсти» из мандибул и максилл раскрываются в стороны, а не вверх-вниз, и пары этих придатков расположены последовательно друг за другом.) Различаются также прочие конечности груди, туловища и хвоста: есть ходные, плавательные, совокупительные и другие. Всеми этими ножками раки управляют весьма умело. Например, европейский омар (*Homarus gammarus*), обедая рыбой, отщипывает кусочки второй парой грудных ножек, передает их третьей паре ногочелюстей, которые зажимают пищу между члениками, затем разводит обе пары максилл так, чтобы ногочелюсти протянули рыбу мандибулам. После того как мандибулы крепко ухватились за кусок, ногочелюсти отводятся назад и растягивают его на разрыв, помогая вновь сомкнувшимися максиллами, которые и запихивают оторванную часть в рот. И так каждый кусочек, пока от рыбы не останутся крупные неудобоваримые кости. Кто запомнил последовательность движений, может смело считать себя высшим десятиногим раком. Кто не справился с этим простым заданием, останется трилобитом и вымрет в конце пермского периода.

Время от времени на основе «базовой» трилобитовой конструкции возникали немного иные формы: у них сегменты сливались с пигидием, превращая его в единый щит, состав

скелета изменялся на фосфатный или органический (рис. 4.11). Таких членистоногих называют трилобитоморфами. Их несколько групп, и возникали они неоднократно, по большей части в кембрийском и ордовикском периодах. Так, у агласпидид (Aglaspidida; от *греч*. αγλαοζ — блестящий и ασπιζ — щит) пигидий преобразился в узкий членик, и внешне они уподобились древним мечехвостам, но строение конечностей сохранили трилобитовое.

Хотя трилобиты уже видели мир, как раки, и отчасти ощущали его также с помощью антенн, до настоящих ракообразных им было очень далеко. Они пошли своим эволюционным путем. А мелкие, внешне похожие на современных ракушковых рачков существа интересовали их только как обильная пища.

Этими мелкими существами были брадориида (Bradoriida; название дано по формации Брадор на полуострове Лабрадор, откуда остатки таких организмов были описаны впервые) — маленькие (0,25–1,7 см длиной) вездесущие членистоногие, замкнувшиеся в тонкой, слабо обызвествленной двустворчатой раковинке. «Проявились» они одновременно с трилобитами — 520 млн лет назад, но исчезли намного раньше — около 490 млн лет назад, когда еще кембрийский период не успел подойти к концу. Двустворчатые панцири, в том числе известковые, носят многие и разные ракообразные. От раковин моллюсков или брахиопод их отличить относительно просто: ведь те развиваются хотя и с остановками, но постоянно, и на раковинах образуются концентрические линии нарастания; членистоногие линяют, сбрасывая прежний «домик» целиком, и на нем подобных возрастных отметин нет. Конечно, из всякого правила бывают исключения, но разобраться, кто скрывался под створками, все-таки можно. А вот перепутать одних ракообразных с другими, и даже с не совсем ракообразными и совсем с неракообразными, легко. Брадориид долгое время считали остракодами, которые являются настоящими ракушковыми раками.

Впрочем, опытные глаза ученых стали примечать, что брадориидыы, когда-то ползавшие по дну морей и обилием часто превосходившие всех других членистоногих, почему-то чаще всего запечатлевались в образе бабочки — широко раскинув створки вдоль прямого спинного края (рис. 26.39.6). С остракодами такого не случается: их раковинки, кстати, более округлые, разваливаются пополам или остаются сомкнутыми. Так происходит потому, что у остракод есть замок и мускулы-замыкатели, плотно стягивающие створки. Эта система порой не разжимается даже посмертно. Может, брадориидыы не обладали подобными мышечными тяжами и замком и тогда они были другими раками? Как всегда, помогли лагерштетты: оказалось, что в раковинках прятались существа, мало отличимые от трилобитов — с парой фасеточных глаз (на поверхности раковины им соответствовали бугорки), антенн и еще несколькими парами (6–12) слегка различавшихся размерами конечностей, чтобы ходить и дышать. Причем у одних видов брадориид все ножки были одноветвистыми, у других — двуветвистыми. У самок задние двуветвистые лапки служили для вынашивания яиц. Все-таки потомство лучше держать при себе если и не до пенсии, то хотя бы до вылупления.

Несмотря на кратковременность своего бытия, брадориидыы успели «придумать» несколько ловушек для слишком легковерных палеонтологов. И не только внешне уподобившись остракодам. Некоторые из них отращивали пару (возможно, и больше) длинных, слегка изогнутых чешуйчатых шипов у заднего края раковины. После гибели животного эти выросты легко обламывались и превращались в окаменелости, которые нередко принимали за остатки древнейших позвоночных.

Однако двустворчатый панцирь брадориид, который являлся разросшейся частью головного отдела, все-таки больше соответствовал плану строения ракообразных, чем необычный

трилобитовый скелет. И мелкие двустворчатые членистоногие стали дальше превращаться в раков.

Следующими в этом ряду стали… трилобиты. Точнее, существа, которых долгое время таковыми считали, — агностиды (Agnostida; от *греч.* αγνωσια — незнание: имя призвано было отразить кажущееся отсутствие глаз у этих членистоногих, а получилось, что наше представление о них). Появились агностиды в самом конце раннекембрийской эпохи и исчезли в середине позднеордовикской (510–450 млн лет назад). У них были слитные головной и хвостовой щиты и пара туловищных сегментов в придачу (рис. 26.39.7). Все — из кальцита. Эти небольшие (до 3,5 см длиной в расправленном виде, но обычно менее 1 см) членистоногие, видимо, обитали в толще воды, — по крайней мере, будучи личинками, поскольку одни и те же виды встречаются всесветно, а их панцири обильно покрывают поверхность отложений, формировавшихся на разных глубинах. На сей раз узнать, кто был под панцирем, помогли мелкие фосфатные желваки, или конкреции. Палеонтологи растворили их в кислотах и смогли извлечь агностид вместе с лапками, а также множество других микроскопических рачков и их личинок, о которых речь пойдет дальше. Поскольку впервые такие конкреции были вытравлены из среднекембрийских битуминозных известняков, залегавших в Южной Швеции и называвшихся здесь «орстен», подобные микроокаменелости принято называть «раками из орстена», хотя не все они раки, а теперь найдены и в других странах. Придумал этот способ добычи мелкого и нежного материала в 1950-е гг. палеонтолог Клаус Мюллер из Рейнского университета Фридриха Вильгельма (Бонн).

Чтобы лучше видеть, где что, ученые воссоздали образ такого трилобитика — агностуса (*Agnostus*) — с помощью компьютерной томографии, распечатали каждую лапку на 3D-принтере в увеличенном масштабе и собрали модель организма, в которую

даже голову можно засунуть (рис. 26.9). Четыре передние пары конечностей агностуса, расположенные под цефалоном, отличались не только от остальных, но и друг от друга: были одноветвистые длинненькие антеннулы, немного укороченные антенны, и еще две пары двуветвистых придатков ротового аппарата с усиленным эндоподитом. Запомним: с этого момента появляются две пары антенн, и первая из них отныне именуется «антеннулами». Важно также, что последние две пары ротовых придатков по своему положению соответствовали мандибулам и максиллам ракообразных. Рачьи мандибулы обычно называются жвалами. У агностид мандибулы как особые конечности, получается, уже были, но жвалами еще не стали. Поскольку все придатки несли часто расположенные длинные щетинки, агностус действительно мог парить в толще воды и процеживать ее, собирая мелкие съедобные частицы.

Вот только кем все-таки считать это существо: трилобитообразным раком или ракообразным трилобитом? Вероятно, и тем и другим.

Фосфатокопины (Phosphatocopina; от *греч*. φωσ-φοροζ — фосфор и *лат*. copia — обилие) жили 520–490 млн лет назад, что совсем недолго. Однако именно эти членистоногие двустворки с фосфатным (возможно, первично хитиновым) панцирем могут считаться древнейшими ракообразными (рис. 26.10, 26.39.8). А всех-то отличий было, что в основании конечности появился дополнительный членик — тазик, или кокса. Ну, стала ножка чуть длиннее, и что? Не на подиум же фосфатокопинам было выходить (хотя в индустрии мод особенно ценятся именно длиннобедрые красавицы). Разница на самом деле оказалась существенной: пока членик в основании конечности не стал двухсегментным протоподитом, конечность могла лишь сгибаться и разгибаться, но вращалась плохо. Протоподит состоит из базиса, от которого отходят две ветви конечности, и коксы, сочлененной с панцирем мягкой мембраной. А теперь вспомним омара, о котором уже

говорилось в этой главе: большая часть его умелых манипуляций осуществляется именно за счет свободного поворота конечности в любом направлении благодаря двухсегментному протоподиту и мягкому сочленению всей «ножки» с панцирем. Если смотреть сбоку, фосфатокопины очень напоминали рогатые шлемы киношных «викингов», которые пришлись бы впору популярным ныне миниатюрным фигуркам: обычно до 2,5 см длиной.

Тазик возник не вдруг: историю этого членика можно проследить у других «раков из орстена». Сначала он формируется на поздних стадиях развития личинки, потом на все более ранних и лишь у фосфатокопин развивается сразу после вылупления из яйца. В биологии такое явление — сдвиг у потомков фазы закладки какого-либо органа на более ранние, чем у предков, стадии развития — называется гетерохронией (от *греч*. ετεροζ — другой и χρονοζ — время). Именно благодаря этому явлению происходят эволюционные «скачки», ведущие к появлению совершенно новых организмов, и не только среди членистоногих. На примере «раков из орстена» видно, что обычно этот процесс очень растянут во времени. И сами «раки» совсем не были «безликими» примитивными существами. Скажем, микротомография скары (*Scara*) — миллиметрового рачка с цилиндрическим панцирем и длинным членистым туловищем — позволила увидеть у него развитые мышечные пучки, управлявшие головными придатками, с помощью которых он собирал органические частицы с поверхности дна (рис. 26.11).

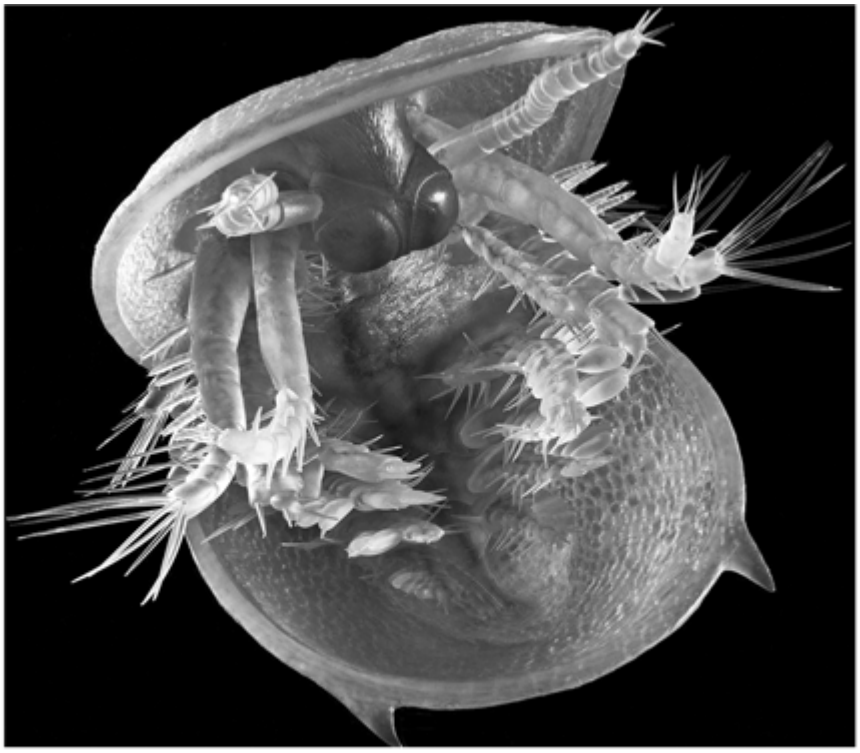


Рис. 26.9. Трехмерная модель агностида (*Agnostus pisiformis*) с конечностями, исходная ширина панциря 0,2 см; среднекембрийская эпоха (500 млн лет); Швеция (M. Eriksson, LO)

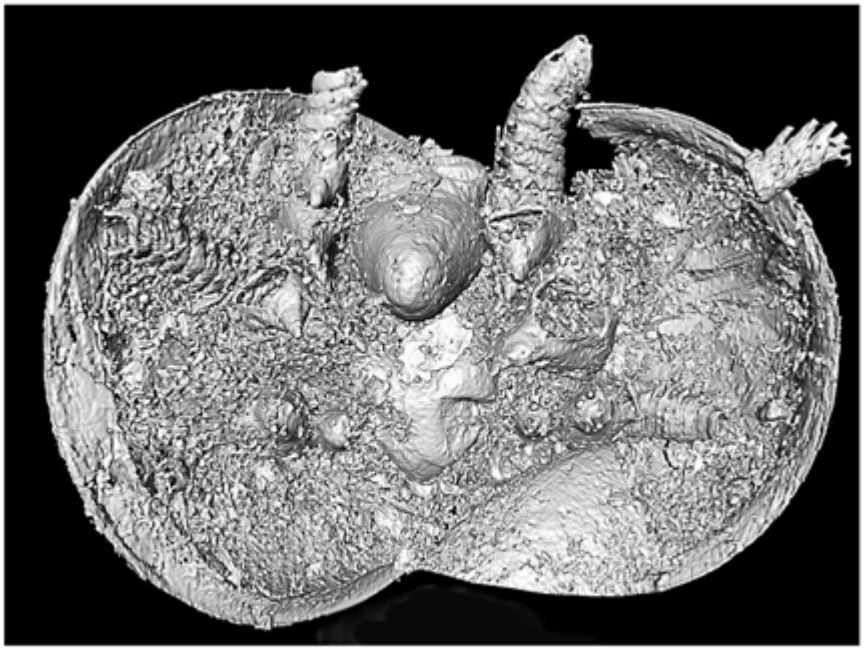


Рис. 26.10. Компьютерная томография фосфатокопины хессландоны (*Hesslandona*) с брюшной стороны, длина панциря 0,3 см; среднекембрийская эпоха (500 млн лет); Швеция (M. Eriksson, LO)

Сложилось так, что поначалу хелицеровые и ракообразные поделили сферы влияния. Первые строили свою эволюцию как донные хищники, и передние конечности им служили преимущественно орудиями нападения и захвата. Раки (в широком смысле) совершенствовались как мелкие плавающие фильтраторы с придатками, используемыми для парения в водной толще и процеживания жидкости. Поэтому, даже осев на дно, они долгое время оставались в микроскопической размерной категории, став объектами микропалеонтологии наряду с раковинами одноклеточных организмов.

Одними из первых среди таких донных обитателей отметились ракушковые раки, или остракоды (Ostracoda; от *греч.* οστρειον — раковина), длина большинства из них составляет всего 0,25–1,5 мм (реже до 30 мм). Внешне они напоминают фосфатокопин, если не считать химического состава карапакса: у остракод он известковый и удивительно разнообразный и красивый по форме (рис. 26.12). Остракоды уже существовали в самом начале ордовикского периода (480 млн лет назад), но, судя по находкам некоторых раковинок и особенно жевательных отростков ротовых конечностей, появились еще в кембрийском, не позднее 500 млн лет назад. Распознать их удалось как раз по сильно удлиненным зазубренным гнатобазам. Хотя в раковине рачок прячется целиком, она представляет собой лишь разросшийся покров головного сегмента, на котором сидят антенны. У многих видов на поверхности раковины, в ее передней части, выступают глазные бугорки — либо один над простым центральным глазом, либо пара над сложными глазами (скелет на этих участках уподобился линзе).

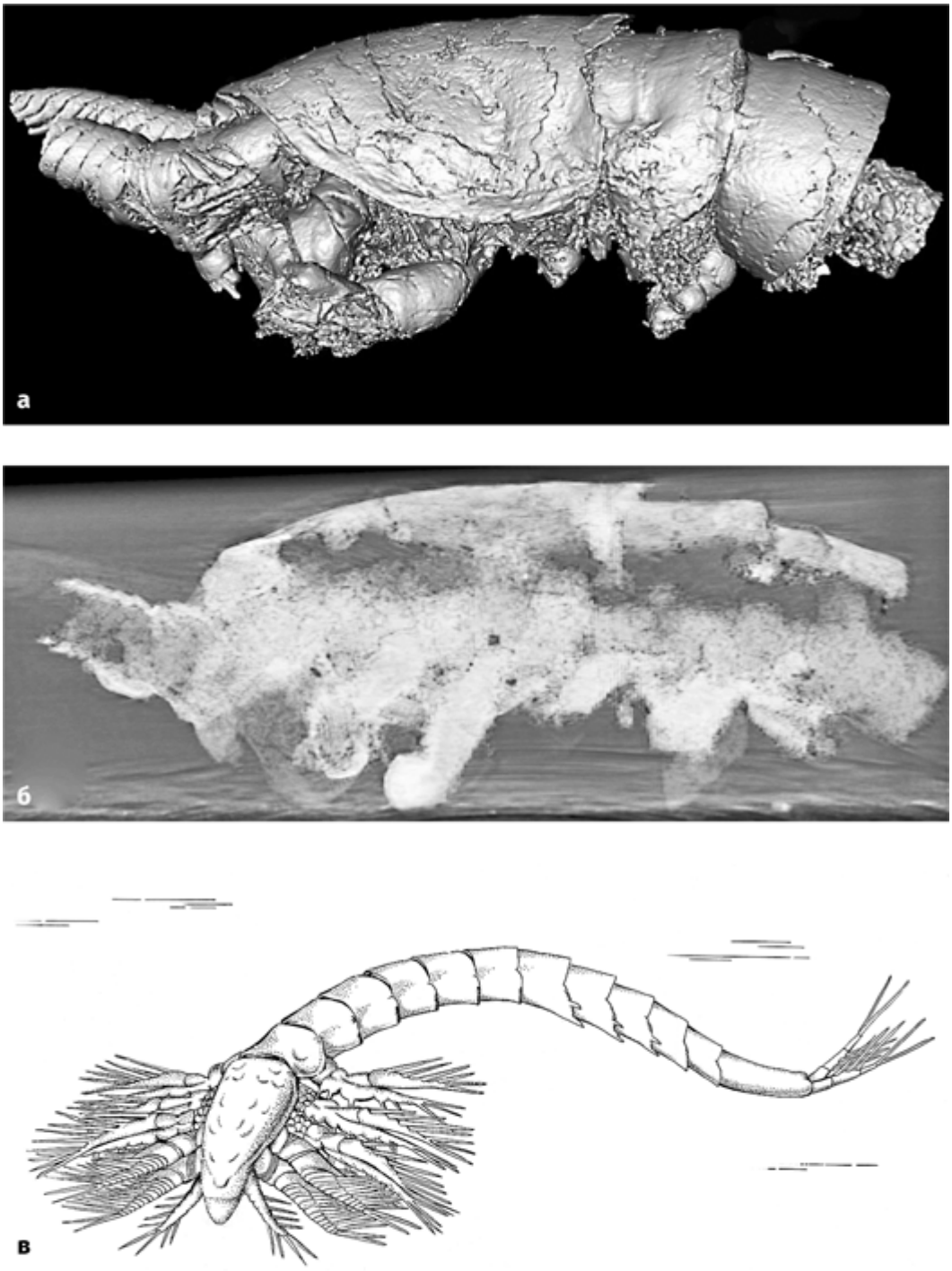


Рис. 26.11. «Рак из орстена» скара (*Skara minuta*), длина карапакса 0,04 см; среднекембрийская эпоха (500 млн лет); Швеция: а) компьютерная томография поверхности (M. Eriksson, LO); б) томография «внутренностей», среди которых видны кишечник (темная продольная полость) и мускульная система конечностей (контур в нижней части) (M. Eriksson, LO); в) реконструкция (Т. Герасимова)

Наиболее типичный способ добывания пищи для остракод — взмучивание ила с помощью шипастых двуветвистых антенн и мандибул, чтобы поймать кусочки органики на сетку из многочисленных щетинок, покрывающих конечности (рис. 26.13, 26.39.10). Крупные хищные виды так же антеннами отлавливают других рачков и даже мальков. Как и многие другие ракообразные, они измельчают пищу с помощью усиленных кокс на мандибулах. Длинные одноветвистые антеннулы служат для осязания (и прядения нити у некоторых видов, чтобы закрепиться на грунте или построить убежище на время линьки), а двуветвистые максиллы и еще три пары конечностей за ними — для передвижения по дну или вплавь. Последняя, обычно восьмая, пара ножек у самцов преобразована в совокупительный орган. На заднем конце тела торчит сдвоенный отросток в виде вилочки. Точно такими же придатками уже обзавелись ордовикские и силурийские остракоды, чьи остатки сохранились благодаря пиритизации тела в трилобитовом слое Бичера (штат Нью-Йорк) или его замещению карбонатом в вулканитах английского Херефордшира. (В раковинках позднеордовикских остракод найдены выводковые сумки с яйцами и даже с проклюнувшимися личинками.)

Створки смыкаются благодаря замковому аппарату из чередующихся выступов и углублений, расположенных вдоль спинного края, и мускулам-замыкателям, чего не было ни у каких кембрийских членистоногих двустворок (рис. 26.12). Возможно, из-за способности уходить с головой в свой домик, а вместе с ним в осадок, остракод не так легко поймать и съесть. Более того, в плотно сжатых створках многие особи могут даже сквозь чужой пищеварительный тракт пройти невредимыми. (Главное в это время — не поддаваться панике и не приоткрывать створки: клаустрофобии в чужой кишке не место!) В итоге они не исчезли, подобно фосфатокопинам и брадориидам, а стали древнейшими

раками, дожившими до сегодняшнего дня. За полмиллиарда лет остракоды наплодили более 30 000 видов и освоили практически все водное пространство Земли. Именно эти малютки составляли, начиная со среднеордовикской эпохи, львиную долю всего рачьего разнообразия, или «ракообразия». Разнообразными и многочисленными они остаются по сей день, хотя и потеснились, дав место десятиногим, веслоногим и усоногим ракам. В пресные воды остракоды проникли в каменноугольном периоде и распространились оттуда в пересоленные лагуны, болота, подземные водоемы, даже в горячие источники, заполненные жижей дупла деревьев и лесную подстилку, где скопилось хоть немного влаги. (Иногда можно открыть дома водопроводный кран, и оттуда, несмотря на все фильтры, посыплются остракоды.) А в юрском периоде эти рачки освоили пелагиаль.

Ископаемые виды хорошо различаются по скульптуре раковины, которая может состоять из разных шипов, гребней, валиков, ребрышек, пересекающихся в разных направлениях (рис. 26.12). Обычно, если животные обильно и разнообразно себя украшают, они раздельнополы и склонны к сложным ритуалам ухаживания. Остракоды, несмотря на свою микропалеонтологическую малость, тоже не чужды этим веяниям: например, самцы некоторых видов прыгают перед самкой, отталкиваясь от субстрата хвостовой вилочкой, а другие приглашают избранницу на своего рода тур вальса. Вращение самки вокруг оси раковины позволяет найти правильного партнера и не ошибиться с выбором пола. Это важно, поскольку у ряда видов длина сперматозоида достигает 10 мм (почти в 200 раз больше человеческого), притом что длина самого самца всего 1 мм. Разбрасывание подобными ресурсами почем зря может быстро довести до вымирания. Девиз «Лучше больше, чем никогда», избранный такими видами, позволил их клеткам — подлинным половым гигантам — уцелеть в веках. Они остались от остракод, обитавших в середине мелового периода (100 млн

лет назад) в лагунах Мьянмы, и в миоценовую эпоху (около 20 млн лет назад) в пещерах Северо-Западной Австралии. (В первом случае рачки попали в ископаемую смолу — бирмит, во втором столь важные детали помогли запечатлеть насыщенные известью подземные воды.) Просматривается даже необычное ядро такой клетки, спирально закрученное по всей ее длине вдоль выступа клеточной стенки, называемого монорельсом. Уцелел и особый зенкеров орган (действующий, как пистолет для жидких гвоздей), который необходим самцу, чтобы затолкать огромный живчик в семяприемник самки. Именно там и были обнаружены эти сперматозоидные «удавы».

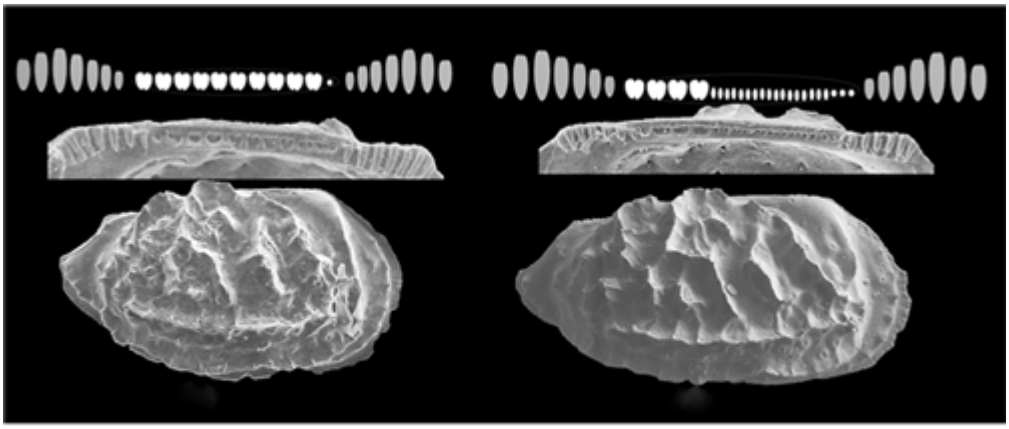


Рис. 26.12. Раковины самки (слева) и самца остракоды лофоцитере (*Lophocythere acrolophos*), зубной аппарат и вид снаружи, длина раковин 0,07–0,08 см; среднеюрская эпоха (165 млн лет); Рязанская обл. (Я. Шурупова)

Пресноводные остракоды, чей век был недолог (ведь водоем мог исчезнуть в любой момент), чтобы не тратить драгоценное время на поиск партнера, перешли на партеногенез (от *греч.* παρθενιοζ — девственный и γενεσιζ — рождение), т.е. на размножение без участия самцов. Так могло продолжаться на протяжении тысяч, а то и миллионов лет. Подобные остракоды, например современная дарвинула (*Darwinula*), названная в честь Чарльза Дарвина, имеют очень простенькую гладкую раковину, похожую на семечку (0,5 мм длиной). Точно такие же раковинки

встречаются в триасовых отложениях, и попробуй отличи одни от других…

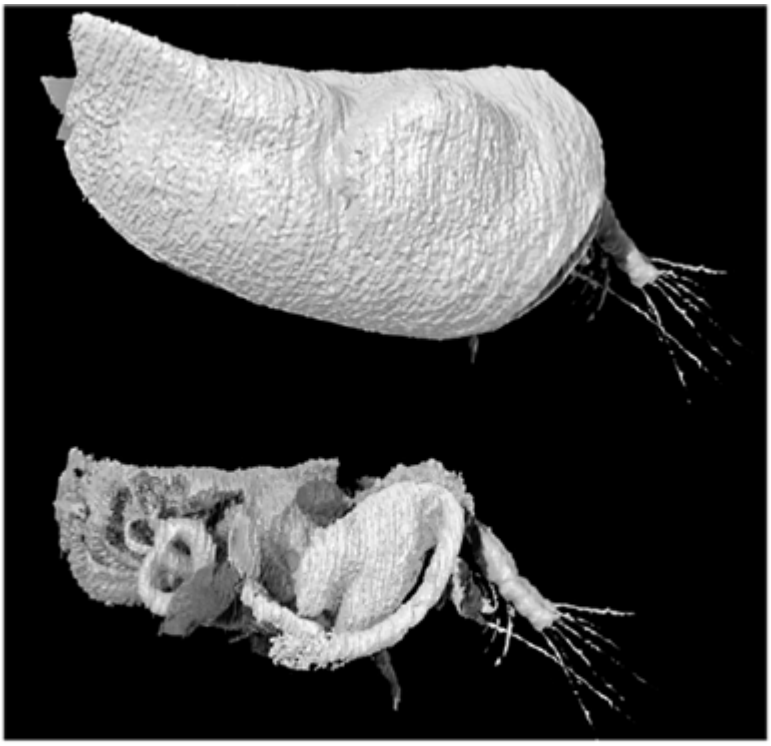


Рис. 26.13. Раковина и конечности остракоды паулине (*Pauline avibella*), шипастые антенны — справа, компьютерная реконструкция на основе серийных срезов, длина раковины 1 см; раннесилурийская эпоха (430 млн лет); Херефордшир, Англия (D. Siveter; OUMNH)

Если выбирать среди современных ракообразных формы, менее всего напоминающие остракод, то это, конечно, пятиустки (Pentastomida; от *греч.* πεντε — пять и στομα — рот). Пятиустки и ракообразными «стали» недавно — на рубеже нового тысячелетия, и исключительно благодаря успехам молекулярных биологов. Они сближают пентастомид с карпоедами, или брахиурами (Branchiura; от *греч.* βραγχοζ — жабра и ουρα — хвост), тоже паразитическими, но несомненными рачками (больше о них в палеонтологическом контексте сказать нечего), а обе группы — с остракодами. Прежде пятиусток, похожих на мелких сегментированных червячков с двумя парами

крючковидных конечностей, даже не представляли, с кем сравнивать. Современные виды обитают в носовых полостях и легких змей, ящериц и хищных млекопитающих. Встречаются и ископаемые пятиустки, причем исключительно морские. Древнейшие из них извлечены, конечно, из верхнекембрийских орстенских желваков. Уже в то время (495 млн лет назад) они перешли в миниатюрную (менее 1 мм) размерную категорию, но, кроме хитиновых крючьев, имели две пары щетинистых брюшных лапок (рис. 26.39.12). На ком паразитировали эти существа, неизвестно. А вот силурийские формы были «застигнуты» на месте «преступления» — на раковинах остракод из Херефордшира (рис. 26.14). (Видимо, близкие родственники им в то время пришлись больше по вкусу.) В отличие от нынешних своих потомков, они снаружи вцеплялись в жертву, которую в паразитологии принято называть «хозяином», а внешне уподобились личинкам «чужого» с пятью растопыренными лапами и длинным раздвоенным «хвостом». Позднее пятиустки перебрались на позвоночных и в этих вместительных «скафандрах» совершили выход на сушу.

Морские желуди (Balanomorpha; от *греч.* βαλανοζ — желудь и μορφη — образ), самые привычные нам создания среди усоногих раков (Cirripedia; от *лат.* cirrus — усик и *греч.* πουζ — нога), тоже ни на каких раков не похожи (рис. 26.39.28–32). Почти до середины XIX в. их вообще считали моллюсками. Морские желуди заполнили все мелководье, где скрываются в белых черепитчатых пирамидках, на которые лучше босыми ногами не наступать. Пока длится отлив, в каждой известковой пирамидке (до 8 см в диаметре) запасено чуть-чуть морской воды. И не просочится оттуда ни капельки, ведь сила смыкания створок достигает тысячи ньютонов (поэтому, если наступить на такого рака, ему-то точно ничего не будет…). Лишь во время прилива усоногие слегка приподнимают кроющие створки (боковые соединены неподвижно) и высовывают оттуда членистые щетинистые

ножки, чтобы подгонять ими пищу ко рту и обновлять воду для дыхания. Это сильно удлиненные двуветвистые грудные конечности, которые называют цирри, или «усики» (оттого и усоногие).

«Усики» совсем не антеннулы или антенны. Последние заметны только у двустворчатой личинки. Не питаясь, она странствует в океане, а затем, вечно голодная, оседает на дно и некоторое время разгуливает по нему на паре антенн, словно «человечек», пока не отыщет подходящую твердую площадку. Там она закрепляется с помощью капельки цемента, выделяемого антеннулами. (Клейкое вещество настолько прочное, что превосходит любые аналоги, созданные человеком, причем ведь скрепляет поверхности под водой!) После этого передняя часть головного отдела вместе с антеннулами превращается в прикрепительный орган: широкую подошву у морских желудей или короткий мясистые стебелек, иногда покрытый известковыми чешуйками, у морских уточек (Pedunculata; от *греч*. πους — нога и *лат*. uncus — цепкий; сегодня учеными используются и другие названия этой группы). Некоторые из них настоящие «утки» до 75 см высотой. Сложные глаза и антеннулы отбрасываются вместе с двустворчатой «шкуркой»: всю жизнь ощупывать под собой грунт и пялиться в него необходимости нет. Ротовые придатки развиваются заново, а тело обтягивается кожной складкой, которая начинает выделять трапециевидные ребристые известковые или хитиновые створки (четыре и больше). Получается, что рак живет в домике вверх ногами.

Прикипев на всю жизнь к одному месту, усоногие оказываются весьма ограниченными в выборе партнера. Одни из них вышли из положения, став гермафродитами (сам себе и муж и жена: никаких семейных разногласий). Другие сохранили противоположный пол, но в каком виде! «Два кармашка, в каждом из которых она хранит по маленькому муженьку», — восхищался Чарльз Дарвин в письме к своему коллеге,

кембриджскому геологу Чарльзу Лайелю, описывая морских уточек. Усоногим он посвятил восемь лет, четыре книги и, как сложному объекту исследований, немало крепких выражений: «Я проклинаю морской желудь так, как ни один человек прежде, даже матрос с тихоходного корабля» (из письма к кузену Уильяму Дарвину Фоксу). Карликовые самцы у некоторых видов этих существ проживают внутри самки в особых камерках и, кроме половых органов, почти ничего своего не имеют. Другие виды сочетают гермафродитизм и «аварийный запас» карликов. Причем, если личинка примостилась, скажем, на колонии гидроидов, быть ей отныне гермафродитом, а если на гермафродита, то — самцом!



Рис. 26.14. Пятиустка инвавита (*Invavita piratica*) на раковине остракоды (*Nymphatelina gravida*), откуда высовываются антеннулы и антенны, компьютерная реконструкция на основе серийных срезов, длина пятиустки 0,16 см; раннесилурийская эпоха (430 млн лет); Херефордшир, Англия (D. Siveter; OUMNH)

Формой раковины, общим обликом, даже способностью выделять антеннулами клейкое вещество циприсовидные личинки усоногих очень напоминают остракод (*Cypris* — название одного из родов ракушковых раков). Может быть, в индивидуальном развитии они действительно сохранили краткую историю предков? Как и в случае с самими остракодами, наиболее полно облик древнейших усоногих раков можно представить по их остаткам в нижнесилурийском Херефордшире. Поскольку более древние представители этой группы пока не известны, их летоисчисление можно вести с 430 млн лет назад. Рамфоверритор (*Rhamphoverritor*), как звучно окрестили

палеонтологи первого сидячего рака, на стадии личинки был заметным (2,5 см) двустворчатым рачком с длинными антеннулами, тремя парами плавательных ножек и подвижным брюшком — чем не остракода? Закрепившись на грунте, антеннулы древнейшая морская уточка еще не утрачивала (рис. 26.15). Даже голова у нее была на месте, хотя и уподобилась стебельку. Единственная известная прикрепленная особь погибла, не достигнув поры зрелости (ее тонкий органический панцирь просверлил хищник и выел все содержимое), но можно предположить, что со временем раковина должна была стать пятистворчатой.

Уже к концу силурийского периода неподвижные усоногие нашли способ сняться с места: они оседлали ракоскорпионов. В дальнейшей эволюции морские уточки «обрастали» все и всех и укрепляли створки, число которых увеличивалось, сначала фосфатом кальция (в каменноугольном периоде), а потом (в юрском) известью. Не все, конечно: у наиболее примитивных современных усоногих скелет остался хитиновым, как у их силурийских предков и у многих других членистоногих. Морские уточки продолжали селиться на всем, что движется. Так, в меловом периоде они облепляли раковины аммонитов, но, поскольку моллюски продолжали расти, навивая оборот за оборотом, уточки нередко оказывались сплющенными между завитками. Всех, правда, задавить не удалось.

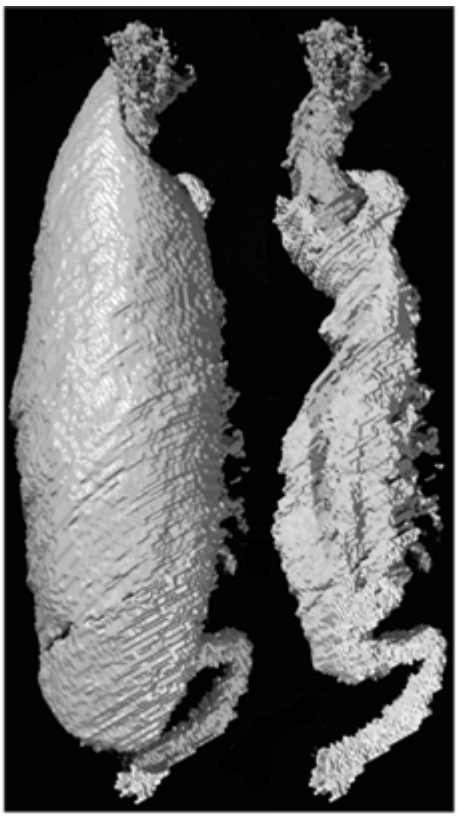


Рис. 26.15. Раковина и конечности усоногого рака рамфоверритора (*Rhamphoverritor reduncus*), антеннулы сверху, компьютерная реконструкция на основе серийных срезов, длина раковины 0,4 см; раннесилурийская эпоха (430 млн лет); Херефордшир, Англия (D. Siveter; OUMNH)

В конце мелового периода (80 млн лет назад) от стебельчатых усоногих произошли сидячие (собственно морские желуди; рис. 26.16, 26.17). У них мелкие шиповидные чешуйки, покрывавшие ножку, преобразовались в крупные, за которыми ножка практически исчезла. До сих пор некоторые сидячие формы начинают взрослую жизнь, как стебельчатые особи. Четыре крупные таблички стали подвижными, сместились наверх и превратились в крышечку. Многостворчатые приземистые домики позволили усоногим освоиться на периодически осушаемом бурном мелководье, где нужно противостоять ударам перекатывающейся гальки, пристальному вниманию со стороны наземных хищников, а в наших северных морях — еще и ледяному припаю.

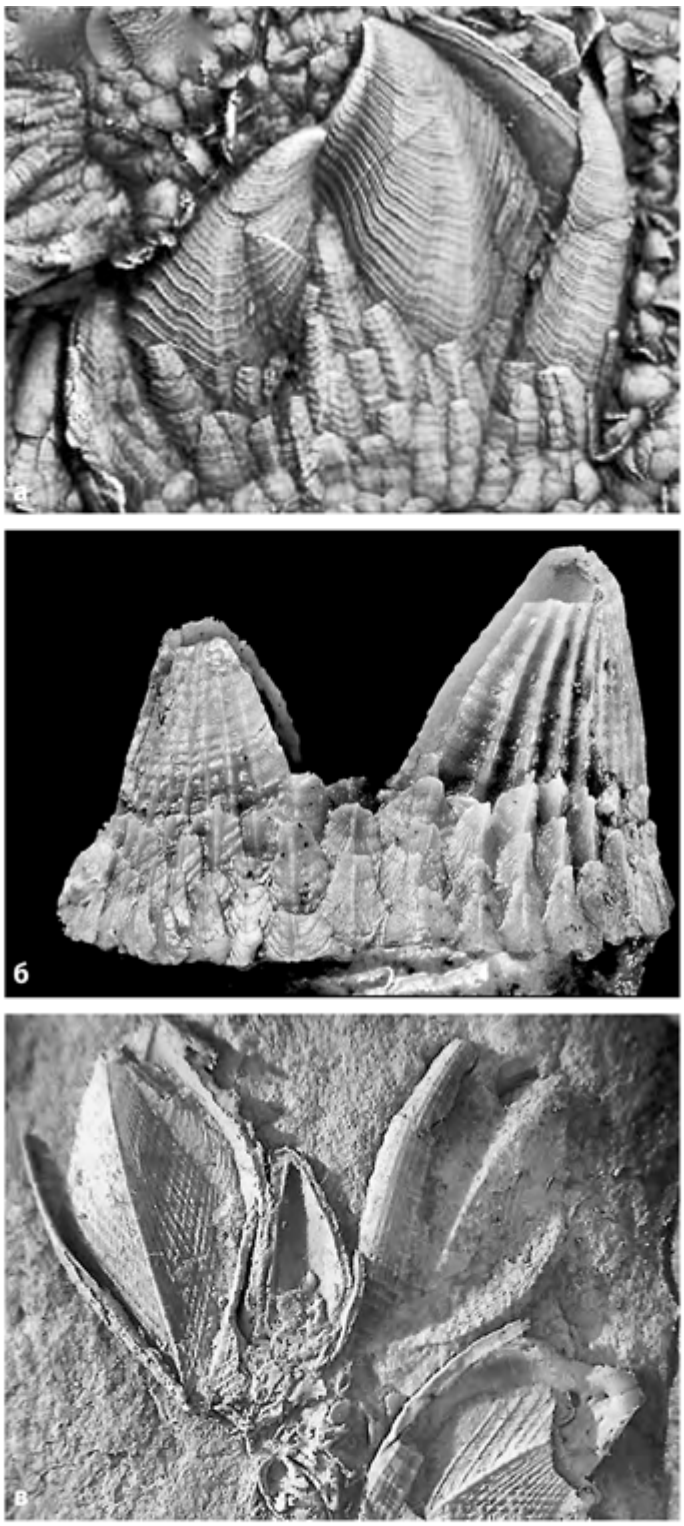


Рис. 26.16. Раковины мезозойских усоногих раков (A. Gale): а) этхеслепас (*Etcheslepas durotrigensis*), высота 0,6 см; позднеюрская эпоха (150 млн лет); Дорсет, Англия; б) брахилепас (*Brachylepas guascoi*), высота 1 см; позднемеловая эпоха (80 млн лет); Швеция; в) педупикнолепас (*Pedupycnolepas articulata*), высота без учета ножки 2 см; раннемеловая эпоха (120 млн лет); Антарктика

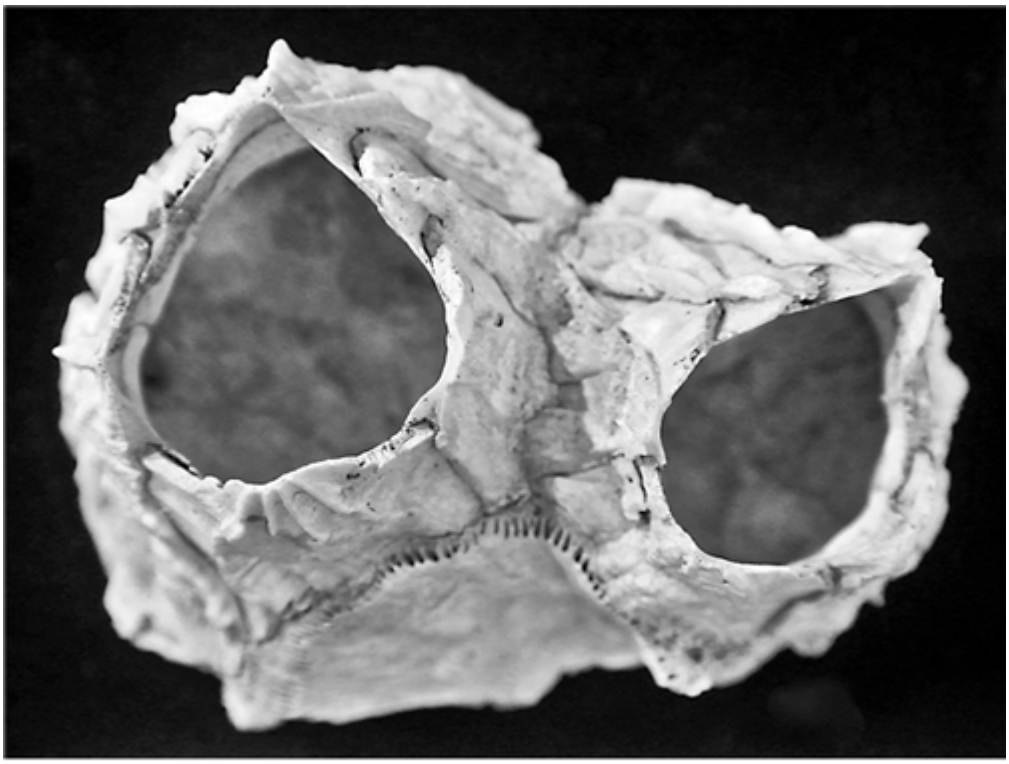


Рис. 26.17. Раковины крупных морских желудей чезаконкавус (*Chesaconcavus*), диаметр зияния до 2,5 см; миоценовая эпоха (23–5 млн лет); Мэриленд, США (commons.wikimedia.org)

В начале кайнозойской эры (около 60 млн лет назад) коронулы (*Coronula*) и близкие к ним виды, вновь сократив размер известковых табличек, практически переселились на кожу акул, морских черепах и змей, а также китов. Время от времени киты пытались избавиться от весьма тяжкой ноши, оставляя среди острых подводных скал целые пласты коронул. Такие скопления известны в морских отложениях возрастом до 5 млн лет по периферии Тихого океана. (Интересная все-таки наука палеонтология: где именно чесались киты миллионы лет назад — и то может подсказать.)

Как известно, от сидячего образа жизни до паразитизма — один шаг. И этот шаг был успешно сделан усоногими, превратившимися в корнеголовых раков (Rhizocephala; от *греч.*

ριξα — корень и κεφαλη — голова). Личинка у них тоже похожа на остракоду, но, когда садится на что-то живое, не прирастает сверху, а врастает антеннулами в чужое тело (рис. 26.39.33). Дальше паразитические виды ведут себя весьма по-разному. Одни, например, через антеннулы запускают в порабощенного хозяина свои клетки, которые вырастают в червячка. Он ветвится, словно корни, оплетая внутренности жертвы и высасывая из них все соки. Участь последней обычно достается дальнему родственнику — крабу или раку-отшельнику. Снаружи, под брюхом хозяина, временами высовывается лишь небольшой мешочек, где формируются мозг в виде небольшого ганглия и женские половые железы, среди которых бродят карликовые самцы, похожие на амеб. (Видимо, ганглий на досуге решает самую важную задачу: когда размножаться.) Конечно, найти окаменевшие остатки такого паразита невозможно, но узнать, что именно данный краб от него пострадал, удается. У самцов позднемеловых и миоценовых крабов иногда наблюдается феминизация: брюшко расширяется, клешни, наоборот, мельчают, а совокупительные брюшные конечности исчезают совсем — все как у самки. (По современным крабам известно, что и ведут они себя, словно самки: заботятся о чужом потомстве в мешочке, как о своем собственном.) Такие превращения с самцом случаются, если в них поселился паразит и, пустив «корни», кастрировал хозяина. Значит, корнеголовые раки мучают своих жертв не менее 70 млн лет.

Рано или поздно склонность к паразитизму проявляется у всех (речь здесь идет о ракообразных, хотя, конечно…), но первым учеником в данном случае быть вовсе не обязательно. Высшие раки (Malacostraca; от *греч.* *μαλα* — совершенно и οστρειον — раковина), гордо неся свое высокое звание, к паразитизму склонялись не так часто. Именно эта весьма разнообразная группа (эуфаузииды, известные как криль, мизиды, кумовые, бокоплавы, равноногие, раки-богомолы, десятиногие и

некоторые другие) составляет значительную долю пищевого рациона многих водных и околоводных обитателей — от рыбных мальков до гигантских акул, усатых китов и человека, а также разных птиц. Среди пернатых тех, кто предпочитает такой «сифуд», легко узнать по розовому и почти алому оперению: например, розовые чайка и фламинго. Каротиноидные жиры, придающие яркий окрас перьям, птицы сами не вырабатывают, но, поедая в больших количествах морских и озерных рачков, забирают пигменты, которые те накопили, поглощая некоторые водоросли.

Равноногие, или изоподы (Isopoda; от *греч.* ισοζ — равный и πουζ — нога), существуют по крайней мере со второй половины каменноугольного периода (около 315 млн лет). Они выделяются довольно простым (для высших ракообразных) приплюснутым тельцем (обычно 1–5 см длиной), покрытым черепитчато-налегающими друг на друга пластинками панциря, укороченной головой с небольшими антеннулами, крупными сложными сидячими глазами и ногочелюстями (рис. 26.18, 26.39.15). Первый грудной сегмент, как у всех высших раков, сросся с головой, и первые грудные конечности превратились в ногочелюсти. Жили такие изоподы в морях Лавруссии. В мезозойскую эру разнообразие равноногих заметно возросло. На некоторых окаменелостях можно рассмотреть заостренные, с режущим краем жвалы, а также максиллы, ногочелюсти, длинные ходные ножки с крючковатыми подклешнями на концах — полный комплект вооружения донного хищника. Вероятно, пять передних пар брюшных ножек были у них с жаберными ответвлениями, причем листочки первой пары настолько крупные и хитинизированные, что плотно прикрывают все остальные. Эта удачная конструкция позволила изоподам выйти на сушу (из 10 000 видов более трети — наземные) и обжить вроде бы совсем неподходящие для раков места — пустыни, где

их биомасса бывает вполне сравнимой с биомассой обитающих там млекопитающих.



Рис. 26.18. Передняя часть панциря равноногого рака палеофреатойкуса (*Palaeophreatoicus sojanensis*) с глазами и конечностями, длина видимой части рака 0,3 см; среднепермская эпоха (270 млн лет); Архангельская обл. (Д. Щербаков; ПИН РАН)

Чтобы дышать (жабрами!) в засушливых условиях, кислород у пустынных мокриц растворяется во влаге, удерживаемой жаберными листочками, а вода стекает туда под влиянием капиллярных сил по желобкам, покрывающим рачью шкурку. У некоторых форм развились дыхательные трубочки, очень напоминающие трахеи. Вполне возможно, что эти раки вышли на сушу через приливно-отливную зону уже в конце палеозойской эры, но первые пресноводные равноногие сохранились в среднетриасовых отложениях, а наземные пока известны из бирмита середины мелового периода и более поздних янтарей (рис. 26.19). Впрочем, некоторые морские равноногие

неоднократно обживали пресные карстовые источники, такие как в провинции Шампань палеогенового периода.

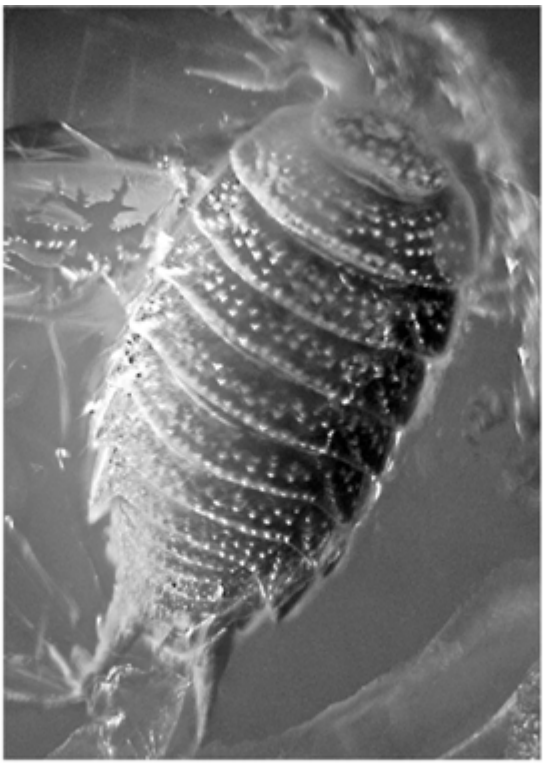


Рис. 26.19. Наземный равноногий рак, вид со спинной стороны, длина 0,3 см; эоценовая эпоха (50–40 млн лет); балтийский янтарь (commons.wikimedia.org)

Мы хорошо знаем сухопутных изопод, способных в случае чего свернуться в плотный трилобитоподобный шарик, как мокриц, и почему-то их недолюбливаем. А ведь они, прорывая в пустынях многочисленные ходы, вентилируют почву и удобряют ее, не давая этим землям стать совсем уж бесплодными. Их норки — это семейные жилища, куда особи покрупнее, отряжаемые близкими родственниками в стражи (колючей передней частью тела нужно плотно закупорить вход), не дают проникнуть посторонним особям даже своего вида. Но и такая самоизоляция не всегда спасала от превратностей слишком общественной жизни: среди изопод распространялись вирусы. В меловом бирмите попадаются

их шкурки, переливающиеся синими и зелеными красками. Увы, этот яркий след могли оставить иридовирусы, скопление которых вызывает радужную иридизацию хитина. (Если это так, то древнейшему ископаемому вирусу — 100 млн лет!)

А первые заботливые изоподы отметились в миоценовых янтарях Гаити: у них были выводковые сумки (особые выросты грудных ножек) для вынашивания яиц и даже молоди, пока она мелкая и не начала питаться самостоятельно. Если самка сворачивается в клубок, ее прочный панцирь надежно защищает всю семью.

Раки-богомолы, или ротоногие (Stomatopoda; от *греч.* στομα — рот и πουζ — нога), и десятиногие раки (Decapoda; от *греч.* δεκα — десять и πουζ — нога) достигли наибольшего размера тела и функционального разнообразия конечностей среди ракообразных, а их грудные ноги стали мощными орудиями убийства. Началась история и тех и других в позднедевонскую эпоху, когда ракоскорпионы утратили былое могущество.

О раках-богомолах здесь уже немало было сказано при обсуждении зрения членистоногих и разящей силы их конечностей, бьющих со скоростью 100 км/ч. Поскольку целых четыре пары (вторая — пятая) грудных ножек у них преобразовались в мощную ударно-хватательную установку — ногочелюсти, их также называют ротоногими. (Первая пара грудных ножек — коротких и тонких — используется как чистилки для тела.) Трудно сказать, как выглядел самый древний рак-богомол, живший в позднедевонском море (около 375 млн лет назад) на северо-востоке Лавруссии и извлеченный из керна скважины, которую пробурили на Тиманском кряже. От него остался только «хвостик» — тельсон и хвостовая конечность. Однако ножка эта очень своеобразная: с сильно уплощенным экзоподитом, несущим по внутреннему краю частые щетинки, и таким же плоским «волосатым» эндоподитом. (Придатки настолько широкие, что их сначала приняли за крылья

насекомых, и рак обрел энтомологическое название *Eopterum* — по-гречески «раннекрыл».) У ротоногих такие ножки используются для плавания. Раннекаменноугольные раки-богомолы, известные из американской части Лавруссии, были уже хорошо оснащены оружием нападения. Один из них даже получил звучное имя тираннофонтес (*Tyrannophontes*; рис. 26.20а, 26.39.16). Девятисантиметровый тираннофонтес пронзал жертву четырьмя парами ногочелюстей, сложенными как у богомола. Каждая из них несла складную подклешню в виде огромного серповидного когтя на конце и длинные острые шипы по переднему, ударному, краю. Из-под небольшого шлемовидного карапакса выглядывали пара крупных стебельчатых глаз и антенны с наружными чешуями, похожими на ушки эльфа. (У современных раков они переливаются всеми цветами радуги.) Кровоточащая жертва передавалась в мандибулы, похожие на могольские кинжалы — ханджары, острые и жесткие, готовые изрезать добычу на мелкие кусочки. В мезозойскую эру вторая пара ногочелюстей у раков-богомолов начала увеличиваться, пока не стала основной, как у многих современных видов (рис. 26.20б). Именно к ней перешла роль главного ударного механизма, поражающего цель, или системы захвата.

Раковины улиток и аммонитов, вдребезги разбитые такими ногочелюстями, встречаются, начиная с верхнеюрских отложений. Удивительно, что даже после сокрушительного нокаута некоторые из моллюсков выживали и буквально по кусочкам собирали свои домики, тщательно латая трещины кальцитом. Если бы не их воля к жизни, узнать о подобных стычках не удалось бы.

Овладение опасным вооружением требует интеллекта. К тому же обдумывать приходится весьма сложную картину мира: глаза не просто различают широкий спектр оттенков и поляризованный свет, но каждый из них видит все независимо от другого. Вдобавок длинные антеннулы хорошо воспринимают

вкусы и запахи — это помогает не путать съедобное с несъедобным и не расходовать зря энергию удара. Неудивительно, что ротоногие обрели чрезвычайно сложный для раков мозг — такой же, как у крылатых насекомых, — с развитыми грибовидными телами (десятки тысяч нейронов), отвечающими за память и обучение. (Не стоит дразнить такого рака, поджидающего добычу у края своей норки, тыча туда пальцем: если он сразу не раздробит фалангу, то хорошо запомнит, кто к нему заныривал.)

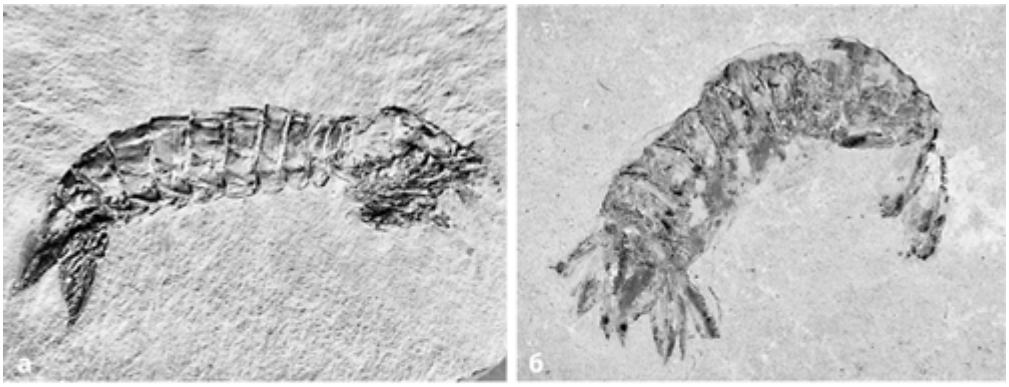


Рис. 26.20. Раки-богомолы: а) тираннофонтес (*Tyrannophontes theridion*) с четырьмя парами ногочелюстей, длина 9 см; раннекаменноугольная эпоха (325 млн лет); Монтана, США; б) археоскулда (*Archaeosculda phoenica*) с усиленными пронзающими ногочелюстями, длина 7,5 см; позднемеловая эпоха (100–95 млн лет); Ливан (commons.wikimedia.org)

Среди сложного рифового рельефа ротоногие удерживают в уме местоположение именно той норки, где живут, и всегда в нее возвращаются. Запоминают запах опасных для них осьминогов и более крупных особей своего вида и обходят стороной их жилища, стараясь развернуть ногочелюсти в сторону коварного соседа. Хранят добрую память о брачных партнерах и редко угрожают им (нечастый случай поведения среди членистоногих и не только). Очевидно, сложный мозг развивался у раков-богомолов и насекомых независимо, поскольку ни их общие

предки, ни многие другие ракообразные, даже наиболее близкие к насекомым, ничем подобным не обладают.

К сожалению, пока лагерштетты, где бы сохранились слепки мозга этих раков, не обнаружены. Это не значит, что проследить развитие данного органа совсем невозможно. Что, если подойти к проблеме с совсем другого конца? Чаще всего от этих ракообразных остаются только тельсоны. Эта часть панциря тоже важна, поскольку играет роль щита, смягчающего удары противника во время поединка. Поэтому центральная область «хвоста» укреплена дополнительными минеральными отложениями, и весь тельсон превращается в прочный, но упругий отбойник, рассеивающий энергию удара (рис. 26.20б). Однако защитная система работает, только если противник бьет именно в тельсон. И сражающиеся раки-богомолы, которые способны размозжить головной панцирь соперника с одного выпада (1500 Н — при такой силе удара один человек среднего веса может свалить другого), аккуратно постукивают друг друга именно по тельсонам. Противник при этом заранее заваливается на спину и задирает хвост. Бьются чаще всего особи противоположного пола, определяя, годится ли соперник в суженые. Столь сложный ритуал невозможен без активной мозговой деятельности, и бурный рост разнообразия форм тельсонов, начавшийся в каменноугольном периоде, наряду с эволюцией самих ударных конечностей свидетельствует, что тогда же у этих раков начал совершенствоваться мозг.

Судьбы десятиногих и ротоногих раков разошлись в девонском периоде. Несомненные остатки десятиногих встречаются в верхнедевонских отложениях (около 370 млн лет назад), но множество более древних слоев — и морских, и пресноводных — буквально напичканы панцирями существ, очень на них похожих. Например, в бельгийском ископаемом озере Струд, откуда известно много интересных ракообразных, жили ангустидонтиды (Angustidontida; от *лат*. angustus —

заостренный и *греч*. οδους — зуб) с объемистым панцирем, переходящим в штыревидный ростр, передними грудными сегментами, слившимися в единый блок с головными, и широкими плавательными хвостовыми ножками (рис. 26.39.18). Одна или две пары грудных конечностей у них служили мощными органами захвата, а следующие пять-шесть пар ходных придатков заканчивались небольшими клешневидными члениками. От десятиногих раков ангустидонтиды отличались разве что недостаточным количеством (одна-две пары против трех) ногочелюстей да своеобразной формой этих придатков: они имели вид длинных зазубренных кос и придавали этим древним формам некоторое сходство с ротоногими, распрямившими ударные конечности. (Когда такую лапку нашли впервые и отдельно от рака, ее посчитали челюстью хищной рыбы.) Иначе говоря, они уже были десятиногими раками (в десятку включаются только пять пар грудных конечностей, на которых эти членистоногие ходят), но не такими, как нынешние.

Раки с полным комплектом ходных ножек (первая пара приняла вид внушительных клешней), расположенных на подвижных грудных сегментах, появились в позднедевонских морях Лавруссии. И самый ранний из них носит столь же внушительное, как клешни, имя палеопалемон (*Palaeopalaemon*), указывающее на его внешнее сходство с настоящей креветкой — палемоном (рис. 26.39.19–20). Правда, сам палеопалемон креветкой не был, в отличие от жившей по соседству ацикулоподы (*Aciculopoda*): ее по многим признакам, включая расположение мускулов брюшка, сворачивая и разворачивая которое она плавала, можно отнести к пенеидам (Penaeidae). Значит, ацикулопода могла быть предком гигантской тигровой креветки из рода пенеус (*Penaeus*), знакомой всем, кроме вегетарианцев. Креветки — это не одна группа, а несколько; пенеиды принадлежат к древнейшим из них — ветвистожаберным (Dendrobrachiata; рис. 26.21, 26.22). В

каменноугольном и пермском периодах десятиногие разнообразием не отличались: их время, как и всех прочих высших раков, пришло в мезозойскую и кайнозойскую эры.

Для упрочения орудий охоты у многих ракообразных кутикула клешней и мандибул, пропитанная аморфным карбонатом кальция, усилилась фосфатом. Фосфатные (гидроксилапатитовые) структуры не только прочнее кальцитовых, но и не растворяются, в отличие от них, при повышенной кислотности в организме. Уровень кислотности растет у тех, кто быстро передвигается, совершает стремительные манипуляции конечностями или создает ими большое давление. Повышение мышечных нагрузок требует ускоренной выработки АТФ, и, как следствие, растет уровень молочной кислоты: известковый панцирь растворяется, с фосфатным ничего не происходит. Именно поэтому относительно небольшие, но усиленные фосфатом мандибулы десятиногих (а также ротоногих и некоторых равноногих) раков и их клешни неплохо сохраняются в ископаемой летописи. Мандибулы высших раков состоят из режущей и жевательной лопастей: если фосфатизируется режущая — то увеличивается сила укуса, а если жевательная — то пищу становится легче давить и измельчать.



Рис. 26.21. Ветвистожаберная креветка эгер (*Aeger*), длина панциря с ростром 3 см; позднеюрская эпоха (150 млн лет); Зольнхофен, Германия; Хьюстонский музей естественной истории (commons.wikimedia.org)

Десятиногие (креветки, омары, крабы, раки-отшельники) прежде всего «сильны» клешнями и тоже могут «похвастаться» сложным мозгом (хотя и устроенным по-другому, нежели у ротоногих). Именно по степени развития и положению клешней они хорошо различаются. У омаров и речных раков (Astacidea) эти важные приспособления развиваются на первой паре ногочелюстей (рис. 26.23); у аксиидных креветок (Axiidea) — и на первой, и на второй; у стеноподидных (Stenopodidea) — на третьей; у многоклешневых раков (Polychelida) — на целых четырех парах (рис. 26.25); у лангустов крупных клешней нет совсем, и потому они относятся к бесклешневым (Achelata; рис. 26.24). Эти естественные щипцы можно было использовать для лущения, взламывания и раздавливания раковин улиток и двустворок, ставших особенно обильными в то время, или панцирей других ракообразных. (Более зазубренная давящая

клешня у многих видов — правая, и сила ее смыкания у рака длиной 13 см достигает 178 Н, у более крупного омара — 256 Н, у флоридского каменного краба — даже 800 Н!) Используя все эти «наработки», десятиногие начали завоевывать океан. Уже в среднетриасовую эпоху (245 млн лет назад) возникли глифеидные раки (Glypheidea) и лангусты; в позднетриасовую (220 млн лет назад) — многоклешневые, раки-отшельники (Anomura) и настоящие креветки (Caridea), к которым относятся раки-щелкуны; в раннеюрскую (185 млн лет назад) — крабы (Brachyura), омары и аксиидные креветки (рис. 26.39.22–27). В мезозойскую эру они превратились в одну из самых боевитых групп донных хищников и падальщиков, внедрились в пресные водоемы. Сейчас известно свыше 15 000 современных и более 3600 ископаемых видов десятиногих.

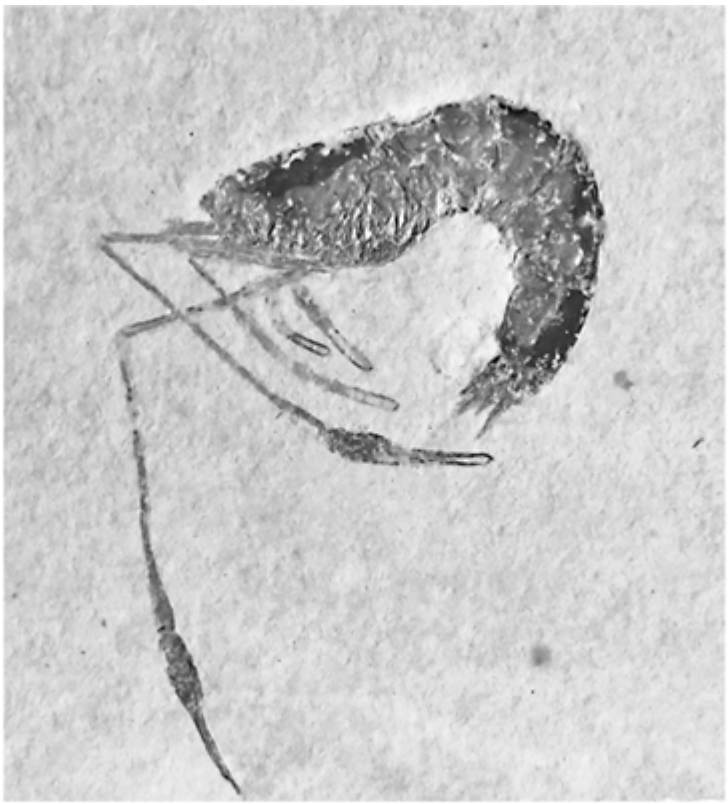


Рис. 26.22. Ветвистожаберная креветка дуза (*Dusa monocera*), длина панциря 1 см; позднеюрская эпоха (150 млн лет); Зольнхофен, Германия; Музей Тейлора, Харлем (commons.wikimedia.org)



Рис. 26.23. Омар (*Homarus hakelensis*), длина 9 см; позднемеловая эпоха (100–95 млн лет); Ливан; Музей Антонио Стоппани, Лекко (commons.wikimedia.org)



Рис. 26.24. Бесклешневый рак археопалинурус (*Archaeopalinurus laevis*), вид с брюшной стороны, длина антеннулы 4 см; позднетриасовая эпоха (215 млн лет); Италия; Музей естественной истории Бергамо (commons.wikimedia.org)

Клешнями можно глушить и даже убивать добычу на расстоянии, чем воспользовались раки-щелкуны (Alpheidae). Эти мелкие хищники (около 3 см длиной) отводят подвижный палец большей клешни с выступом по внутреннему краю и резким сокращением мускула буквально вбивают выступ в углубление на неподвижном пальце. Под давлением из ложбинки вылетает струя, и раздается громкий щелчок, создаваемый лопающимися кавитационными пузырьками и усиленный полостями-резонаторами внутри клешни. Мощная звуковая волна хорошо распространяется в жидкой среде и может даже убить небольшую рыбку (считается, что раки так поступают только для самообороны). Именно по широким подвижным пальцам треугольной формы (всего-то 2 мм размером) можно распознать

вымерших щелкунов. На сегодня самые древние из них найдены в олигоценовых отложениях возрастом около 28 млн лет (рис. 26.26). Еще на клешнях отчетливо просматриваются поры, идущие двумя рядами вдоль внешнего края. В них когда-то сидели чувствительные щетинки — ведь эти же щелчки раки издают, чтобы «поговорить» с себе подобными, поскольку живут большими семьями (иногда более 300 родственников), почти как общественные насекомые. (Неудивительно, что эти раки тоже обладают развитым мозгом с грибовидными телами.) Семьи обычно селятся в полостях губок.

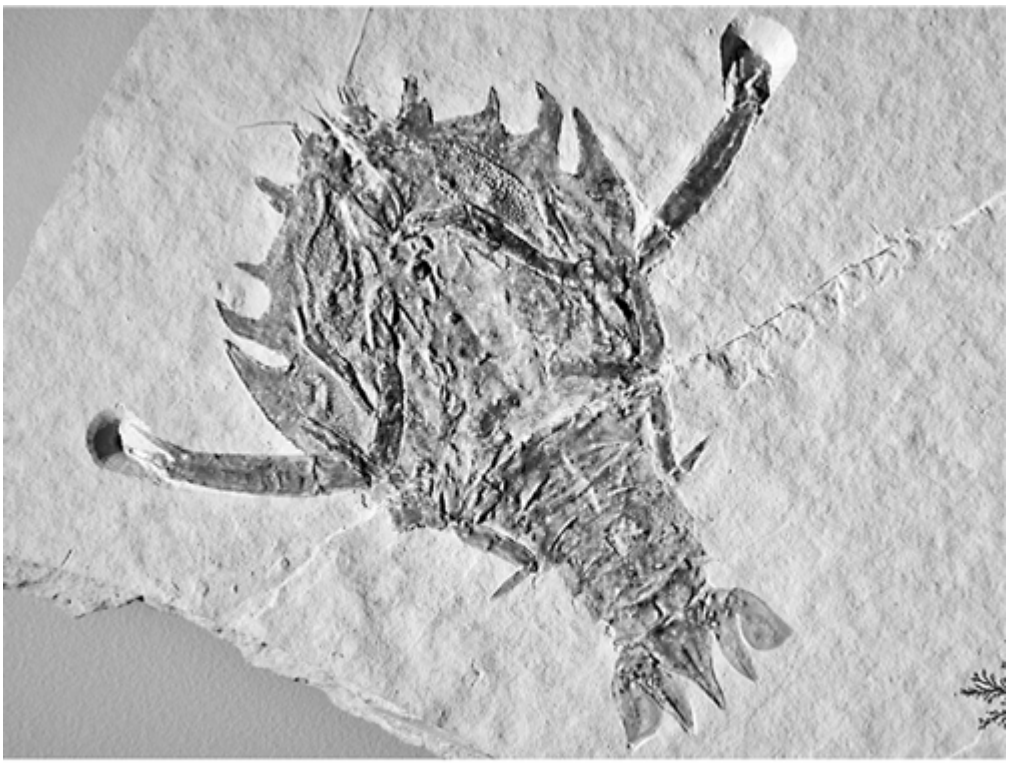


Рис. 26.25. Многоклешневый рак эрион (*Eryon acutiformis*), вид с брюшной стороны, длина 4 см; позднеюрская эпоха (150 млн лет); Зольнхофен, Германия; Хьюстонский музей естественной истории (commons.wikimedia.org)

В колонии есть царица-мать, и практически все особи являются ее детьми разного возраста (из яиц вылупляются ползающие личинки), причем старшие, как принято в подобных колониях, защищают младших. Если нужно, самая крупная особь

выходит на поединок с неместными щелкунами, и дуэль на «водных пистолетах» продолжается до смерти чужака. Затем из жилища выползает еще один большой рак, и вместе они затаскивают остатки поверженного «Гектора» в поселение. Все завершается тризной, но не над телом, а прямо с телом. Начиная с миоценовых отложений, клешни щелкунов нередко встречаются большими скоплениями: значит, эти раки уже жили тесными, хотя и необязательно общественными колониями. Сегодня плотность подобных поселений в грунте составляет до 70 норок на 1 м^2.

Среди аксиидных креветок обширную ископаемую летопись имеют калианассиды (Calianassidae), но почти исключительно благодаря своим норам. Это целая система вертикальных туннелей до метра глубиной, связанных горизонтальными переходами. На мелководье она занимает площадь в сотни квадратных метров. Стенки туннелей надежно укреплены пеллетами — миниатюрными (0,2–5 мм в диаметре) шариками или удлиненными «капсулами», скатанными из песка и известкового ила и пропитанными органическим веществом (рис. 26.27). Калианассиды — фильтраторы. Они предпочитают селиться на подвижном грунте, и, чтобы вода свободно циркулировала по всем ходам, необходимо укрепление стенок. Поэтому многие юрские, меловые и кайнозойские морские отложения напоминают окаменевший водопровод, построенный сумасшедшим слесарем. Такие норки имеют собственное название — офиоморфа (*Ophiomorpha*). Некоторые роющие морские ежи и рыбы тоже прокладывают тоннели, но лишь раки оставляют на их стенках характерные царапины членистых ножек. Изредка в норках встречаются и остатки калианассид — по большей части их обызвествленные клешни, похожие на лопаточки (рис. 26.28). И неудивительно: шанцевый инструмент должен быть крепким и функциональным.

В триасовом периоде и вплоть до середины мелового наибольшую долю в разнообразии видов десятиногих составляли креветки и собственно раки. Пример знаменитой, благодаря археоптериксу, позднеюрской Зольнхофенской лагуны, которая как раз располагалась под защитой рифового барьера, показывает, насколько многообразно было во времена динозавров сообщество десятиногих. Плавали в тех местах пенеиды с клешнями-пинцетами на длиннющих тонких ножках (рис. 26.22), шевелили колючими усами-антеннами лангусты и пугали большими клешнями маленькие (3 см) глифеиды (рис. 26.29). Жили там и давно вымершие эгериды (Aegeridae) с антеннулами и антеннами, заметно превосходящими размер рака, и тремя парами длинных клешневатых грудных ножек, усеянных острыми шипами (рис. 26.21); крупные (20 см) канкриниды (Cancrinidae) с горбатым пупырчатым панцирем, без клешней и какими-то лопухами вместо антенн; мекохириды (Mecochiridae), у которых похожая на чеканы первая пара ходных грудных ножек составляла более половины длины рака (рис. 26.39.23); эриониды (Eryonidae) с большими, но очень узкими клешнями, круглым приплюснутым панцирем и широким брюшком (рис. 26.25). Обычные для мезозойского мелководья мекохириды представляли глифеидных раков, а эриониды — многоклешневых. Ныне и те и другие скрываются в глубинах океана, и уцелело их несколько десятков видов в общей сложности.

Начиная с позднемеловой эпохи, «рачий высший свет» в основном составляли крабы и раки-отшельники. Они смогли удачно внедриться в новую, по сути, морскую экосистему — коралловые рифы, расцвет которых начался в позднеюрскую эпоху и с перерывами на вымирания продолжился в кайнозойскую эру. Именно крабы с изометричным (а иногда и вытянутым в ширину) приплюснутым панцирем и раки-отшельники удачнее всех поделили рифы на экологические ниши.

А каждая отдельная ниша — это и есть функциональное альтер эго вида, отличное от других.

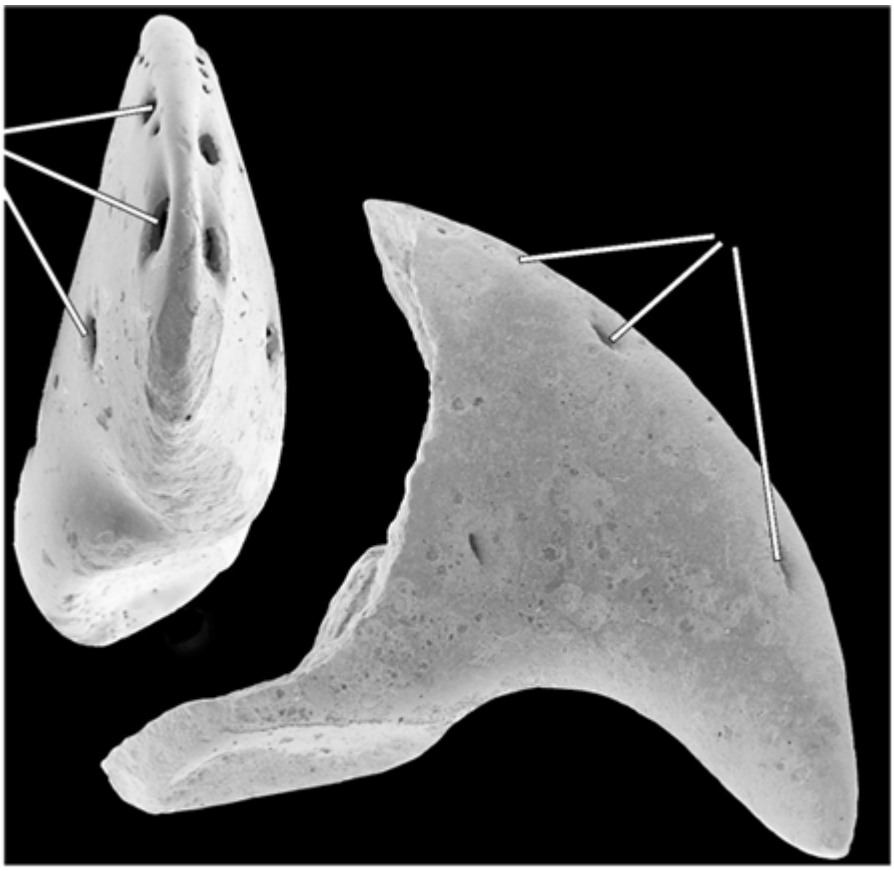


Рис. 26.26. Ударные клешни рака-щелкуна (каридные креветки), линиями показаны поры, длина клешни до 0,5 см; миоценовая эпоха (15–10 млн лет); Австрия (M. Hyžný; NHMW)

Раки-отшельники нашли дополнительное убежище в чужих раковинах, которые удобно таскать за собой и прятаться в них в случае опасности. Раковину они всегда держат маленькими задними грудными лапками. Спрятавшись в «домике», такие раки из экономии перестали укреплять шкурку. Поэтому остаются от них, как правило, только клешни, что, впрочем, тоже позволяет отследить историю этих смышленых существ. Изредка отшельники сохраняются и целиком, причем мезозойские — преимущественно в раковинах аммонитов (рис. 26.39.26). Покинутое жилье тоже позволяет судить о его многократном

использовании: такая раковина снаружи и изнутри покрывается толстым слоем мшанок и серпул (если же раковину после улитки никто не заселял, то внутрь набивается осадок и обрастатели развиваются только снаружи). Когда рак подрастает, ему приходится покидать безопасное жилище, чтобы обменять его на новую квартиру большей площади (причем без доплаты).



Рис. 26.27. Нора креветки офиоморфа (*Ophiomorpha*), длина 10 см; позднемеловая эпоха (75 млн лет); Саратовская обл.

Некоторые оставляли «домик» навсегда, маленькое скособоченное брюшко у них подворачивалось под головогрудной панцирь, сливалось с ним, и бывший рак становился почти неотличим от краба. Правда, ходных ног у него всего четыре пары, а не пять, как у краба. Конечно, пятая пара имеется, но почти незаметная (это те самые лапки, которые у предков поддерживали раковину). Используется она для чистки жабр и прячется в жаберной полости. Такие формы называют крабоидами, и именно к подобным «оборотням» принадлежит известный дальневосточный деликатес — камчатский «краб» (*Paralithoides camtschatica*). В эволюции раков-отшельников

подобное превращение происходило неоднократно, и разные крабоиды — совсем не родственники.

Поскольку раки-отшельники также являются родней настоящих крабов, вполне возможно, что и эти компактные ракообразные когда-то (в раннеюрскую эпоху) появились на эволюционный «свет» таким же образом. В научной литературе даже родился термин карцинизация (буквально «окрабление»), подразумевающий превращение удлиненного и почти цилиндрического панциря в дисковидный (рис. 26.30). Древнейшие крабы (*Eocarcinus* и *Eoprosopon*) — обитатели мелких теплых морей Западной Европы — еще не вполне «окрабились»: они сохраняли удлиненный панцирь и уже укороченное, но еще не подвернутое брюшко (рис. 26.39.27). Признаками того, что это были уже крабы, являются уплощение панциря и брюшка, исчезновение широких хвостовых конечностей и, что касается эопросопона, — появление орбитальных углублений. В такие углубления крабы втягивают глаза, чтобы окончательно обратиться «кругляшом», способным втиснуться в любую щель.



Рис. 26.28. Левая клешня каллианассидной креветки-аксииды каллиаксианы (*Calliaxiana chalmasii*), длина 1 см; миоценовая эпоха (15–10 млн лет); Австрия (M. Hyžný; NHMW)

К концу мелового периода крабы научились плавать. Позднемеловой краб-плавунец каллихимера (*Callichimaera*) жил между Северной и Южной Америкой и отличался очень большими глазами, немного торчащим «хвостиком» и ногочелюстями, похожими на ходные ножки. Его изучение позволило предположить, что это личинка-переросток, не осевшая вовремя на дно и начавшая размножаться. (За это его и назвали «прекрасная Химера»; от *греч.* καλλοζ — красота и Χιμαιρα.) Индивидуальное развитие такого краба происходило путем гетерохронии: органы, которые названы выше, остались личиночными, а клешни и плавательные грудные ножки выросли, как у взрослой особи. Крабы-плавунцы — это тоже не единая группа, они появлялись в эволюции десятиногих неоднократно.



Рис. 26.29. Глифеидный рак эрима (*Eryma*), длина панциря 4 см; позднеюрская эпоха (150 млн лет); Зольнхофен, Германия; Музей естественной истории Бамберга (commons.wikimedia.org)

Кроме того, десятиногие, особенно крабы, быстро обосновывались в пресных водоемах (и происходило это неоднократно): они не страдают от потери соли, поскольку нашли разные способы противостоять этому явлению. В подобные местообитания они проникли, видимо, в меловом периоде через речные эстуарии, польстившись, судя по изотопному составу углерода панциря, на обильные растительные остатки, выносимые с суши. А некоторые раки-отшельники, покинувшие тесное вторичное жилье, но сохранившие скособоченное брюшко, даже стали полноценными сухопутными растительноядными жителями. К ним, например, относится одно из самых крупных ракообразных планеты — пальмовый вор (*Birgus latro*). К концу мелового периода крупные десятиногие раки стали настолько многочисленны в прибрежных зарослях среди затопляемых низин и речных стариц, что ими питались

даже динозавры, причем вегетарианцы, восполняя тем самым недостаток белка, кальция и полисахаридов (хитин). Непереваренные остатки панцирей вместе с древесиной хвойных переполняют их копролиты.

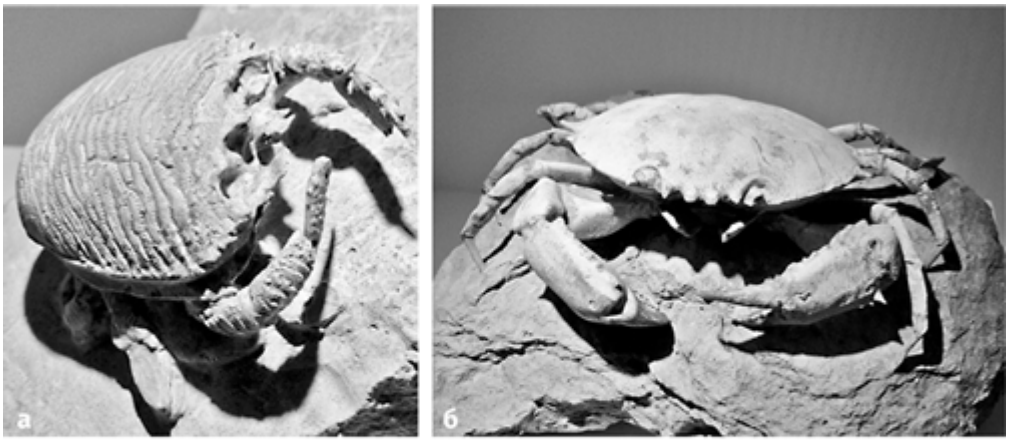


Рис. 26.30. Эоценовые крабы (45–40 млн лет), Италия; Хьюстонский музей естественной истории (commons.wikimedia.org): а) лофоранина (*Lophoranina marestiana*); ширина панциря 5 см; Виченца; б) гарпактокаринус (*Harpactocarinus punctulatus*); ширина панциря 7,5 см; Верона

Десятиногие раки являются крупнейшими членистоногими современности. Так, тасманийский гигантский пресноводный рак (*Astacopsis gouldi*) достигает в длину 0,8 м, не считая конечностей; глубоководный японский краб-паук (*Macrocheira kaempferi*) — 2,5 м в размахе первой пары ходных ног. (Оба вида — реликты: 40–10 млн лет назад макрохейры водились по всему северу Тихого океана, даже на мелководье, а раннемеловые предки тасманийского гиганта, видимо, были древнейшими пресноводными раками всей Гондваны.) Однако их ближайшими родственниками и, вероятно, предковой группой является мельчайший планктонный криль (эуфаузииды). Не случайно древнейшие — девонские — декаподы были мелкими плавающими формами (рис. 26.39.13–14). Эуфаузииды, в свою очередь, внешне напоминают другую большую группу ракообразных, обычно именуемую жаброногими (Branchiopoda;

от *греч.* βραγχοζ — жабра и πουζ — нога). К ним относятся щитни (Notostraca; от *греч.* νωτοζ — спина и οστρειον — раковина), двустворчатые листоногие (их признаки уточняет современное название большей части этой группы — Spinicaudata; от *лат.* spina — шип и cauda — хвост), ветвистоусые (Cladocera; от *греч.* κλαδοζ — ветвь и κεραζ — вырост) и некоторые другие рачки. Оставшись в мелкоразмерной категории, жаброногие смогли завоевать все пресноводные водоемы, причем не только реки, озера и ручьи, как десятиногие, но и любую лужу, которая сегодня есть, а завтра нет. В большинстве все эти ракообразные появились в девонском периоде, когда благодаря наземному растительному покрову, укрепляющему берега и увлажняющему сушу, сложилась пресноводная экосистема. В позднедевонском бельгийском озере Струд, с некоторыми представителями фауны которого мы уже познакомились, среди хищных предков ротоногих и десятиногих раков и четвероногих позвоночных жили и древнейшие жаброногие. А местный щитень так и назван — струдопс (*Strudops*; рис. 26.39.36).

Чтобы завоевать себе место под солнцем, часто осушающим мелкие пресные водоемы, жаброногие не стали придумывать каких-то особых средств защиты собственного тела: конструкция ракообразного и так позволяет пережить небольшие невзгоды, а от глобальной катастрофы ничто уже не спасет. (Для кого-то и иссушение собственной лужицы — бедствие вселенского масштаба, и если бы у щитней была письменность, то мир обогатился бы толстенной библией, где на каждой странице только бы и перечислялись, что мировые глады и моры.) Жаброногие предложили новый способ борьбы за выживание, известный как «все лучшее — детям». Их яйца, упакованные в прочнейшие хитиновые и минерализованные оболочки, могут веками лежать среди потрескавшегося от засухи или морозов ила. Но стоит только добавить воды, оболочки лопнут и на свет явятся быстро растущие личинки рачков. Кладки яиц (от 0,07 до 0,16 мм

в диаметре) щитней и других листоногих раков, возрастом 365 млн лет, тоже до сих пор лежат на месте — на месте озера Струд. У некоторых щитней яйца сохранились и под панцирем, где они вынашивали свое потомство. (Размер яиц сопоставим с песчинками, и, высохнув, они точно так же перевеваются ветром, пока их не занесет в новую лужу; благодаря этому раки быстро распространяются по суше.)

Щитни немного напоминают миниатюрные копии мечехвостов: плоский овальный панцирь (давший им имя), из-под которого торчит членистое брюшко, и все это не более 5 см размером. Правда, поскольку щитень все-таки рак, у него есть приметные жвалы с зубцами, максиллы (совсем небольшие), а также множество грудных сегментов, несущих двуветвистые ножки с лопастями (для ходьбы, плавания, дыхания, создания потока пищевых частиц ко рту), а хвост расходится длинной членистой вилочкой. На первой и второй парах грудных конечностей лопасти вытянулись в чувствительные нитевидные придатки (взамен укороченных антеннул и антенн). Сам панцирь или его аналоги, в том числе двустворчатые, у других жаброногих являются выростом задней части головы. Древние, позднедевонские, щитни еще не обрели столь заметных выростов (они появятся только в мезозойскую эру), грудных сегментов и ножек у них насчитывалось заметно меньше, а сегменты брюшка проступали отчетливее, чем даже у современных видов. Более похожими на нынешних щитни стали в пермском периоде (у них появился продольный гребень на щите). Часто цитируемое утверждение, что эти существа совершенно не менялись сотнями миллионов лет, неверно.

В позднедевонском водоеме со струдопсом соседствовали родственники щитней — двустворчатые листоногие раки (рис. 26.39.37). В отличие от струдопса, на панцире у них прослеживаются концентрические линии нарастания, как у одноименных моллюсков. Дело в том, что, когда эти рачки

линяют, поверхностная часть раковины сохраняется и дополняется новой полосой по краю. Конечно, в отличие от моллюсковой, такая раковинка имеет хитиновый состав, но, когда от тех и других остаются только слепки, отличить их бывает непросто. Необходимо внимательно рассматривать микроскульптуру, которая на створках рачков проявляется в виде мелких пор и очень тонкого струйчатого рисунка. Этот панцирь укрывает тельце с головой и хвостом. Торчат из раковины лишь двуветвистые, густо покрытые щетинками антенны, и те из рачков, что помельче, гребут ими, как веслами. Грудные лапки точно такие же, как у щитней, но используются в основном для подачи пищи. Они все время двигаются, и поток воды сквозь панцирь не прекращается. Поэтому двустворчатые листоногие покрупнее (несколько сантиметров длиной) всю жизнь проводят, лежа на боку. Вода под лежачий камень не течет, но сквозь него — сколько угодно. Большую опасность для залежавшихся листоногих представляют даже не хищники, а другие фильтраторы. Скажем, в пермских-триасовых водоемах Приуралья и Сибири на поверхности раковины часто селились трубчатые микроконхиды (о них написано в главе о мшанках и брахиоподах; рис. 26.31). Один мелкий микроконхид, конечно, навредить ничем не мог, но ведь они жили большими семьями, и, вероятно, под тяжестью такой непосильной ноши створки листоногого рачка смыкались навсегда.

Позднедевонские листоногие (а 365 млн лет назад они стали первыми представителями этой группы) еще не обрели всех признаков, наблюдаемых у нынешних, и даже пермско-триасовых, видов. Брюшко у них, например, было вытянутым и торчало далеко за пределы створок. Несомненно, эти рачки были хорошими пловцами. Сопоставляя позднедевонских двустворчатых листоногих и щитней, можно заметить большее сходство между ними, чем между современными видами этих групп. Раннедевонский жаброногий рак кастраколлис

(*Castracollis*), обитавший 410 млн лет назад в вулканических озерах шотландского Райни, еще не «разделился» на тех и других. В конце концов, он был один (как вид), но этот вид вполне мог быть общим предком разных листоногих раков. Листовидных грудных придатков у него насчитывалось не меньше, чем у щитней, но антенны удлинились, как у листоногих (рис. 26.39.35). Огромными жвалами, небольшим головным панцирем и длинным многочленным брюшком кастраколлис напоминал еще более древних, чем он, позднекембрийских «раков из орстена». Некоторые из них уже обладали крупными мандибулами с похожей на терку жевательной поверхностью, как у жаброногих. Вот только пока сами такие мандибулы найдены отдельно от раков.

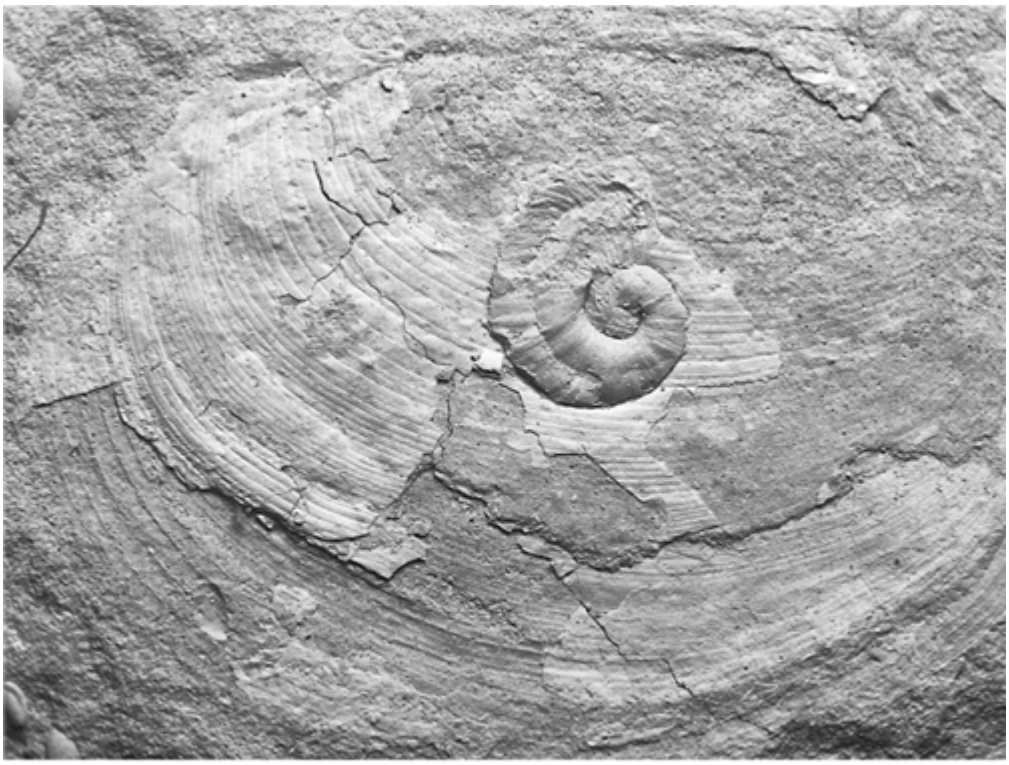


Рис. 26.31. Панцирь листоногого рака с эпибионтом микроконхидой на поверхности створки, длина панциря 0,6 см; позднепермская эпоха (252 млн лет); р. Ниж. Тунгуска, Красноярский край (Д. Щербаков; ПИН РАН)

Жаброногие, как и другие раки, конечно, в своей эволюции не ограничились разделением на две названные ветви. В современных водах известно шесть или девять разных групп этих рачков (и четыре из них относятся к ветвистоусым); в палеозойских и мезозойских морях их насчитывалось еще больше, не считая многочисленных переходных форм вроде кастраколлиса. Ветвистоусые раки — важная группа жаброногих, иногда именуемая водяными блохами, — все-таки заслуживают внимания уже хотя бы потому, что это ценнейший корм для аквариумных рыбок. Используется он и на рыборемонтных заводах: их задача — разводить дикие виды рыбы и выпускать их обратно в озера и реки, «ремонтировать» поголовье. Обычно в роли корма выступает дафния (*Daphnia*). Панцирь у нее двустворчатый (но очень тонкий, почти прозрачный), все тело прячется внутри. Пара сложных глаз, которые остались у листоногих и щитней, слились в один. Двуветвистые антенны еще длиннее (относительно тела), чем у других родственников, а грудные конечности несут изящные перистые щетинки, чтобы выцеживать из воды все съедобное (рис. 26.32, 26.39.39). (Истончение раковины и развитие мощных плавательных антенн помогло ветвистоусым «воспарить» в толще воды.) Голова обычно вытянута в передней части в виде ростра, который направлен назад, придавая существу немного антропоморфный вид: если смотреть в профиль, дафния похожа на грустного человечка, у которого руки приподняты вверх и ветвятся. (Наверное, заметив это сходство с Дафной после метаморфоза несчастной нимфы, датский естествоиспытатель Отто Фредерик Мюллер и присвоил рачку такое имя.) Несмотря на мелкие размеры (1–18 мм), есть среди ветвистоусых и хищники.

Несомненные ветвистоусые, видимо, появились в начале мезозойской эры. Их предками были листоногие с длинными антеннами, которые в конце палеозойской эры дали начало циклестеридам (Cyclestherida). Эти формы сохранили заметную

раковину с линиями нарастания, но уже быстро плавали, выцеживали пищу ветвистыми антеннами и озирали окрестности одним-единственным глазом (рис. 26.39.38). Значимым для эволюции ветвистоусых было развитие способности превращать линочную шкурку в прочную упаковку — эфиппиум (*греч.* εφ-ιππιοζ — седло), рассчитанную на пару яйцевых капсул и способную долго храниться. Эфиппиумы и другие узнаваемые остатки ветвистоусых («пушистые» антенны, брюшко с небольшой вилочкой или парой коготков на конце) начинают встречаться в юрских пресноводных отложениях (рис. 26.32, 26.33).

«Упаковки», отложенные ктенодафниями (подрод *Ctenodaphnia*), порой запутывались в шерсти мамонтов, когда мохнатые исполины форсировали водоемы (или, может быть, купались). Сейчас ктенодафнии на севере Якутии, где была найдена шерсть, не водятся: либо мамонты приносили их на себе из более южных и сухих областей Сибири во время долгих миграций, либо климат на северо-востоке Евразии был суше.



Рис. 26.32. Антеннулы ветвистоусого рачка криптоподы лептодоросиды (*Leptodorosida zherikhini*), длина антеннулы 0,06 см; раннеюрская эпоха (183–175 млн лет); Иркутская обл. (А. Котов; ПИН РАН)

Согласно данным молекулярной биологии, жаброногие являются родственниками другой ветви мелких ракообразных — ремипедий (Remipedia; от *лат*. remipes — веслоногий). Эти редкие существа были открыты лишь в 1979 г. Некоторые позднекембрийские «раки из орстена» сочетают признаки, по которым их можно относить и к жаброногим (заметные двуветвистые антеннулы, листовидные грудные ножки), и к ремипедиям, чьи особенности названы ниже (рис. 26.39.34). Ремипедии отличаются от других раков небольшим квадратным головным щитком (весь рак менее 5 см длиной), простыми мандибулами и множеством туловищных сегментов с двуветвистыми ножками (рис. 26.39.40). Вооружены они двумя парами максилл и парой ногочелюстей, иногда удлиненных и усеянных какими-то дисковидными органами. Глаз у ремипедий нет, но это связано с образом жизни современных форм,

скрывающихся во тьме морских подводных пещер и полагающихся на химическое чутье. Их короткие двуветвистые веслообразные щетинистые антенны постоянно трепещут, подгоняя воду к чувствительным каналам. По ним химические сигналы поступают на тысячи обонятельных нейронов огромного для столь небольшого существа второго отдела мозга и создают представление о мире из одних лишь запахов, почти как у героя «Парфюмера». Разумеется, в соответствии с канонами этого романа Патрика Зюскинда, они находят притягательный источник запаха и уничтожают его. Обычно это безглазая креветка или рыба: слепые пожирают слепых…

Ремипедии особенно интересны тем, что, согласно молекулярным данным, являются ближайшими родственниками насекомых (Insecta), которые обычно передвигаются на шести ходных ножках. (Интересно, что дыхательний белок — геомоцианин — у них устроен так же, как у насекомых, но отличается от «меденосного» пигмента других раков.) В ископаемой летописи эти рачки отметились единичными сомнительными формами, конечно в лагерштеттах. Как именно и на каком количестве конечностей будущие «шестиножки» вышли из воды, можно представить по-разному: напрямую из морских волн, через соленые подземные воды, где обитают ремипедии, а может, через пресные водоемы. Последнее наименее вероятно, поскольку в конце силурийского — начале девонского периода, когда предки насекомых оказались на суше, долговременных пресных водоемов, где можно было спокойно, не опасаясь внезапного исчезновения жизненного пространства, эволюционировать, просто не было. Вряд ли помогли и подводные пещеры: тамошние ремипедии отделены от поверхности водоемов десятками метров очень разных по составу вод (где есть непреодолимый барьер — слой, зараженный сероводородом). Тем более что достаточно сложный мозг ремипедий, на самом деле очень похожий на этот орган

насекомых, предполагает, что общие предки и тех и других были зрячи и, значит, жили в освещенной зоне моря, откуда и выскочили на берег.



Рис. 26.33. Эфиппиум дафнии, длина 0,11 см; позднеюрская-раннемеловая эпохи (150–140 млн лет); Монголия (А. Котов; ПИН РАН)

Некоторые современные потомки водных ракообразных, особенно ногохвостки, или коллемболы (Collembola; от *греч.* κολλαω — приклеиваться и βολιζ — метательный снаряд), так там и скачут. Свое русское название они получили из-за прыгательной вилки. Благодаря этому необычному органу, который в сложенном виде удерживается видоизмененной

конечностью — зацепкой, коллембола способна мгновенно (за несколько миллисекунд) переместиться в высоту на несколько десятков сантиметров и исчезнуть с глаз возможного хищника. Ныне коллемболы стали излюбленным объектом макрофотоохоты, поскольку и сами они, яркие и добродушные на вид, и окружающая мини-среда (причудливые, похожие на сказочные грибки плодовые тела слизевиков), при большом увеличении кажутся совершенно инопланетными. А в раннедевонскую эпоху даже самые крупные наземные существа были немногим больше ногохвосток, хотя их размеры за пределы полутора сантиметров не выходят (обычно — миллиметры и меньше). Чтобы удержаться на ногах после высокого прыжка, когда коллембола взлетает и совершает кульбиты, у нее на брюшке есть трубка, через которую выделяются капельки липкого вещества. Оно и прихватывает насекомое после приземления. Этот же полый вырост связывает коллембол с прошлой, водной, жизнью: в нем содержится влага, используемая при высыхании или для умывания (без всяких кавычек). Как у раков, у ногохвосток есть две пары антенн, грызущие или колющие мандибулы, небольшие максиллы, три пары грудных ножек и брюшко с конечностями, часть из которых как раз и преобразована в брюшную трубку, зацепку и вилку (на первом, третьем и четвертом сегментах). Ротовые придатки погружены в особую капсулу, поэтому еще одно название данной группы «шестиножек», включая бессяжковых, — скрыточелюстные. Вторая пара максилл, как предполагается, слилась в непарную пластинку — нижнюю губу. Глаза, не считая простых глазков, собраны в две выступающие «кучки».

Живут современные коллемболы среди гниющих остатков растений (в лесной подстилке, под корой, в трухлявых пнях), а также в почве; некоторые способны ходить по воде, используя силу поверхностного натяжения. И если отбросить лесную и почвенную составляющие, так же они и начинали свой

жизненный путь — среди подгнивающих риниофитов, зостерофиллофитов, прочих древних безлистых малорослых растений и гигантских, многометровых грибов в Райни (410 млн лет назад). Хотя раннедевонские коллемболы, судя по их копролитам, питались гифами грибов, до больших размеров они не разъелись. Несмотря на крошечное тельце — 1,5 мм длиной, риниелла (*Rhyniella* — а как еще может называться ногохвостка из Райни?) опознается по прыгательной вилке и брюшной трубке. Трудно представить, что одно из этих приспособлений появилось без другого: иначе пришлось бы падать на землю любым местом, а это, наверное, не очень приятно даже коллемболе. Впрочем, трубка как важный орган водообмена вполне могла сформироваться несколько раньше. Ловить юрких прыгунов тригонотарбам, сенокосцам и хищным многоножкам было непросто: подпрыгнула риниелла на ринии — и избежала жвал риниогнаты. Поэтому до сих пор коллемболы многочисленны и разнообразны.

Однако летоисчисление насекомых начинается не с них, а с другого древнейшего существа из Райни — леверхулмии (*Leverhulmia*), пусть от него остались лишь «рожки да ножки»: три пары «когтистых» грудных лапок, покрытых волосками-механорецепторами, и короткие брюшные придатки, сочлененные с фрагментом тела (рис. 26.39.41). Причем на брюшные ножки леверхулмия еще могла опираться. Напоминает она разных первичнобескрылых насекомых, таких как чешуйницы (Lepismatida) и махилисы (Machilida; рис. 26.39.42). Махилисы, кстати, неплохо себя чувствуют в приливно-отливной зоне: не боятся соленых брызг и неплохо плавают. Так же хорошо эти веретеновидные, прыгучие, стройные, покрытые переливчатыми чешуйками членистоногие (до 2 см длиной) могли ощущать себя и среди раннедевонских затопляемых земель Райни. Небольшая переднеспинка, длинное членистое брюшко с редуцированными ножками (грифельками), церки (на месте

хвостовых ножек), хвостовой сегмент (тельсон) и даже сложные глаза и грызущий ротовой аппарат роднят их с ракообразными в большей степени, чем коллембол (а особенности брюшка — и больше, чем любых других насекомых). Некоторые энтомологи не исключают, что махилисы больше соответствуют прообразу древнейших насекомых, чем ногохвостки.

На все девонские отложения остатков насекомых приходится исключительно мало. Если что и описывают, то вскоре оказывается, что это фрагменты либо многоножек, либо кого-то еще. Самые древние крылатые насекомые обнаружены в нижнекаменноугольных отложениях (325 млн лет назад) саксонской части Германии и названы деличала (*Delitzschala*). (Русское и латинизированное название этого ископаемого различаются на целых четыре согласных, поскольку последнее представляет немецкую транскрипцию славянского топонима Делич.) От деличалы осталось не так мало: почти вся правая часть тела с парой больших красивых пестреньких крыльев и длинным членистым хвостовым выростом — церкой. Эти особенности, а также схожесть жилкования на переднем и заднем крыльях позволяют распознать в деличале одну из первых палеодиктиоптер (Palaeodictyoptera; от *греч.* παλαιοζ — древний, δικτυον — сеть и πτερυξ — крыло). Многочисленные палеодиктиоптеры летали с каменноугольного и до конца пермского периода (325–252 млн лет назад). То были крупные (до полуметра в размахе крыльев) насекомые с колющим клювовидным хоботком (рис. 26.34). Хоботок обычно торчал вперед, а его колющие стилеты — это в основном видоизмененные мандибулы и максиллы. В дополнение к крыльям у этих насекомых сохранялись (на переднегруди) пронизанные густой сетью жилок и покрытые щетинками крыловидные придатки почти треугольной формы.



Рис. 26.34. Палеодиктиоптера парадунбария (*Paradunbaria pectinata*), размах крыльев 13,5 см; раннепермская эпоха (275 млн лет); Пермский край (Д. Щербаков; ПИН РАН)

В большом количестве и почти повсеместно остатки насекомых (и не только палеодиктиоптер) начинают встречаться в среднекаменноугольных отложениях. Темпы эволюции окрыленных «шестиножек» стремительно набирали обороты.

Поскольку насекомые — прямые потомки ракообразных, выходит, ракам покорилась третья, воздушная, стихия. Причем махать крыльями они, вероятно, научились раньше, чем летать. Крылья современных насекомых, в отличие от крыльев других летающих животных, — удивительный орган, в котором нет мускулов (мышцы располагаются только в самом основании крыла). Это двуслойные выросты грудной части внешнего скелета, пронизанные жилками, по самым широким из которых передаются нервные сигналы и может течь гемолимфа, содержащая дыхательные пигменты (тонкие жилки наполнены воздухом). Именно расходящиеся во всех направлениях жилки

выполняют роль жестких шарниров разного сечения (от круглого до параболического), по которым крылья могут очень по-разному сгибаться (рис. 26.34). (Поэтому жилкование — форма, толщина и особенности ветвления жилок — служит основой для классификации насекомых.) Конструкция такого крыла сочетает в себе принципы рычага, колеблющейся аэродинамической плоскости и подвесного моста. Будучи рычагом, крыло передает усилия грудных мышц всей маховой поверхности. Как подвижная аэродинамическая плоскость, оно распределяет потоки воздуха, создавая подъемную силу, уравновешивающую вес насекомого, толкая тело вперед и сохраняя положительный угол атаки. А с подвесным мостом сходство проявляется в том, что крыло может гнуться и свертываться, не разрываясь на части. В дополнение у многих видов из нескольких отрядов в углу передней кромки крыла есть темное пятнышко — птеростигма. Эта утолщенная площадка смещает центр тяжести крыла в сторону набегающего потока воздуха, благоприятствуя скольжению и не позволяя «летательному аппарату» сорваться в пике. У некоторых высших насекомых, благодаря свертыванию и изгибанию при взмахе, крыло накапливает упругие силы, возвращающие ему исходную форму без лишних затрат энергии. Иначе говоря, летательный аппарат насекомых — с легкими, гибкими и прочными крыльями — как механизм гораздо экономичнее всего, созданного человеком для полета, но, увы, неповторим в доступных пока людям материалах.

Поскольку личиночная жизнь многих насекомых проходит в воде, одно время считалось, что крылья развились из жабр или дыхательных придатков ножек, которые эти насекомые использовали, чтобы парусить вдоль поверхности или даже грести ими. Однако водная жизнь этих существ, по мнению многих энтомологов, вторична. Так, почти у всех современных стрекоз личинки растут в воде, но в каменноугольном периоде они, возможно, бегали по суше. Согласно другим представлениям,

мелкие древние насекомые могли использовать выросты грудных сегментов тела, чтобы с их помощью планировать. Однако планирующий полет вряд ли мог преобразоваться в машущий, поскольку не способствовал развитию каких-либо подвижных органов. Настоящие раки, конечно, не летали, но комплекс «генов для полета» у них уже был: он включал гены *Ph-nub*, *Ph-apA* и *Ph-apB, Ph-vg*, влиявшие на закладку боковых пластинок (плевр) и спинных щитков (тергитов) панциря. У насекомых сходные гены (*nubbin*, *apterous, vestigial*) отвечают за формирование крыльев. Значит, крылья могли образоваться, по крайней мере отчасти, из рачьих тергитов, плевритов и некоторых члеников конечностей, но не были связаны напрямую с жабрами, развитие которых, в свою очередь, определялось генами, задействованными у насекомых в развитии дыхательной системы. Сам плевральный вырост, вероятно, образовался отчасти за счет экзоподита (жаберной ветви конечности). Более того, действие данного генного комплекса проявляется не только на втором и третьем, но и на первом грудном сегменте, даже на члениках брюшка. И как мы видим, крылья действительно «пытались» там вырасти у некоторых каменноугольных насекомых. Впрочем, три пары крыльев не дают значительного прироста подъемной силы, поэтому у летающих насекомых осталось только две пары машущих придатков, а то и одна. Поскольку третья пара крыльев не понадобилась, тот же генный комплекс (не пропадать же добру) был использован для «рогов», которые развиваются на переднеспинке, например у навозных жуков и горбаток.

Изначально машущие движения могли потребоваться насекомым для другой, даже более важной на тот момент функции: поскольку уровень кислорода в конце девонского периода упал и плотность воздуха понизилась, им, вероятно, пришлось нагнетать воздух в дыхальца грудными выростами. При низкой плотности воздуха иначе повысить давление в дыхательных трубочках — трахеях — было сложно.

У всех насекомых, впервые освоивших полет, крылья не складывались, как у современных больших стрекоз. С такими крыльями трудно было спрятаться, но можно было улететь, помимо своего желания, с порывом ветра. Кроме того, у палеодиктиоптер и протострекоз (Protodonata; от *греч.* προτι — перед и οδοντοζ — зубчатый) крылья даже не скручивались вдоль продольной оси (не было шарнирного элемента — сильно утолщенной короткой жилки посреди крыла), что ограничивало маневренность летающих гигантов (рис. 26.34). На первых порах насекомые использовали все четыре плоскости. Сейчас по-палеозойски летают сетчатокрылые (златоглазки, муравьиные львы, аскалафы, мантиспиды) и скорпионницы. Например, у муравьиного льва тело висит в воздухе почти вертикально, а крылья двигаются перпендикулярно оси тела с низкой частотой биений. Передние крылья машут как бы независимо от задних, и образующиеся две пары завихрений вынуждают насекомое постоянно проваливаться в воздушные ямы, описывая синусоиду. Чтобы избавиться от паразитных вихрей, нужно было отказаться от «лишней» пары крыльев или превратить их в единую несущую плоскость с передними.

Этим путем и пошла дальнейшая эволюция насекомых. Но заняла дорога «технического и творческого прогресса» миллионы лет. При переносе основной моторной функции на задние крылья маховый цикл начинается с их расхождения в верхней точке. Возникающий вихрь приводит к образованию под ними области пониженного давления, которая препятствует зарождению вихря за передними крыльями. Неудивительно, что среди насекомых появилось множество «заднемоторных»: тараканы, прямокрылые, палочники и очень редкие и бескрылые ныне тараканосверчки. Кроме палочников, все они существуют более 300 млн лет. Передние крылья этих насекомых превратились не просто в несущую плоскость, но и в плотную защитную оболочку: в сложенном виде они закрывают нежное брюшко и задние

летательные придатки. Такие существа питаются растительной пищей — низкокалорийной и ядовитой, поэтому у них довольно объемистый кишечник, перенос которого по воздуху требует изрядных затрат энергии. Как следствие, среди них нет искусных летунов, хотя саранча и перемещается на значительные расстояния. Жуки, у которых передние крылья преобразованы в плотные щитки-элитры, тоже относятся к заднемоторным насекомым. Они вознеслись в небо в начале пермского периода (почти 300 млн лет назад).

Весьма необычные способности выработались у настоящих стрекоз. У них хорошо развита прямая летательная мускулатура, благодаря чему каждое из четырех крыльев может двигаться независимо от остальных. Палеозойские протострекозы, к которым, например, относятся *Meganeuropsis* и его сородичи, когда-то расправлявшие крылья на 0,7 м, так летать еще не умели. Ныне стрекозы, эти прожорливые хищники, легко маневрируют и, не меняя положения тела, перемещаются и вбок, и задом наперед. Да и разворачиваются они на месте в три-четыре раза быстрее, чем, например, жуки. Правда, пируэты требуют постоянных энергетических затрат, вот и мечутся теперь коромысла над гладью озер, расставив свой ловчий сачок из лапок для поимки зазевавшихся бабочек, мух, даже других стрекоз.

Наилучшие летуны появились среди самых молодых групп. Точнее говоря, совершенствование формы полета породило эти новые группы — перепончатокрылых (осы, пчелы), бабочек и двукрылых (мухи, комары, москиты). Появились они в мезозойскую эру, а наиболее продвинутые формы — в кайнозойскую. Все эти насекомые по своей биомеханике двукрылы и летают, обычно расположив тело под острым углом к поверхности земли. У них либо существенно сократились размеры задних крыльев (у настоящих двукрылых превратившись в жужжальца — орган ориентации в пространстве), либо обе пары

в полете сливаются в единую несущую плоскость. Еще одним важным новшеством некоторых насекомых стала рассинхронизация нервных импульсов и сокращения маховых мускулов. Казалось бы, что в этом хорошего? Дело в том, что при синхронной работе системы «нервный импульс — взмах крыла», несмотря на огромную скорость прохождения нервного сигнала, разогнаться невозможно: не более сотни маховых циклов в секунду. Асинхронная мышечная система срабатывает, словно к ней приложили мощный кардиостимулятор: один сигнал — и крылья трепещут (до 500, даже до 1000 циклов в секунду), пока не последует команда отмены. Это одна из самых метаболически активных систем из всех, что существуют в природе.

Есть бабочки, которые ведут преимущественно дневной образ жизни. Благодаря большой площади крыльев и теплоемкости чешуек (они быстро разогреваются под солнечными лучами до 37–45 °C), эти существа парят, используя теплые восходящие потоки, и могут перелетать на огромные расстояния во время сезонных миграций. Другие бабочки предпочитают сумеречное время и прогреваются сами за счет высокой частоты взмахов. Бражники способны даже зависать над цветком, высасывая нектар без посадки.

Так же неподвижно «застывают» в воздухе некоторые двукрылые. При высокой частоте взмахов (у мелких комариков до 1000 циклов в секунду и больше) они летают и вбок, и задом наперед, совершают кульбиты, пролетая вверх ногами и садясь на поверхность снизу. Причем любые маневры совершают за считаные миллисекунды. Среди прочих «технических» достижений двукрылых следует назвать относительную независимость левого и правого крыла (одно может совершить полный маховый цикл, а другое — замереть) и автоматический контроль угла атаки. В освоении воздушного пространства с ними могут сравниться разве что перепончатокрылые, тоже машущие с частотой до 200 и более циклов в секунду. Почему-то широко

распространилась ложная идея, что, согласно классическим законам аэродинамики, шмели к полету совершенно не приспособлены. На самом деле это совсем не так: шмели — одни из лучших летунов! Полет у столь активных насекомых, как уже сказано, очень энергоемок, поэтому самые маневренные из них перешли на высококалорийную пищу — нектар, растительные соки и кровь.

Одновременно с крыльями у палеозойских насекомых развивались и летательные мышцы, и это могло выручать их в условиях холодного климата, связанного с каменноугольным-раннепермским оледенением. До сих пор ранним холодным утром, прежде чем отправиться на поиски пищи, крупные шмели и жуки прогревают тело за счет сокращения мышц, связанных с крыльями; сами летательные придатки при этом остаются неподвижными.

Другим важным эволюционным достижением насекомых стало развитие с полным превращением, когда из яйца вылупляется личинка, совершенно непохожая на имаго (взрослую форму). Она и питается, как правило, совершенно иначе. Личинка растет, окукливается, а затем, вместо червячка с ножками, похожего больше на ксенузию с челюстями, чем на свое «второе я», появляется изящное крылатое существо: бабочка, жук, пчела, муха (на худой конец — во всех смыслах этого выражения). Не так давно считалось, что все органы личинки при этом буквально растворяются и взрослое насекомое слагается заново. На самом деле метаморфоз — явление сложное и, что происходит под непроницаемой оболочкой куколки, без компьютерной томографии в режиме замедленной съемки не понять. Некоторые органы (дыхательные трахеи, мозг) наследуются взрослым насекомым; другие (мускулы) служат основой для формирования более мощных и разнообразных мышечных тяжей; третьи (крылья, ножки) образуются из особых клеточных закладок; четвертые исчезают полностью (кишечник,

который может больше и не появиться). Причем основные трансформации, скажем, в куколке синей падальной мухи, занимают 0,5% всего времени развития (полтора часа из пары недель).

Остатки самых древних гусеницеподобных существ происходят из верхнекаменноугольных (311–303 млн лет назад) лагерштеттов Мэзон-Крик (*Srokalarva*) и Оснабрюк (*Metabolarva*). На личинках хорошо различимы не только сегменты тела, но и антенны, треугольные жвалы и многочисленные ножки, причем более развитые, чем, например, у гусениц. Это были медлительные растительноядные существа — в отличие от личинок ряда современных жуков и сетчатокрылых, весьма подвижных хищников. Количество сегментов грудного отдела и брюшка у них такое же, как у современных форм, и брюшные ножки укороченные. Можно предположить, что развитие подобных личинок было вызвано сходным взаимодействием генов Hox-комплекса: подавлением экспрессии гена *distalless* за счет усиления действия *abdominal-A* и *ultrabithorax*.

Все первые крылатые насекомые, возникшие в начале — середине каменноугольного периода (стрекозы, тараканы, прямокрылые, а также обширная группа палеодиктиоптер), развивались из личинок, похожих на имаго.

К концу каменноугольного периода появились первые насекомые с полным превращением, представлявшие отряды скорпионниц и жуков. Возникшие в пермском периоде вислокрылки парасиалиды (Parasialidae) и наносиалиды (Nanosialidae) в начале мезозойской эры дали начало верблюдкам и перепончатокрылым, а скорпионницы — двукрылым. В юрском периоде от ручейников произошли бабочки. Если продолжать дальнейшее повествование о насекомых, оно превратится в многосерийный и нескончаемый спин-офф основной рачьей истории. Поэтому вернемся к настоящим ракам.

Среди вымерших ракообразных встречается множество загадочных форм. И это не те, от кого остались неопределимые кусочки карапакса, а очень хорошо сохранившиеся — со всеми конечностями и глазами — окаменелости. И все равно их невозможно отнести ни к одной известной группе. Например, из семи видов нижнедевонского морского лагерштетта Хунсрюк (Германия, 405–395 млн лет назад), известных во многих деталях, благо пиритизация эти детали сохранила, описано пять совершенно разных видов ракообразных, и ни один из них ни на кого не похож. Немало исчезнувших групп были большими и вполне успешными, что не мешает им оставаться загадкой для палеонтологов и зоологов. Это, например, циклиды (Cyclida; от *греч*. κυκλοζ — круг и ειδοζ — вид), тилакоцефалы (Thylacocephala; от *греч*. θυλακοζ — мешок и κεφαλη — голова) и эвтикарциноиды (Euthycarcinoidea; от *греч*. ευθυ — прямо и καρκινοζ — рак). Циклид, существовавших в каменноугольном–меловом периодах (345–70 млн лет назад), даже пытались представить как хелицеровых, уподобившихся крабам. Их кругленькие, колпачковидные, иногда известковые панцири (1–6 см в диаметре) и правда похожи на крабьи (рис. 26.35, 26.39.11). Вот только набор конечностей совсем не такой: есть, по крайней мере, длинные антеннулы, укороченные антенны, три пары «когтистых» ротовых придатков и несколько пар брюшных ходных ножек с подклешнями. Иногда их сравнивают с карпоедами — маленькими и тоже компактными рыбьими паразитами. Но карпоеды обладают множеством приспособлений для того, чтобы донимать рыбу: мандибулы, заостренные до состояния стилета; антеннулы и антенны, преобразованные в крючья; максиллы, обратившиеся присосками. Ничего такого у циклид не наблюдается, при этом просматриваются отчетливые радиальные структуры с брюшной стороны панциря, очень похожие на жаберные листочки.

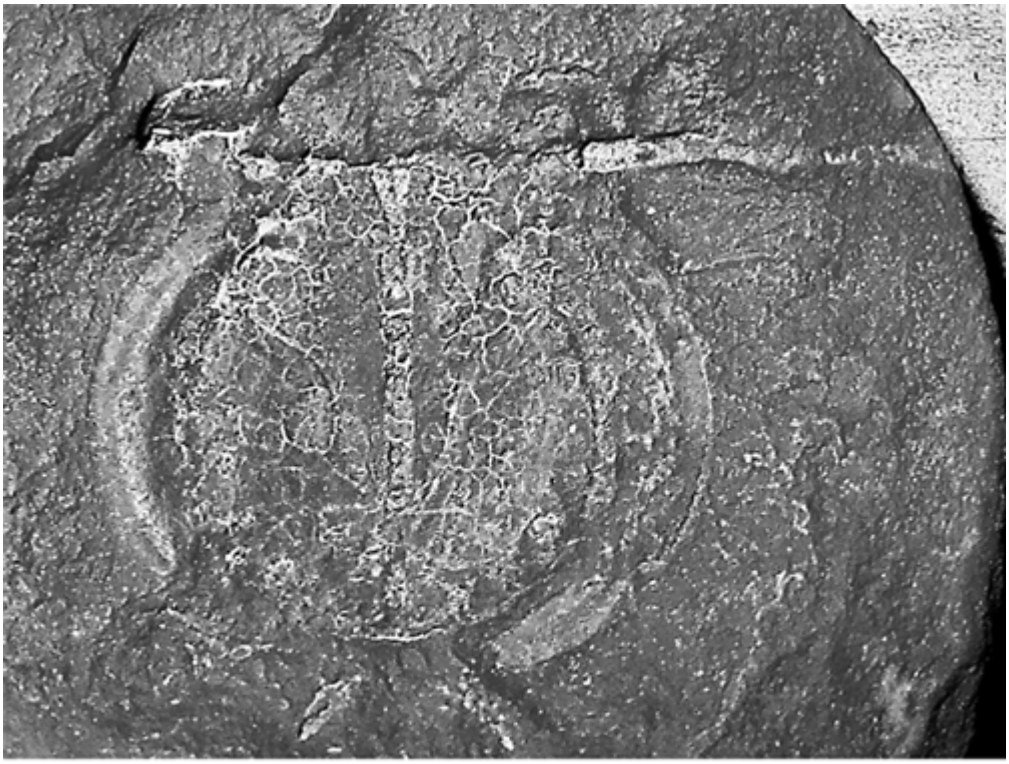


Рис. 26.35. Циклид (*Cyclus americanus*), ширина панциря 1,5 см; позднекаменноугольная эпоха (310 млн лет); Мэзон-Крик, Иллинойс, США; Миланский музей естественной истории (commons.wikimedia.org)

Тилакоцефалы появились еще раньше — в начале силурийского периода, но тоже дожили до мелового (435–85 млн лет назад), успев сразиться и с ракоскорпионами, и с белемнитами. Существа эти точно не были мирными: имели три пары мощных шипастых хватательных конечностей, примерно как у раков-богомолов, и огромные сложные глаза (рис. 26.39.17). (В XIX в. их даже считали личинками ротоногих.) У крупных пермских и мезозойских видов, достигавших 20 см в длину, глаза слились в огромную полусферу на «лбу», и такие раки приняли облик спускаемых подводных аппаратов с многочисленными манипуляторами. Панцирь тоже был подходящего вида: цилиндрический, с вырезками спереди и сзади, и бронированный карбонатом или фосфатом кальция. Одна глазная «пол-полусфера» у среднеюрского (160 млн лет назад) доллокариса (*Dollocaris*) состояла из 18 000 омматидиев (как у глазастых

стрекоз), поскольку обитавший в глубинах океана Неотетис рак должен был улавливать каждый проникший туда фотон. Этого хватало, чтобы разглядеть и поймать небольшую креветку, а затем, раздавив ее, проглотить (лишь куски панциря оставались непереваренными). За время длительного существования тилакоцефалы угодили во многие лагерштетты (от силурийского Уокеша в Висконсине до юрского Зольнхофена). Известно, например, что, кроме орудий захвата, у них были антенны, антеннулы и несколько пар весловидных плавательных ножек. Однако строение головного отдела, скрытого под толстым карапаксом, пока не поддается пониманию. Даже неясно, где именно у них располагались «хваталки», а значит, и к какой ветви раков они относились.



Рис. 26.36. Хищная губоногая многоножка-мухоловка, длина тела 0,27 см; эоценовая эпоха (50–40 млн лет); балтийский янтарь (Д. Щербаков)

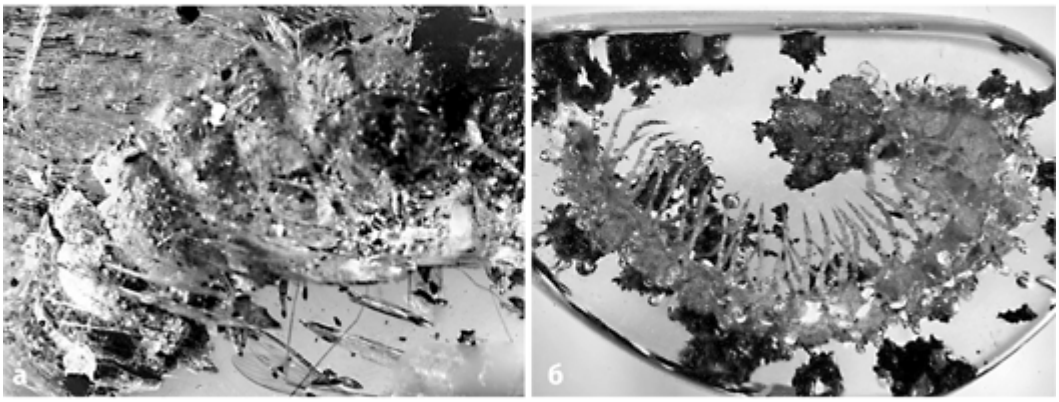


Рис. 26.37. Двупарноногие многоножки в янтаре; миоценовая эпоха (15–10 млн лет); Чьяпас, Мексика (commons.wikimedia.org): а) маатидесмус (*Maatidesmus paachtun*), длина фрагмента 2 см; б) анбаррачус (*Anbarrhachus adamantis*), длина образца янтаря 1,5 см



Рис. 26.38. Артроплевридные многоножки позднекаменноугольной эпохи (307–300 млн лет) (commons.wikimedia.org): а) членики панциря, ширина 15 см; Франция; Музей естественной истории, Лилль; б) следы диплихнитес (*Diplichnites*), ширина 20 см; Нов. Шотландия, Канада

Эвтикарциноиды тоже долгожители (позднекембрийская–среднетриасовая эпохи, 490–230 млн лет назад). Прежде всего, они интересны тем, что, сохранив на удлиненном теле большое число сходных между собой грудных и брюшных ходных ножек, лишились жаберных ветвей (рис. 26.39.4). Этот признак указывает на возможный полуводный образ жизни, так же как и следы эвтикарциноидов, оставленные ими на осушаемых пляжах. Еще одна особенность, свидетельствующая о возможной жизни на воздухе, — два ровных продольных ряда отверстий на брюшных щитках панциря — стернитах. Эти «дырки» могли быть дыхальцами. Там же просматриваются косо расположенные и обращенные внутрь трубчатые выступы кутикулы — аподемы, к которым могли крепиться мышцы конечностей. (Если конечностей становится слишком много, для них требуются дополнительные подвески.)

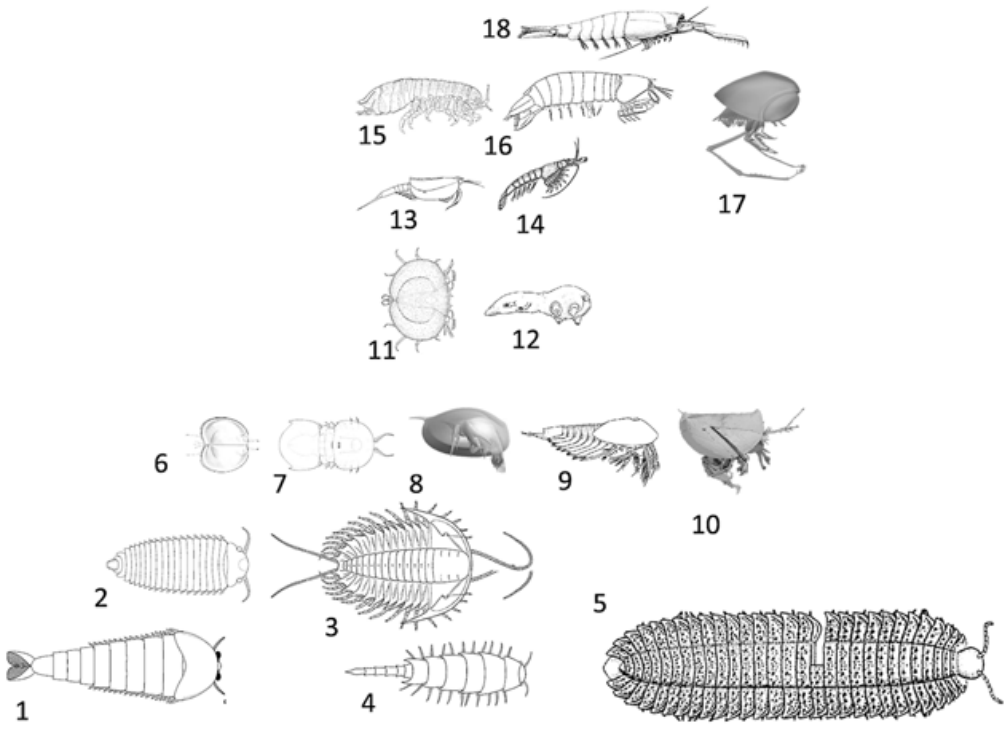
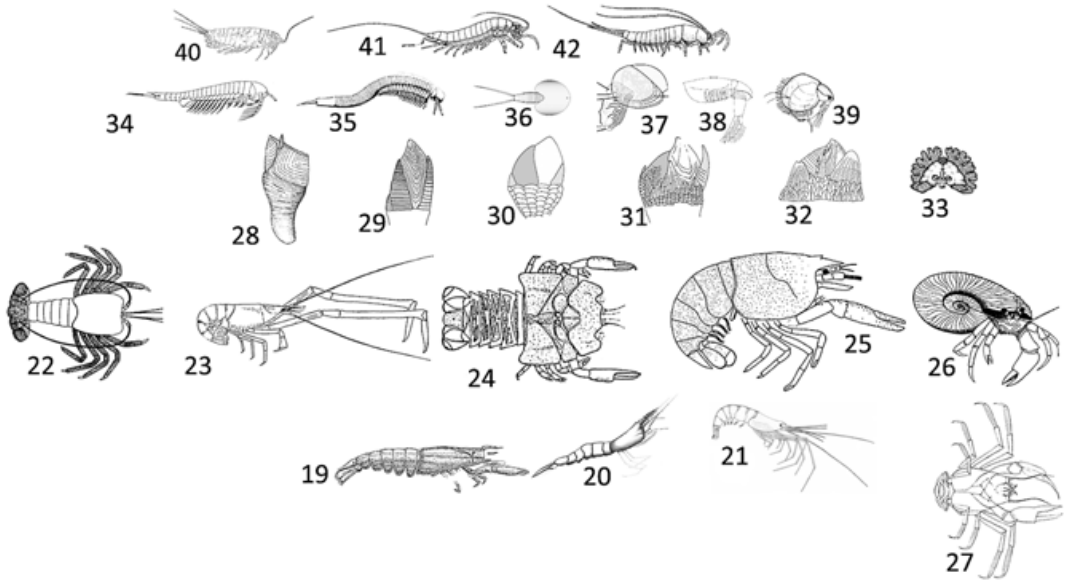


Рис. 26.39. Палеонтологическая история ракообразных: 1 — фусианхойиды (*Alacaris*, Fuxianhuiida); 2 — просутуры (*Zhiwenia*, Protosutura); 3 — трилобиты (*Olenoides*, Trilobita); 4 — эвтикарциноиды (*Heterocrania*, Euthycarcinoidea); 5 — многоножки (*Arthropleura*, Myriapoda); 6 — брадориииды (*Kunmingella*, Bradoriida); 7 — агностиды (*Peronopsis*, Agnostida); 8 — фосфатокопины (*Vestrogothia*, Phosphatocopina); 9 — «раки из орстена» (*Bredocaris*); 10 — остракоды (Ostracoda); 11 — циклиды (*Americlus*, Cyclida); 12 — пятиустки (*Boeckelericambria*, Pentastomida); 13 — тонкопанцирные раки (*Nahecaris*, Phyllocarida); 14 — лофогастриды (*Schimperella*, Lophogastrida); 15 — равноногие раки (*Protamphisopus*, Isopoda); 16 — раки-богомолы (*Tyrranophontes*, Stomatopoda); 17 — тилакоцефалы (*Clausocaris*, Thylacocephala); 18 — ангустидонтиды (*Angustidontus*, Angustidontida); 19 — десятиногие раки (*Palaeopalaemon*); 20 — ветвистожабер-



ные креветки (*Palaemon*, Dendrobrachiata); 21 — настоящие креветки (*Udora*, Caridea); 22 — бесклешневые раки, или лангусты (*Archaeopalinurus*, Achelata); 23 — глифеидные раки (*Mecochirus*, Glypheidea); 24 — многоклешневые раки (*Tetrachela*, Polychelida); 25 — омары (*Cricoidoscelosus*, Astacidea); 26 — раки-отшельники (*Palaeopagurus*, Anomura); 27 — крабы (*Eocarcinus*, Brachyura); 28–32 — усоногие раки (Cirripedia: 28 — *Praelepas*, 29 — *Eolepas*, 30 — *Archaeolepas*, 31 — *Etcheslepas*, 32 — *Parabrachylepas*); 33 — корнеголовые раки (*Lernaeodiscus*, Rhizocephala); 34–35 — жаброногие раки (Branchiopoda: 34 — *Lepidocaris*, 35 — *Castracollis*); 36 — щитни (*Strudops*, Notostraca); 37 — листоногие раки (*Gesvesia*, Spinocaudata); 38 — криптоподы (*Leptodorosia*, Cryptopoda); 39 — ветвистоусые раки (*Ilyocryptus*, Cladocera); 40 — ремипедии (*Tesnusocaris*, Remipedia); 41 — насекомые (*Leverhulmia*, Insecta); 42 — чешуйницы (Lepismatida)

Кого более всего напоминают эвтикарциноиды, имевшие к тому же короткие антенны и крупные жвалы? Наверное, многоножек — еще одну большую группу наземных членистоногих с челюстями. Многоножки (Myriapoda; от *греч.* μυριοζ — бесчисленный и πουζ — нога) обосновались на суше даже раньше хелицеровых и насекомых — в силурийском периоде (425–420 млн лет назад). От эутикарциноидов их отличает лишь отсутствие выраженного хвостового отдела, а строение сегментов с дыхальцами и аподемами на стернитах очень похоже. Конфокальное лазерное сканирование остатков эвтикарциноидов из Райни, где они сохранились в виде трехмерных окаменелостей,

обнаружило у этих членистоногих большие фасеточные глаза и сложный внутренний скелет головы, на элементах которого видны даже ямки с чувствительными щетинками, что сближает две многоногие группы.

Очень быстро среди настоящих многоножек выделились две главные ветви: растительноядные двупарноногие (Diplopoda; от *греч.* δι-πλαξ — двойной и πουζ — нога) и хищные губоногие (Chilopoda; от *греч.* χειλοζ — губа и πουζ — нога). Последние, в том числе ископаемые, сразу опознаются по острым зазубренным шипастым ногочелюстям, преобразованным из передней пары грудных ножек, к которым подходят ядовитые железы, открывающиеся близ вершины крюка (рис. 26.36). Среднедевонский (380–376 млн лет назад) девонобиус (*Devonobius*) из лагерштетта Гилбоа (штат Нью-Йорк) обладал полусантиметровыми ногочелюстями и зазубренными жвалами.

У диплопод попарно слились щитки туловищных сегментов, и на таких сдвоенных члениках сидят по две пары ножек. Панцирь плотный и нередко, чтобы предохранить животное от высыхания, пропитан известью, поэтому остатки хорошо сохраняются и выглядят очень рельефно (рис. 26.37). Челюсти слабые, спрятаны под маленькой, по сравнению с широким туловищем, головой. Питаются двупарноногие в основном разлагающимися растительными остатками (подобно многим коллемболам они остались верны своей первобытной диете). Несмотря на столь скудный рацион, именно эти многоножки вымахали в каменноугольном периоде до максимальных размеров среди всех наземных членистоногих: под 2 м. Особенно отличилась позднекаменноугольная-раннепермская артроплевра (*Arthropleura*) — животное отнюдь не редкое: ее следовые дорожки, шириной до полуметра, и фрагменты прочного шипастого панциря встречаются по всей Северо-Западной Пангее (рис. 26.38, 26.39.5). Следы, кстати, свидетельствуют, что эти членистоногие предпочитали обводненные участки

каменноугольных лесов, иначе бы их конечности не пропечатались на влажном иле. А среди содержимого кишечника обнаружены остатки плаунов (наверное, гигантских). Супермногоножка — для суперконтинента…

Одна из миоценовых двупарноногих многоножек была застигнута смоляной каплей вместе со своим детенышем и пыталась спасти его, свернувшись вокруг него, словно мать из помпейского порта…

Линяющие животные не просто проделали огромный эволюционный путь: они захватили всю Землю и подавили других животных и числом (разнообразием), и массой (биомассой). Первыми, видимо еще в конце эдиакарского периода, на этот путь вступили червячки на ножках, похожие на ксенузий. Уже в кембрийском периоде от них произошли и настоящие червяки, только головохоботные, и членистоногие. Две группы — тихоходки и онихофоры — сохранили архаичный облик. А членистоногие быстро начали множиться, разделившись на две магистральные линии — «пауков» и «раков»; последняя, видимо, дала ответвления к насекомым и многоножкам (рис. 26.39). Поначалу хелицеровые и ракообразные различались лишь первой парой конечностей — хватательных клешней у первых и чувствительных усиков у вторых. Затем «пауки» начали совершенствоваться как донные хищники, а «раки» — как фильтрующий планктон. Преобразования у тех и других в первую очередь касались конечностей: эти придатки все больше разнились по форме и функциям — не только между видами, становившимися прародителями новых больших и малых групп членистоногих, но и в пределах одного организма. Если, скажем, «поймать» современного речного рака с 19 парами конечностей и кембрийского трилобита с таким же количеством ножек, то у трилобита, кроме антенн (или антеннул?), они все окажутся одинаковыми, немного различаясь лишь размером. У рака же из этих 19 пар совершенно одинаковых нет вообще: все они —

антеннулы, антенны, жвалы, максиллы, ногочелюсти, грудные ходные, совокупительные брюшные и плавательные хвостовые конечности — просто поражают разнообразием.

И не будем забывать о мозге, который из «кучки» надглоточных нервных клеток, характерной для ксенузий, у членистоногих, особенно у фринов, раков-богомолов, общественных раков-щелкунов и насекомых, превратился в компактный, но мощный многоканальный анализатор информации, которую мы даже вообразить не в состоянии.

Часть V

Звездный путь

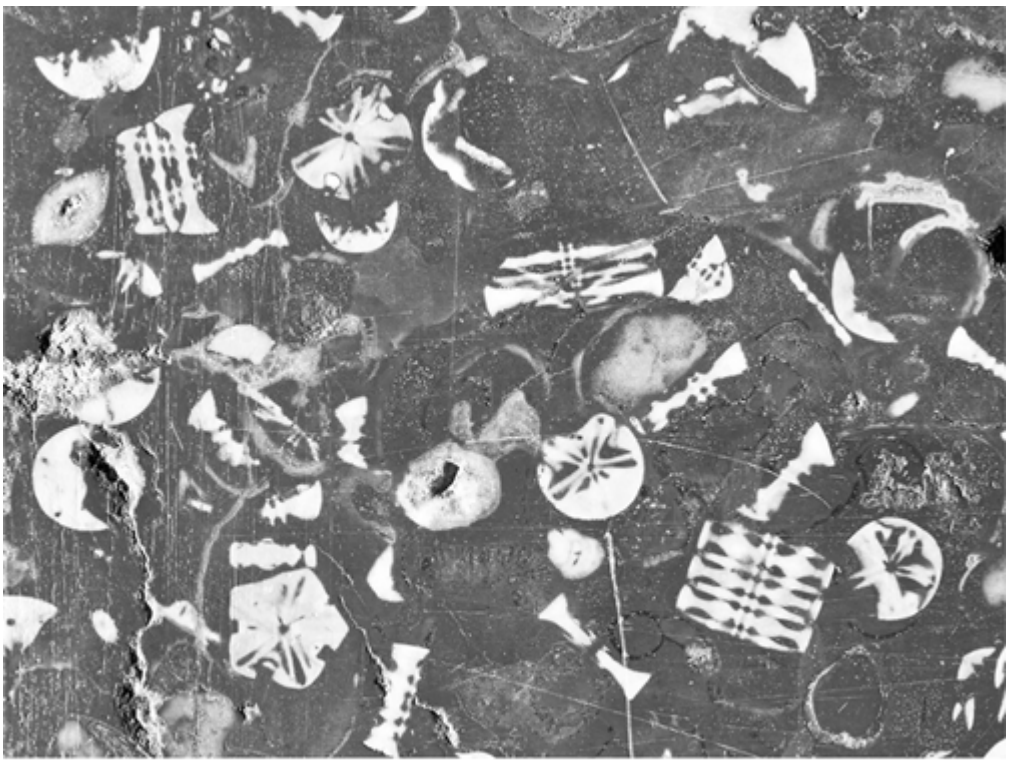


Рис. 27.1. Фрагменты стеблей морских лилий; юрский период; станция метро «Курская» — кольцевая, Москва

Глава 27
К вершинам иглокожих. Иран

В середине 1990-х казалось, что Иран напоминает СССР в недалеком прошлом. Кто же тогда знал, что еще больше эта страна похожа на Россию в ближайшем будущем? Портреты вождей в каждом киоске, только на тарелках, а не на майках. Горячие патриоты, живо обсуждающие по телевизору, что и как именно они хотят сделать с недостаточными (по их мнению) патриотами. И огромные мемориалы погибших на недавних войнах во имя неясных целей и под руководством бездарных военачальников. А главное — сама ситуация, когда непонятно, чего уже делать нельзя, а чего еще делать неможно. Поэтому кое-где и цветастый платочек разрешается повязать вместо хиджаба, и затертую ленту с Iron Maiden на кассетник поставить.

Эта утонченная в своей абсурдности жизнь очень точно воспроизведена в замечательных черно-белых автобиографических комиксах Марджан Сатрапи и в не менее замечательном мультфильме «Персеполис» с неувядающей Катрин Денёв на озвучке. В последний год пребывания Марджан в Тегеране туда попал и я со своей международной командой палеонтологов: австралиец Пьер Круз, поляк Рышард Врона и два немца из уже соединившихся, но еще не сросшихся частей Германии — Герд Гайер и Олаф Елики. Собирались быть человек десять, но больше никто не решился. Добирались все по-разному: Рышард вообще рискнул в целях экономии доехать из Варшавы до иранской столицы на автобусах через блокпосты весьма

неспокойного Курдистана. Мне было проще: пришел в консульство, где никаких очередей, получил витиевато вписанную от руки визу и — прямым рейсом в Тегеран. А здесь уже встречают на видавшем виды полувоенном виллисе радостные иранские коллеги во главе с Бахаэддином Хамди.

После сытного завтрака из жирного-жирного хаша, который смогли проглотить только мы с Рышардом, и мороженого из крахмала на десерт, наша кавалькада из виллиса и хипповатого микроавтобуса «фольксваген» устремилась в Восточный Иран на хребет Эльбурс. Под неизбывный Iron Maiden мы минуем несколько длиннющих и темнющих тоннелей… по встречке. Движение в Иране саморегулируется: кто смел, тот первым и пересекает перекресток, а за ним, вдавив клаксон, устремляются все более робкие, пока в перпендикулярном потоке не отыщется свой смельчак. А представьте, что происходит на площади, где сходятся пять дорог?

На открытом пространстве плато Деште-Кевир дышится во всех отношениях легче. К северу и слева от нас высится огромный вулкан Демавенд. Удивительно, как Ной (по-местному — Нух) промахнул мимо него (5604 м над уровнем моря) и причалил к более низкому Арарату (5165 м)? Ответ на вопрос кроется отнюдь не в отсутствии у праведника навигационных способностей, а в обычном обмане зрения: Демавенд теряется среди своих собратьев по хребту Эльбурс, а двуглавый Арарат сияющей глыбой нависает над просторной долиной. Вот создателям библейских историй и заимствованных ими сказаний о Гильгамеше Арарат и показался выше…

Недалеко от городка Фирузкух, что на фарси означает «бирюзовая гора», мы останавливаемся, чтобы размяться и заодно проверить верность слов средневековых путешественников о необычном явлении, связанном с этим местом… Середина лета, иссушенная желтая степь, палящее солнце — и вдруг ощущение леденящего холода, которое, кажется, приходит само по себе, без

малейшего дуновения ветра с каких-нибудь заснеженных вершин, до которых отсюда еще ехать и ехать…

Немногим дальше, в древнем глинобитном Семнане, куда как теплее. Просто жарко. От зноя спасает только вода со льдом и выдавленной в стакан гроздью мелких лаймов. В центре города — высокий минарет из сырцового кирпича, который не рассыпался за тысячу лет. Стены старого базара украшены керамическими панно рубежа позапрошлого и прошлого веков с усатыми красавцами в синих мундирах и золотых эполетах, с ятаганами наизготовку и орнаментом из цветов с человеческими лицами. Сегодня создавать подобные изображения, конечно, нельзя: это наследие шахов каджарской династии, правившей здесь в конце XVIII — начале XX вв.

Нас волнуют гораздо более древние объекты, и мы поворачиваем на север и наверх — к вершинам Эльбурса. Сам хребет — явление довольно молодое: еще в юрском, меловом периодах на его месте разливался океан Неотетис, на севере омывающий лесистую сушу. Затем под давлением обстоятельств и Афро-Аравийской плиты эта часть океана схлопнулась, и вдоль всего Северного Ирана протянулась цепь гигантских вулканов, взрывы которых пугали стада мамонтов. К концу последней ледниковой эпохи извержения прекратились, но разрушительные землетрясения продолжают сотрясать всю эту область. Конечно, вместе с мощными пластами юрского каменного угля теперь на вершинах гор оказались и палеозойские отложения, и подстилающие их протерозойские.

В интересующее нас время (конец кембрийского — начало ордовикского периода) большая часть нынешнего Ирана примыкала к китайско-австралийской части Восточной Гондваны (рис. 0.1.15), о чем напоминают многочисленные линные шкурки трилобитов и раковинки брахиопод — точно такие же, как в Южном Китае. Около 510 млн лет назад море здесь и по всей планете сильно отступило, и обширные мелководные участки

пересохли, что довершило череду массовых вымираний необычных раннекембрийских существ. Полуморские прибрежные пространства вновь заполнили микробы, покрывшие все мелкими известковыми складочками строматолитов, периодически засыпаемых песком, который выносился с соседней суши. Более сложная жизнь, конечно, не вымерла совсем и даже не замерла: все песчаное дно изборождено дорожками трилобитов, отваживавшихся выползать на стремительно мелеющие участки, и семенивших многочисленными ножками по своим, трилобитовым, делам. Постепенно территория вновь начала погружаться: рос гигантский подводный хребет в океане Япет, расширяющемся между Лаврентией, Балтией и Гондваной, и морские воды выталкивались на сушу (рис. 0.1а).

Но, чтобы увидеть, что случилось дальше, нужно забраться выше, куда такси, даже виллисы, уже не ходят. Выручают красивые арабские скакуны (благо, это не очень юные кобылы). Правда, выясняется, что, кроме славянской диаспоры и иранцев, никто не только не знает, как обращаться с лошадью, но даже с какого конца к ней подходить. Впрочем, жажда геологических знаний пересиливает, и караван со всадниками, буквально лежащими на своих кобылках, крепко обхватив их за шеи, начинает переход. На восхождении от примерно 2000 м к трем с чем-то тысячам попадаются скальные тропы и крутые курумы, по которым пешком я бы подниматься не отважился. Но кобылки идут мерной поступью.

Мы несколько часов преодолеваем вертикальную тысячеметровку. Однако, пока эта масса горных пород накапливалась, минуло все 15 млн лет. Давно канули в Лету раннекембрийские строматолиты, и нас обступили небольшие губковые рифы и ровные каменные поляны, покрытые небольшими известковыми стебельками, будто здесь очень давно кто-то посеял макароны, они дали всходы и так и окаменели. Это на самом деле стебельки и действительно известковые, но

принадлежали они, конечно, не макаронным изделиям, а древним иглокожим — эокриноидам, дальним родственникам морских лилий, звезд и ежей. От них в большинстве остались только основания, навсегда впаянные в известковую корку. На невысоких (2–3 см) членистых стебельках когда-то покачивались небольшие таблитчатые чашечки, от которых вверх тянулись несколько членистых пищесборных ответвлений, облавливающих окружающее пространство. Маленьким иглокожим было трудно выживать на рыхлых илах, где каждый пробежавший трилобит норовил сбить неподвижное животное да еще прикопать его в толще осадка, откуда уже не выбраться… И они создали свой собственный мир — тесные поселения. Каждое предыдущее поколение здесь служило опорой подрастающему в прямом смысле этого слова. Отжившее свое иглокожие рассыпались на многочисленные пластинки, состоявшие из магнезиального кальцита; этот легко растворимый минерал насыщал осадок и быстро твердел, создавая площадку, где могла прикрепиться и закрепиться молодь. Со временем соседние поселения объединялись и обширные участки в десятки метров площадью превращались в долговечный грунт, на котором могли селиться и другие животные, нуждавшиеся в твердой «почве» под ногами (и другими органами) — мшанки, кораллы, микроконхиды, брахиоподы и все новые и новые иглокожие. Это произойдет в следующем, ордовикском, периоде. А здесь, на горах Эльбурс, мы видим первые подобные поселения, ставшие морским сообществом совершенно нового типа.

Эокриноиды не были единственными местными иглокожими. Изредка среди них встречались округлые таблитчатые «лепешки» (1–2 см в диаметре) с пищесборными придатками, радиально расходящимися из центра «лепешки» по ее поверхности. Это эдриоастероиды — представители еще одной древней группы иглокожих, которые первыми начали переходить на пятилучевую симметрию, служащую опознавательным знаком этого типа

животных. Рядом с ними попадались и вовсе удивительные существа в виде округлой чашечки с членистым «хвостиком» и одним рогом. И это тоже были иглокожие — солюты. Все эти животные ни капли не похожи на современных представителей иглокожих и лишь смутно напоминают своих ордовикских последователей. Еще труднее увидеть в них нечто человеческое. А ведь они — и наши родственники тоже…

Впрочем, разглядеть нечто человеческое во многих представителях властей еще сложнее: это явно совсем другой тип животных. (А с Марджан Сатрапи мы все-таки столкнулись в реальной, хотя и совсем другой, жизни — в 2004 г. на Франкфуртской книжной ярмарке, где ей вручали премию за комикс года, а я представлял маленькое новорожденное российское издательство «Бук Хаус», будучи его главным редактором и не занимаясь совсем никакой наукой.)

Глава 28
Ожившие пентаграммы

Современные иглокожие (Echinodermata, от *греч.* εχινοζ — еж и δερμα — кожа) — морские лилии, звезды, ежи, огурцы (голотурии) и змеехвостки (офиуры) — особенно отличаются от всех других животных. Великолепный знаток морфологи Эрнст Геккель из Йенского университета, ставшего в XIX в. одним из центров зоологической науки, даже предположил, что столь необычный план строения появился в результате слияния пяти червевидных организмов вокруг единой глотки. (Должны же они были откуда-то взяться?) На пятилучевую симметрию этих существ, совершенно необычную даже в мире минералов, академик Николай Васильевич Белов, создатель современной кристаллографии, указывал как на яркую черту, разделяющую живую и неживую природу (рис. 27.1). Притом что скелет морской звезды или ежа — это совсем не кристалл. И любая из многочисленных пластинок, составляющих такой скелет, не кристалл, хотя по своим оптическим свойствам ему подобна. Каждая пластинка, обычно изометричной формы, представляет собой жесткий полый микролабиринт — стереом (*греч.* στερεοζ — твердый, крепкий) — из магнезиального кальцита. Пластинки по отдельности закладываются в подкожной соединительной ткани, а затем у большинства иглокожих стыкуются воедино, образуя панцирь — теку (*греч.* θηκη — вместилище, ящик). Даже когда минеральная составляющая полностью растворилась и остался лишь слепок внутренних полостей стереома, по нему можно

определить, что на этом месте когда-то скончалось иглокожее (рис. 28.1). Если бы не данная особенность скелета, многих кембрийских да и ордовикских представителей этой группы, например солют, было бы не узнать, настолько они отличаются от пятилучевых потомков.

Не угадывается в древних иглокожих и другая яркая черта всех современных форм — водососудистая, или амбулакральная, система (от *лат.* ambulacrum — аллея для гулянья). Только морские звезды, ежи и голотурии прогуливаются не вдоль «аллеи», а с ее помощью — опираясь на амбулакральные ножки. Кроме того, «водные сосуды» служат для дыхания, питания и выведения продуктов обмена веществ. Эта система начинается с мадрепоровой пластинки скелета, расположенной обычно на его верхней стороне. Пластинка пористая, и поры сообщаются с каменистым каналом (его стенки известковые), который ведет в околоротовое кольцо, распределяющее водянистую жидкость по пяти радиусам. (По составу жидкость лишь немногим отличается от морской воды.) Каждый радиальный канал многократно и равномерно ветвится. Ответвления небольшие, расположены поочередно и состоят из выступающей между табличек наружу короткой полупрозрачной ножки с присоской и расширяющимся в полость тела пузырьком — ампулой. У подвижных иглокожих жидкость нагнетается в радиус, направленный в сторону движения, оттуда в ампулы, последующее сжатие которых вытягивает ножки. Те цепляются присосками за грунт, сокращаются благодаря мускульным усилиям, и тело подтягивается. Так и шагают — медленно (3–5 м в час), но в верном направлении. А куда торопиться? Мозга почти нет (кроме пары тонких нервных колец), и, значит, энергия на подпитку особо важных органов не требуется. Съесть же можно все живое, полуживое и мертвое. На дне такого добра хватает.

«Проявились» первые иглокожие — сразу весьма разные — в середине раннекембрийской эпохи (около 515 млн лет назад) в

морях Сибири, Лаврентии, Гондваны. Во время первичной биоминерализации иглокожих в морской воде содержалось относительно много ионов магния, и скелет (теку) они начали строить из магнезиального кальцита. С ним навсегда и остались. Уровень содержания ионов магния в океане за последние полмиллиарда с лишним лет периодически менялся, поэтому неодинаковым было и содержание магния в табличках: от 3,3 до 12,5%. (На самом деле, конечно, это мы узнаем о колебаниях содержания разных элементов в морской воде, изучая химический состав скелета иглокожих наряду с другими показателями.)

Если перечислить названия трех десятков раннепалеозойских классов иглокожих (на самом деле их даже больше и палеонтологи продолжают открывать все новые), то ни одно из них ничего не скажет даже многим знатокам современных представителей этой группы (рис. 28.2). Ведь из этих 30 до наших дней дожили только пять, названных выше. И как уже отмечено, если бы не известковые пластинки с неповторимым стереомом, о многих ископаемых никто, как об иглокожих, и не подумал бы. Так ктеноцистиды (Ctenocystoidea, от *греч.* κτειζ — гребень и κυστιζ — пузырь), существовавшие во второй половине кембрийского и ордовикском периодах (505–450 млн лет назад) в морях Балтии, Гондваны и Лаврентии, включая ее шотландскую часть, были двусторонне-симметричными организмами (рис. 28.2.6, 28.3а). Подобно многим древним сородичам, они не отличались большими размерами и были до 2 см длиной. Слегка уплощенное тело покрывали мелкие, обычно колючие, пластинки (у некоторых видов вдоль боков тянулся ободок из элементов покрупнее), а в передней его части располагалось широкое отверстие, окруженное частоколом из известковых «лезвий», сидевших, словно зубы, вокруг «пасти». Судя по тому, что ктеноцистиды встречаются как с раскрытым, так и с плотно сомкнутым «зевом», это действительно был рот, и расположенные

вокруг него пластинки обладали подвижностью. На противоположном конце теки, посередине «спины» открывалось отверстие гораздо меньшего размера, прикрытое пластинчатой пирамидкой. Внешне это сооружение напоминало анальную пирамидку других иглокожих, и, значит, кишечник у таких форм был прямой. Конечно, ктеноцистиды, «загнанные» в строгие рамки скелета, жили на поверхности дна, процеживая воду сквозь частокол околоротовых пластинок. Лишь у некоторых из них тело немного могло сжиматься, что, вероятно, позволяло им протискиваться сквозь мягкий ил.

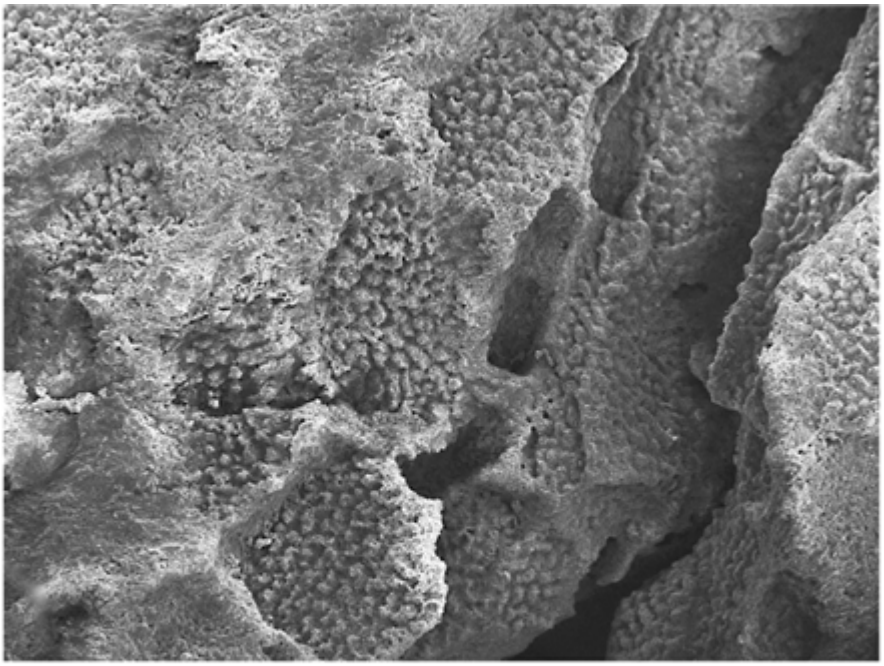


Рис. 28.1. Стереомное строение пластинок эдриоастероида арагоциститеса (*Aragocystites belli*); естественная реплика в глинистых минералах, ширина пластинки до 0,4 мм; среднекембрийская эпоха (500 млн лет); Иберийские горы, Арагон, Испания

Ползать иглокожие «устали» рано — еще в кембрийском периоде. Лежачие формы — цинкты (Cincta, от *лат*. cinctus — пояс), вымершие в конце этого периода (505–500 млн лет назад), походили на большинство ктеноцистид. Приплюснутая тека у них состояла из мелких пластинок, обрамленных более крупными,

спереди открывался рот (но не закрывался), а сзади торчала стела (*греч.* στηλη — столб, колонна) — небольшой таблитчатый «хвостик» (рис. 28.2.7, 28.3б). С помощью этого придатка цинкты, наверное, могли чуть-чуть подвинуться и повернуться, если течение, несшее пищевые частицы, меняло направление. Более значимым отличием цинкт от ктеноцистид было смещение анальной пирамидки вбок и вперед — ближе к ротовому отверстию. Получается, что кишечник у них подковообразно закрутился (и с тех пор остается в таком положении у всех иглокожих). На первый взгляд сближение двух важнейших отверстий тела ничего хорошего не сулит: уже переваренные остатки могут снова оказаться во рту. На самом деле это важнейшее эволюционное достижение, поскольку вместимость сложенной вдвое кишки значительно больше! А со временем можно еще несколько петель накрутить…

Решить же проблему разделения потоков несложно: достаточно отвести ротовое отверстие из центрального положения подальше от анальной пирамидки. Поэтому, если смотреть на цинкту «в фас», она как бы криво улыбается правым уголком рта. Впечатление «зубастой улыбки от уха до уха» усиливает выложенный мелкими пластинками пищесборный желобок, протянувшийся ко рту от левого края теки. Асимметричное размещение ротового и анального отверстий «скособочило» весь скелет: «хвост» сместился из осевого положения, а правый, ротовой, край теки расширился по сравнению с левым. Кроме того, в передней части теки у цинкт было отверстие пошире, названное «порта» (*лат.* porta — ворота). «Ворота» замыкались на самом деле: их прикрывала подвижная овальная крышечка. Вероятно, порта служила для исходящего потока воды, пропущенной через организм. Под давлением этого потока «ворота» и распахивались. В таком случае цинкты фильтровали воду, которая по пищесборному желобку вместе со всем съедобным поступала в рот. Чтобы в этом

удостовериться, понадобились эксперименты с трехмерными оцифрованными моделями таких иглокожих в виртуальных течениях. Наблюдение за «поведением» цинкт выявило, что наиболее выгодным типом питания при подобной конструкции тела была активная глоточная фильтрация, направлявшая ток воды в рот и повышавшая его скорость.

Еще чуть-чуть, и из цинкт получились солюты (Soluta, от *лат.* solutus — свободный). У этих созданий с округлой текой, кроме заднего придатка (стелы), появился передний, пищесборный, — аулакофор (от *греч.* αυλοζ — трубочка и φορεω — носить), с желобком, идущим по его внутреннему краю ко рту (рис. 28.2.8). Эти самые асимметричные существа из всех иглокожих и, наверное, вообще из всех животных, которых мы тем не менее называем двусторонне-симметричными, дожили до начала девонского периода (515–405 млн лет назад). Они превзошли своих предшественников и размером, что неудивительно: если вытянуть оба придатка в длину, получается 5–18 см (рис. 28.4). А поскольку еду нужно было как-то и чем-то собирать, вероятно, именно солюты стали первыми иглокожими с водососудистой системой. У них между подвижных кроющих и плотно уложенных выстилающих пластинок пищесборного желобка показались амбулакральные ножки, а у основания аулакофора выделилась мадрепоровая пластинка. В первую очередь подвижный (хотя и не очень) аулакофор понадобился для сбора пищевых частиц. Для этого и нужны были гибкие тонкие ножки, передававшие пищу друг другу, как по конвейеру, в сторону рта.

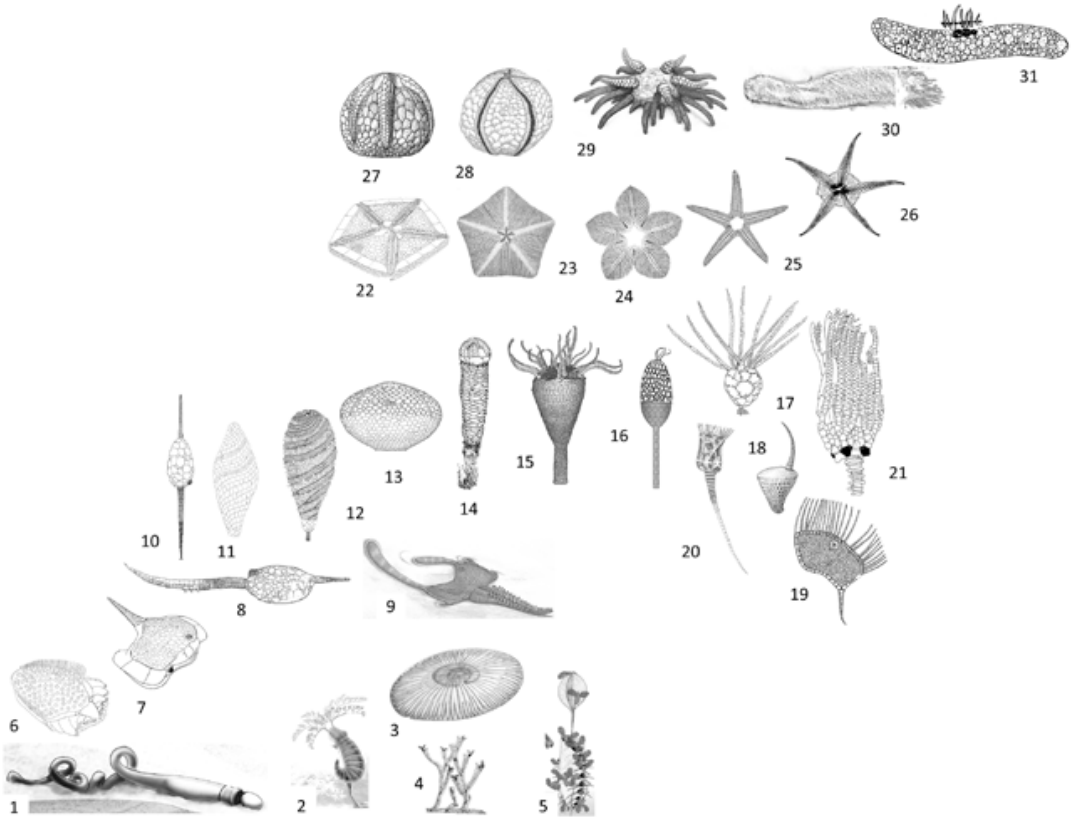


Рис. 28.2. Палеонтологическая история иглокожих и полухордовых: 1 — кишечнодышащие (*Spartobranchus*, Enteropneusta), 2 — крыложаберные (*Herpetogaster*, Pterobranchia), 3 — элдонииды (*Eldonia*, Eldoniida), 4 — крыложаберные (*Rhabdopleura*, Pterobranchia), 5 — граптолиты (*Glossograptus*, Graptolithina); 6 — ктеноцистиды (*Ctenoimbricata*, Ctenocystoidea), 7 — цинкты (*Lignanicystis*, Cincta), 8 — солюты (*Castericystis*, Soluta), 9 — стилофоры (*Thoralicystis*, Stylophora), 10 — солюты (*Coleicarpus*, Soluta), 11 — геликоплакоиды (*Helicoplacus*, Helicoplacoidea), 12 — геликоцистиды (*Helicocystis*, Helicocystidae), 13–14 — эдриоастероиды (Edrioasteroidea: 13 — *Stromatocystites*, 14 — *Rhenopyrgus*), 15 — лепидоцистис (*Lepidocystis*), 16 — фелбабкацистис (*Felbabkacystis*), 17–18 — эокриноиды (Eocrinoidea: 17 — *Gogia*, 18 — *Bolboporites*), 19 — паракриноидеи (*Heckerites*, Paracrinoidea), 20 — ромбиферы (*Homocystites*, Rhombifera), 21 — морские лилии (*Goyacrinus*, Crinoidea), 22 — эдриоастероиды (*Cambraster*, Edrioasteroidea), 23–24 — сомастероиды (Somasteroidea: 23 — *Cantabrigaster*, 24 — *Vellebrunaster*), 25 — морские звезды (*Cnemidactis*, Asteroidea), 26 — офиуры (*Crepidosoma*, Ophiuroidea), 27 — эдриоастероиды (*Totiglobus*, Edrioasteroidea), 28 — морские ежи (*Ectinechinus*, Echinoidea), 29 — офиоцистии (*Sollasina*, Ophiocystioidea), 30–31 — голотурии (Holothuroidea: 30 — *Palaeocucumaria*, 31 — *Prokrustia*)

Стела подразделялась на два отдела, и ближний, благодаря узким пластинкам, образующим подвижные кольчатые сочленения, мог смещаться вправо и влево (рис. 28.4). (С верхней стороны солюта выглядела как однорогий головастик, закованный в панцирь, но пытающийся вилять хвостом.) У среднекембрийского кастерицистиса (*Castericystis*), обитавшего в морях Западной Лаврентии (нынешний штат Юта), задняя часть стелы несла острые боковые шипы. Эти устрашающие видоизмененные пластинки потребовались не столько для обороны (чтобы стелу никто не откусил, хотя что там кусать — она каменная и почти пустая), сколько для того, чтобы упереться ими в грунт и противостоять сильному течению. Ведь солюты с помощью слегка шевелившегося пищесборного придатка отлавливали пищу из водного потока. Кроме того, отталкиваясь шипастой стороной стелы и сгибая ее подвижную часть, можно было немного отползти, если направление течения менялось. Некоторые особи еще и таскали на «хвосте» свое потомство, которое закреплялось там на личиночной стадии, поскольку нуждалось в чем-то твердом и основательном. Миллиметровые короткохвостые «головастики» вырастали и, видимо, просто отваливались под собственной тяжестью. (Легче становилось и родителю.)

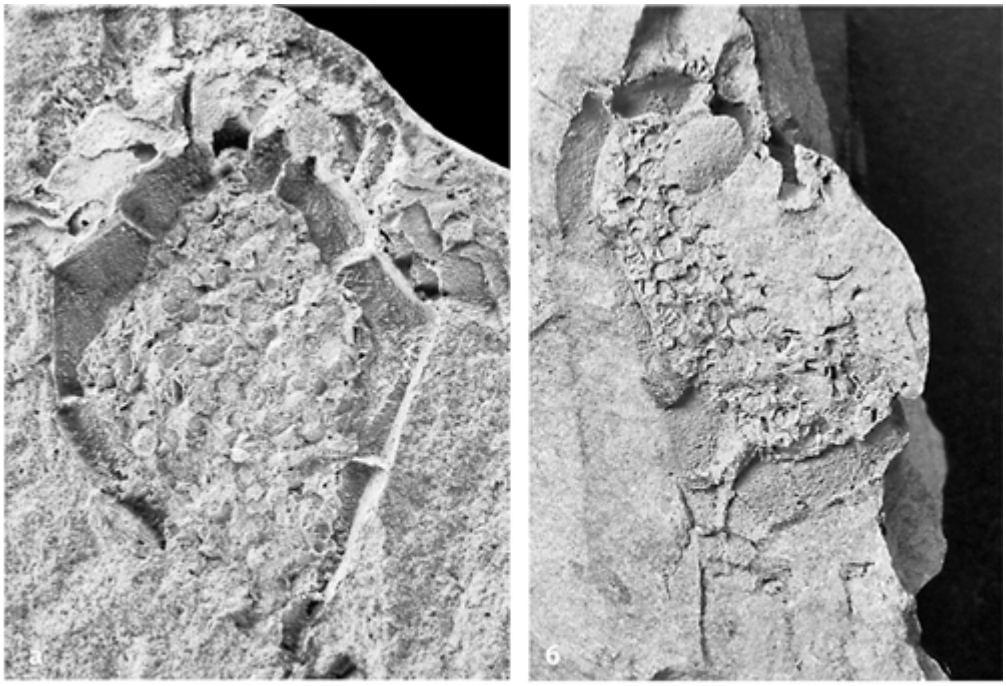


Рис. 28.3. Среднекембрийские иглокожие; 505 млн лет; Иберийские горы, Арагон, Испания (S. Zamora; MPZ): а) ктеноцистида ктеноимбриката (*Ctenoimbricata spinosa*), длина 2 см; б) цинкта гироцистис (*Gyrocystis platessa*), длина 2 см

Стелу, как оказалось, можно превратить и в вертикальный стебелек, прикрепиться им к чему-нибудь твердому — к куску панциря трилобита, например, — и приподняться над грунтом (рис. 28.2.10). «Приподнятое настроение» поддержали геликоплакоиды (Helicoplacoidea, от *греч*. ελιξ — витой и πλακουζ — пластина). Их век был крайне недолог — между 515 и 513 млн лет назад. За это время они успели расселиться только на небольшой акватории Лаврентии (в современном понимании: от мексиканского штата Сонора до канадской провинции Британская Колумбия). У веретеновидных геликоплакоидов (5 см высотой) пищесборный желобок закрутился вокруг тела, причем тройной спиралью (рис. 28.2.11). (Это тройное разветвление сохранилось у всех иглокожих: амбулакральные каналы сначала разветвляются натрое, и лишь затем пара из них раздваивается, что и придает всей водососудистой системе пятилучевую симметрию.) Именно у этих организмов тека стала отчетливо

разделяться на амбулакральные и интерамбулакральные поля, и эта внешняя анатомическая особенность закрепилась у всех иглокожих, сохранивших сплошной скелет. (В выстилающих пластинках амбулакральных полей есть прорези для ножек.) Если сравнивать геликоплакоидов с их «хвостатыми» предшественниками, то получается, что, сохранив асимметричное положение пищесборного желобка, солюта или, скорее, цинкта вместо того, чтобы разрастаться вперед и назад, стала расширяться вверх и вниз.



Рис. 28.4. Солюты кастерицистис (*Castericystis vali*), длина наибольшего экземпляра 7,5 см; среднекембрийская эпоха (500 млн лет); Юта, США (commons.wikimedia.org)

Геликоплакоиды «породили» геликоцистид (Helicocystidae, от *греч.* ελιξ — витой и κυστιζ — пузырь), таких же веретеновидных, как они (рис. 28.2.12, 28.5). Последние оказались по другую сторону тогда еще неширокого океана Япет — в Гондване (теперь хребет Антиатлас в Марокко). На первый взгляд кажется, что новые известковые «спиральки» от прежних не отличаются, разве

что чуть заметный прикрепительный стебелек добавился. На самом деле изменения оказались куда как значительнее. Рот, находившийся у геликоплакоидов сбоку, сместился на вершину веретена, анальная пирамидка, наоборот, съехала вбок и вниз, но главное — пищесборные желобки и подстилающие их воднососудистые каналы вновь разветвились. Так появилась еще одна узнаваемая черта современных иглокожих — пятилучевая симметрия. Ведь если взглянуть на геликоцистиду сверху, со стороны ротового отверстия, мы увидим пятилучевую «звездочку». На этом преобразования веретеновидных иглокожих не закончились: над стебельком выделилась часть теки, куда амбулакральные поля не заходили, — чашечка. Это был важный элемент конструкции скелета многих сидячих иглокожих, до сих пор сохранившийся у морских лилий.

Казалось бы, какая разница — три желобка или пять? Виртуальные опыты с трехмерными оцифрованными моделями веретеновидных иглокожих показали — какая. При пятилучевом ветвлении пищесборных желобков за текой создается обширная область пониженного давления и часть уже было миновавших тело потоков возвращается обратно. Это позволяет выловить из воды больше пищи. (Превратить двусторонне-симметричное животное в трех- или пятилучевое может удвоение некоторых регуляторных генов, срабатывающих у современных иглокожих при переходе от личиночной стадии к взрослому организму.)



Рис. 28.5. Геликоцистис (*Helicocystis moroccoensis*), высота 0,6 см; среднекембрийская эпоха (505 млн лет); хр. Антиатлас, Марокко (S. Zamora; NHM)

Смещение пятилучевой сети амбулакральных желобков и анальной пирамидки на верхушку теки привело к появлению эдриоастероидов (Edrioasteroidea, от *греч.* εδραιοζ — сидячий, αστηρ — звезда и ειδοζ — вид) — первой крупной группы иглокожих, распространившихся всесветно и доживших до «почтенного» раннепермского возраста (515–280 млн лет назад). Теки этих животных принимали дисковидную или полусферическую форму, иногда вытягивались небольшими черепитчатыми колоннами (рис. 28.1, 28.2.13–14, 28.6). Амбулакральные желобки с кроющими пластинками, ограждающими водососудистые каналы, могли многократно раздваиваться к краям диска, превращая его поверхность в подобие обширной речной сети, впадавшей в единственное и очень маленькое озеро (рот). В индивидуальном развитии этих

пятилучевых форм отчетливо прослеживалось пока еще недалекое прошлое иглокожих: они начинали расти как двусторонне-симметричные животные. (Сохраняется эта «память» и у современных иглокожих, но только на стадии личинки, которая изначально развивается как двусторонне-симметричный организм, но, осев на дно, в результате метаморфоза становится «скособоченным» существом, в итоге приобретающим пятилучевой облик.)

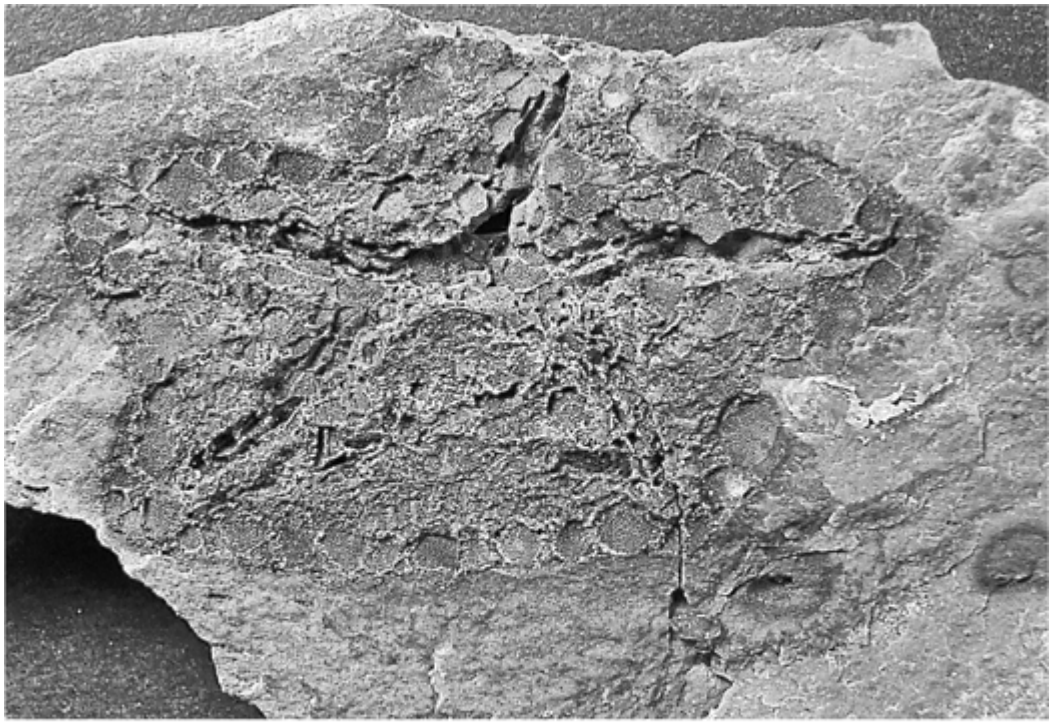


Рис. 28.6. Эдриоастероид арагоцистите́с (*Aragocystites belli*), ширина 3 см; среднекембрийская эпоха (505 млн лет); Иберийские горы, Арагон, Испания (MPZ)

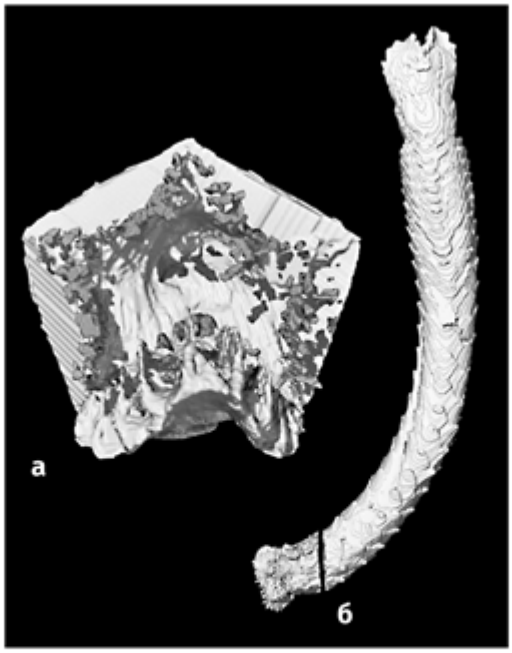


Рис. 28.7. Эдриоастероид херопиргус (*Heropyrgus disterminus*), компьютерная реконструкция на основе серийных срезов; раннесилурийская эпоха (430 млн лет); Херефордшир, Англия (D. Siveter; OUMNH): а) ротовая поверхность с амбулакральными ножками и одной из ротовых пластинок, ширина 0,4 см; б) вид панциря сбоку, высота 2,7 см

Самая интересная черта эдриоастероидов — воднососудистая система, пусть и удалось ее увидеть пока только у раннесилурийского херопиргуса (*Heropyrgus*) из английского Херефордшира, где минерализовались весьма тонкие детали строения многих морских животных. Херопиргус выглядел как маленький (3 см высотой) чешуйчатый штырек с пятигранной пирамидкой наверху; посреди нее зияло ротовое отверстие (рис. 28.2.14, 28.7б). Пирамидку слагали пять крупных треугольных ротовых пластинок, на внутренней поверхности которых гребнями выступали выстилающие пластинки (рис. 28.7а). Между ними торчали тонкие амбулакральные ножки, образуя парные ряды вдоль желобков. Некоторые из них были втрое длиннее прочих и высовывались далеко за пределы пирамидки, словно щупальца. Вместе разновеликие ножки могли подгонять пищу ко рту и помогали животному дышать.

Если мысленно связать все ножки эдриоастероида каналами в единую воднососудистую систему, то становится заметным ее сходство с таковой у современных иглокожих. Начиналась она от гидропоры (аналог мадрепоровой пластинки), сообщавшейся с каменистым каналом, который вел в околоротовое кольцо, распределявшее жидкость по пяти радиальным каналам. Причем от кольца сначала отходили три канала, как у геликоплакоидов, и лишь потом пара из них раздваивалась, превращая всю систему в пятилучевую. От главных каналов равномерно расходились многочисленные короткие трубочки с кончиками в виде ножек. Для полноты картины не хватало только присосок на ножках, а также ампул, нагнетающих в них жидкость. Но это дело наживное, и наживалось оно еще несколько десятков миллионов лет, поскольку у всех палеозойских морских звезд, офиур и морских лилий все было устроено точно так же. Древние представители этих групп, уже полностью уподобившись современным внешне, в «душе» еще оставались верны «заветам

предков». Поэтому эдриоастероида несложно «превратить» в древнюю морскую звезду и даже офиуру. Можно из него «сделать» и морского ежа, лилию или, например, эокриноида.

Возможно, у некоторых эдриоастероидов концевые участки пищесборных желобков отделились от теки и приподнялись над ней, образуя подвижную ловчую сеть (рис. 28.2.15–17). Так возникли эокриноиды (Eocrinoidea, от *греч*. εωζ — ранний и *лат*. crinitus — длинногривый) — еще одна очень заметная группа древних иглокожих, населявших моря планеты почти до конца силурийского периода (515–425 млн лет назад). Пластинки чашечки у эокриноидов располагались правильными поясками и были перфорированы по краям, словно почтовые марки (рис. 28.2.17). Краевые поры, вероятно, служили для дыхания. Их подвижные ловчие придатки, венчиком сидевшие на чашечке, назвали «брахиолы» (от *греч*. βραχιων — рука и ολοζ — целый, цельный), чтобы не путать с руками морских лилий. Разница между обычной и «цельной» руками проявлялась в том, что в последнюю не заходило выпячивание полости тела.

Во второй половине кембрийского периода эдриоастероидам и эокриноидам пришлось пережить очень непростые времена. Подобно многим древнейшим иглокожим, они привыкли жить на мягком иле и тонкозернистом песке, распластавшись на поверхности или заякорившись с помощью стебелька и основания теки. Пока донные животные были мелкими и малоподвижными, ничто не могло нарушить их привычный «обломовский» образ жизни. Тем более что гастрономического интереса для большинства соседей они не представляли: плотный известковый панцирь, состоявший из множества колючих пластинок при небольшом объеме мышечных и других съедобных тканей. (Время десятиногих раков с крепкими клешнями, рыб и морских ящеров с давящими зубами, когтистых млекопитающих придет еще очень нескоро — только в мезозойскую и кайнозойскую эры.) Однако в сонную череду событий вмешались

животные, рыхлившие осадок в поисках пропитания, убежища или схрона для ожидания добычи. Подросшие и увеличившиеся в числе и разнообразии трилобиты и другие членистоногие, головохоботные и кольчатые черви стали превращать илы и пески в сплошное месиво. Не имея приспособлений, чтобы выбраться оттуда, иглокожие стали цепляться за любую возможность выжить. Оказалось, что магнезиально-кальцитовый скелет, легко растворяясь и переосаждаясь, может «прикипеть» к любой твердой известковой поверхности, например к головному или хвостовому щиту, оставшемуся от трилобита, иногда даже к щечному шипу. Так иглокожие начали осваивать твердые грунты, а затем и создавать их сами.

Рассыпаясь на отдельные пластинки, скелеты умерших иглокожих частично растворялись и быстро отвердевали вновь. Так получались прочные корочки, на которых могли закрепиться другие особи. Чем крупнее и обильнее становились иглокожие, тем большие пространства твердого грунта они создавали, и с каждым новым поколением это пространство все расширялось и расширялось. Подобные плотные поселения, ставшие особенно обширными в ордовикском периоде, так и именуют «сообществами твердого дна». Этими сообществами изобиловали кальцитовые моря, существовавшие в эпохи, когда случался дефицит ионов магния, а содержание углекислого газа в атмосфере, наоборот, повышалось (с ордовикского по девонский и с юрского по меловой период). Оба эти условия благоприятствовали быстрому растворению нестойких магнезиально-кальцитовых пластинок и образованию известковых корок.

Наверное, эокриноиды стали исходной группой для множества стебельчатых иглокожих, распространившихся в конце кембрийского и ордовикском периоде именно в сообществах твердого дна. Так на обширных мелководных пространствах тропической в то время Балтии (ныне Эстония и Ленинградская

область) среди представителей 12 разных групп иглокожих особым своеобразием отличались кембрийско-девонские ромбиферы (Rhombifera, от *греч.* ρομβοζ — ромб и φερω — нести; 505–385 млн лет назад) и ордовикско-силурийские паракриноидеи (Paracrinoidea, от *греч.* παρα — почти и *лат.* crinitus — длинногривый; 470–425 млн лет назад). Ромбиферы выделялись длинным, сужающимся к основанию стебельком из уложенных плотным столбиком пластинок и вертикально вытянутой или сферической текой (до 10 см высотой), построенной из крупных (до 1 см в поперечнике) шестиугольных табличек (рис. 28.2.20). Щелевидные дыхательные поры соседних табличек соединялись каналами, образуя на поверхности теки отчетливый ромбический рисунок. Вверх от теки отходило пять обычно раздваивавшихся брахиол. Некоторые ромбиферы, например эхиносферитес (*Echinosphaerites*), уподобились известковым шарикам (рис. 28.8). Эхиносферитеса и сходные с ними роды охотники за ископаемыми даже прозвали «кристаллическими яблоками»: их тека (3–5 см в диаметре) была совершенно круглой и гладкой, хотя и состояла из угловатых пластинок. От ее «южного» полушария при жизни отходил едва заметный стебелек, а от «северного» — плотный пучок коротких брахиол. Слегка сжатые с боков округлые теки паракриноидей покачивались на длинных стебельках, а брахиолы с парными пиннулами (*лат.* pinnula — перышко) — подвижными шиповидными пластинками, расположенными друг за другом, тянулись вверх, так что вся конструкция (несколько сантиметров высотой) напоминала высушенную голову панка, стоявшую на шейных позвонках (рис. 28.2.19).



Рис. 28.8. Ромбифер эхиносферитес (*Echinosphaerites aurantium*), диаметр 4 см; среднеордовикская эпоха (465–460 млн лет); Эстония; Эстонский музей естественной истории (commons.wikimedia.org)



Рис. 28.9. Эокриноид больбопоритес (*Bolboporites triangularis*), диаметр 5 см; среднеордовикская эпоха (470 млн лет); Ленинградская обл. (commons.wikimedia.org)

Изменились в ордовикском периоде и сами эокриноиды. В отложениях того времени, распространенных в Ленинградской области, часто встречаются скелеты больбопоритеса (*Bolboporites*), размером (высота 1,5 см) и формой похожие на перевернутые ячеистые наперстки, с единственной торчавшей на «макушке» брахиолой (рис. 28.2.18, 28.9). Облик больбопоритесов настолько необычен, что их даже считали шипами морских звезд, а не самостоятельными организмами. Предполагается, что тека больбопоритеса почти целиком погружалась в грунт, а его внутренние органы располагались на поверхности, прикрытые кожистой пленкой.

Важнейшее место в сообществе твердого дна заняли морские лилии (Crinoidea, от *лат*. crinitus — длинногривый), появившиеся в раннеордовикскую эпоху (480 млн лет назад). Благодаря длинным, метровым и более, стеблям, эти иглокожие после смерти превращались в особенно обильный источник первичного материала для твердого грунта как такового. Подсчитано, например, что в штатах Миссури и Айова, где встречаются участки раннекаменноугольного твердого дна площадью несколько квадратных километров, должно было проживать около 100 млн особей этих растениеподобных животных единовременно. Чашечка морской лилии несла многочисленные руки-придатки, да еще с ответвлениями. Устройство самого стебля очень разнообразно, ведь за время эволюции лилий все постоянно менялось: размер и форма самих табличек — члеников, диаметр и очертания отверстия в них (рис. 27.1). (Членики, составлявшие особенно толстые стебли, из-за пятиугольного сечения и тонких внутренних желобков часто вводят во искушение уфоманов, поскольку похожи на окаменевшие пятиугольные гайки с резьбой, до которых человечество не додумалось.) Гибкий стебель закреплял животное на грунте, приподнимая чашечку над дном, что позволяло ориентировать ее по течению. Исходя из модели подвесного

моста, согласно которой упругость конструкции повышается с уменьшением диаметра и увеличением длины ее элементов, а также с усилением роли гибких связок, можно понять, что стебель был особенно гибким именно в растянутом состоянии. Функцию связок у морских лилий выполняли членики меньшего диаметра и, конечно, мускульные тяжи. Такая конструкция и позволяла морским лилиям возносить свою чашечку на большую высоту без риска надломиться. Основание стебля могло ветвиться в виде корневых усиков, чтобы вцепиться в грунт.

Наиболее интересным новшеством морских лилий стали руки — длинные членистые гибкие пищесборные придатки (рис. 28.2.21, 28.10–11). Только некоторые эокриноиды могли посостязаться с ними в размере придатков, и то лишь с самыми короткорукими. Дело в значительной разнице строения брахиол и рук, что сразу бросается в глаза. На последних вдоль пищевых желобков в два ряда сидят игловидные членистые пиннулы, кроющие таблички исчезли (или превратились в небольшие подвижные лопасти), а выстилающие утратили известковый скелет. (У некоторых первых морских лилий над пищесборным желобком еще сохранялись сомкнутые кроющие и выстилающие пластинки, как у других древних иглокожих.) При жизни пиннулами и руками нужно было шевелить — управлять, чтобы они обеспечивали сбор всего съедобного. Значит, необходимо, чтобы амбулакральный желобок вмещал не только водососудистый канал, но также нервный тяж и мускулы для координации движения пиннул, а также кровеносный сосуд — для дыхания. У современных лилий на пиннулах сидят пучки из трех щупальцевидных ножек, ампулы за ненадобностью исчезли. (Возможно, только паракриноидеи самостоятельно приобрели нечто подобное, но расстановка рук в линию не позволила им развить эти органы в ловчую сеть, и «культура панков» среди иглокожих продержалась недолго.)

На протяжении ордовикского–пермского периодов морские лилии были самыми многочисленными иглокожими. На основе сочетания достаточно простых элементов — гибкого стебля, ручного аппарата и прочной чашечки — они произвели огромное разнообразие сидячих форм. Чаще всего эти животные селились там, где проходили морские течения, чтобы пища плыла прямо в руки. Число рук зависело от скорости потока. Поскольку быстрая струя свободно пробивала даже частое сито, можно было уподобиться мелкоячеистой параболической антенне, направленной против течения. Позднедевонские-пермские морские лилии стали использовать силу течений для избавления от своих выделений, выходивших через анальную пирамидку (рис. 28.11). Они разворачивали эту пирамидку (больше похожую на обелиск) по течению, и та, словно каминная труба, усиливала тягу в потоке, проходившем через фильтр из разветвленных рук и членистых пиннул.



Рис. 28.10. Морская лилия кактокринус (*Cactocrinus imperator*), диаметр чашечки до 1,5 см; раннекаменноугольная эпоха (355–350 млн лет); Айова, США; Токийский национальный музей естественной истории (commons.wikimedia.org)



Рис. 28.11. Морские лилии онихастер (*Onychaster flexilis*) и актинокринитес (*Actinocrinites gibsoni*), диаметр чашечки 3,5 см; раннекаменноугольная эпоха (355–330 млн лет); Индиана, США; Хьюстонский музей естественной истории (commons.wikimedia.org)

После пермско-триасового вымирания, очень сильно затронувшего всех древних иглокожих, морские лилии быстро восстановились, но их прежний «растительный» образ жизни оказался под угрозой: другие иглокожие — копьеносные морские ежи (Cidaroidea) — доэволюционировали до подвижных и весьма прожорливых созданий с крепкими зубами, способными выгрызать даже твердое дно вместе с его обитателями. (Членики морских лилий того времени с характерными «погрызами» ежей составляют пятую часть их остатков.) Пришлось искать иные формы бытия.

Среднетриасовые-раннеюрские морские лилии трауматокриниды (Traumatocrinidae) и пентакринитины (Pentacrinitina) в поисках спокойной жизни покинули морское дно, используя возможности гибкого стебля. Они закреплялись корневыми усиками на топляках (плавающих стволах погибших деревьев) и зависали «вниз головой», напоминая из-за длинных рук с частыми пиннулами абажуры до 40 см в диаметре (рис. 28.12). Обитатели таких «висячих садов» достигали длины 2 м, существовали и 11-метровые гиганты. Эти лилии не были какой-то исключительной редкостью, и в витринах многих немецких магазинчиков выставлены огромные плиты с их «букетами», добытые в карьерах Хольцмадена, где разрабатывали кровельные сланцы. Рудокопы, давно знакомые с этими ископаемыми, прозвали их швабской головой Медузы. Такая «голова Горгоны Медузы» была изображена в 1724 г. Эберхардом Фридрихом Гиемером, штутгартским капелланом и доктором естественных наук, как допотопная офиура. (Метровый образец уцелел и хранится в Гёттингенском университете.)

Среднетриасовые-меловые лилии ровеакриниды (Roveacrinida), наоборот, всплыли благодаря небольшому размеру (диаметр чашечки до 8 мм) и с помощью длинных рук и пиннул парили в водной толще. Между пластинками в основании рук есть

заметные мускульные ямки, поэтому понятно, что ровеакриниды могли двигаться, как медузы, взмахивая всеми руками сразу. Местами сланцы Зольнхофена, куда когда-то нападали их мелкие скелетики, напоминают поле, усыпанное черными снежинками (рис. 24.6, 28.13). Коматулиды (Comatulidae) в юрском периоде сорвались с места, помогая себе более гибкими, чем у их предков, руками. От стебля они отказались совсем, заменив его массивной табличкой с членистыми корешками, несущими коготки (рис. 28.14). Эти, в основном тропические, формы процветают до сих пор, возможно, потому, что они ядовиты и способны восстанавливать оторванные руки. А изокриниды (Isocrinidae) научились ползать по дну, цепляясь за него руками; при этом они на скорости 3,6–10,8 м/ч волокут за собой довольно длинный (20–30 см) стебель. Почти все последние стебельчатые лилии — изокриниды и циртокриниды (Cyrtocrinidae) — еще в юрском периоде вынуждены были спуститься на глубины 100 м и более, где гораздо меньше хищников, способных потревожить их почти что вечный покой. Но даже там циртокриниды уподобились небольшому (4–5 см высотой) известковому комочку: стебель превратился в жесткий штырь, а руки свернулись в плотный пучок, расположенный под прямым углом к стеблю.



Рис. 28.12. Гигантская морская лилия трауматокринус (*Traumatocrinus*), высота 50 см; позднетриасовая эпоха (235–205 млн лет); Китай (НИГПАН)

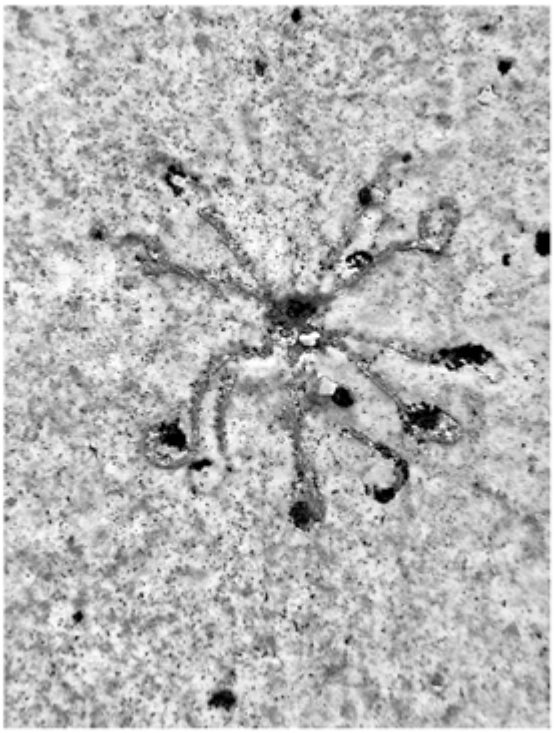


Рис. 28.13. Морская лилия саккокома (*Saccocoma tenella*), внешний диаметр 4 см; раннеюрская эпоха (150 млн лет); Зольнхофен, Германия (commons.wikimedia.org)

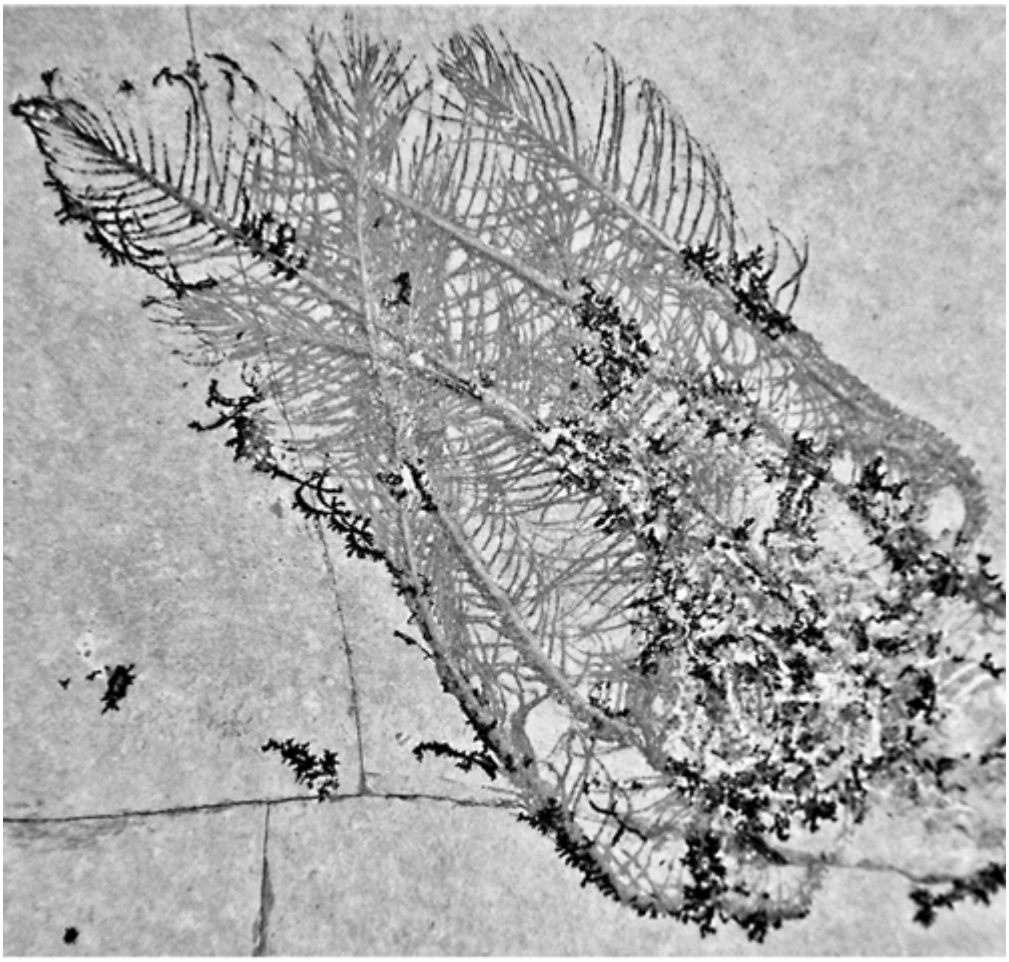


Рис. 28.14. Морская лилия птерокома (*Pterocoma pennata*), длина рук 10 см; раннеюрская эпоха (150 млн лет); Зольнхофен, Германия (commons.wikimedia.org)

Что касается происхождения морских лилий, то их непосредственными предками, скорее всего, были диплопориты (Diploporita, от *греч*. δι-πλαξ — двойной и πορος — отверстие, пора) — стебельчатые иглокожие с угловатыми чашечками, пищесборные придатки которых имели полости, как руки лилий, но чашечки состояли из пористых пластинок, как у ромбифер и эокриноидов. Сами же эокриноиды, возможно, являлись потомками эдриоастероидов, хотя не исключено их происхождение от других кембрийских иглокожих. А мы

возвращаемся к эдриоастероидам, поскольку именно эти иглокожие стали предками всех других современных (и ряда исчезнувших) групп.

Проще всего «превратить» эдриоастероида в морскую звезду (Asteroidea, от *греч*. αστηρ — звезда и ειδοζ — вид): перевернуть и научить перебирать амбулакральными ножками (рис. 28.2.22–25). В какую-нибудь сторону да пойдет. Поскольку некоторые эдриоастероиды удерживались на дне при помощи кожистого мешочка, а не были вцементированы в грунт, оторвать их и перевернуть было, в общем-то, несложно. Конечно, среди эдриоастероидов не было лучистых форм, зато немало современных звезд все еще похожи на пятиугольники и на шарики. Ротовое отверстие и у тех и у других обрамляли укрупненные амбулакральные пластинки, но у звезд они обрели некоторую подвижность, чтобы проталкивать пищу внутрь (рис. 28.15). Не исключено, что эти пластинки приподнимались уже у эдриоастероидов, таких как херопиргус. Раннесилурийская морская звезда бделлакома (*Bdellacoma*) сохранилась с некоторыми внутренними органами, как и херопиргус, в Херефордшире. Подобно нынешним, она защищалась педицелляриями (*лат*. pedicularis — вошебойка) — парными короткими изогнутыми иглами, которые с помощью мышечных тяжей срабатывали, как ножницы, избавляя поверхность животного от паразитов и вцепляясь в мелкую добычу. Были у бделлакомы и длинные печеночные мешки, способствовавшие пищеварению, поскольку при замкнутой кишке переваривать пищу требовалось особенно тщательно. Однако слишком крепкий панцирь древних морских звезд предполагает, что они еще не могли выворачивать желудок, чтобы охватить крупную жертву. У современных форм панцирь заменился мускулистым мешком с подвижными относительно друг друга пластинками. От своих потомков те звезды отличались и длинными остроконечными амбулакральными ножками без присосок, сидевшими в открытой

амбулакральной борозде. Ведь у неподвижных предков — эдриоастероидов — присоски за ненадобностью отсутствовали. Опасными хищниками, способными широко растягивать рот, обволакивать жертву желудком и переваривать ее, не заглатывая, они стали в мезозойскую эру, когда их эволюция, по сути, началась заново. Главное, чтобы добыча не слишком сильно сопротивлялась и не бегала быстро. А таких было немало: двустворки, морские ежи. (И что с того, что родственники по эдриоастероидной линии? Ведь дальние.)

Морские звезды и змеехвостки, или офиуры (Ophiuroidea, от *греч.* οφις — змея и ειδος — вид), разделились уже в раннеордовикскую эпоху (480 млн лет назад). Это произошло не сразу, а через несколько промежуточных групп, самую обширную из которых составляли ордовикские сомастероиды (Somasteroidea, от *греч.* σωμα — тело, αστηρ — звезда и ειδος — вид). Они напоминали звезд, но при этом обладали более сложными челюстями, как офиуры. Челюсти получились благодаря добавлению к ротовым пластинкам все большего числа подвижных скелетных элементов. Было у сомастероидов и «лица необщее выраженье»: лучи напоминали цветочные лепестки, а усиливали сходство известковые стерженьки, расходящиеся косыми рядами от амбулакральных пластинок, словно жилки (рис. 28.2.23–24). Интересно, что мадрепорит у сомастероидов все еще находился на брюшной стороне (как и у первых офиур, современные его совсем утратили). Такое положение этого пограничного с внешней средой элемента удобным вряд ли можно назвать, но связь с прошлым просто и быстро порвать невозможно: у неперевернутых предков — эдриоастероидов — мадрепоровая табличка располагалась наверху теки, где вбирать воду проще.

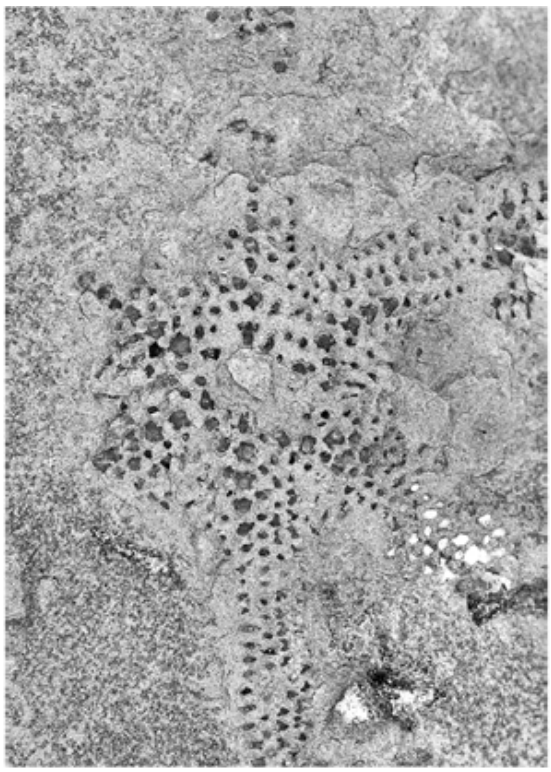


Рис. 28.15. Морская звезда промопалеастер (*Promopalaeaster*), длина луча 2,5 см; позднеордовикская эпоха (445 млн лет); Огайо, США (commons.wikimedia.org)



Рис. 28.16. Офиура лориоластер (*Loriolaster mirabils*), длина луча 5 см; раннедевонская эпоха (405 млн лет); сланец Хунсрюк, Германия; Хьюстонский музей естественной истории (commons.wikimedia.org)

Офиуры не заглатывают добычу целиком, а измельчают ее челюстями и зубами, которые образовались со временем из неподвижных элементов теки. Лучи у них сочленяются свободно — каждый с помощью примерно сотни внутренних осевых члеников, или позвонков (видоизмененных амбулакральных пластинок; рис. 28.2.26). Снаружи позвонок заключен в кольцо из спинного, брюшного и двух игольчатых боковых щитков. На гибких лучах офиуры быстрее других иглокожих скользят по поверхности осадка или мгновенно исчезают в любой расщелине. Но это современные.

Древние офиуры, такие как позднеордовикская протастерина (*Protasterina*), найденная в штате Кентукки, и раннедевонский лориоластер (*Loriolaster*) из сланца Хунсрюк, еще не обладали большой гибкостью членов и члеников и внешне отличались от разделивших с ними морское дно звезд лишь чуть более узкими лучами (рис. 28.16). Неудивительно, что водососудистая система, управляющая движением, у них была не такой, как у современных форм: зигзагообразный канал, проходивший сквозь луч, не имел пережимов, отвечавших бы мускулам-замыкателям. Кроме того, амбулакральные бороздки в лучах были открыты, а не сомкнуты и амбулакральные пластинки не слились в плотные позвонки. Такая водососудистая система не могла обеспечить перепад давления в канале и ножках между отдельными члениками. Наряду с отсутствием шарнирных суставов эта особенность строения не позволяла отдельным элементам скелета смещаться относительно друг друга. Вряд ли древним офиурам подошло бы название «змеехвостки». Они, конечно, ползали, используя растяжимость радиальных каналов и мускулатуру поочередно расположенных длинных амбулакральных ножек (у современных ножки — мелкие, лишены ампул и служат лишь для дыхания и осязания), но совсем не так ловко змеясь, как мезозойские и кайнозойские формы. Однако все это не помешало

им стать весьма многочисленными обитателями мелководья. Так, на раннедевонском шельфе Южной Африки, открывавшемся в весьма прохладный океан Рея, на квадратном метре могло скопиться до 2000 офиурок одного вида (там они и остались вместе с 400 стилофорами, накрытые подводным оползнем). Стремление сбиться в большую кучу вообще свойственно офиурам всех времен вплоть до нынешних дней; особенно обильные скопления известны из мезозойских и кайнозойских отложений (рис. 28.17). Впрочем, и другие иглокожие (морские ежи, стилофоры, даже неподвижные эдриоастероиды) тоже постоянно стремились к «общественной» жизни. Со временем некоторые офиуры, подобно морским лилиям, даже плавать научились, но исключительно с помощью «арендованных» плавсредств. Например, они забираются под купола крупных медуз и кочуют по волнам вместе с ними. До истинного паразитизма дело еще не дошло: змеехвостки ограничились клептопаразитизмом.



Рис. 28.17. Скопление офиур палеокома (*Palaeocoma egertoni*), диаметр панциря 0,1 см; раннеюрская эпоха (190–185 млн лет); Дорсет, Англия (commons.wikimedia.org)

Две самые «свежие» большие группы иглокожих — морские ежи (Echinoidea, от *греч*. εχινοζ — еж и ειδοζ — вид) и голотурии (Holothuroidea, от *греч*. ολοζ — целый, совершенный, θυριζ — окошко и ειδοζ — вид), вероятно, возникли в середине — конце ордовикского периода (455–450 млн лет назад). Морские ежи, по крайней мере те, которых мы легко можем обнаружить на любом тропическом мелководье, например в Карибском море, вполне оправдывают свое имя: это игольчатые колючие шарики. Острые и шипастые, как гарпуны, колючки длинноиглых ежей, вроде диадемы (*Diadema antillarum*), достигают в длину 30 см. Они каменные, поэтому легко обламываются и крошатся, воткнувшись в тело, и приходится ждать, пока многочисленные нарывы не прорвет и куски игл не выйдут сами. Совсем не угрожающе выглядят морские яйца (*Tripneustes ventricosus*): большие и круглые, с частыми серыми колючками с проседью,

они очень похожи на настоящих ежей, свернувшихся в колючий шарик. А карандашный еж (*Eucidaris tribuculoides*), когда сидит на камне и шевелит своими толстыми буроватыми иглами, напоминает маленький инопланетный трансформер. Красные каменные ежи (*Echinometra lucunter*) порой густо усеивают коралловые постройки и буквально вгрызаются в твердое морское дно и прочные скелеты сидячих животных, чтобы соскрести с них все съедобное или выгрызть себе удобную норку. (Достать его оттуда совершенно невозможно.) Делают они это упорно и довольно быстро с помощью пяти остро заточенных долотовидных пластинчатых зубов и помогая себе крепкими околоротовыми иглами. Изнутри зубы поддерживает подвижный скелетный челюстной аппарат, который за ажурный вид, как у древнего масляного светильника, назван аристотелевым фонарем. (Аристотель первым и обратил внимание на сходство.) И подвешен он, как фонарь, за дужки к ушкам пластинок теки. У современных морских ежей фонарь состоит из 25 пластинок разной формы, включая сами зубы, которые сжимаются и разжимаются с помощью мощных мышечных рычагов. За время эволюции ежи «изобрели» самозатачивающиеся зубы: по мере истирания они обламываются вдоль узкого желобка, проходящего параллельно рабочей кромке, и в ход идет следующее лезвие (как в канцелярском ноже для заточки карандашей). Прочные зубы — единственный элемент скелета, который не имеет полой стереомной структуры, а состоит из плотно уложенных складчатых кальцитовых слоев. Такие элементы повышенной жесткости появились у каменноугольных морских ежей.

Первые морские ежи (2–2,5 см в диаметре) подобным инструментом еще не обладали и вместо долотовидных зубов скоблили грунт небольшими шиповидными табличками. Сами они были очень похожи на эдриоастероидов с шаровидной текой (некоторые до сих пор остаются такими). По сути, круглого эдриоастероида, вроде среднекембрийского тотиглобуса

(*Totiglobus*), что жил в Западной Лаврентии на месте современной Невады, нужно было только оторвать от грунта и перевернуть «вверх ногами» (если это понятие к нему вообще применимо). У тотиглобуса амбулакральные желобки расходились от ротового отверстия правильными радиальными рядами почти до противоположного полюса сферической теки (рис. 28.2.27). Только рот открывался наверху, а не снизу, как у морских ежей. Сейчас трудно с уверенностью сказать, что ежи ведут свое начало от эдриоастероидов (вероятно, от каких-то более ранних иглокожих), но исключить такую возможность нельзя, поскольку из всех древних иглокожих именно эти создания более всего напоминают морских ежей. Тем более что палеозойские представители группы еще не отличались единством конструкции теки. У кого-то амбулакральные желобки были очень узкими, как у многих эдриоастероидов, у кого-то, наоборот, амбулакральные зоны разрослись до масштабов многорядных полей (рис. 28.2.28). А некоторые ордовикские виды вообще обходились без «лишних» пластинок, не связанных с водососудистой системой. И все они оставались шариками с иголками. Правда, иголки были мелкие и неподвижные и сидели они лишь на амбулакральных табличках, защищая выходы и входы водососудистой системы.

Росли палеозойские ежи в основном за счет добавления к теке новых пластинок (опять же как эдриоастероиды и другие древние иглокожие). Сохраняли они во всех амбулакральных пластинках и сходные по размеру дырки, чтобы просовывать сквозь них одинаковые ножки (тоже как их предшественники). Для защиты этих нежных ответвлений, которые каждый так и норовил откусить, ежи, подобно морским звездам, к девонскому периоду обзавелись щипчиками — педицелляриями, причем крупными — миллиметровой величины. Лишь в каменноугольном периоде, когда ежи археоцидариды (Archaeocidarida), вероятно, стали активнее перемещаться, ножки на околоротовой части теки укрупнились (поскольку отверстия для них увеличились). Тогда

же у них появились подвижные иглы, управляемые мускульными тяжами, о чем можно судить по развитию на пластинках теки суставных головок, поддерживающих шипы, и кольца из мелких иголок, защищавших мышечную ткань (рис. 28.18, 28.19). (Со временем эти мышцы стали использоваться некоторыми ежами, чтобы шагать на иглах, как на ходулях.) Еще одним новшеством археоцидарид, которые, вероятно, были предками современных копьеносных ежей (таких как карандашный еж), стала способность строить теку, не только добавляя новые пластинки, но и моделируя старые: они частично растворялись изнутри и нарастали по краям за счет растворенного карбоната. Так, постоянно надстраивая пластинки, теперь растут все эти иглокожие. Итоговая конструкция стала жестче, и, обладая прочной текой, ежи смогли проникнуть в грунт. (А палеонтологи вместо расплющенных палеозойских скорлупок получили красивые цельные мезозойские и кайнозойские панцири.) Присутствие морских ежей, даже если от колючих шариков ничего не осталось, выдают их следы скобления — ведь они тоже пятилучевые (по числу зубных рядов). А скоблили ежи в поисках съедобного все, в том числе раковины брахиопод, панцири других ежей.

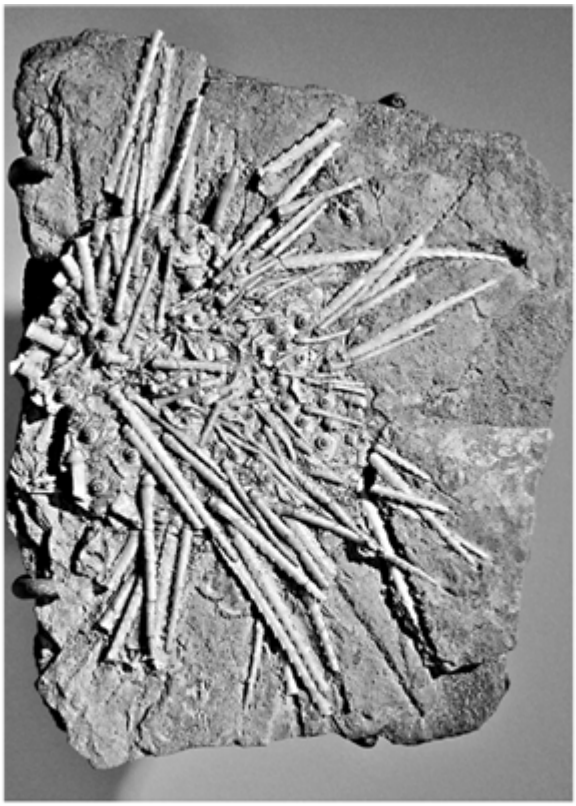


Рис. 28.18. Морской еж археоцидарис (*Archaeocidaris*), длина игл до 4 см; позднекаменноугольная эпоха (307–300 млн лет); Техас, США; Хьюстонский музей естественной истории (commons.wikimedia.org)

В мезозойскую эру часть морских ежей начала осваивать «подземные этажи» осадочных отложений. Имея на вооружении мощный зубной аппарат, они смогли в конце концов (в кайнозойскую эру) забуриться даже в твердые, скальные, грунты и закопаться глубоко в ил. Живя в иле, пришлось, правда, пожертвовать ежиным обликом: при прокладке туннелей иголки только мешали. И поскольку двигаться нужно было, придерживаясь одного направления (хаотичное тыканье в разные стороны прекратилось из-за неоправданных энергозатрат), ежи вновь стали двусторонне-симметричными — со ртом на переднем конце овальной или уплощенной теки и анальным отверстием на заднем. Последнее иногда окружает плотный частокол из игл, чтобы поток воды, заглатываемой вместе с грунтом, выводился в одном направлении. Такие неправильные (это их научное имя), в

отличие от круглых шариков, морские ежи появились в юрском периоде и особенно многообразны стали начиная со второй половины мелового (рис. 28.20, 28.21). Именно они отвечают теперь за переработку морского дна. Каждый еж взрыхляет в день до 8520 $см^3$, образуя протяженные горизонтальные туннели, узнаваемые по полулунным стопочкам отработанного и утрамбованного осадка, как бы проткнутого штырем (это ил, заполнивший полость, прежде размытую водой из ануса).



Рис. 28.19. Морской еж сфертуарус (*Sphaertuarus*), диаметр с иглами 7 см; позднеюрская эпоха (150 млн лет); Марокко; Хьюстонский музей естественной истории (commons.wikimedia.org)

От древних морских ежей в ордовикском периоде «ответвились» офиоцистии (Ophiocistioidea, от *греч.* οφιζ — змея, κυστιζ — пузырь и ειδοζ — вид), которые, судя по выпавшим зубам, еще ползали в позднетриасовую эпоху (470–230 млн лет назад). Известковая тека офиоцистий, похожая на сшитый из

кожаных пластин средневековый шлем с многочисленными вырезами по краям, долго вводила палеонтологов в заблуждение. Они представляли ее как чашечку, покачивавшуюся на длинном членистом стебле. Тем более что пять разветвленных пучков гипертрофированных амбулакральных ножек очень напоминали пищесборные придатки эо-, пара- и прочих криноидей. Однако «лилия» оказалась с зубами. И это не метафора. В центре чашечки располагался аппарат из пяти радиальных рядов острых треугольных зазубренных пластин, обращенных к центру. Каждый ряд очень напоминал акулью зубную батарею, где новые зубы приходят на место старых по мере их стачивания. Изнутри зубы поддерживались аристотелевым фонарем, как у морских ежей.

Цельные скелеты офиоцистий с окаменевшей воднососудистой системой, конечно, происходят из раннесилурийского Херефордшира. Местная пятиугольная окаменелость получила имя солласина Ктулху (*Sollasina cthulhu*). Род еще в 1924 г. был назван в честь первооткрывателя — геолога и антрополога Уильяма Солласа из Оксфордского университета (он же выделил офиоцистий в отдельный класс). Вид же увековечил в палеонтологической литературе еще одну фантастическую тварь (наряду с существами из русского фольклора, фантазийных романов Джона Толкина и звездных миров Станислава Лема). На сей раз пришел черед Ктулху — многощупальцевого монстра, созданного фантазией Говарда Филлипса Лавкрафта. Ископаемый Ктулху, пусть и всего-то 3 см в поперечнике со всеми своими «щупальцами», благодаря многоногости (по девять разной длины в каждом из пяти пучков) и чешуйчатости, и вправду выглядит не менее загадочно, чем его тезка (рис. 28.2.29, 28.22). Просветив Ктулху насквозь с помощью разных приборов, у него распознали не только мадрепоровую пластинку и половую пору рядом с ней (на нижней стороне), но и кольцевой канал воднососудистой системы.



Рис. 28.20. Морской еж эхинолампас (*Echinolampas ovalis*), диаметр 1 см; миоценовая эпоха (15–10 млн лет); Медок, Франция (commons.wikimedia.org)

Древнейшие голотурии, например раннедевонская палеокукумария (*Palaeocucumaria*) из Хунсрюка, если смотреть на них «в фас», выглядели точно так же. Даже количество гипертрофированных ножек (по 5 мм длиной), покрытых пластинками и не способных поэтому сокращаться, почти совпадает (хотя у морских огурцов они считаются щупальцами), и крупная мадрепоровая пластинка, от которой отходил каменистый канал, сидела на том же месте (рис. 28.2.30, 28.23). Сохранились у древней голотурии и несколько внутренних рядов из заметных известковых элементов, — вероятно, рудимент аристотелева фонаря. (Сам фонарь «погас» и уже не выполнял своих функций.) С другой стороны (и это действительно другая сторона родословного дерева иглокожих), Ктулху похож на морских ежей: у него была крупнопластинчатая тека и челюстной аппарат с долотовидными зубами. Если монструозность чудовищ

(или чудовищность монстров?) — результат смешения признаков очень разных существ, то херефордширский Ктулху — подлинный монстр.



Рис. 28.21. Морские ежи параскутелла (*Parascutella*), диаметр до 10 см; миоценовая эпоха (23–5 млн лет); Франция; Музей естественной истории (commons.wikimedia.org)

Дальше голотурии и морские ежи стали эволюционировать по-разному. Первые постепенно, еще будучи офиоцистиями, приобрели взамен защищенных трубчатых придатков гибкие щупальца. На щупальцах пока сохранялись крохотные ситовидные чешуйки, а на теле — сплошной, но уже не спаянный воедино известковый панцирь, позволявший животному изгибаться (рис. 28.2.31). Позднее у морских огурцов остались лишь мелкие (0,1–0,8 мм в диаметре) подкожные пластинки, похожие на дырчатые пуговицы, колесики со спицами, якорьки

или трехлучевые иглы с игольными ушками почему-то на остриях. Взамен пятизубых челюстей у них появилось пятиугольное известковое околоротовое кольцо. Вместе со скелетом они утратили и часть генного комплекса, отвечающего за обызвествление. Но пять продольных двойных рядов амбулакральных ножек по-прежнему в ходу — по крайней мере те три ряда с присосками, на которых голотурии лежат. Есть и совсем обезножившие формы. Перемещаются современные голотурии, сокращая кольцевые и продольные мускулы стенки тела. Вероятно, усиленной мышечной системой обладали уже девонские представители этой группы, поскольку их тела сохранились и в сжатом, и в растянутом виде.

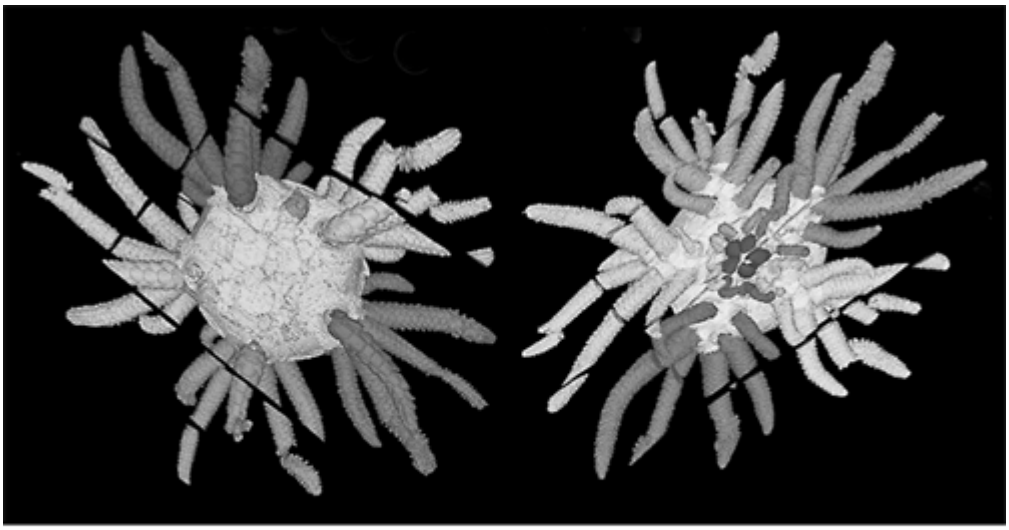


Рис. 28.22. Офиоцистия солласина (*Sollasina cthulhu*), вид со спинной и ротовой сторон, компьютерная реконструкция на основе серийных срезов, ширина панциря 1,5 см; раннесилурийская эпоха (430 млн лет); Херефордшир, Англия (D. Siveter; OUMNH)

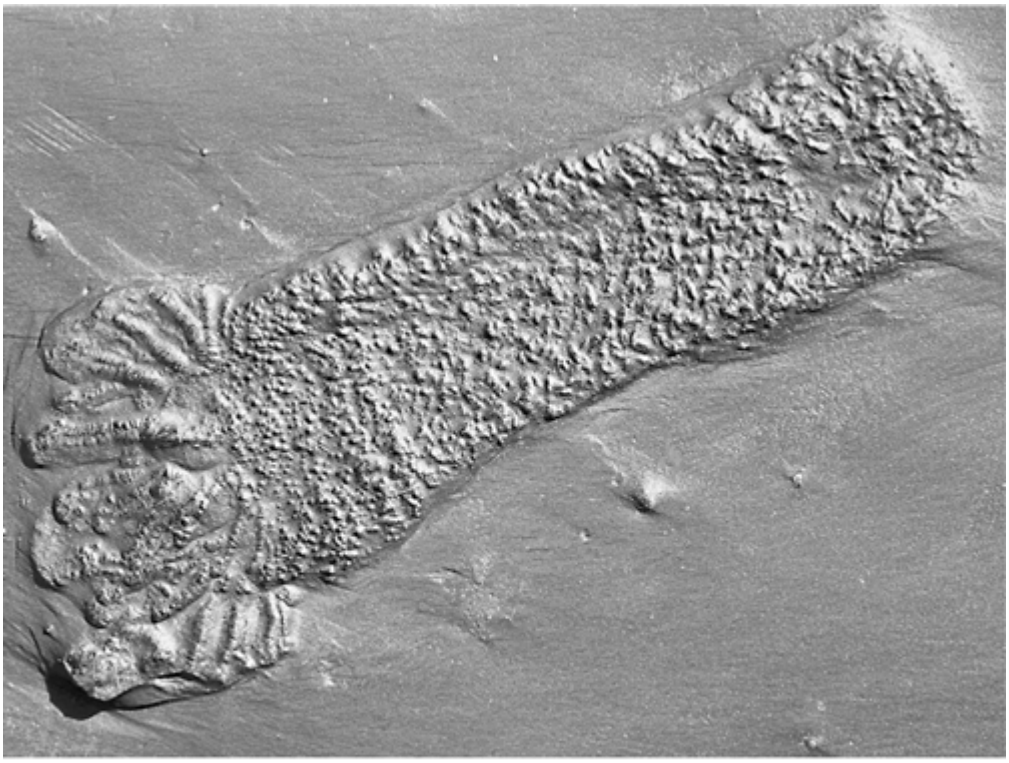


Рис. 28.23. Голотурия палеокукумария (*Palaeocucumaria hunsrueckiana*), длина 4,5 см; раннедевонская эпоха (405 млн лет); сланец Хунсрюк, Германия (commons.wikimedia.org)

В мезозойскую эру голотурии нашли свой дом — океанскую бездну. Именно там по дну бродят «тучные стада» удивительных созданий, похожих на прозрачные многоногие дирижабли или миниатюрных рогатых слоников с несколькими хоботками. Несмотря на столь необычный вид, глубоководные жители еще и плавать умеют. К сожалению, их история известна только по скелетным пластинкам. Однако уже в раннеюрских морских заводях Европы голотурий развелось столько, что некоторые хищники сели на диету из этих существ, оставив нам 10-сантиметровые лентовидные копролиты, набитые исключительно их скелетными остатками. Не исключено, что этими разборчивыми хищниками тоже были… голотурии.

В глубинах океана иглокожие столкнулись со своими дальними родственниками — кишечнодышащими (Enteropneusta, от *греч*. εντερον — кишки и πνεο — дышать). Так же как и

хордовые (Chordata, от *греч*. χορδη — струна), включая человека, они относятся к вторичноротым животным (Deuterostomia, от *греч*. δευτεροζ — второй и στομα — рот). Иначе говоря, к тем, у кого рот не связан с эмбриональным бластопором (т.е. областью эмбриона, где формируется первичный кишечник), а прорывается в ином месте. Червевидные кишечнодышащие настолько не похожи на большинство вторичноротых, что их древних соплеменников пытаются углядеть либо среди голотурий, либо среди еще одной странной группы иглокожих — стилофор (Stylophora, от *греч*. στηλη — столб и φορεω — носить).

Стилофоры существовали 505–300 млн лет назад (со среднекембрийской до позднекаменноугольной эпохи). У них вроде бы имелись овальное уплощенное с боков туловище с жаберными щелями, подвижный хвост (все вместе не более 2 см длиной) и даже что-то вроде хвостового плавничка (но загнутого вперед) торчало в начале хвоста (рис. 28.24). Правда, все это было покрыто известковыми пластинками, чего ни у каких других вторичноротых никогда не наблюдалось. (Ну мало ли что, в ископаемой летописи и не такое найдется.) Для этих организмов даже красивое название придумали — кальцихордаты (Calcichordata, от *греч*. χαλιξ — известняк и χορδη — струна) и посчитали их общими предками всех вторичноротых.

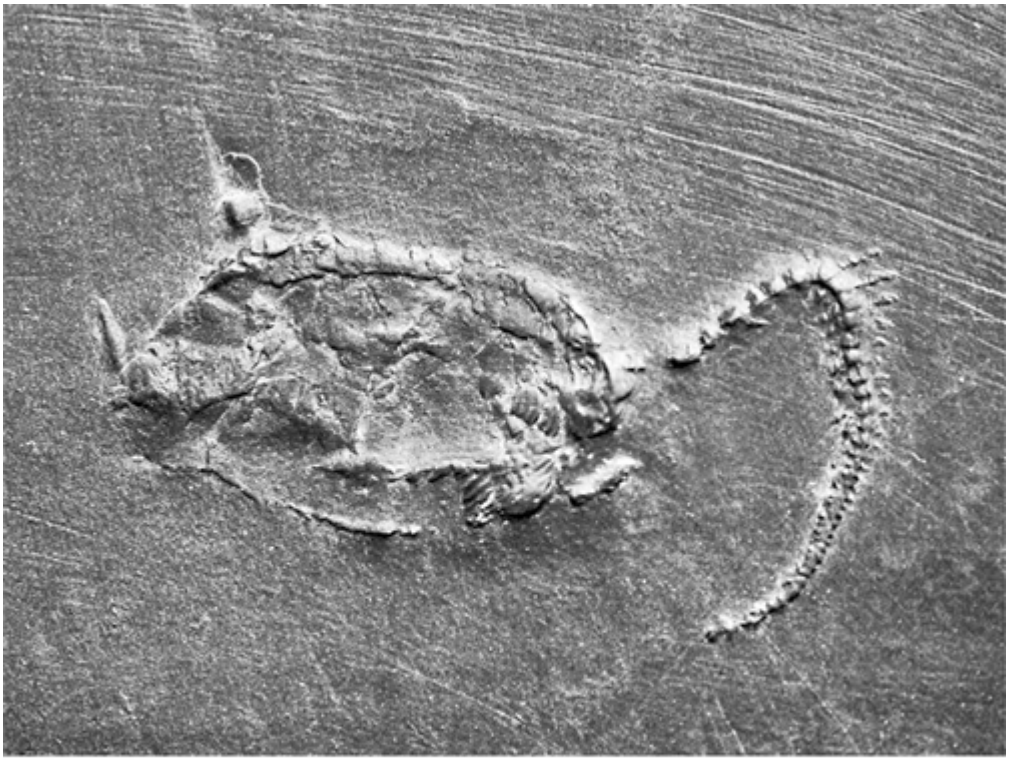


Рис. 28.24. Стилофора реноцистис (*Rhenocystis latipedunculata*), длина теки 2 см; раннедевонская эпоха (405 млн лет); сланец Хунсрюк, Германия (commons.wikimedia.org)

Вот только внимательное изучение раннеордовикской стилофоры торалицистиса (*Thoralicystis*) из морей Западной Гондваны (ныне хребет Антиатлас в Марокко) показало, что все наоборот. «Хвост» — это на самом деле передний аулакофор с пищесборным желобком, ведущим в ротовое отверстие, как у солют (рис. 28.2.9). Вдоль желобка под кроющими пластинками проходил канал водососудистой системы с узкими амбулакральными ножками. Раз так, то и «жабры» вовсе не жабры, а дыхательные поры, расположенные позади крупнотаблитчатой теки. А сама тека сплющена не с боков, а сверху и снизу. Так и лежала на дне, тоже как панцирь солюты. От последних стилофоры отличались как раз отсутствием подвижного «хвоста» — стелы, вместо которого у них образовались два роговидных задних выступа теки. Получается, что и питались они, и передвигались, изгибая свой пищесборный

вырост. Поздние, девонские и каменноугольные, виды даже приобрели почти правильную двустороннюю симметрию. Именно они-то и вводили ученых в заблуждение о природе этих существ.

Ближайшие родственники иглокожих среди современных животных — полухордовые (Hemichordata, от *греч*. ημι- — полу- и χορδη — струна) — совершенно на них не похожи: ни известковых табличек, ни звездчатой симметрии. Одни из полухордовых — кишечнодышащие — особенно разнообразны в почти недоступных глубинах океана. Другие — крыложаберные (Pterobranchia, от *греч*. πτερυξ — крыло и βραγχοζ — жабра) — знакомы только специалистам, и в основном по единичным видам, спрятавшимся среди столь же мелких, как они, колоний мшанок. И если бы не богатое историческое прошлое крыложаберных, о полухордовых палеонтологи и не вспоминали бы.

Однако для понимания происхождения не только иглокожих, но и хордовых, вплоть до человека, эти червевидные создания весьма важны. У них есть жесткое выпячивание кишки, которое называется стомохордом (от *греч*. στομα — рот и χορδη — струна, сделанная из кишки) и несколько напоминает хорду. Эта «струна», одетая в коллагеновую оболочку, служит опорой для «сердечно-почечной» сети, густо оплетающей стомохорд. Личинка у полухордовых двусторонне-симметричная, плавающая и питающаяся с помощью пары венчиков из крупных ресничек, причем околоротовой венчик фестончатый. И личинка эта — такая же, как у некоторых иглокожих (хотя и развивается в двусторонне-симметричный организм). А еще у них есть несколько пар симметрично расположенных жаберных щелей, через которые кишечник сообщается с внешней средой (потому часть их них и называется кишечнодышащими, хотя мы, хордовые, почти все такие). Все это роднит полухордовых и с древними иглокожими, и со многими первичноводными

хордовыми вплоть до настоящих рыб. Молекулярные биологи уверены, что полухордовые являются ближайшими родственниками именно иглокожих, и объединяют их в группу амбулакрарии (Ambulacraria). Само название еще в 1869 г. предложил биолог Илья Ильич Мечников, который пришел к таким же выводам, изучая особенности личиночного развития этих животных.

Первыми среди полухордовых в палеонтологической летописи отметились кишечнодышащие. Древнейший представитель группы — спартобранхус (*Spartobranchus*) из сланца Бёрджесс (505 млн лет назад), конечно, выглядел червяк червяком. Это существо, 10 см длиной, ползало по дну, возможно, зарывалось по самый воротничок в осадок и процеживало воду с помощью жаберных щелей (а не собирало всякий «мусор» со дна, как делают нынешние кишечнодышащие). Действительно, у спартобранхуса был и вытянутый конический хоботок с ротовым отверстием у основания, и воротничок, отделявший хоботок от туловища (в передней части которого прорезались жаберные щели; рис. 28.2.1). Однако, что самое интересное, у него был органический решетчатый жаберный скелет, окружавший начало кишечника (который тоже прекрасно виден). Этот скелет оказался сложнее, чем у его современных родственников, и похож на таковой позвоночных. Наверное, не случайно генный комплекс, отвечающий за развитие хрящевого скелета и жаберных щелей у полухордовых, тот же самый, что и у их недалеких родственников — хордовых. Судя по молекулярно-генетическим данным, хрящевой скелет мог быть и у предков иглокожих, но они его лишились или, скорее, «отказались» от дополнительной внутренней опоры за ненадобностью. Иначе говоря, все как у людей, ну по крайней мере — как у кишечнодышащих. Даже какое-то стержневидное утолщение внутри хоботка имелось, похожее на стомохорд.

И это далеко не единичная находка: скопления остатков спартобранхусов в сланце Бёрджесс напоминают мгновенный снимок морского дна, сделанный с батискафа. А вот появления в ископаемой летописи его ближайших родственников пришлось дожидаться почти 200 млн лет. Следующие кишечнодышащие встречаются в лагерштетте Мэзон-Крик, сформировавшемся к исходу каменноугольного периода у впадения дельты крупной реки в тропическое море на месте штата Иллинойс. И это уже были формы, похожие на современных кишечнодышаших без всяких оговорок (рис. 28.25). Именно у них хобот вытянулся в длинный конус и, вероятно, приобрел алую окраску, поскольку яркие пигменты не только отпугивают хищников, но и сами по себе неприятны на вкус и на запах. А желающих полакомиться мясистыми червями в Мэзон-Крик хватало: и мечехвосты с ракоскорпионами, и древние десятиногие раки, и акулы, и единственный в своем роде туллимонструм (*Tullimonstrum*).



Рис. 28.25. Кишечнодышащее мазоглоссус (*Mazoglossus ramsdelli*), длина 4 см; позднекаменноугольная эпоха (309–307 млн лет); Мэзон-Крик, Иллинойс, США (commons.wikimedia.org)

С наступлением мезозойской эры проворные конкуренты за «безбедную» жизнь в тонком иле (двустворки, раки, морские ежи и многие другие) вытеснили медлительных червяков в глубокую во всех отношениях темень. Там они, беспрерывно заглатывая грунт, и продолжают накручивать свои спиральные дорожки. По таким следам, хорошо сохраняющимся в затвердевшем со временем осадке, можно судить об их незримом присутствии, даже когда от самих животных ничего не осталось. (И обильные следы, и редкие остатки самих триасовых и юрских кишечнодышащих попадаются уже в относительно глубоководных отложениях.)

Среднекембрийский спартобранхус делил «жилплощадь» с другими родственниками. Одним из них был червь оэсия (*Oesia*), очень на него похожий, но живший в собственной трубке,

торчавшей над дном и имевшей правильные ромбические выступы (рис. 28.26). (Эти сплющенные волокнистые трубки давно известны из кембрийских отложений Лаврентии, Сибири и Южного Китая, но пока в них не обнаружили остатки кишечнодышащих, они считались слоевищами водорослей и даже стеблями древних растений.) Другой родич — герпетогастер (*Herpetogaster*). Он был примерно такого же размера, как спартобранхус, только свернулся дугой и закрепился на дне с помощью стебелька (рис. 28.2.2). Еще он отрастил пару длинных перистых щупалец — достаточно длинных и ветвистых, чтобы признать в нем представителя крыложаберных, тоже сидячих, с подковообразным телом, парой жаберных пор и венчиком перистых щупалец (число которых варьирует от 2 до 18 в зависимости от размера особи), покрытых ресничками для сбора пищи. Вот только крыложаберные очень мелкие (0,5–7 мм длиной) и живут колониями в трубчатых домиках. А герпетогастер был большим и одиноким.

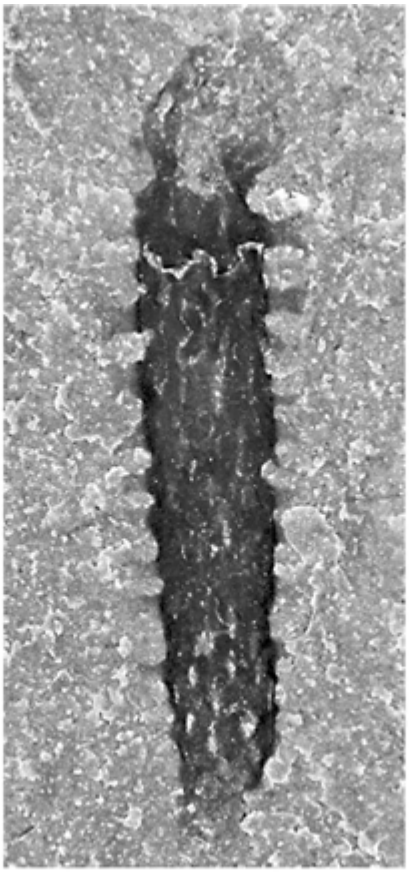


Рис. 28.26. Трубка полухордового алданофитона (*Aldanophyton antiquissimum*), длина 3 см; раннекембрийская эпоха (513 млн лет); р. Лена, Якутия

Видимо, чтобы не скучать, он дал начало двум другим группам палеозойских кишечнодышащих. Одну из них — граптолитов (Graptolithina, от *греч.* γραπτοζ — писаный и λιθοζ — камень) — палеонтологи долго считали загадкой природы (странноватыми мшанками или гидроидными полипами, даже головоногими моллюсками, часто — водорослями). Другую — элдониид (Eldoniida) — относили… к медузам. Истинную природу граптолитов, изучая строение их органических трубочек, в начале прошлого века раскрыл зоолог Александр Сергеевич Щепотьев из Санкт-Петербургского университета.

Вопрос о принадлежности элдониид пока еще не вполне решен. Они были идеально круглыми многолопастными созданиями, такими, как, например, элдония (*Eldonia*, названная

по горе Элдон в Скалистых горах Канады). Именно раннекембрийские элдонии из морей Китая и Сибири 518–512 млн лет назад оказались первыми пелагическими кишечнодышащими (рис. 28.2.3, 28.27). Они стали обычными обитателями кембрийского океана, где плавали огромными стаями и, отмирая, образовывали залежи 3–10-сантиметровых органических дисков. Снизу (или сверху — точно мы не знаем) диск нес подковообразное тело с парой перистых ветвей, окружавших рот, но за ротовым отверстием следовал кишечник, описывающий петлю, чего у медуз не бывает. По внешним признакам, включая размер, элдония — вылитый герпетогастер, только с плавательным диском вместо стебелька. Последняя элдониида дожила до позднедевонской эпохи (375 млн лет назад) в бассейне на стыке Лаврентии и Европы. Известно всего с десяток видов этих ископаемых.

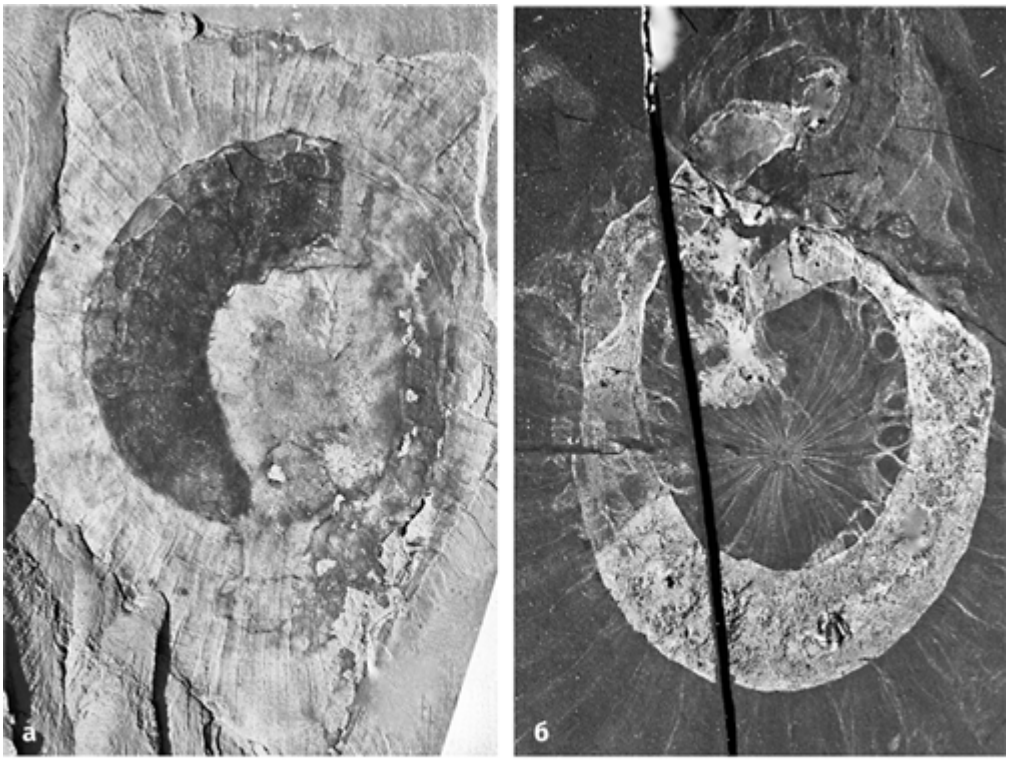


Рис. 28.27. Кембрийские элдонии: а) *Eldonia eumorpha*, диаметр 5 см; 518 млн лет; Чэнцзян, Юньнань, Китай (Фанчень Чжао, НИГПАН); б) *Eldonia ludwigi*, диаметр 9 см; 505 млн лет; сланец Бёрджесс, Британская Колумбия, Канада (ROM)

Другие потомки герпетогастера — граптолиты — возникли в позднекембрийскую эпоху и вымерли во второй половине каменноугольного периода (490–310 млн лет назад). Они оказались гораздо живучее и разнообразнее (600 родов и свыше тысячи видов) всех древних полухордовых, хотя и изменили правилу Копа: не увеличились в размерах в сравнении с герпетогастером, а, наоборот, сильно уменьшились. Листоватые темные сланцы, в которых часто находят граптолитов, напоминают иссохшие, потемневшие от времени страницы, покрытые заковыристыми письменами (рис. 28.28), поэтому на греческом они получили название «писаные камни». (Из-за обильных остатков их скелетов такие сланцы называют граптолитовыми и используют наряду с другими насыщенными органикой породами как горючий материал или источник

сланцевого газа.) При жизни граптолиты тоже выглядели закорючками. Каждая загогулина представляла собой не отдельное животное, а трубчатую колонию в несколько сантиметров длиной, которую всю жизнь надстраивали зооиды — иногда несколько штук, а чаще тысячи. Только народившийся — отпочковавшийся от общего ствола колонии (столона) — зооид должен был пробить дырку в общем доме, чтобы высунуться наружу. По мере роста зооиды получали «повышение по службе». В юности они занимались исключительно строительством жилища в виде прямой или завивавшейся органической трубки с многочисленными балкончиками под козырьками. (Выходом на балкончик служило округлое отверстие от 0,05 до 2 мм в поперечнике.) Потом переходили к оседлой жизни и становились питающими зооидами, вылавливающими из водной толщи мелкий планктон.

Родство граптолитов с крыложаберными было в итоге установлено по строению трубчатого органического скелета (тубария; рис. 28.2.4–5). Тубарий и у крыложаберных, и у граптолитов (и больше ни у кого) состоял из коллагеновых фузеллярных (от *лат*. fusella — перекладинка) слоев. Каждая фузелла представляла собой упругое полукольцо, и из тысяч таких элементов строился разветвленный тубарий. Сами фузеллы образованы тончайшими (0,00006 мм в диаметре) органическими нитями, сплетенными между собой в неправильную, но тугую сеть. Снаружи тубарий был укутан слоистым покровом, образованным несколькими пакетами нитей потолще (0,00015 мм), протянувшимися параллельно другу другу и соединенными вместе мелкими поперечинами. (Подобная ультраструктура типична для прочного белка коллагена.) Так что, хотя тубарий был органическим и эластичным, он был исключительно прочным. Настолько прочным, что сохраняется сотни миллионов лет, а сами трубки, хотя, конечно, далеко не все, не потеряли упругость. Первичного органического вещества в них

не осталось, но есть вторичные полимеры, сохранившие особенности исходного строения тубария. Среди силурийских граптолитов появились формы, которые укрывали фузеллярные трубки дополнительной органической сеткой. Нити сетки, образованные из нескольких концентрических слоев, оказались настолько прочными, что тубарий часто превращается в прах, а сами ажурные сеточки можно вытравить из породы и убедиться, что они еще и мелкими шипиками усыпаны.

Полукруглая форма фузелл и размер личных жилищ подсказывают, как выглядели зооиды, от которых даже смутные тени редко остаются: они должны были иметь орган, выделявший белковые нити для образования тубария, подобный подковообразному головному щиту крыложаберных. А чтобы помещаться внутри «домика», размер отдельного организма не должен был превышать 0,5–2 мм. «Тени» зооидов лучше всего различимы у среднекембрийской рабдоплеуры (*Rhabdopleura*) из Сибири. Видно, что все они связаны общими тонкими трубчатыми стебельками (столонами), на которых сидят круглые комочки (покоящиеся почки) и овальные тельца до 0,7 мм длиной — сами зооиды. Правда, рабдоплеура, судя по форме стелющегося слабоветвистого тубария, скорее была колонией настоящих крыложаберных. Но именно от таких форм и ведут начало граптолиты.

В кембрийских и раннеордовикских морях граптолиты все еще вели оседлый образ жизни на твердом дне. Сидячие формы напоминали мелкие трубчатые кустики, с колючих «веточек» которых из каждой дырочки бахромой свисали тонкие прозрачные щупальца. Со временем оказалось, что эти перистые выросты можно использовать не только для сбора пищи, но и для гребли. И граптолиты всплыли. Можно, конечно, представить, что некоторые колонии отрывало от дна штормами и они зависали в водной толще, не желая больше вести приземленный образ жизни. Однако более вероятно, что личинки некоторых форм

начали строить трубчатую колонию, прежде чем осесть на дно, и, поскольку колонии были достаточно легки и плавучи, остались там навсегда.

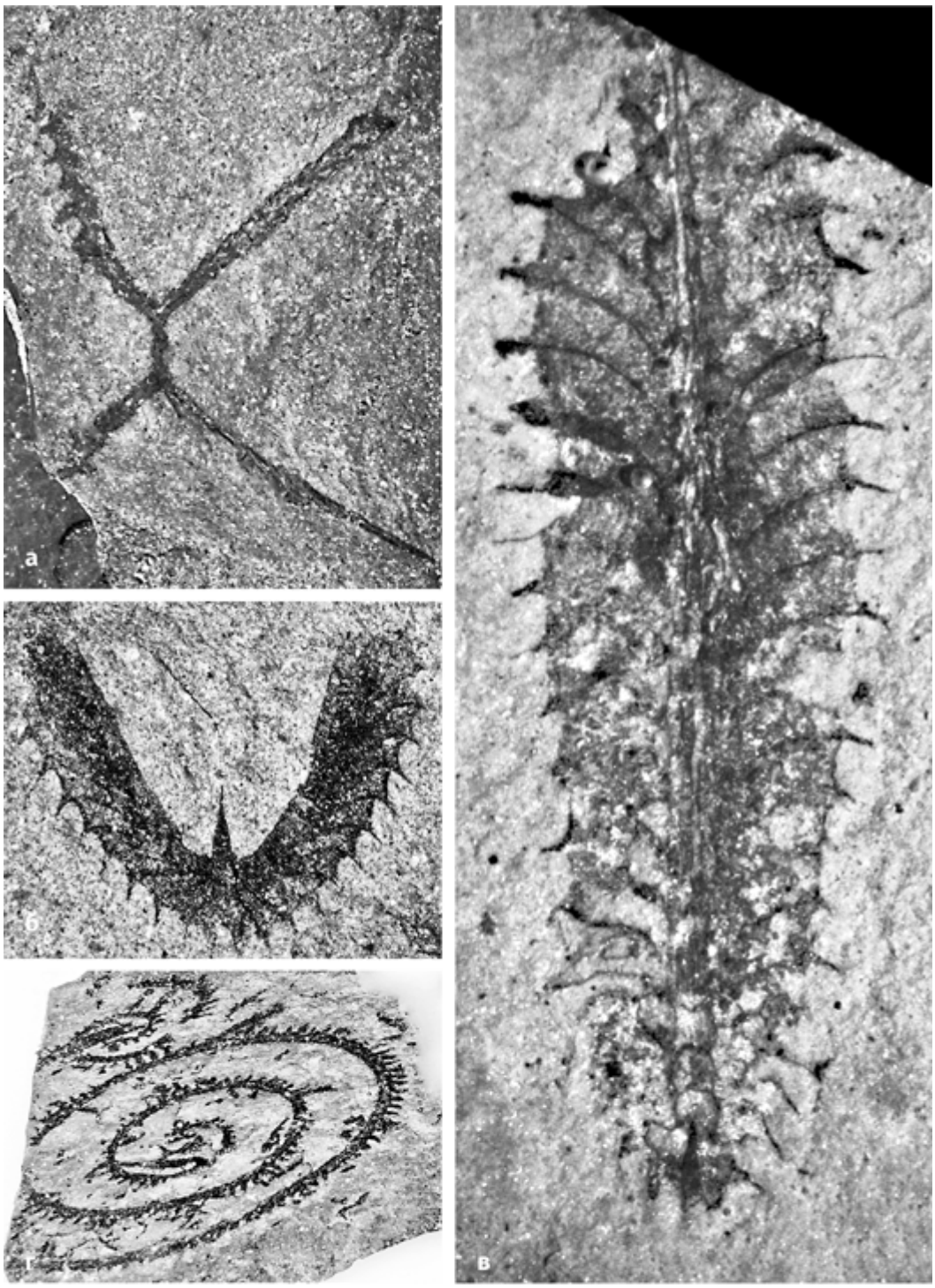


Рис. 28.28. Граптолиты (Е. Лыкова, Н. Сенников, ИНГГ СО РАН): а) эотетраграптус (*Eotetragraptus quadribranchiatus*), длина луча 0,7 см; б) изограптус (*Isograptus paraboloides*), ширина колонии 1 см; в) псевдофиллограптус (*Pseudophyllograptus angustifolius*), длина колонии 1,3 см; ранне- и среднеордовикская эпохи (477–467 млн лет); Горный Алтай; г) октавитес (*Octavites spiralis*), диаметр колонии 3 см; раннесилурийская эпоха (443–433 млн лет); Чукотка

Отличить скелет сидячей колонии от плавучей достаточно просто, если сохранилась его начальная часть: у первых она имеет прикрепительный диск, а у вторых — нему (*греч.* νημα — нить). Эта тонкая коллагеновая ниточка при жизни торчала вертикально вверх и являлась началом жилого конического «домика» зооида-основателя. Именно он начинал почковаться, создавая колонию. (Нема продолжала тянуться, «прошивая» по оси весь тубарий.) Дальше колония разрасталась, превращаясь в сложные спирали и винты (достигавшие метра в диаметре или в длину, в зависимости от формы), что позволяло ей парить без лишних усилий в водной толще и облавливать доступное пространство (рис. 28.2.5). Спирально-конические формы при этом вращались, медленно облетая скопление планктона, и облавливали его, словно тралом. Еще лучше извлекали взвесь винтообразные колонии: создавая вокруг себя завихрения, они сгоняли все съедобное к своему центру. Ветвистые формы скользили по криволинейной траектории, а прямые могли совершать даже восходящее движение. Преобладающая форма колоний зависела от плотности водного слоя и его насыщенности газами. Наиболее совершенные типы колоний появились в силурийском периоде. Они были похожи на петлю, несколько раз перекрученную и повисшую свободным концом вниз. Такие граптолиты могли подниматься и опускаться по мере надобности, нагнетая или стравливая газовые пузырьки. Каждая отдельная перекладина этого сетчатого скелета на самом деле тоже была винтообразным сплетением множества индивидуальных трубчатых домиков. (На старинной реконструкции 1895 г. колония граптолитов изображена с поплавком, словно сифонофора, и, хотя остатков таких колоний никто и никогда не находил, рисунок продолжает кочевать по страницам учебников, популярных изданий и музейным витринам.)

Вылов планктона — трудоемкое занятие для неспособных на первых порах самостоятельно двигаться граптолитов. Возможно, все обитатели колонии могли сообща грести жабрами (они у граптолитов по форме напоминали весла), но уж больно они были мелкие, чтобы уплыть так на большое расстояние. К тому же планктон, изменяя плавучесть, мог то подниматься, то погружаться на несколько десятков, а то и сотен метров. Мелко загребающие граптолиты не могли бы угнаться за планктонными облачками.

Потребляя планктон, сами граптолиты тоже служили пищей. На эту не слишком питательную дичь могли охотиться гребневики, зубастые многощетинковые черви и конодонтофориды. От гребневиков граптолиты способны были уплыть, от мелких врагов защищались шипами, прикрывавшими вход в личное пространство каждого зооида. По тем же шипам зооиды сновали, словно космонавты по мачтам-антеннам своего космического корабля, привязанные к нему фалами-столонами: ведь соорудить длинный шип можно было, только покинув жилище через «иллюминатор». Да и дотянуться до пищевых частиц с него проще. Придерживаясь границы обогащенного и обедненного кислородом водных слоев, граптолиты избегали крупных головоногих, ракоскорпионов и рыб.

Позднеордовикское похолодание резко сократило область распространения этих теплолюбивых животных. А всевозможные хищники в конце концов, несмотря на все ухищрения «коллективного разума» граптолитов, уменьшили их поголовье до предела. К концу девонского периода плавучих граптолитовых скоплений не стало, а в каменноугольном исчезли и последние сидячие формы. Сохранились только малозаметные обычные крыложаберные, живущие на дне, закрепив тонкие стелющиеся трубочки на раковинах двустворок или еще на чем-нибудь устойчивом.

Глядя на современных крыложаберных или иглокожих, трудно представить, насколько разными и многочисленными были эти животные в далеком прошлом и насколько они были непохожи на своих потомков. А начиналось все с небольших червячков, «голых» или покрытых известковыми табличками, которые питались, процеживая воду через щели в глотке. Многие их потомки стали совсем другими, в том числе и мы, но рудименты жаберных впячиваний кишечника — вилочковая, щитовидная и паращитовидные железы — остались даже у нас.

Очень краткое послесловие

Да извинят меня существа, которые не были помянуты в этой книге. На многих, увы, банально не хватило места. А кто-то все еще скрывается от глаз палеонтологов на высоких скалах, нависших над якутской рекой, среди пустынных намибийских ландшафтов, на горных южнокитайских перевалах и даже в хоженых-перехоженых овражках на окраинах больших городов Польши или Испании…

Будем искать!

Избранная библиография

История палеонтологии

Аугуста И., Буриан З. Ящеры древних морей. — Прага: Артия, 1965.

Брусатти С. Время динозавров: Новая история древних ящеров. — М.: Альпина нон-фикшн, 2019.

Вегенер А. Происхождение континентов и океанов. — Л.: Наука, 1984.

Вольтер. Философские сочинения. — М.: Наука, 1988.

Гандзакеци К. История Армении. — М.: Глав. ред. восточ. лит. изд-ва «Наука», 1976.

Геденштром М. Отрывки о Сибири. — СПб.: Типогр. Мед. депт. Мин. внутр. дел, 1830.

Геккер Р. Ф. Введение в палеоэкологию. — М.: Госгеолтехиздат, 1957.

Геродот. История в девяти книгах. — М.: НИЦ «Ладомир», 1993.

Гончарова И. А. Описание раковинного материала (моллюски — класс Scaphopoda, черви — класс Polychaeta, подкласс Sedentaria) из энеолитического могильника Хвалынск II // Хвалынские энеолитические могильники и хвалынская энеолитическая культура / Ред. Д. С. Агапов. — Самара: Поволжье, 2010. С. 386–392.

Ефремов И. А. Тафономия и геологическая летопись. Кн. 1. Захоронение наземных фаун в палеозое. — М.: Изд-во АН СССР, 1950. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 24.)

Жерихин В. В. Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике. — М.: Т-во научных изданий КМК, 2003.

Жерихин В. В., Пономаренко А. Г., Расницын А. П. Введение в палеоэнтомологию. — М.: Т-во научных изданий КМК, 2008.

Игнатьев Г. А. Ископаемые растения и «теория Потопа» // Lethaea rossica. 2012. Т. 7. С. 35–58.

Кириллова И. Легенда ледникового периода: шерстистый носорог // В мире животных. 2010. №6. С. 10–15.

Китнер Ю. И. В. Н. Татищев в Швеции (1724–1726 гг.) // Архангельск в XVIII веке / Отв. ред. Ю. Н. Беспятых. — СПб.: Блиц, 1997. С. 318–412.

Клепиков С. А., Геккер Р. Ф. Лубочное изображение мамонта // Палеонтологический журнал. 1962. №4. С. 124–126.

Коваленко Г. Русские и шведы от Рюрика до Ленина. Контакты и конфликты. — М.: Ломоносовъ, 2010.

Красилов В. А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. — М.: Наука, 1989.

Кювье Ж. Рассуждение о переворотах на поверхности земного шара и об изменениях, какие они произвели в животном царстве. — М.; Л.: Биомедгиз, 1937.

Ломоносов М. В. О слоях земных и другие работы по геологии. — М.; Л.: Госгеолиздат, 1949.

Мейен С. В. Теоретические основы палеоботанических исследований (неизданные главы к «Основам палеоботаники» [М.: Недра, 1987]). — М.: ГЕОС, 2009.

Нелихов А. Е. Изобретатель парейазавров. Палеонтолог В. П. Амалицкий и его галерея. — М.: Фитон XXI, 2020.

Паллас П. С. Заметки о путешествии в южные наместничества Российской империи в 1793 и 1794 годах. Том первый (избранное). — Астрахань: ГП АО ИПК «Волга», 2008.

Полякова И. А. Коллекционирование природных образцов янтаря в Пруссии XVI века // Коллекция в пространстве культуры: материалы международной конференции / Отв. ред. И. А. Полякова. — Калининград: Калининградский областной музей янтаря, 2018. С. 71–90.

Пфиценмайер Е. В. В Сибирь за мамонтом. Очерки из путешествия в Северо-Восточную Сибирь. — М.: Госиздат, 1928.

Савицкий В. Е. Новые данные о стратиграфии алданского яруса Анабарской антеклизы и его граница с докембрием // Информационный сборник Института геологии Арктики / Ред. Н. Н. Урванцев. — Л.: НИИГА, 1962. С. 14–21. (Тр. НИИГА. Вып. 27.)

Савкевич С. С. Янтарь. — Л.: Недра, 1970.

Святой Ипполит, епископ Римский. О Христе и антихристе. — СПб.: Библиополис, 2008.

Синицын А. А. Ранний верхний палеолит Восточной Европы: украшения и вопросы эстетики // Верхний палеолит: образы, символы, знаки. Каталог предметов искусства малых форм и уникальных находок верхнего палеолита из археологического собрания МАЭ РАН / Отв. ред. Г. А. Хлопачев. — СПб.: Экстрапринт, 2016. С. 320–337.

Соболев Д. Н. Диастрофизм и органические революции // Природа. 1927. №7/8. С. 566–582.

Соколов Б. С. Очерки становления венда — М.: КМК Лтд., 1997.

Татаринов Л. П. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. — М.: Наука, 1976.

Татищев В. Н. Избранные произведения. — М.: Наука, 1979.

Тимофеев Б. В. Древнепалеозойские отложения Молдавии // Доклады АН СССР. 1952. Т. 36, №6. С. 1207–1209.

Хоун Д. Хроники тираннозавра: Биология и эволюция самого известного хищника в мире. — М.: Альпина нон-фикшн, 2017.

Шаповалов А. В., Тесакова Е. М. К истории палеонтологической литературы в России // Труды Государственного Дарвиновского музея. 2007. Вып. 10. С. 112–131.

Широков В. Н. Анималистические изобразительные мотивы Колокольной (Серпиевской 2) пещеры на Южном Урале // Проблемы истории, филологии, культуры. 2018. №2. С. 165–176.

Штернберг Ч. Г. Жизнь охотника за ископаемыми. — М.; Л.: ОНТИ, 1936.

Юрченко А. Книга камней. Чудеса мира в восточных космографиях. — СПб.: Евразия, 2017.

Adams M. M. (1807) Some account of a journey to the frozen sea, and of discovery of the remains of a mammoth. *Philosophical Magazine, Series 1*, 29 (114), 141–53.

Adler D. S. (2009) Archaeology: The earliest musical tradition. *Nature*, 460, 695–6.

Álvarez-Fernández E., Álvarez-Alonso D., Cubas M., Cueto M. (2015) La Cueva de El Pindal (Pimiango, Ribadedeva, Asturias): revision de los materiales conservados en el Museo Arqueológico de Asturias. *Estudios Interdisciplinares de Arqueología*, №2, 191–210.

Ariew R. (1998) Leibniz on the unicorn and various other curiosities. *Early Science and Medicine*, 3, 267–88.

Atkinson J. W., Wignall P. B., Morton J. D., Aze T. (2020) Body size changes in bivalves of the family Limidae in the aftermath of the end-Triassic mass extinction: the Brobdingnag effect. *Palaeontology*, 62, 561–82.

Azéma M. (2008) Representation of movement in the Upper Palaeolithic and postglacial art. *Anthropozoologica*, 43, 117–54.

Balbin Behrmann R. de, Alcolea Gonzalez J. J., Gonzalez Pereda M. A. (1999) Une vision nouvelle de la grotte de El Pindal, Pimiango, Ribadedeva, Asturies. *L'Anthropologie*, 103, 51–92.

Barthel K. W., Swinburne N. H. M., Conway Morris S. (1978) *Solnhofen: A Study of Mesozoic Palaeontology.* Cambridge: Cambridge University Press.

Bates K. T., Falkingham P. L. (2012) Estimating maximum bite performance in *Tyrannosaurus rex* using multi-body dynamics. *Biology Letters*, 8, 660–4.

Bath Enright O. G., Minter N. J., Sumner E. J. (2017) Palaeoecological implications of the preservation potential of soft-bodied organisms in sediment-density flows: testing turbulent waters. *Royal Society Open Science*, 4, 170212. DOI: 10.1098/rsos.170212.

Baucon A. *et al.* (2012) A history of ideas in ichnology. In *Trace fossils as indicators of sedimentary environments*. Eds. D. Knaust, R. G. Bromley. Developments in Sedimentology. V. 64. Amsterdam: Elsevier. P. 3–43.

Bergmann U. *et al.* (2010) *Archaeopteryx* feathers and bone chemistry fully revealed via synchrotron imagining. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 107, 9060–5.

Bhullar B.-A. S. *et al.* (2016) How to make a bird skull: Major transitions in the evolution of avian cranium, paedomorphosis, and the beak as a surrogate hand. *Integrative and Comparative Biology*, 56, 389–403.

Boessenecker R. W. *et al*. (2017) The Early Pliocene extinction of the mega-toothed shark *Otodus megalodon*: a view from the eastern North Pacific. *PeerJ*, 7, e6088. DOI: 10.7717/peerj.6088.

Brochu C. (2000) A digitally-rendered endocast for *Tyrannosaurus rex*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20, 1–6.

Buckland W. (1824) Notice on the *Megalosaurus* or great fossil lizard. *Transactions of the Geological Society of London*, S2, 1, 390–6.

Cai C. *et al*. (2020) Structural colours in diverse Mesozoic insects. *Proceedings of the Royal Society of London B,* 287, 20200301. DOI: 10.1098/rspb.2020.0301.

Cappellini E. *et al.* (2018) Ancient molecules and evolutionary inference. *Annual Review of Biochemistry*, 87, 1029–60.

Carlson W. D., Rowe T., Ketcham R. A., Colbert M. W. (2003) Applications of high-resolution X-ray computed tomography in petrology, meteoritics and palaeontology. *Geological Society of London Special Publications*, 215, 7–22.

Carrasco J., Liñán E., Liñán M., Gámez Vintaned J. A., Gozalo R. (2013) Análisis criptopaleontológico del lapidario de Teofrasto (s. III a.C.). *Estudios Geológicos*, 69, 115–22.

Criado Boado F., Penedo Romero R. (1993) Art, time and thought: a formal study comparing Palaeolithic and postglacial art. *World Archaeology*, 25, 187–203.

Clarke J. A. *et al*. (2016) Fossil evidences of the avian vocal organ from the Mesozoic. *Nature*, 538, 502–5.

Conway Morris S. (2009) Walcott, the Burgess Shale and rumours of a post-Darwinian world. *Current Biology*, 19, R927–31.
Cope E. D. (1868) On the origin of genera. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 20, 242–300.
Cost I. *et al*. (2020) Palatal biomechanics and its significance for cranial kinesis in *Tyrannosaurus rex*. *The Anatomical Record*, 303, 999–1017.
Cunningham J. A. *et al*. (2014) A virtual world of palaeontology. *Trends in Ecology & Evolution*, 29, 347–57.
Dean D. R. (1999) *Gideon Mantell and the Discovery of Dinosaurs*. Cambridge: Cambridge University Press. 312 p.
Deming D. (2019) Robert Hooke's contributions to hydrogeology. *Groundwater*, 57, 177–84.
De Vleeschouwer D. *et al.* (2017) Timing and pacing of the Late Devonian mass extinction event regulated by eccentricity and obliquity. *Nature Communications*, 8, 2268. DOI: 10.1038/s41467-017-02407-1.
Dollo L. (1893) Les lois de l'évolution. *Bulletin de la Société belge de géologie, paléontologie et d'hydrologie*, 7, 164–6.
Droser M. L. (1995) Paleobiology goes into the field. *Palaios*, 10, 507–16.
Duffin C. J., Gardiner-Thorpe C., Moody R. T. J., *eds*. (2017) Geology and Medicine: Historical Connections. *Geological Society of London Special Publications*, 452, 1–298.
Edwards D., Kenrick P., Dolan L. (2018) History and contemporary significance of the Rhynie cherts — our earliest preserved terrestrial ecosystem. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 373, 20160489. DOI: 10.1098/rstb.2016.0489.
Eldredge N., Gould S. J. (1972) Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In *Models in Paleobiology*. Ed. T. J. M. Schopf. San Francisco: Freeman, Cooper & Co. P. 82–115.
Erwin D. H., Droser M. L. (1993) Elvis taxa. *Palaios*, 8, 623–4.
Etter W. (2015) Early ideas about fossil cephalopods. *Swiss Journal of Palaeontology*, 134, 177–86.
Flanagan R. J., Watson K. D. (2009) A petition to Mr Peel: Gideon Mantell and the trial of Hannah Russell. *Medicine, Science, and the Law*, 49, 153–69.
Foster J. (2007) *Jurassic West: The Dinosaurs of the Morrison Formation and Their World. Life of the Past*. Bloomington, Indiana: Indiana University Press.
García-Diez M. *et al.* (2013) Uranium series dating reveals a long sequence of rock art at Altamira Cave (Santillana del Mar, Cantabria). *Journal of Archaeological Science*, 40, 4098–106.
Glaessner M. F. (1984) *The Down of Animal Life: A Biohistorical Study*. Cambridge: Cambridge University Press.
Gould S. J. (1989) *Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History*. New York: W. W. Norton & Co.
Gu J.-J. *et al*. (2012) Wing stridulation in a Jurassic katydid (Insecta, Orthoptera) produced low-pitched musical calls to attract females. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 109, 3868–73.
Guthrie R. D. (1990) *Frozen Fauna of the Mammoth Steppe: The Story of Blue Babe*. Chicago: University Chicago Press.
Heim N. A. *et al*. (2015) Cope's rule in the evolution of marine animals. *Science*, 347, 867–70.
Horvath G. *et al.* (2012) Cavemen were better at depicting quadruped walking than modern artists: Erroneous walking illustrations in the fine arts from Prehistory to Today. *PLoS One*, 7, e49786. DOI: 10.1371/journal.pone.0049786.

Hoyal Cuthill J. F., Guttenberg N., Budd G. E. (2021) Impacts of speciation and extinction measured by an evolutionary decay clock. *Nature,* 588, 636–41.

Hunter W. (1768) Observations on the Bones, commonly supposed to be Elephants Bones, which have been found near the River Ohio in America. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 58, 34–45.

Jablonski D., Erwin D. H., Lipps J. H. (1996) *Evolutionary Paleobiology*. Chicago: University Chicago Press.

Kaye T. J. *et al.* (2015) Laser-stimulating fluorescence in paleontology. *PLoS ONE,* 10 (5), e0125923. DOI: 10.1371/journal.pone.0125923.

Kelley P. H. *et al.* (2013) From paleontology to paleobiology: A half-century of progress in understanding life history. *Geological Society of America Special Paper*, 500, 191–232.

Kislev M., Barkai R. (2019) Neanderthal and woolly mammoth molecular resemblance: Genetic similarities may underlie cold adaptation suite. *Human Biology*, 90, 115–28.

Lamsdell J. C., Braddy S. J. (2009) Cope's Rule and Romer's theory: patterns of diversity and gigantism in eurypterids and Palaeozoic vertebrates. *Biology Letters*, 6, 265–9.

Landing E. (2017) Self-taught American scientist. In *The Best of New York Archives*. Ed. New York State Archive Trust. Albany, New York: Excelsior Press. P. 137–9.

Lewis-Williams J. D. (1997) Harnessing the brain: Vision and shamanism in Upper Paleolithic Western Europe. In *Beyond Art: Pleistocene Image and Symbol*. Eds. M. Conkey, O. Soffer, D. Stratmann, N. G. Jablonski. San Francisco: California Academy of Sciences. P. 321–42.

Liñán E. (2004) Fósiles, mitos y leyendas: Criptopaleontología. *Revista de la Real Academia de Córdoba, de Ciencias, Bellas Letras y Nobles Artes*, 146, 189–205.

Liñán E. *et al.* (2013) 150 años del descubrimiento del yacimiento cámbrico de Murero (Cadenas Ibéricas, NE España). *Geogaceta,* 53, 25–8.

Liu Y., Scholtz G., Hou X. (2015) When a 520-million-year-old Chengjiang fossil meets a modern micro-CT — a case study. *Scientific Reports,* 5, 12802. DOI: 10.1038/srep12802.

Malafouris L. (2007) Before and beyond representation: Towards an enactive conception of the Palaeolithic art. In *Image and Imagination: A Global History of Figurative Representation*. Eds. C. Renfrew, I. Morley. Cambridge: Macdonald Institute for Archaeological Research. P. 289–302.

Manning P. L. *et al.* (2019) Pheomelanin pigment remnants mapped in fossils of an extinct mammal. *Nature Communications*, 10, 2250. DOI: 10.1038/s41467-019-10087-2.

Mayor A. (2000) *The First Fossil Hunters. Paleontology in Greek and Roman Times*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.

McCoy V. E. *et al.* (2020) Chemical signatures of soft tissues distinguish between vertebrates and invertebrates from the Carboniferous Mazon Creek Lagerstätte of Illinois. *Geobiology*, 18, 560–5.

McNamara K. J. (2007) Shepherds' crowns, fairy loves and thunderstones: the mythology of fossil echinoids in England. *Geological Society of London Special Publications*, 273, 279–94.

Medina-Alcaide M. Á. *et al.* (2019) Multianalytical and multiproxy approach to the characterization of a Palaeolithic lamp. An example in Nerja cave (Southern Iberian Peninsula). *Journal of Archaeological Science: Reports*, 28, 102021. DOI: 10.1016/j.jasrep.2019.102021.

Miethe A., Born A. (1928) Die Fluorographie von Fossilien. *Paläontologische Zeitschrift*, 9, 343–56.

Moody R. T. J., Buffetaut E., Naish D., Martill D. M., *eds.* (2010) Dinosaurs and other extinct saurians: A historical perspective. *Geological Society of London Special Publications,* 343, 1–394.

Naimark E. *et al.* (2021) Taphonomic experiments imply a possible link between the evolution of multicellularity and the fossilization potential of soft-bodied organisms. *Ecology and Evolution*, 11, 1037–56.

Orr P. J., Briggs D. E. G., Siveter D. J., Siveter D. J. (2000) Three-dimensional preservation of a non-biomineralized arthropod in concretions in Silurian volcanoclastic rocks from Herefordshire, England. *Journal of Geological Society of London*, 157, 173–86.

Ostrom J. H., Yellis K. (1993) Demons of the mind: robotic dinosaurs, fossils, and *Jurassic Park*. *Discovery*, 24 (1), 4–11.

Owen R. (1841) Report on British fossil reptiles. Pt II. In *Report of the Eleventh Meeting of the British Association for the Advancement of Science*; Held at Plymouth in July 1841, 60–204.

Palkopoulou E. *et al.* (2018) A comprehensive genomic history of extinct and living elephants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 115, E2566–74.

Parent A. (2017) A tribute to James Parkinson. *Canadian Journal of Neurological Sciences*, 45, 83–9.

Parkinson J. (1822) Outlines of Oryctology. An Introduction to the Study of Fossil Organic Remains; Especially of Those Found in the British Strata: Intended to Aid the Student in His Enquiries Respecting the Nature of Fossils, and Their Connection with the Formation of the Earth. — L.: Sherwood, Neely, and Jones; W. Phillips, G. Yard.

Payne J. L. *et al.* (2020) The evolution of complex life and the stabilization of the Earth system. *Interface Focus*, 10, 20190106. DOI: 10.1098/rsfs.2019.0106.

Plaziat C. (2011) Bernard Palissy (1510–1590) and the French geologists: a critical reappraisal concerning the founding naturalist and his rustic ceramics. *Bulletin de la Société géologique de France*, 182, 255–67.

Pittman M. *et al.* (2020) Methods of studying early theropod flight. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 440, 277–94.

Quiles A. *et al.* (2016) A high-precision chronological model for the decorated Upper Paleolithic cave of Chauvet-Pont d'Arc, Ardèche, France. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 113, 4670–5.

Rahman I. A. (2017) Computational fluid dynamics as a tool for testing functional and ecological hypotheses in fossil taxa. *Palaeontology*, 60, 451–9.

Rahman I. A., Adcock K., Garwood R. J. (2012) Virtual fossils: a new resource for science communication in paleontology. *Evolution: Education and Outreach*, 5, 635–41.

Reich M., Gehler A. (2011) Giants' bones and unicorn horns. *Georgia Augusta, Research Magazine of the University of Göttingen*, 8, 44–50.

Rifkin R. F. (2009) Engraved art and acoustic resonance: exploring ritual and sound in north-western South Africa. *Antiquity*, 83, 585–601.

Rogers R. (1834) *The History and Antiquities of the Borough of Lyme Regis and Charmouth*. L.: Samuel Bagster and William Pickering.

Rossi V., Webb S. M., McNamara M. E. (2020) Hierarchical biota-level and taxonomic controls on the chemistry of fossil melanosomes revealed using synchrotron X-ray fluorescence. *Scientific Reports,* 10, 8970. DOI: 10.1038/s41598-020-65868-3.

Ruiz-Redondo A., Yanovskaya K., Zhitenev V. S. (2020) The easternmost European Palaeolithic artists: Iconography and graphic features at Kapova Cave (southern Urals, Russia). *Journal of Paleolithic Archaeology*, 3, 967–88.

Rust J. *et al.* (2016) The Hunsrück Biota: A unique window into the ecology of Lower Devonian arthropods. *Arthropod Structure & Development*, 45, 140–51.

Sanchez S. *et al.* (2012) Three-dimensional synchronous virtual paleohistology: A new insight into the world of fossil bone microstructures. *Microscopy and Microanalysis*, 18, 1095–105.

Shcherbakov D. E. (2008) Madygen, Triassic Lagerstätte number one, before and after Sharov. *Alavesia,* 2, 113–24.
Seilacher A. (2007) *Trace Fossil Analysis*. Berlin; Heidelberg; New York: Springer.
Senter P. (2008) Voices of the past: a review of Paleozoic and Mesozoic animal sounds. *Historical Biology*, 20, 255–87.
Sepkoski D., Ruse M. (2009) *The Paleobiological Revolution: Essays on the Growth of Modern Paleontology*. Chicago: University Chicago Press.
Sepkoski J. J., Jr. (1993) Ten years in the library: New data confirm paleontological patterns. *Paleobiology*, 19, 43–51.
Sertilanges A. D. (1986) *The thoughts of Leonardo da Vinci*. Amboise: «Le Clos-Lucé».
Siveter D. J., Briggs D. E. G., Siveter D. J., Sutton M. D. (2020) The Herefordshire Lagerstätte: fleshing out Silurian marine life. *Journal of Geological Society of London*, 177, 1–13.
Snively E. *et al.* (2019) Lower rotational inertia and larger leg muscles indicate more rapid turns in tyrannosaurids than in other large theropods. *PeerJ*, 7, e6432. DOI: 10.7717/peer j.6432.
Sprigg R. C. (1989) *Geology is Fun: Recollections by Reg Sprigg*. Adelaide: Gillingham Printers Pty Ltd.
Sweet W. C., Cooper B. J. (2008) C. H. Pander's introduction to conodonts. *Episodes*, 31, 433–6.
Szabó K. *et al., eds*. (2014) *Archaeomalacology: Shells in the Archaeological Record*. Oxford: Information Press.
Taquet P., Padian K. (2004) The earliest known restoration of pterosaur and the philosophical origins of Cuvier's *Ossemens Fossils*. *Comptes Rendus Paleovol*, 3, 157–75.
Taylor P. D. (2016) Fossil folklore: Ammonites. *Deposits Magazine*, 46, 20–3.
Taylor P. D. (2017) Fake fossils by the hundred — the story of Johann Beringer's 'lying-stones'. *Deposits Magazine*, 52, 38–41.
Tihelka E. (2020) Palaeobiotechnology. *Geology Today*, 36, 188–91.
Tyler S. A., Barghoorn E. S. (1954) Occurrence of structurally preserved plants in Precambrian rocks of the Canadian Shield. *Science*, 119, 606–8.
Vai G. B., Cavazza W. (2006) Ulisse Aldrovandi and the origin of geology and science. *Geological Society of America Special Paper*, 411, 43–63.
Walch J. E. I. (1768) Die Naturgeschichte der Versteinerungen zur Erläuterung der Knorrischen Sammlung von Merkwürdigkeiten der Natur, Theil 2, Absschnitt. — Nürnberg: Felssecker.
Van Valen L. (1973) A new evolutionary law. *Evolutionary Theory*, 1, 1–30.
Van Valkenburgh B., Wang X., Damuth J. (2004) Cope's Rule, hypercarnivory, and extinction in North American canids. *Science*, 306, 101–4.
Vermeij G. J. (1987) *Evolution and Escalation: An Ecological History of Life*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
Vinther J. (2020) Reconstructing vertebrate paleocolor. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 48, 345–75.
Wyse Jackson P. N. (ed.). (2007) Four centuries of geological travel: The search for knowledge on foot, bicycle, sledge and camel. *Geological Society of London Special Publications*, 287, 1–424.
Xing L. *et al.* (2011) The folklore of dinosaur trackways in China: Impact on paleontology. *Ichnos*, 18, 213–20.
Xu L., Zhou Z., Wang Y., Wang M. (2020) Study on the Jehol Biota: Recent advances and future prospects. *Science China: Earth Sciences*, 63, 757–73.

Xu X. *et al.* (2016) An updated review of the Middle-Late Jurassic Yanliao Biota: Chronology, taphonomy, paleontology and paleoecology. *Acta Geologica Sinica*, 90, 2229–43.
Yuan Y. *et al.* (2013) Role of β/δ101Gln in regulating the effect of temperature and allosteric effectors on oxygen affinity in woolly mammoth hemoglobin. *Biochemistry*, 52, 8888–97.
Zhitinev V. S. (2017) Personal ornaments and decorated objects from the Early Upper Paleolithic site of Sungir. *Etudes et Recherches archéologiques de l'Université de Liège*, 147, 73–84.
Zhuravlev A. Yu., Riding R., *eds.* (2001) *The Ecology of the Cambrian Radiation*. New York: Columbia University Press.
Zhuravlev A. Yu., Naimark E. B., Wood R. A. (2015) Controls on the diversity and structure of earliest metazoan communities: early Cambrian reefs from Siberia. *Earth-Science Reviews,* 147, 18–29.
Zhuravlev A. Yu., Wood R. (2020) Dynamic and synchronous changes in metazoan body size during the Cambrian Explosion. *Scientific Reports,* 10, 6784. DOI: 10.1038/s41598-020-63774-2.

Протерозойские эукариоты

Бурзин М. Б. Древнейший хитридиомицет (Mycota, Chytridiomycetes incertae sedis) из верхнего венда Восточно-Европейской платформы // Фауна и экосистемы геологического прошлого / Отв. ред. Б. С. Соколов, А. Б. Ивановский. — М.: Наука, 1993. С. 21–33.
Герман Т. Н. Органический мир миллиард лет назад. — Л.: Наука, 1990.
Герман Т. Н., Подковыров В. Н. О грибах в позднем рифее // Палеонтологический журнал. 2006. №2. С. 89–95.
Герман Т. Н., Подковыров В. Н. Находки рифейских гетеротрофов в лахандинской серии Сибири // Палеонтологический журнал. 2010. №4. С. 15–23.
Козо-Полянский Б. М. Новый принцип биологии: очерк теории симбиогенеза. — Л.; М.: Пучина, 1924.
Мережковский К. С. Теория двух плазм как основа симбиогенезиса, нового учения о происхождении организмов. — Казань: Типография Императорского ун-та, 1908.
Наговицин К. Е. Биоразнообразие грибов на границе мезо- и непротерозоя (лахандинская биота, Восточная Сибирь) // Новости палеонтологии и стратиграфии: Приложение к журналу «Геология и геофизика». 2008. Т. 49, №10–11. С. 147–151.
Тимофеев Б. В. Сфероморфиды протерозоя. — Л.: Наука, 1969.
Фаминцын А. С. О роли симбиоза в эволюции организмов // Записки Императорской академии наук по физико-математическому отделению. Сер. VIII. 1907. Т. XX, №3. С. 1–14.
Шувалова Ю. В., Наговицин К. Е., Пархаев П. Ю. Следы древнейших трофических взаимодействий в рифейской биоте (лахандинский лагерштетт, Юго-Восточная Сибирь) // Доклады РАН. Науки о жизни. 2021. Т. 496. С. 41–47.
Янкаускас Т. В. и др. Микрофоссилии докембрия СССР. — Л.: Наука, 1989.

Adl S. M. *et al.* (2019) Revisions to the classification, nomenclature, and diversity of Eukaryotes. *Eukaryotic Microbiology*, 66, 4–119.

Agic H., Moczydłowska M., Yin L.-M. (2015) Affinity, life cycle, and intracellular complexity of organic-walled microfossils from the Mesoproterozoic of Shaanxi, China. *Journal of Paleontology*, 89, 28–50.

Arouri K. R., Greenwood P. F., Walter M. R. (2000) Biological affinities of Neoproterozoic acritarchs: microscopic and chemical characterisation. *Organic Geochemistry*, 31, 75–89.

Baum D. A., Baum B. (2014) An inside-out origin for the eukaryotic cell. *BMC Biology,* 12, 76. http://www.biomedcentral.com/1741–7007/12/76.

Berbee M. L. *et al.* (2020) Genomic and fossil windows into the secret lives of the most ancient fungi. *Nature Reviews Microbiology*, 18, 717–30.

Bomfleur B., McLoughlin S., Vajda V. (2014) Fossilized nuclei and chromosomes reveal 180 million years of genomic stasis in royal ferns. *Science*, 343, 1376–7.

Bosak T., Macdonald F., Lahr D., Matys E. (2011) Putative Cryogenian ciliates from Mongolia. *Geology*, 39, 1123–6.

Burki F., Roger A. J., Brown M. W., Simpson A. G. B. (2020) The new tree of Eukaryotes. *Trends in Ecology & Evolution*, 35, 43–55.

Butterfield N. J. (2009) Modes of pre-Ediacaran multicellularity. *Precambrian Research,* 173, 201–11.

Butterfield N. J. (2015) Early evolution of the Eukaryota. *Palaeontology*, 58, 5–17.

Cohen P. A., Macdonald F. A. (2015) The Proterozoic record of eukaryotes. *Paleobiology*, 41, 610–32.

Cohen P. A., Riedman L. A. (2018) It's protist-eat-protist world: recalcitrance, predation, and evolution in the Tonian-Cryogenian ocean. *Emerging Topics in Life Sciences,* 2, 173–80.

Cohen P. A., Schopf J. W., Butterfield N. J., Kudryavtsev A. B., Macdonald F. A. (2011) Phosphate biomineralization in mid-Neoproterozoic protists. *Geology*, 39, 539–42.

Cohen P. A. *et al.* (2017) Controlled hydroxyapatite biomineralization in an ~810 million-year-old unicellular eukaryote. *Science Advances*, 3, e1700095. DOI: 10.1126/sciadv.1700095.

Embley T. M., Martin W. (2006) Eukaryotic evolution, changes and challenges. *Nature*, 440, 623–30.

Eme L. *et al.* (2017) Archaea and the origin of eukaryotes. *Microbiology*, 15, 711–23.

Erickson H. P. (2016) The discovery of the prokaryotic cytoskeleton: 25th anniversary. *Molecular Biology of the Cell*, 28, 357–8.

Falcón L. I., Magallon S., Castillo A. (2012) Dating the cyanobacterial ancestor of the chloroplast. *The ISME Journal*, 4, 777–83.

Fedonkin M. A., Yochelson E. L. (2002) Middle Proterozoic (1.5 Ga) *Horodyskia moniliformis* Yochelson and Fedonkin, the oldest known tissue — grade colonial eukaryote. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 94, 1–29.

Gargaud M., López-García P., Martin H., *eds*. (2011) *Origins and Evolution of Life. An Astrobiological Perspective*. Cambridge: Cambridge University Press.

Gawryluk R. M. R. *et al.* (2019) Non-photosynthetic predators are sister group to red algae. *Nature*, 572, 240–3.

Gibson T. M. *et al.* (2018) Precise age of *Bangiomorpha pubescens* dates the origin of eukaryotic photosynthesis. *Geology*, 46, 135–8.

Hehenberger E. *et al.* (2019) A kleptoplastidic dinoflagellate and the tipping point between transient and fully integrated plastid endosymbiosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 116, 17934–42.

Imachi H. *et al.* (2020) Isolation of an archaeon at the prokaryote-eukaryote interface. *Nature*, 577, 519–25.

Javaux E. J. (2019) Challenges in evidencing the earliest traces of life. *Nature*, 572, 451–60.

Javaux E. J., Knoll A. H. (2017) Micropalaeontology of the lower Mesoproterozoic Roper Group, Australia, and implications for early eukaryotic evolution. *Journal of Paleontology*, 91, 199–229.

Knoll A. H. (2014) Paleobiological perspectives on early eukaryotic evolution. *Cold Spring Harbor Perspective Biology*, 6, a016121. DOI: 10.1101/cshperspect.a016121.

Knoll A. H., Javaux E. J., Hewitt D., Cohen P. (2006) Eukaryotic organisms in Proterozoic oceans. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences,* 361, 1023–38.

Ku C. *et al.* (2015) Endosymbiotic gene transfer from prokaryotic pangenomes: Inherited chimerism in eukaryotes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 112, 10139–46.

Kurland C. G., Andersson S. G. E. (2000) Origin and evolution of the mitochondrial proteome. *Microbiology and Molecular Biology Review,* 64, 786–820.

Lahr D. J. G. *et al*. (2019) Phylogenomics and morphological reconstruction of Arcellinida testate amoebae highlight diversity of microbial eukaryotes in the Neoproterozoic. *Current Biology*, 29, 1–11. DOI: 10.1016/j.cub.2019.01.078.

Lane N. (2017) Singular endosymbiosis or singular event at the origin of eukaryotes? *Journal of Theoretical Biology*, 434, 58–67.

Leonard G. *et al.* (2018) Comparative genomic analysis of the 'pseudofungus' *Hyphochytrium catenoides*. *Open Biology*, 8, 170184. DOI: 10.1098/rsob.170184.

López-García P., Moreira D. (2020) The Syntrophy hypothesis for the origin of eukaryotes revisited. *Nature Microbiology*, 5, 655–67.

Loron C. C. *et al*. (2018) Implications of selective predation on the macroevolution of eukaryotes: evidence from Arctic Canada. *Emerging Topics in Life Sciences*, 2, 247–55.

Loron C. C. *et al*. (2019) Early fungi from the Proterozoic era in Arctic Canada. *Nature*, 570, 232–5.

Marshall C. P., Javaux E. J., Knoll A. H., Walter M. R. (2005) Combined micro-Fourier transform infrared (FTIR) spectroscopy and micro-Raman spectroscopy of Proterozoic acritarchs: A new approach to palaeobiology. *Precambrian Research*, 138, 208–24.

Martin W. F. *et al.* (2017) The physiology of phagocytosis in the context of mitochondrial origin. *Microbiology and Molecular Biology Reviews,* 81, e00008–7. DOI: 10.1128/MMBR.00008–7.

Melnikov S. *et al.* (2020) Archaeal ribosomal proteins possess nuclear localization signal-type motifs: Implications for the origin of the cell nucleus. *Molecular Biology and Evolution*, 37, 124–33.

Moczydłowska M., Landing E., Zang W., Palacios T. (2011) Proterozoic phytoplankton and timing of chlorophyte algae origins. *Palaeontology,* 54, 721–33.

Pang K. *et al.* (2013) The nature and origin of nucleus-like intracellular inclusions in Paleoproterozoic eukaryote microfossils. *Geobiology*, 11, 499–510.

Payne J. L. *et al.* (2009) Two-phase increase in the maximum size of life over 3.5 billion years reflects biological innovation and environmental opportunity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 106, 24–7.

Porter S. M. (2006) The Proterozoic fossil record of heterotrophic eukaryotes. In *Neoproterozoic Geobiology and Paleobiology*. Eds. S. Xiao, A. J. Kaufman. Dordrecht: Springer. P. 1–21.

Porter S. (2016) Tiny vampires in ancient seas: evidence for predation via perforation in fossils from 780–740 million-year-old Chuar Group, Grand Canyon, USA. *Proceedings of the Royal Society of London B,* 283, 20160221. DOI: 10.1098/rspb.2016.0221.

Roger A. J., Muñoz-Gómez S. A., Kamikawa R. (2017) The origin and diversification of mitochondria. *Current Biology*, 27, R1177–92.

Sergeev V. N., Knoll A. H., Grotzinger J. P. (1995) Paleobiology of the Mesoproterozoic Billyakh Group, Anabar Uplift, northern Siberia. *Journal of Paleontology,* 69 (1) II, 1–37.

Sergeev V. N., Knoll A. H., Vorob'eva N. G., Sergeeva N. D. (2016) Microfossils from the lower Mesoproterozoic Kaltasy Formation, East-European Platform. *Precambrian Research*, 278, 87–107.

Shalchian-Tabrizi K. *et al.* (2006) Telonemia, a new protist phylum with affinity to chromist lineages. *Proceedings of the Royal Society of London B,* 273, 1833–42.

Strother P. K. Battison L., Brasier M. D., Wellman C. H. (2011) Earth's earliest non-marine eukaryotes. *Nature*, 473, 505–9.

Tang Q. *et al.* (2015) Organic-walled microfossils from the Tonian Gouchou Formation, Huaibei region, North China Craton, and their biostratigraphic implications. *Precambrian Research,* 266, 296–318.

Vafai S. B., Mootha V. K. (2012) Mitochondrial disorders as windows into an ancient organelle. *Nature*, 491, 374–83.

Villanueva L. *et al.* (2021) Bridging the membrane lipid divide: bacteria of the FCB group superphylum have the potential to synthesize archaeal ether lipids. *The ISME Journal*, 15, 168–82.

Zaremba-Niedzwiedzka K. *et al.* (2016) Asgard archaea illuminate the origin of eukaryotic cellular complexity. *Nature,* 541, 353–8.

Zhu S. *et al.* (2016) Decimetre-scale multicellular eukaryotes from 1.56-billion-year-old Gaoyuzhuang Formation in North China. *Nature Communications,* 7, 11500. DOI: 10.103 8/ncomms11500.

Эдиакарские организмы

Животовский Б. Д. Программируемая гибель клеток — медицине // Химия и жизнь XXI век. 2014. №5, 10–5.

Журавлев А. Ю. Ранняя история Metazoa — взгляд палеонтолога // Журнал общей биологии. 2014. Т. 75, №6. С. 411–65.

Иванцов А. Ю. Новая реконструкция кимбереллы — проблематического вендского многоклеточного животного // Палеонтологический журнал. 2009. №6. С. 3–12.

Иванцов А. Ю. Следы питания проартикулят — вендских многоклеточных животных // Палеонтологический журнал. 2011. №3. С. 3–13.

Иванцов А. Ю. Реконструкция *Charniodiscus yorgensis* (макробиота венда Белого моря) // Палеонтологический журнал. 2016. №1. С. 3–13.

Наймарк Е. Б., Иванцов А. Ю. Возрастная изменчивость поздневендских проблематик *Parvancorina* Glaessner // Палеонтологический журнал. 2009. Т. 43, №1. С. 14–19.

Петрухин В. Я. Русь в IX–X веках. От призвания варягов до выбора веры. — М.: ФОРУМ; Неолит, 2013.

Федонкин М. А. Бесскелетная фауна венда и ее место в эволюции Metazoa. — М.: Наука, 1987. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 226.)

Belahbib H. *et al.* (2018) New genomic data and analyses challenge the traditional vision of animal epithelium evolution. *BMC Genomics,* 19, 1. DOI: 10.1186/s12864-018-4715-9.

Bobrovskiy I. *et al.* (2019) Ancient steroids establish the Ediacaran fossil *Dickinsonia* as one of the earliest animals. *Science*, 361, 1246–9.

Bonner J. T. (2006) Migration in *Dictyostelium polycephalum. Mycologia*, 98, 260–4.

Bowyer F., Wood R. A., Poulton S. W. (2017) Controls on the evolution of Ediacaran metazoan ecosystems: A redox perspective. *Geobiology*, 15, 516–51.

Brasier M. D., Antcliffe J. B. (2008) *Dickinsonia* from Ediacara: A new look at morphology and body construction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology,* 270, 311–23.

Brasier M. D., Antcliffe J. B. (2009) Evolutionary relationships within the Avalonian Ediacara biota: new insights from laser analysis. *Journal of the Geological Society of London,* 166, 2, 363–84.

Brock D. A., Douglas T. E., Queller D. C., Strassmann J. E. (2011) Primitive agriculture in a social amoeba. *Nature*, 469, 393–6.

Brunet T. *et al.* (2018) Light-regulated collective contractility in a multicellular choanoflagellate. *Science*, 366, 326–34.

Butterfield N. J. (2020) Constructional and functional anatomy of Ediacaran rangeomorphs. *Geological Magazine*, First View, 1–12. DOI: 10.1017/S0016756820000734.

Chen L. *et al.* (2014) Cell differentiation and germ-soma separation in Ediacaran animal-like fossils. *Nature*, 516, 238–41.

Coutts F. J., Bradshaw C. J. A., García-Bellido D. C., Gehling J. G. (2018) Evidence of sensory-driven behavior in the Ediacaran organism *Parvancorina:* Implications and autecological interpretations. *Gondwana Research,* 55, 21–9.

Dong L. *et al.* (2008) Restudy of the worm-like carbonaceous compression fossils *Protoarenicola, Pararenicola,* and *Sinosabellidites* from early Neoproterozoic successions in North China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology,* 258, 138–61.

Droser M. L. *et al.* (2014) A new Ediacaran fossil with a novel sediment displacive habit. *Journal of Paleontology*, 88, 145–51.

Droser M. L. *et al.* (2019) Piecing together the puzzle of the Ediacaran biota: Excavation and reconstruction at the Ediacara National Heritage site Nilpena (South Australia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology,* 513, 132–45.

Dudin O. *et al.* (2019) A unicellular relative of animals generates a layer of polarized cells by actomyosin-dependent cellularization. *eLife*, 8, e49801. DOI: 10.7554/eLife.49801.

Dunn F. S. *et al.* (2019) Anatomy of the Ediacaran rangeomorph *Charnia masoni*. *Papers in Palaeontology,* 5, 157–76.

Eichinger L. *et al.* (2005) The genome of the social amoeba *Dictyostelium discoideum*. *Nature*, 435, 43–57.

Gehling J. G., Narbonne G. M., Anderson M. M. (2000) The first named Ediacaran body fossil, *Aspidella terranovica*. *Palaeontology,* 43, 427–56.

Ghisalberti M. *et al*. (2014) Canopy flow analysis reveals the advantage of size in the oldest communities of multicellular eukaryotes. *Current Biology*, 24, 1–5. DOI: 10.1016/j.cub.20 13.12.017.

Grazhdankin D. (2014) Patterns of evolution of the Ediacaran soft-bodied biota. *Journal of Paleontology*, 88, 269–83.

Grazhdankin D., Seilacher A. (2002) Underground Vendobionta from Namibia. *Palaeontology*, 45, 57–78.

Hehenberger E. *et al.* (2017) Novel predators reshape holozoan phylogeny and reveal the presence of a two-component signaling system in the ancestor of animals. *Current Biology*, 27, 2043–50.

Herron M. D. *et al.* (2019) *De novo* origins of multicellularity in response to predation. *Scientific Reports*, 9, 2328. DOI: 10.1038/s41598-019-39558-8.

Hoyal Cuthill J. F., Conway Morris S. (2014) Fractal branching organizations of Ediacaran rangeomorph fronds reveal a lost Proterozoic body plan. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 111, 13122–6.

Ivantsov A. Yu. *et al.* (2016) Elucidating *Ernietta*: new insights from exceptional specimens in the Ediacaran of Namibia. *Lethaia,* 49, 540–54.

Ivantsov A. Yu., Nagovitsyn A. L., Zakrevskaya M. A. (2019) Traces of locomotion of Ediacaran macroorganisms. *Geosciences*, 9, 395. DOI: 10.3390/geosciences.9090395.

Ivantsov A., Zakrevskaya M., Nagovitsyn A. (2019) Morphology of integuments of the Precambrian animals, Proarticulata. *Invertebrate Zoology*, 16, 19–26.

Ivantsov A. *et al.* (2020) Intravital damage to the body of *Dickinsonia* (Metazoa of the late Ediacaran). *Journal of Paleontology*, 94, 1019–33.

Kenchington C. G., Dunn F. S., Wilby P. R. (2018) Modularity and overcompensatory growth in Ediacaran rangeomorphs demonstrate early adaptations for coping with environmental pressures. *Current Biology*, 28, 3330–6, e2.

Kolesnikov A. V. *et al*. (2018) The oldest skeletal macroscopic organism *Palaeopascichnus linearis*. *Precambrian Research,* 316, 24–37.

Kuzdal-Fick J. J., Foster K. R., Queller D. C., Strassmann J. E. (2007) Exploiting new terrain: an advantage to sociality in the slime mold *Dictyostelium discoideum*. *Behavioral Ecology*, 18, 433–7.

Laflamme M., Xiao S., Kowalewski M. (2009) Osmotrophy in modular Ediacara organisms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 1060, 14438–43.

Liu A. G. (2016) Framboidal pyrite should confirms the ‘death mask’ model for moldic preservation of Ediacaran soft-bodied organisms. *Palaios*, 31, 259–274.

Liu A. G., McIlroy D., Matthews J. J., Brasier M. D. (2012) A new assemblage of juvenile Ediacaran fronds from the Drook Formation, Newfoundland. *Journal of the Geological Society of London*, 169, 395–403.

Liu A. G., Dunn F. S. (2020) Filamentous connections between Ediacaran fronds. *Current Biology*, 30, 1322–8.

Luo C., Miao L. (2020) A *Horodyskia-Nenoxites*-dominated fossil assemblage from the Ediacaran-Cambrian transition (Liuchapo Formation, Hubei Province): Its paleontological implications and stratigraphic potential. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 545, 109635. DOI: 10.1016/j.palaeo.2020.109635.

Mitchell E. G. *et al.* (2015) Reconstructing the reproductive mode of an Ediacaran macro-organism. *Nature*, 524, 343–6.

Mitchell E. G. *et al.* (2019) The importance of neutral over niche processes in structuring Ediacaran early animal communities. *Ecology Letters*, 22, 2028–38.

Mitchell E. G. *et al.* (2020) The influence of environmental setting on the community ecology of Ediacaran organisms. *Interface Focus*, 10, 20190109. DOI: 10.1098/rsfs.2019.0109.

Nagy L. G., Kovács G. M., Krizsán K. (2019) Complex multicellularity in fungi: evolutionary convergence, single origin, or both? *Biological Reviews*, 93, 1778–94.

Rahman I. A., Darroch S. A. F., Racicot R. A., Laflamme M. (2015) Suspension feeding in the enigmatic Ediacaran organism *Tribrachidium* demonstrates complexity of Neopoterozoic ecosystems. *Science Advances*, 1, e1500800. DOI: 10.1126/sciadv.1500800.

Reid L. M., García-Bellido D. C., Gehling J. G. (2018) An Ediacaran opportunist? Characteristics of a juvenile *Dickinsonia costata* population from Crisp Gorge, South Australia. *Journal of Paleontology,* 92, 313–22.

Richter D. J., Fozouni P., Eisen M. B., King N. (2018) Gene family innovation, conservation and loss on the animal stem lineage. *eLife*, 7, e34226. DOI: 10.7554/eLife.34226.

Ros-Rocher N., Pérez-Posada A., Leger M. M., Ruiz-Trillo I. (2021) The origin of animals: an ancestral reconstruction of unicellular-to-multicellular transition. *Open Biology*, 11, 200359. DOI: 10.1098/rsob.200359.

Saran S. *et al.* (2002) cAMP signaling in *Dictyostelium.* Complexity of cAMP synthesis, degradation and detection. *Journal of Muscle Research and Cell Motility*, 23, 793–802.

Schaap P. (2007) Evolution of size and pattern in the social amoebas. *BioEssays*, 29, 635–44.

Seilacher A. (1992) Vendobionta and Psammocorallia: Lost constructions of the Precambrian evolution. *Journal of the Geological Society of London,* 149, 607–13.

Singer A., Plotnick R., Laflamme M. (2013) Experimental fluid mechanics of an Ediacaran frond. *Palaeontologia Electronica,* 15, 2 (19A), 1–14. https://palaeo-electronica.org/content/pdfs/297.pdf.

Slagter S. *et al*. (2021) Experimental evidence supports early silica cementation of the Ediacara Biota. *Geology*, 49, 51–5.

Sternfeld J., O'Mara R. (2005) Aerial migration of the *Dictyostelium* slug. *Development, Growth & Differentiation*, 47, 49–58.

Tendal O. S. (1972) A monograph of the Xenophyophoria. *Galathea Reports*, 12, 7–103.

Wallraff E., Wallraff H. G. (1997) Migrating and bidirectional phototaxis in *Dictyostelium discoideum* slugs lacking the action cross-linking 120 kDa gelation factor. *Journal of Experimental Biology*, 200, 3213–20.

Wan B. *et al.* (2020) A tale of three taphonomic modes: The Ediacaran fossil *Flabellophyton* preserved in limestone, black shale, and sandstone. *Gondwana Research*, 84, 296–314.

Wood R., Ivantsov A. Yu., Zhuravlev A. Yu. (2017) First macrobiota biomineralization was environmentally triggered. *Proceedings of the Royal Society of London B,* 284, 20170059. DOI: 10.1098/rspb.2017.0059.

Xiao S., Yuan X., Steiner M., Knoll A. H. (2002) Macroscopic carbonaceous compressions in a terminal Proterozoic shale: A systematic reassessment of the Miaohe biota, South China. *Journal of Paleontology*, 76, 347–76.

Xiao S. *et al.* (2005) A uniquely preserved Ediacaran fossil with direct evidence for a quilted bodyplan. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 102, 10227–32.

Xiao S. *et al.* (2021) The Shibantan Lagerstätte: insights into the Proterozoic-Phanerozoic transition. *Journal of Geological Society*, 178. DOI: 10.1144/jgs2020–135.

Yin Z., Zhu M., Bottjer D. J., Zhao F., Tafforeau P. (2016) Meroblastic cleavage identifies some Ediacaran Doushantuo (China) embryo-like fossils as metazoans. *Geology,* 44, 735–738.

Yin Z. *et al.* (2017) Nuclei and nucleoli in embryo-like fossils from the Ediacaran Weng'an Biota. *Precambrian Research*, 301, 145–51.

Yin Z. *et al.* (2019) The early Ediacaran *Caveasphaera* foreshadows the evolutionary origin of animal-like embryology. *Current Biology,* 29, 4307–14, e2.

Zakrevskaya M. (2014) Paleoecological reconstruction of the Ediacaran benthic macroscopic communities of the White Sea (Russia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology,* 410, 27–38.

Zhu M. *et al.* (2008) Eight-armed Ediacara fossil preserved in contrasting taphonomic windows from China and Australia. *Geology,* 36, 867–70.
Zhuravlev A. Yu. (1993) Were Ediacaran Vendobionta multicellulars? *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen,* 190, 299–314.
Zhuravlev A. Yu., Gámez Vintaned J. A., Ivantsov A. Yu. (2009) First finds of problematic Ediacaran fossil *Gaojiashania* in Siberia and its origin. *Geological Magazine*, 146, 775–80.

Губки

Журавлев А. Ю., Нитецкий М. Г. О сравнительной морфологии археоциат и рецептакулитов // Палеонтологический журнал. 1985. №2. С. 121–123.

Alegado R. A. *et al.* (2012) A bacterial sulfonolipid triggers multicellular development in the closest living relatives of animals. *eLife*, 1, e00013. DOI: 10.7554/eLife.00013.
Alvarez B. *et al.* (2002) *Systema Porifera: A Guide to the Classification of Sponges*. New York: Kluwer Academic / Plenum Publishers.
Antcliffe J. B., Calloway R. H. T., Brasier M. D. (2014) Giving the early fossil record of sponges a squeeze. *Biological Reviews,* 89, 972–1004.
Arasuna A. *et al*. (2018) Structural characterization of the body frame and spicules of a glass sponge. *Minerals*, 8, 88. DOI: 10.3390/min8030088.
Bobrovskiy I. *et al.* (2021) Algal origin of sponge sterane biomarkers negates the oldest evidence for animals in the rock record. *Nature Ecology & Evolution*, 5, 165–8.
Borchiellini C. *et al.* (2001) Sponge paraphyly and the origin of Metazoa. *Journal of Evolutionary Biology*, 14, 171–9.
Botting J. P., Butterfield N. J. (2005) Reconstructing early sponge relationships by using the Burgess Shale fossil *Eiffelia globosa*, Walcott. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 102, 1554–9.
Botting J. P., Muir L. A. (2018) Early sponge evolution: a review and phylogenetic framework. *Palaeoworld,* 27, 1–29.
Botting J. P., Muir L. A., Xiao S., Li X., Lin J. P. (2012) Evidence for spicule homology in calcareous and siliceous sponges: biminerallic spicules in *Lenica* sp. from the Early Cambrian of South China. *Lethaia*, 45, 463–75.
Botting J. P., Zhang Y., Muir L. A. (2017) Discovery of missing link between demosponges and hexactinellids confirms palaeontological model of sponge evolution. *Scientific Reports*, 7, 5286. DOI: 10.1038/s41598-017-05604-6.
Boyajian G. E., Labarbera M. (1987) Biomechanical analysis of passive flow of stromatoporoids — Morphologic, paleoecologic, and systematic implications. *Lethaia*, 20, 223–9.
Carrera M. G., Maletz J. (2014) Ordovician sponge spicules from the Spitsbergen, Nevada and Newfoundland: new evidence for hexactinellid and demosponge early diversification. *Journal of Systematic Palaeontology,* 12, 961–81.
Chen J. *et al*. (2004) Sponge fossil assemblage from the Early Cambrian Hetang Formation in southern Anhui. *Chinese Science Bulletin*, 49, 1625–8.
Conway K., Barrie J., Krautter M. (2005) Geomorphology of unique reefs on the western Canadian shelf: sponge reefs mapped by multibeam bathymetry. *Geo-Marine Letters*, 25,

205–13.
Debrenne F. *et al*. (2015) *Treatise on Invertebrate Paleontology*, *Part E (Revised), Porifera, Vol. 4–5: Hypercalcified Porifera*. — Lawrence, Kansas: University Kansas Paleontological Institute.
Ehrlich H. *et al.* (2010) Mineralization of the metre-long biosilica structures of glass sponges is templated on hydroxylated collagen. *Nature Chemistry*, 2, 1084–8.
Ehrlich H. *et al.* (2013) Discovery of 505-million-year old chitin in the basal demosponge *Vauxia gracilenta*. *Scientific Reports*, 3, 03497. DOI: 10.1038/srep03497.
Ereskovsky A. V. *et al.* (2009) The homoscleromorph sponge *Oscarella lobularis*, a promising sponge model in evolutionary and developmental biology. *BioEssays*, 31, 89–97.
Fairclough S. R., Dayel M. J., King N. (2010) Multicellular development in a choanoflagellate. *Current Biology*, 20, R875–6.
Fairclough S. R. *et al*. (2013) Premetazoan genome evolution and the regulation of cell differentiation in the choanoflagellate *Salpingoeca rosetta*. *Genome Biology*, 14, R15. DOI: 10.1186//gb-2013-14-2-r15.
Fernandes M. C. *et al.* (2021) Mechanically robust lattices inspired by deep-sea glass sponges. *Nature Materials*, 20, 237–41.
Finks R. M., Reid R. E. H., Rigby J. K. (2004) *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part E (Revised), Porifera, Vol. 3: Porifera (Demospongea, Hexactinellida, Heteractinida, Calcarea*). — Boulder, Colorado: Geological Society of America; Lawrence, Kansas: University Kansas Paleontological Institute.
Gautret P., Reitner J., Marin F. (1996). Mineralization events during growth of the coralline sponges *Acanthochaetetes* and *Vaceletia*. *Bulletin de l'Institut océanographique de Monaco,* no. special 14, 325–334.
Gazave E. *et al.* (2012) No longer Demospongiae: Homoscleromorpha formal nomination as a fourth class of Porifera. *Hydrobiologia*, 687, 3–10.
Harvey T. H. P. (2010) Carbonaceous preservation of Cambrian hexactinellid sponge spicules. *Biological Letters,* 6, 834–7.
Kirkpatrick R. (1908) On two new genera of Recent pharetronid sponges. *Annals and Magazine of Natural History; Zoology, Botany, and Geology, Series 8,* 2, 503–514.
Kirkpatrick R. (1913) The Nummulosphere. An Account of the Organic Origin of So-Called Igneous Rocks and of Abyssal Red Clays. — L.: Lamley & Co.
Kozur H. W., Mostler H., Repetski J. E. (2008) A new heteractinellid sponge from the lowermost Ordovician of Nevada and a discussion of the suborder Heteractinellidae. *Geo.Alp,* 5, 53–67.
Kruse P. D., Zhuravlev A. Yu. (2008) Middle-Late Cambrian *Rankenella-Girvanella* reefs of the Mila Formation, northern Iran. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 45, 619–39.
Lavrov A. I., Kosevich I. A. (2018) Stolonial movement: A new type of whole-organism behavior in Porifera. *The Biological Bulletin,* 234 (1), 58–67.
Lee W. L. *et al.* (2012) An extraordinary new carnivorous sponge, *Chondrocladia lyra*, in the new subgenus *Symmetrocladia* (Demospongiae, Cladorhizidae), from off of northern California, USA. *Invertebrate Biology*, 131, 259–84.
Leys S. P. (2003) The significance of syncytial tissues for the position of the Hexactinellida in the Metazoa. *Integrative and Comparative Biology,* 43, 19–27.
Leys S. P. (2015) Elements of a 'nervous system' in sponges. *The Journal of Experimental Biology,* 218, 581–91.
Luo C., Zhao F., Zeng H. (2020) The first report of a vauxiid sponge from the Cambrian Chengjiang Biota. *Journal of Paleontology,* 94, 28–33.

Luo C., Yang A., Zhuravlev A. Y., Reitner J. (2021) Vauxiids as descendants of archaeocyaths: a hypothesis. *Lethaia*. DOI: 10.1111/let.12433.

Maldonado M. (2004) Choanoflagellates, choanocytes, and animal multicellularity. *Invertebrate Biology*, 123, 1–22.

Mehl D. (1996) Phylogenie und Evolutionsökologie der Hexactinellida (Porifera) im Paläozoikum. *Geologische Paläontologische Mitteilungen der Universität Innsbruck, Sonderband,* 4, 1–55.

Mills D. B. *et al.* (2018) The last common ancestor of animals lacked the HIF pathway and respired in low-oxygen environments. *eLife*, 7, e31176. DOI: 10.7554/eLife.31176.

Mostler H. (1990) Mikroskleren von Demospongien (Porifera) aus dem basalen Jura der nördlichen Kalkalpen. *Geologische Paläontologische Mitteilungen der Universität Innsbruck,* 17, 119–42.

Mostler H. (1996) Polyactinellid Schwämme, eine auf das Paläozoikum beschränkte Calcispongien-Gruppe. *Geologische Paläontologische Mitteilungen der Universität Innsbruck,* 21, 223–43.

Nitecki M. H. (1972) North American Silurian receptaculitid algae. *Fieldiana (Geology)*, 28, 1–108.

Peña J. F. *et al.* (2016) Conserved expression of vertebrate microvillar gene homologs in choanocytes of freshwater sponges. *EvoDevo*, 7, 13. DOI: 10.1186/s13227-016-0050-x.

Pronzato R., Manconi R. (2008) Mediterranean commercial sponges: over 5000 years of natural history and cultural heritage. *Marine Ecology*, 29, 146–66.

Pronzato R., Pisera A., Manconi R. (2017) Fossil freshwater sponges: Taxonomy, geographic distribution, and critical review. *Acta Palaeontologica Polonica*, 62, 467–95.

Rhebergen F., Botting J. P. (2014) A new Silurian (Llandovery, Telychian) sponge assemblage from Gotland, Sweden. *Fossil and Strata*, 60, 1–87.

Rigby J. K. (1986) Sponges of the Burgess Shale (Middle Cambrian), British Columbia. *Palaeontographica Canadiana*, 2, 1–105.

Rigby J. K., Collins D. (2004) Sponges of the Middle Cambrian Burgess Shale and Stephen Formation, British Columbia. *Royal Ontario Museum Contributions in Science*, 1, 1–164.

Rigby J. K., Johnston P. A. (2004) An unusually large *Aulocopella winnipegensis* and associated demosponges from the Upper Ordovician Beaverfoot Formation, southeastern British Columbia. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 41, 939–47.

Schuster A. *et al.* (2015) Deceptive desmas: Molecular phylogenetics suggests a new classification and uncovers convergent evolution of lithistid sponges. *PLoS ONE,* 10, e116038. DOI: 10.1371/journal.pone.0116038.

Sethmann I., Wörheide G. (2007) Structure and composition of calcareous sponge spicules: A review and comparison to structurally related biominerals. *Micron*, 39, 209–28.

Soest R. W. M. van. (1984) Deficient *Merlia normani* Kirkpatrick, 1908, from the Curacao reefs, with a discussion on the phylogenetic interpretation of sclerosponges. *Bijdragen tot de Dierkunde,* 54, 211–9.

Sogabe S. *et al.* (2019) Pluripotency and the origin of animal multicellularity. *Nature*, 570, 519–22.

Tang Q. *et al.* (2019) Spiculogenesis and biomineralization in early sponge animals. *Nature Communications,* 10, 3348. DOI: 10.1038/s41467-019-11297-4.

Uriz M.-J. (2006) Mineral skeletogenesis in sponges. *Canadian Journal of Zoology,* 84, 322–56.

Vacelet J. (1977) Une nouvelle relique du Secondaire: un représentant actuel des Eponges fossiles Sphinctozoaires. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Séries D,* 285, 509–11.

Vacelet J., Boury-Esnault N. (1995) Carnivorous sponges. *Nature*, 373, 333–5.

Voigt O. *et al.* (2017) Spicule formation in calcareous sponges: Coordinated expression of biomineralization genes and spicule-type specific genes. *Scientific Reports*, 7, 45658. DOI: 10.1038/srep45658.
Walcott C. D. (1920) Cambrian geology and paleontology IV. No. 6 Middle Cambrian Spongiae. *Smithsonian Miscellaneous Collections,* 67, 261–364.
Weaver J. C. *et al.* (2007) Hierarchical assembly of the siliceous skeletal lattice of the hexactinellid sponge *Euplectella aspergillum*. *Journal of Structural Biology*, 158, 93–106.
Wörheide G. (2008) A hypercalcified sponge with soft relatives: *Vaceletia* is a keratose demosponge. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 47, 433–8.
Wu W., Zhu M., Steiner M. (2014) Composition and tiering of the Cambrian sponge communities. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology,* 398, 86–96.
Zhuravlev A. Yu. (1986) Radiocyathids. In *Problematic Fossil Taxa*. Eds. A. Hoffman, M. H Nitecki. New York: Oxford University Press; Oxford: Clarendon Press. P. 35–44.
Zhuravlev A. Yu. (1989) Poriferan aspects of archaeocyathan skeletal function. *Memoirs of the Association of Australasian Palaeontologists,* 8, 387–99.
Zhuravlev A. Yu. (1993) A functional morphological approach to the biology of the Archaeocyatha. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen,* 190, 315–327.

Книдарии и гребневики

Журавлев А. Ю. Новый коралл из нижнего кембрия Сибири // Палеонтологический журнал. 1999. №5. С. 27–33.
Марфенин Н. Н. Феномен колониальности. — М.: Изд-во МГУ, 1993.

Adler L., Röper M. (2012) Description of a new potential fossil hydromedusa *Palaequorea rygoli* and revision of the fossil medusa *Hydrocraspedota mayri* from the Plattenkalks of the Franconian Alb, Southern Germany. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen,* 264/3, 249–62.
Baliński A., Sun Y. (2017) Early Ordovician black corals from China. *Bulletin of Geosciences,* 92, 1–12.
Baliński A., Sun Y., Dzik J. (2014) Probable advanced hydroid from the Early Ordovician of China. *Paläontologische Zeitschrift,* 88, 1–10.
Bingham B. L., Dimond J. L., Muller-Parker G. (2014) Symbiotic state influences life-history of a clonal cnidarian. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences,* 281, 20140548. DOI: 10.1098/rspb.2014.0548.
Brinkman D., Burnell J. (2007) Identification, cloning and sequencing of two major venom proteins from the box jellyfish, *Chironex fleckeri*. *Toxicon*, 50, 850–60.
Boschma H. (1951) Notes on Hydrocorallia. *Zoologische Verhandelingen*, 13, 1–49.
Buss L. W. *et al*. (2016) Control of hydroid colony form by surface heterogeneity. *PLoS ONE,* 11 (6), e0156249. DOI: 10.1371/journal.pone.0156249.
Carrera M. G., Astini R. A., Gomez F. J. (2018) A lowermost Ordovician tabulate-like coralomorph from the Precordillera of western Argentina: a main component of a reef-framework consortium. *Journal of Paleontology,* 91, 73–85.

Cartwright P., Nawrocki A. M. (2010) Colony evolution in hydrozoan. *Integrative and Comparative Biology,* 50, 456–72.

Cartwright P. *et al.* (2007) Exceptionally preserved jellyfishes from the Middle Cambrian. *PLoS ONE,* 2 (10), e1121. DOI: 10.1371/journal.pone.0001121.

Cartwright P. *et al.* (2018) New probable cnidarians fossil from the lower Cambrian of the Three Gorges area, South China, and their ecological implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology,* 105, 150–66.

Chatterton B. D. E., Copper P., Dixon O. A., Gibb S. (2008) Spicules in Silurian tabulate corals from Canada, and implications for their affinities. *Palaeontology,* 51, 173–98.

Chen J.-Y. *et al.* (2007) Raman spectra of a Lower Cambrian ctenophore embryo from southwestern Shaanxi, China. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 104, 6289–92.

Collins A. G., Lieberman B. S. (2007) Exceptionally preserved jellyfishes from the Middle Cambrian. *PLoS ONE,* 2 (10), e1121. DOI: 10.1371/journal.pone.0001121.

Conway Morris S., Collins D. H. (1996) Middle Cambrian ctenophores from the Stephen Formation, British Columbia Canada. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences,* 351, 279–308.

Cope J. C. W. (2005) Octocorallian and hydroid fossils from the Lower Ordovician of Wales. *Palaeontology,* 48, 433–45.

Copper P. (1985) Fossilized polyps in 430-myr-old *Favosites* corals. *Nature,* 316, 142–4.

Coronado I., Pérez-Huerta A., Rodríguez S. 2013. Primary biogenic skeletal structures in *Multithecopora* (Tabulata, Pennsylvanian). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology,* 386, 286–99.

Cortijo I. *et al.* (2015) Life history and autoecology of an Ediacaran index fossil: Development and dispersal of *Cloudina*. *Gondwana Research,* 28, 419–24.

Cuif J.-P. (1971) Structure et position systematique du genre *Heterastridium* Reuss 1865 (Hydrozoaire). *Geobios,* 4, 69–79.

Dixon O. A. (2010) Fossilized polyp remains in Silurian *Heliolites* (Anthozoa, Tabulata) from Nunavut, Arctic Canada. *Lethaia,* 43, 60–72.

Dzik J., Baliński A., Sun Y. (2017) The origin of tetraradial symmetry in cnidarians. *Lethaia,* 50, 306–21.

Ezaki Y. (2000) Palaeoecological and phylogenetic implications of a new scleractiniamorph genus from Permian sponge reefs, South China. *Palaeontology,* 43, 199–217.

Fuller M., Jenkins R. (2007) Reef corals from the Lower Cambrian of the Flinders Ranges, South Australia. *Palaeontology*, 50, 961–80.

Gutschick R. C., Rodriguez J. (1990) By-the-wind-sailors from a Late Devonian foreshore environment in western Montana. *Journal of Paleontology,* 64, 31–9.

Higuchi T., Shirai K., Mezaki T., Yuyama I. (2017) Temperature dependence of aragonite and calcite skeleton formation by a scleractinian coral in low mMg/Ca seawater. *Geology*, 45, 1087–90.

Hogler J. A., Hanger R. A. (1989) A new chondrophorine (Hydrozoa, Velellidae) from the Upper Triassic of Nevada. *Journal of Paleontology,* 63, 249–51.

Jakubowicz M. *et al.* (2015) Stable isotope signatures of middle Palaeozoic ahermatypic rugose corals — Deciphering secondary alteration, vital fractionation effects, and palaeoecological implications. *PloS ONE,* 10 (9), e0136289. DOI: 10.1371/journal.pone.0136289.

Johnson R. G., Richardson E. S., Jr. (1968) The Essex fauna and medusae. *Fieldiana (Geology)*, 12, 109–15.

Kayal E. *et al*. (2018) Phylogenomics provides a robust topology of the major cnidarian lineages and insights on the origins of key organismal traits. *BMC Evolutionary Biology*, 18, 68. DOI: 10.1186/s12862-018-1142-0.

Kouchinsky A., Bengtson S. (2002) The tube wall of Cambrian anabaritids. *Acta Palaeontologica Polonica*, 47, 431–44.

Kozłowski R. (1959) Les hydroïdes ordoviciens à squelette chitineux. *Acta Palaeontologica Polonica,* 4, 209–71.

Leme J. M., Simões M. G., Marques A. C., Van Iten H. (2008) Cladistic analysis of the suborder Conulariina Miller and Gurley, 1896 (Cnidaria, Scyphozoa; Vendian — Triassic). *Palaeontology*, 51, 649–62.

Marfenin N. N., Kosevich, I. A. (2002) Morphogenetic evolution of hydroid colony pattern. *Hydrobiologia,* 530/531, 319–27.

Moroz L. L., Koh A. B. (2016) Independent origins of neurons and synapses: insights from ctenophores. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371, 20150041. DOI: 10.1098/rstb.2015.0041.

Muller-Parker G., D'Elia C. F., Cook C. B. (2015) Interactions between corals and their symbiotic algae. In *Coral reefs in the Anthropocene*. Ed. C. Birkeland. Dordrecht: Springer Science+Business Media. P. 99–116.

Muscente A. D., Allmon W. D. (2013) Revision of the hydroid *Plumalina* Hall, 1858 in the Silurian and Devonian of New York. *Journal of Paleontology,* 87, 710–25.

Muscente A. D., Allmon W. D., Xiao S. (2016) The hydroid fossil record and analytical techniques for assessing the affinities of putative hydrozoans and possible hemichordates. *Palaeontology,* 59, 71–87.

Ou Q. *et al*. (2015) A vanished history of skeletonization in Cambrian comb jellies. *Science Advances*, 1, e1500092. DOI: 10.1126/sciadv.1500092.

Panchin A. Y., Aleoshin V. V., Panchin Y. V. (2019) From tumors to species: a SCANDAL hypothesis. *Biology Direct,* 14, 3. DOI: 10.1186/s13062-019-0233-1.

Reich M., Kutscher M. (2011) Sea pens (Octocorallia: Pennatulacea) from the Late Cretaceous of northern Germany. *Journal of Paleontology,* 85, 1042–51.

Romero A., Rogers R. R., Gershwin L. A. (2011) Medusoid cnidarians from the Montral-Alcover Lagerstätten (Triassic), northeastern Spain. *Batalleria,* 16, 50–7.

Ryan J. F. *et al.* (2013) The genome of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and its implications for cell type evolution. *Science*, 342, 1242592. DOI: 10.1126/science.1242592.

Santodomingo N., Renema W., Johnson K. G. (2016) Understanding the murky history of the Coral Triangle: Miocene corals and reef habitats in East Kalimantan (Indonesia). *Coral Reefs,* 35, 765–81.

Scrutton C. T. (1975) Hydroid-serpulid symbiosis in the Mesozoic and Tertiary. *Palaeontology,* 18, 255–74.

Scrutton C. T. (1997) The Palaeozoic corals, I: origins and relationships. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society,* 51, 177–208.

Scrutton C. T. (1998) The Palaeozoic corals, II: structure, variation and palaeoecology. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society,* 52, 1–57.

Scrutton C. T., Jeram A. J., Armstrong H. A. (1998) Kilbuchophyllid corals from the Ordovician (Caradoc) of Pomeroy, Co. Tyrone: implications for coral phylogeny and for movement on the Southern Uplands Fault. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*, 88 (for 1997), 117–26.

Sebé-Pedrós A. *et al.* (2018) Cnidarian cell type diversity and regulation revealed by whole-organism single-cell RNA-seq. *Cell*, 173, 1520–34.

Semenoff-Tian-Chansky P. (1991) Rythme de croissance chez les coraux fossiles et ralentissement de la rotation terreste. *Publication de l'Association Francaise pour l'Avancement des Sciences, Paris*, 91 (2), 127–63.

Sendino C., Darrell J. (2009) History of conulariid research. *Journal of the Palaeontological Society of India*, 54, 121–33.

Sendino C., Bochmann M. M. (2021) An exceptionally preserved conulariid from Ordovician erratics of Northern European Lowlands. *Paläontologische Zeitschrift*, 95, 71–84.

Stanley G. D., Jr. (2003) The evolution of modern corals and their early history. *Earth-Science Reviews*, 60, 195–225.

Stanley G. D., Jr., Stürmer W. (1983) A new fossil ctenophore discovered by X-rays. *Nature,* 327, 61–3.

Stolarski J. *et al*. (2011) The ancient evolutionary origins of Scleratinia revealed by azooxanthellate corals. *BMC Evolutionary Biology*, 11, 316. DOI: 10.1186/1471-2148-11-316.

Tornabene C., Martindale R. C., Wang X. T., Schaller M. F. (2017) Detecting photosymbiosis in fossil scleractinian corals. *Scientific Reports*, 7, 9465. DOI: 10.1038/s41598-017-09008-4.

Van Iten H., Simões M. G., Marques A., Collins A. (2006) Reassessment of the phylogenetic position of conulariids in the subphylum Medusozoa (phylum Cnidaria). *Journal of Systematic Palaeontology,* 4, 109–18.

Van Iten H. *et al.* (2014) Origin and early diversification of the phylum Cnidaria Verrill: Major developments in the analysis of the taxon's Proterozoic-Cambrian history. *Palaeontology,* 57, 677–90.

Waggoner B. M., Langer M. R. (1993) A new hydroid from the Upper Cretaceous of Mississippi. *Paläontologische Zeitschrift,* 67, 253–9.

Whelan N. V. (2017) Ctenophore relationships and their placement as the sister group to all other animals. *Nature Ecology & Evolution*, 1, 1737–46..

Wooldridge S. A. (2013) Breakdown of the coral-algal symbiosis: towards formalizing a linkage between warm-water bleaching thresholds and the growth rate of the intracellular zooxanthellae. *Biogeosciences*, 10, 1647–58.

Yang B. *et al.* (2020) Ultrastructure of Ediacaran cloudinids suggests diverse taphonomic histories and affinities with non-biomineralized annelids. *Scientific Reports*, 10, 535. DOI: 10.1038/s41598-019-56317-x.

Young G. A., Hagadorn J. W. (2010) The fossil record of cnidarians medusae. *Palaeoworld*, 19, 212–21.

Young G. A. *et al.* (2012) Great Canadian *Lagerstätten* 3: Late Ordovician *Konservat-Lagerstätten* in Manitoba. *Geoscience Canada,* 39, 201–13.

Zágoršek K., Taylor P. D., Vodrážka R. (2009) Coexistence of symbiotic hydroids (*Protulophila*) on serpulids and bryozoans in a cryptic habitat at Chrtníky (lower Turonian, Czeck Republic). *Bulletin of Geosciences,* 84, 631–6.

Zapalski M. K., Clarkson E. N. K. (2015) Enigmatic fossils from the Lower Carboniferous Shrimp Bed, Granton, Scotland. *PLoS ONE* 10 (12), e0144220. DOI: 10.1371/journal.pone.0144220.

Zhao Y. *et al.* (2019) Cambrian sessile, suspension feeding stem-group ctenophores and evolution of the comb jelly body plan. *Current Biology,* 29, 1112–25.

Zhuravlev A. Yu., Debrenne F., Lafuste J. (1993) Early Cambrian microstructural diversification of Cnidaria. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 164, 365–72.

Кольчатые черви

Карасева Н. П., Римская-Корсакова Н. Н., Галкин С. В., Малахов В. В. Таксономия, географическое и батиметрическое распространение вестиментифер (Annelida, Siboglinidae) // Зоологический журнал. 2016. Т. 95, №6. С. 624–659.

Малахов В. В., Галкин С. В. Вестиментиферы — бескишечные беспозвоночные морских глубин. — М.: КМК Scientific Press Ltd., 1998.

Римская-Корсакова Н. Н., Малахов В. В., Галкин С. В. Строение щупальцевого аппарата вестиментиферы *Riftia pachyptila* (Polychaeta, Vestimentifera) // Зоологический журнал. 2011. Т. 90, №3. С. 259–271.

Bomfleur B. *et al*. (2015) Fossilized spermatozoa preserved in a 50-Myr-old annelid cocoon from Antarctica. *Biology Letters*, 11, 20150431. DOI: 10.1098/rsbl.2015.0431.

Broomell C. C., Mattoni M. A., Zok F. W., Waite J. H. (2006) Critical role of zinc in hardening of *Nereis* jaws. *Journal of Experimental Biology*, 209, 3219–225.

Chen H. *et al*. (2020) A Cambrian crown annelid reconciles phylogenomics and the fossil record. *Nature*, 583, 249–52.

Conway Morris S. (1979) Middle Cambrian polychaetes from the Burgess Shale of British Columbia. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285, 227–74.

Conway Morris S., Peel J. S. (2008) The earliest annelids: Lower Cambrian polychaetes from the Sirius Passet Lagerstätte, Peary Land, North Greenland. *Acta Palaeontologica Polonica,* 53, 137–48.

Danise S., Higgs N. D. (2015) Bone-eating *Osedax* worms lived on Mesozoic marine reptile deadfalls. *Biology Letters,* 11 (4), 20150072. DOI: 10.1098/rsbl.2015.0072.

Darwin C. (1881) *The Formation of Vegetable Mould, Through the Action of Worms, with Observations on Their Habits*. — L.: J. Murray.

Ehlers E. (1869) Ueber fossile Würmer aus dem lithographischen Schiefer in Bayern. *Palaeontographica,* 17, 145–75.

Eibye-Jacobsen D., Vinther J. (2012) Reconstructing the ancestral annelid. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research,* 50, 85–7.

Eriksson M., Elfman M. (2000) Enrichment of metals in the jaws of fossil and extant polychaetes — distribution and function. *Lethaia,* 33, 75–81.

Eriksson M. E., Parry L. A., Rudkin D. M. (2017) Earth's oldest 'Bobbit worm' — gigantism in a Devonian eunicidan polychaete. *Scientific Reports,* 7, 43061. DOI: 10.1038/srep43061.

Gügel B. *et al.* (2017) A new subdisarticulated machaeridian from the Middle Devonian of China: Insights into taphonomy and taxonomy using X-ray microtomography and 3D-analysis. *Acta Palaeontologica Polonica,* 62, 237–47.

Han J., Conway Morris S., Hoyal Cuthill J. F., Shu D. (2019) Sclerite-bearing annelids from the lower Cambrian of South China. *Scientific Reports*, 9, 4955. DOI: 10.1038/s41598-019-40841-x.

Hazen B. M. (1937) A fossil earthworm (?) from the Paleocene of Wyoming. *Journal of Paleontology,* 11, 250.

Hints O. *et al.* (2017) Early Middle Ordovician scolecodonts from north-western Argentina and the emergence of labiognath polychaete jaw apparatuses. *Palaeontology*, 60, 583–93.

Ippolitov A. P., Vinn O., Kupriyanova E. K., Jäger M. (2014) Written in stone: history of serpulids polychaetes through time. *Memoirs of Museum Victoria*, 71, 123–59.

Kiel S., Kahl W.-A., Goedert J. L. (2011) *Osedax* borings in fossil marine bird bones. *Naturwissenschaften,* 98, 51–5.
Kielan-Jaworowska Z. (1966) Polychaete jaw apparatuses from the Ordovician and Silurian of Poland and a comparison with modern forms. *Palaeontologia Polonica,* 16, 1–152.
Kozur H. (1970) Fossile Hirudinea aus dem Oberjura von Bayern. *Lethaia,* 3, 225–32.
Little C. T. S. *et al*. (1999) Two Palaeozoic hydrothermal vent communities from the southern Ural Mountains, Russia. *Palaeontology*, 42, 1043–78.
Little C. T. S., Danelian T., Herrington R. J., Haymon R. M. (2004) Early Jurassic hydrothermal vent community from the Franciscan Complex, California. *Journal of Paleontology*, 78, 542–59.
Manum S. B., Bose M. N., Sawyer R. T. (1991) Clitellate cocoons in freshwater deposits since the Triassic. *Zoologica Scripta,* 20, 347–66.
McLoughlin S., Bomfleur B., Mörs T., Reguero M. (2016) Fossil clitellate annelid cocoons and their microbiological inclusions from the Eocene of Seymour Island, Antarctica. *Palaeontologia Electronica,* 19.1.11A, 1–27. https://core.ac.uk/download/pdf/326792266.pdf.
Muir, L. A., Botting, J. P. (2007) A Lower Carboniferous sipunculan from the Granton Shrimp Bed, Edinburgh. *Scottish Journal of Geology,* 43, 51–6.
Nanglu K., Caron J.-B. (2018) A new Burgess Shale polychaete and the origin of the annelid head revisited. *Current Biology*, 28, 319–26.
Parry L., Tanner A., Vinther J. (2014) The origin of annelids. *Palaeontology*, 57, 1091–1103.
Parry L., Vinther J., Edgecombe G. D. (2015) Cambrian stem-group annelids and a metameric origin of the annelid head. *Biology Letters*, 11, 20150763. DOI: 10.1098/rsbl.2015–0763.
Parry L., Eriksson M. E., Vinther J. (2019) The annelid fossil record. In *Handbook of Zoology: Annelida* — V. 1. Annelida Basal Groups and Pleistoannelida, Sedentaria I. Eds. G. Purschke, M. Böggemann, W. Westheide. Berlin; Boston: De Gruyter. P. 69–88.
Parry L., Caron J.-B. (2019) *Canadia spinosa* and the early evolution of the annelid nervous system. *Science Advances*, 5, eaax5858. DOI: 10.1126/sciadv.aax5858.
Paxton H., Eriksson M. E. (2013) Ghosts from the past — ancestral features reflected in the jaw ontogeny of the polychaetous annelids *Marphysa fauchaldi* (Eunicidae) and *Diopatra aciculata* (Onuphidae). *GFF,* 134, 309–16.
Poinar G. O., Jr. (2007) Enchytraeidae (Annelida: Oligochaeta) in amber. *Megadrilogica,* 11, 53–7.
Sanfilippo R., Rosso A., Reitano A., Insacco G. (2017) First record of sabellid and serpulid polychaetes from the Permian of Sicilia. *Acta Palaeontologica Polonica*, 62, 25–38.
Shcherbakov D. E., Timm T., Tzetlin A. B., Vinn O., Zhuravlev A. Yu. (2020) A probable oligochaete from an Early Triassic Lagerstätte of the southern Cis-Urals and its evolutionary implications. *Acta Palaeontologica Polonica,* 65, 219–233.
Struck T. *et al*. (2015) The evolution of annelids reveals two adaptive routes to the interstitial realm. *Current Biology,* 25, 1993–9.
Szaniawski H., Imajima M. (1996) Hartmaniellidae — living fossils among polychaetes. *Acta Palaeontologica Polonica,* 41, 111–25.
Timm T. (1981) On the origin and evolution of aquatic Oligochaeta. *Eesti NSV Teaduste Akadeemia Toimetised, Bioloogia,* 30, 174–81.
Ulrich H., Schmelz R. M. (2001) Enchytraeidae as prey of Dolichopodidae, recent and in Baltic amber (Oligochaeta; Diptera). *Bonner zoologische Beiträge,* 50, 89–101.
Vinn O., ten Hove H. A., Mutvei H. (2008) On the tube ultrastructure and origin of calcification in sabellids (Annelida, Polychaeta). *Palaeontology*, 51, 295–301.

Vinn O., Luque H. (2013) First record of a pectinariid-like (Polychaeta, Annelida) agglutinated worm tube from the Late Cretaceous of Colombia. *Cretaceous Research,* 41, 107–10.
Vinther J., Briggs D. E. G. (2009) Machaeridian locomotion. *Lethaia,* 42, 357−64.
Vinther J., Van Roy P., Briggs D. E. G. (2008) Machaeridians are Palaeozoic armoured annelids. *Nature*, 451, 185−8.
Weigert A, Bleidorn C. (2016) Current status of annelid phylogeny. *Organisms Diversity and Evolution,* 16, 345–62.
Weller S. (1925) A new type of Silurian worm. *Journal of Geology,* 33, 540–4.
Westheide W., McHugh D., Purschke G., Rouse G. W. (1999) Systematization of the Annelida: different approaches. *Hydrobiologia,* 402, 291–307.
Whittle R., Gabbott S., Aldridge R., Theron J. (2008) Late Ordovician (Hirnantian) scolecodont clusters from the Soom Shale Lagerstätte, South Africa. *Journal of Micropalaeontology,* 27, 147–59.

Моллюски

Барсков И. С., Морозов Ю. Е. Хитон (Mollusca, Polyplacophora) из верхнего карбона Подмосковья // Палеонтологический журнал. 1996. №4. С. 3–6.
Мироненко А. А. Анатомия и некоторые аспекты палеобиологии аммоноидей: современные данные // Юрские отложения юга Московской синеклизы и их фауна / Отв. ред. М. А. Рогов, В. А. Захаров. — М.: ГЕОС, 2017. С. 161–182.
Несис К. Н. Головоногие: умные и стремительные (Истории из частной и семейной жизни кальмаров, каракатиц, осьминогов, а также наутилуса помпилиуса). — М.: Октопус, 2005.
Пархаев П. Ю. Новые данные по морфологии раковинной мускулатуры кембрийских гельционеллоидных моллюсков //Палеонтологический журнал. 2004. №3. С. 27–29.
Пархаев П. Ю. Строение раковинной мускулатуры кембрийских брюхоногих моллюсков рода *Bemella* (Gastropoda: Archaeobranchia: Helcionellidae) // Палеонтологический журнал. 2014. №1. С. 20–27.
Пархаев П. Ю. Происхождение и ранняя эволюция типа Mollusca // Палеонтологический журнал. 2017. №6. С. 91–112.

Arkhipkin A. I., Bizikov V. A., Fuchs D. (2012) Vestigial phragmocone in the gladius points to a deepwater origin of squid (Mollusca: Cephalopoda). *Deep-Sea Research I*, 61, 109–122.
Barskov I. S. *et al.* (2008) Cephalopods in the marine ecosystems of the Paleozoic. *Paleontological Journal*, 42 (11), 1167–284.
Bengtson S. (1992) The cap-shaped Cambrian fossil *Maikhanella* and the relationship between coeloscleritophorans and molluscs. *Lethaia*, 25, 401–20.
Bengtson S., Collins D. (2015) Chancelloriids of the Cambrian Burgess Shale. *Palaeontologia Electronica,* 15, 1.6A, 1–67. palaeo-electronica.org/content/2015/1031-chancelloriids.
Bengtson S., Hou X. (2001) The integument of Cambrian chancelloriids. *Acta Palaeontologica Polonica,* 46, 1–22.
Breton G., Wisshak M., Néraudeau D., Morel N. (2017) Parasitic gastropod bioerosion trace fossil on Cenomanian oysters from Le Mans, France and its ichnologic and taphonomic context. *Acta Palaeontologica Polonica,* 62, 45–57.

Caron J.-B., Scheltema A., Schander C., Rudkin D. (2006) A soft-bodied mollusc with radula from the Middle Cambrian Burgess Shale. *Nature*, 442, 159–63.

Checa A. G., Jiménez-Jiménez A. P. (2003) Evolutionary morphology of oblique ribs of bivalves. *Palaeontology*, 46, 709–24.

Checa A. G., Jiménez-Jiménez A. P. (2003) Rib fabrication in Ostreoidea and Plicatuloidea (Bivalvia, Pteriomorphia) and its evolutionary significance. *Zoomorphology*, 122, 145–59.

Checa A. G., Ramírez-Rico J., González-Segura A., Sánchez-Navas A. (2009) Nacre and false nacre (foliated aragonite) in extant monoplacophorans (=Tryblidiida: Mollusca). *Naturwissenschaften*, 96, 111–22.

Clements T., Colleary C., De Baets K., Vinther J. (2017) Buoyancy mechanisms limit preservation of coleoid cephalopod soft tissues in Mesozoic Lagerstätten. *Palaeontology*, 60, 1–14.

Connors M. J. *et al.* (2012) Three-dimensional structure of the shell plate assembly of the chiton *Tonicella marmorea* and its biomechanical consequences. *Journal of Structural Biology*, 177, 314–28.

Conway Morris S., Caron J.-B. (2007) Halwaxiids and the early evolution of the lophotrochozoans. *Science*, 315, 1255–8.

Conway Morris S., Peel J. S. (1995) Articulated halkieriids from the Lower Cambrian of North Greenland and their role in early protostome evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 347, 305–58.

Cope J. C. W. (1999) Middle Ordovician bivalves from mid-Wales and the Welsh Borderland. *Palaeontology,* 42, 467–99.

Dean C. D., Sutton M. D., Siveter D. J., Siveter D. J. (2015) A novel respiratory architecture in the Silurian mollusk *Acaenoplax*. *Palaeontology*, 58, 839–47.

De Blasio F. V. (2007) The role of suture complexity in diminishing strain and stress in ammonoid phragmocones. *Lethaia*, 41, 15–24.

Distel D. L. *et al.* (2017) Discovery of chemoautotrophic symbiosis in the giant shipworm *Kuphus polythalamia* (Bivalvia, Teredinidae) extends wooden-steps theory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 114, E3652–8.

Doguzhaeva L. A., Mapes R. H. (2018) A new late Carboniferous coleoid from Oklahoma, USA: implications for the early evolutionary history of the subclass Coleoidea (Cephalopoda). *Journal of Paleontology,* 92, 157–69.

Doguzhaeva L. A., Weaver P. G., Ciampaglio C. N. (2012) A unique late Eocene coleoid cephalopod *Mississaepia* from Mississippi, USA: New data on cuttlebone morphology, ultrastructure, chemical composition, and their phylogenetic implications. *Acta Palaeontologica Polonica,* 59, 147–62.

Doguzhaeva L. A. *et al.* (2018) An Early Triassic gladius associated with soft tissue remains from Idaho, USA — a squid-like coleoid cephalopod at the onset of the Mesozoic Era. *Acta Palaeontologica Polonica,* 63, 341–55.

Ebbestad J. O. R. (2008) The tergomyan mollusc *Carcassonnella* from the Upper Ordovician Girvan, Scotland. *Palaeontology,* 51, 663–75.

Fang X. *et al.* (2018) Palaeogeographic distribution and diversity of cephalopods during the Cambrian-Ordovician transition. *Palaeoworld,* 28, 51–7.

Fuchs D., Iba Y. (2015) The gladiuses in coleoid cephalopods: homology, parallelism, or convergence? *Swiss Journal of Palaeontology*, 134, 281–7.

Fuchs D., Bracchi G., Weis R. (2009) New octopods (Cephalopoda: Coleoidea) from the Late Cretaceous (upper Cenomanian) of Hâkel and Hâdjoula, Lebanon. *Palaeontology*, 52, 65–81.

Fuchs D. *et al.* (2015) The locomotion system of Mesozoic Coleoidea (Cephalopoda) and its phylogenetic significance. *Lethaia*, 49, 433–54.
Gabbott S. E. (1999) Orthoconic cephalopods and associated fauna from the Late Ordovician Soom Shale *Lagerstätte*, South Africa. *Palaeontology,* 42, 123–48.
Gubanov A. P., Bogolepova O. K. (2014) Early Ordovician molluscs with preserved colour pattern from the Timan-Pechora Basin of Russia. *GFF,* 136, 85–9.
Harper E. M., Dreyer H., Steiner G. (2006) Reconstructing the Anomalodesmata (Mollusca, Bivalvia): morphology and molecules. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 148, 395–420.
Hoffmann R. *et al.* (2018) Integrating 2D and 3D shell morphology to disentangle the palaeobiology of ammonoids: A virtual approach. *Palaeontology,* 61, 89–104.
Hoffmann R. *et al.* (2020) Pterosaurs ate soft-bodied cephalopods (Coleoidea). *Scientific Reports*, 10, 1230. DOI: 10.1038/s41598-020-57731-2.
Hoffmann R., Stevens K. (2020) The palaeobiology of belemnites — foundation for the interpretation of rostrum geochemistry. *Biological Reviews,* 95, 94–123.
Hoffmann R. *et al.* (2021) Recent advances in heteromorph ammonoid palaeobiology. *Biological Reviews*. DOI: 10.1111/brv.12669.
Horný R. J. (1995) *Solandangella,* a problematic Lower Ordovician mollusc from the Montagne Noire, southern France. *Acta Musei Nationalis Pragae, Series B, Historia Naturalis,* 50, 1–11.
Hryniewicz K., Amano K., Jenkins R. G., Kiel S. (2017) Thyasirid bivalves from Cretaceous and Paleogene cold seeps. *Acta Palaeontologica Polonica,* 62, 45–57.
Iba Y., Sano S.-i., Mutterlose J., Kondo Y. (2012) Belemnites originated in the Triassic — A new look at an old group. *Geology*, 40, 911–4.
Inoue S., Kondo S. (2016) Suture pattern formation in ammonites and the unknown rear mantle structure. *Scientific Reports*, 6, 33689. DOI: 10.1038/srep33689.
Kauffman E. G. *et al.* (2007) Paleoecology of giant Inoceramidae (*Platyceramus*) on a Santonian (Cretaceous) seafloor in Colorado. *Journal of Paleontology,* 81, 64–81.
Klug C., Schweigert G., Fuchs D., Dietl G. (2010) First record of a belemnite preserved with beaks, arms and ink sac from the Nusplingen Lithographic Limestone (Kimmeridgian, SW Germany). *Lethaia*, 43, 445–56.
Klug C. *et al., eds.* (2015) *Ammonoid Paleobiology: From anatomy to ecology*. Dordrecht: Springer Science+Business Media.
Klug C. *et al.* (2015) The anatomical information on arms and fins from exceptionally preserved *Plesioteuthis* (Coleoidea) from the Late Jurassic of Germany. *Swiss Journal of Palaeontology*, 134, 245–55.
Klug C. *et al.* (2016) The oldest Gondwanan cephalopod mandibles (Hangenberg Black Shale, Late Devonian) and the mid-Palaeozoic rise of jaws. *Palaeontology,* 59, 611–29.
Kluessendorf J., Doyle P. (2000) *Pohlsepia mazonensis*, an early 'octopus' from the Carboniferous of Illinois, USA. *Palaeontology,* 43, 919–26.
Knight R. I. *et al.* (2014) Exceptional preservation of a novel gill grade in large Cretaceous inoceramids: Systematic and palaeobiological implications. *Palaeontology,* 57, 37–54.
Kröger B. (2013) Cambrian — Ordovician cephalopod palaeogeography and diversity. *Geological Society of London Memoir*, 38, 429–48.
Kröger B., Mutvei H. (2005) Nautiloids with multiple paired muscle scars from Lower-Middle Ordovician of Baltoscandia. *Palaeontology,* 48, 781–91.
Kröger B., Servais T., Zhang Y. (2009) The origin and initial rise of pelagic cephalopods in the Ordovician. *PLoS ONE*, 4 (9), e7262. DOI: 10.1371/journal.pone.0007262.

Kröger B., Vinther J., Fuchs D. (2011) Cephalopod origin and evolution: A congruent picture emerging from fossils, development and molecules. *Bioessays*, 33, 602–13.
Kruta I. *et al.* (2011) The role of ammonites in the Mesozoic marine food web revealed by jaw preservation. *Science*, 331, 70–2.
Kruta I. *et al.* (2016) *Proteroctopus riberti* in coleoid evolution. *Palaeontology,* 59, 767–73.
Landman N. H. *et al.* (2012) Methane seeps as ammonite habitats in the U. S. Western Interior Seaway revealed by isotopic analyses of well-preserved shell material. *Geology*, 40, 507–10.
Laptikhovsky V., Nikolaeva S., Rogov M. (2018) Cephalopod embryonic shells as a tool to reconstruct reproductive strategies in extinct taxa. *Biological Reviews*, 93, 270–83.
Lemanis R. (2020) The ammonite septum is not an adaptation to deep water: re-evaluating a centuries-old idea. *Proceedings of the Royal Society of London B,* 287, 20201919. DOI: 10.1098/rspb.2020.1919.
Lemanis R. *et al.* (2016) The evolution and development of cephalopod chambers and their shape. *PLoS ONE*, 11 (3), e0151404. DOI: 10.1371/journal.pone.0151404.
Li L., Zhang X., Yun H., Li G. (2017) Complex hierarchical microstructures of Cambrian mollusk *Pelagiella*: insight into early biomineralization and evolution. *Scientific Reports*, 7, 1935. DOI: 10.1038/s41598-017-02235-9.
Lucena Santiago G. (2015) Revisión de la fauna de rudistas de les Collades de Basturs (Lleida, Pirineos centro-meridionales). Barcelona: Universitat Autònoma de Barcelona.
Lukeneder A. (2012) Computed 3D visualisation of extinct cephalopods using computer tomographs. *Computers & Geosciences,* 45, 68–74.
Mapes R. H., Doguzhaeva L. A. (2018) New Pennsylvanian coleoids (Cephalopoda) from Nebraska and Iowa, USA. *Journal of Paleontology,* 92, 146–56.
Mapes R. H., Landman N. H., Klug C. (2018) Caught in act? (Distracting sinking in ammonoid cephalopods). *Swiss Journal of Palaeontology*, 138, 141–9.
Mazurek D., Zatón M. (2011) Is *Nectocaris pteryx* a cephalopod? *Lethaia*, 44, 2–4.
Mironenko A. A. (2015) Soft-tissue preservation in the Middle Jurassic ammonite *Cadoceras* from Central Russia. *Swiss Journal of Palaeontology*, 134, 281–7.
Mironenko A. A. (2017) Siphuncle soft-parts in the Upper Jurassic ammonite *Kachpurites fulgens*. *Palaios*, 32, 153–7.
Mironenko A. A. (2018) Microstructure of aptychi of Upper Jurassic (Upper Oxfordian) ammonites from Central Russia. *Lethaia*, 51, 75–85.
Mironenko A. A. (2020) Endocerids: suspension feeding nautiloids? *Historical Biology*, 32, 281–9.
Mironenko A. A., Rogov M. A. (2016) First direct evidence of ammonoid ovoviviparity. *Lethaia*, 49, 245–60.
Mutvei H., Zhang Y.-B., Dunca E. (2007) Late Cambrian plectronocerid nautiloids and their role in cephalopod evolution. *Palaeontology*, 50, 1327–33.
Niko S., Nishida T. (2003) *Devonohelicoceras hidaense*, a new torticonic oncocerid (Cephalopoda) from the Devonian of Central Japan. *Proceedings of the Japan Academy, Series B,* 79 (7), 201–6.
Nützel A., Lehnert O., Frýda J. (2007) Origin of planktotrophy — evidence from early molluscs: a response to Freeman and Lundelius. *Evolution & Development*, 9, 313–8.
Peel J. S. (1991) Functional morphology, evolution, and systematics of Early Palaeozoic univalved molluscs. *Grønlands Geologiske Undersøgelse*, №161, 1–116.
Peel J. S. (2004) Asymmetry and musculature in some Carboniferous bellerophontiform gastropods (Mollusca). *GFF*, 126, 213–20.

Peterman D. J., Ciampaglio C. N., Shell R. C., Yacobucci M. M. (2019) Mode of life and hydrostatic stability of orthoconic ectocochleate cephalopods: Hydrodynamic analyses of restoring moments for 3D printed, neutrally buoyant models. *Acta Palaeontologica Polonica,* 64, 441–60.

Pojeta J., Jr., Runnegar B. (1976) The paleontology of rostroconch mollusks and the early history of the phylum Mollusca. *United States Geological Survey Professional Paper*, №968, 1–88.

Ponder W. F., Parkhaev P. Yu., Beechey D. L. (2007) A remarkable similarity in scaly shell structure in Early Cambrian univalved limpets (Monoplacophora; Maikhanellidae) and a Recent fissurellid limpet (Gastropoda: Vetigastropoda) with a review of Maikhanellidae. *Molluscan Research*, 27, 153–63.

Porter S. M. (2008) Skeletal microstructure indicates chancelloriids and halkieriids are closely related. *Palaeontology*, 51, 865–79.

Radtke G., Keupp H. (2017) The dorsal shell wall structure of Mesozoic ammonoids. *Acta Palaeontologica Polonica,* 62, 59–96.

Roger T. D. K., Runnegar B., Matt K. (2020) *Pelagiella exigua*, an early Cambrian stem gastropod with chaetae: Lophotrochozoan heritage and conchiferan novelty. *Palaeontology,* 63, 601–27.

Rogers C. S. *et al.* (2019) Synchrotron X-ray absorption spectroscopy of melanosomes in vertebrates and cephalopods: implications for the affinity of *Tullimonstrum*. *Proceedings of the Royal Society of London B,* 286, 20191649. DOI: 10.1098/rspb.2019.1649.

Rosenbluth J., Szent-Györgyi A. G., Thompson J. T. (2010) The ultrastructure and contractile properties of a fast-acting, obliquely striated, myosin-regulated muscle: the funnel retractor of squids. *Journal of Experimental Biology*, 213, 2430–43.

Ros-Franch S., Márquez-Aliaga A., Damborenea S. E. (2014) Comprehensive database on Induan (Lower Triassic) to Sinemurian (Lower Jurassic) marine bivalve genera and their paleobiogeographic record. *The University of Kansas Paleontological Contributions,* 8, 1–219.

Runnegar B. (2011) Once again: Is *Nectocaris pteryx* a stem-group cephalopod? *Lethaia*, 44, 373.

Runnegar B., Jell P. A. (1976) Australian Middle Cambrian molluscs and their bearing on early molluscan evolution. *Alcheringa*, 1, 109–38.

Stanley G. D., Jr., Yancey T. E., Shepherd H. M. E. (2013) Giant Upper Triassic bivalves of Wrangellia, Vancouver Island, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 50, 142–7.

Stanley S. M. (1977) Trends, rates, and patterns of evolution in the Bivalvia. In *Patterns of Evolution as Illustrated by the Fossil Record*. Ed. A. Hallam. Amsterdam; Oxford; New York: Elsevier. P. 209–50.

Sutton M. D., Briggs D. E. G., Siveter D. J., Siveter D. J. (2001) An exceptionally preserved vermiform mollusc from the Silurian of England. *Nature*, 410, 461–3.

Sutton M. D., Briggs D. E. G., Siveter D. J., Siveter D. J. (2006) Fossilized soft tissues in a Silurian platyceratid gastropod. *Proceedings of the Royal Society of London B,* 273, 1039–44.

Sutton M. D. *et al.* (2012) A Silurian armoured aplacophoran and implications for molluscan phylogeny. *Nature*, 490, 94–7.

Tanabe K. *et al.* (2000) Soft-part anatomy of the siphuncle in Permian prolecanitid ammonoids. *Lethaia*, 33, 83–91.

Teruzzi G. (2015) The Stoppani collection of large bivalves (Bivalvia, Megalodonta) from the Upper Triassic of Lombardy, Italy. *Natural History Sciences. Atti della Società Italiana di*

Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale in Milano, 2 (1), 15–24.
Vendrasco M. J., Wood T. E., Runnegar B. N. (2004) Articulated Palaeozoic fossil with 17 plates greatly expands disparity of early chitons. *Nature*, 429, 288–91.
Vendrasco M. J. *et al.* (2010) New data on molluscs and their shell microstructures from the Middle Cambrian Gowers Formation, Australia. *Palaeontology*, 53, 97–135.
Vendrasco M. J., Checa A. G., Kouchinsky A. V. (2011) Shell microstructure of the early bivalve *Pojetaia* and the independent origin of nacre within the mollusca. *Palaeontology*, 54, 825–50.
Vendrasco M. J., Checa A., Heimbrock W. P., Baumann S. D. J. (2013) Nacre in molluscs from the Ordovician of the Midwestern United States. *Geosciences*, 3, 1–29.
Vinther J. (2009) The canal system in sclerites of Lower Cambrian *Sinosachites* (Halkieriidae: Sachitida): Significance for the molluscan affinities of the sachitids. *Palaeontology*, 52, 689–712.
Vinther J. (2015) The origins of molluscs. *Palaeontology*, 58, 19–34.
Vinther J., Sperling E. A., Briggs D. E. G., Peterson K. J. (2012) A molecular palaeobiological hypothesis for the origin of aplacophoran molluscs and their derivation from chiton-like ancestors. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 279, 1259–68.
Vinther J., Parry L., Briggs D. E. G., Van Roy P. (2017) Ancestral morphology of crown-group molluscs revealed by a new Ordovician stem aculiferan. *Nature*, 542, 471–4.
Wagner P. J., Erwin D. H. (2006) Patterns of convergence in general shell form among Paleozoic gastropods. *Paleobiology*, 32, 316–37.
Ward P., Dooley F., Barord G. J. (2016) *Nautilus*: biology, systematics, and paleobiology as viewed from 2015. *Swiss Journal of Palaeontology*, 135, 169–85.
Yun H. *et al.* (2021) Biomineralization of the Cambrian chancelloriids. *Geology,* 49, 623–8.
Zhang Z., Smith M. R., Shu D. (2015) New reconstruction of the *Wiwaxia* scleritome, with data from Chengjiang juveniles. *Scientific Reports*, 5, 14810. DOI: 10.1038/srep14810.
Zhao F. *et al.* (2017) *Orthrozanclus elongata* n. sp. and the significance of sclerite-covered taxa for early trochozoan evolution. *Scientific Reports*, 7, 16232. DOI: 10.1038/s41598-017-16304-6.

Лофофораты

Сысоев В. А. О систематике и систематическом положении хиолитов // Основные проблемы систематики животных / Ред. В. Н. Шиманский. — М.: ПИН АН СССР, 1976. С. 28–34.
Ушатинская Г. Т. Необычные беззамковые брахиоподы из нижнего кембрия Монголии // Палеонтологический журнал. 1987. №2. С. 62–68.
Ушатинская Г. Т. «Зубастые» беззамковые брахиоподы из среднего кембрия Сибири и Казахстана // Палеонтологический журнал. 1998. №5. С. 38–42.

Altenburger A., Wanninger A., Holmer L. E. (2013) Metamorphosis in Craniiformea revisited: *Novocrania anomala* shows delayed development of the ventral valve. *Zoomorphology*, 132, 379–87.
Baliński A., Sun Y. (2013) Preservation of soft tissue in an Ordovician linguloid brachiopod from China. *Acta Palaeontologica Polonica,* 58, 115–20.

Balthasar U. (2004) Shell structure, ontogeny and affinities of the Lower Cambrian bivalve problematic fossil *Mickwitzia muralensis* Walcott, 1913. *Lethaia*, 37, 381–400.
Balthasar U. (2008) *Mummpikia* gen. nov. and the origin of calcitic-shelled brachiopods. *Palaeontology*, 51, 263–79.
Balthasar U., Butterfield N. J. (2009) Early Cambrian «soft-shelled» brachiopods as possible stem-group phoronids. *Acta Palaeontologica Polonica,* 54, 307–14.
Balthasar U., Skovsted C. B., Holmer L. E., Brock G. A. (2009) Homologous skeletal secretion in tommotiids and brachiopods. *Geology*, 37, 1143–6.
Bouček B. (1964) *The Tentaculites of Bohemia. Their morphology, taxonomy, ecology, phylogeny and biostratigraphy*. Prague: Czechoslovak Academy of Sciences Publishing House.
Carlson S. J. (1989) The articulate brachiopod hinge mechanism: morphological and functional variation. *Paleobiology*, 15, 364–86.
Carlson S. J. (2016) The evolution of Brachiopoda. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 44, 409–38.
Ernst A. (2013) Diversity dynamics and evolutionary patterns of Devonian Bryozoa. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 93, 45–63.
Ernst A., Seuss B., Taylor P. D., Nützel A. (2016) Bryozoan fauna of the Boggy Formation (Deese Group, Pennsylvanian) of the Buckhorn Asphalt Quarry, Oklahoma, USA. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 96, 517–40.
Garbelli C. (2017) Shell microstructures in Lopingian brachiopods: Implications for fabric evolution and calcification. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 123, 541–60.
Hageman S. J. (2003) Complexity generated by iteration of hierarchical modules in Bryozoa. *Integrative and Comparative Biology*, 43, 87–98.
Håkansson E., Zágoršek K. (2020) A radical novel design for a free-living bryozoan colony: *Biselenaria placentula* (Reuss, 1867). *Journal of Paleontology*, 94, 1059–75.
Harper D. A. T., Popov L. E., Holmer L. E. (2017) Brachiopods: Origin and early history. *Palaeontology*, 60, 609–31.
Herringshaw L. G., Thomas A. T., Smith M. P. (2007) Systematics, shell structure and affinities of the Palaeozoic Problematicum *Cornulites*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 150, 681–99.
Holmer L. E., Skovsted C. B., Williams A. (2002) A stem group brachiopod from the Lower Cambrian: support for a *Micrina* (halkieriid) ancestry. *Palaeontology*, 45, 875–82.
Holmer L. E., Popov L., Streng M. (2008) Organophosphatic stem group brachiopods: implications for the phylogeny of the subphylum Linguliformea. *Fossils and Strata*, №54, 3–11.
Holmer L. E. *et al.* (2008) The Early Cambrian tommotiid *Micrina,* a sessile bivalved stem group brachiopod. *Biology Letters*, 4, 724–8.
Holmer L. E. *et al.* (2011) First record of a bivalved larval shell in Early Cambrian tommotiids and its phylogenetic significance. *Palaeontology*, 54, 235–9.
Holmer L. E., Popov L E., Klishevich I., Ghobadi Pour M. (2016) Reassessment of the early Triassic lingulid brachiopod *'Lingula' borealis* Bittner, 1899 and related problems of lingulid taxonomy. *GFF*, 138, 519–25.
Hu S. X. *et al*. (2010) Soft-part preservation in a linguliform brachiopod from the lower Cambrian Wulongqing Formation (Guanshan Fauna) of Yunnan, South China. *Acta Palaeontologica Polonica,* 55, 495–505.
Kohring R., Pint A. (2005) Fossile Süßwasserbryozoen — Vorkommen, Überlieferung, Findbedingungen. *Denisia,* 16, 95–102.

Kouchinsky A., Holmer L. E., Steiner M., Ushatinskaya G. T. (2015) The new stem-group brachiopod *Oymurania* from the lower Cambrian of Siberia. *Acta Palaeontologica Polonica,* 60, 963–80.

Ma J., Taylor P. D., Xia F., Zhan R. (2015) The oldest known bryozoan: *Prophyllodictya* (Cryptostomata) from the lower Tremadocian (Lower Ordovician) of Liujiachang, south-western Hubei, central China. *Palaeontology*, 58, 925–34.

Martí Mus M., Bergström J. (2007) Skeletal microstructure of helens, lateral spines of hyolithids. *Palaeontology*, 50, 1231–43.

Moore J. L., Porter S. M. (2018) Plywood-like shell microstructures in hyoliths from the middle Cambrian (Drumian) Gowers Formation, Georgina Basin, Australia. *Palaeontology*, 61, 441–67.

Moysiuk J., Smith M. R., Caron J.-B. (2017) Hyoliths are Palaeozoic lophophorates. *Nature*, 541, 394–7.

Murdock D. J. E. *et al.* (2014) Evaluating scenarios for the evolutionary assembly of the brachiopod body plan. *Evolution & Development*, 16, 13–24.

Penny A. M., Wood R. A., Zhuravlev A. Yu., Curtis A., Bowyer F., Tostevin R. (2017) Intraspecific variation in an Ediacaran skeletal metazoan: *Namacalathus* from the Nama Group, Namibia. *Geobiology*, 15, 81–93.

Popov L. E., Holmer L. E., Bassett M. G. (1996) Radiation of the earliest calcareous brachiopods. In *Brachiopods.* Eds. P. Copper, J. Jin. Rotterdam: Balkema. P. 209–213.

Popov L. E., Bassett M. G., Holmer L. E., Ghobadi Pour M. (2009) Early ontogeny and soft tissue preservation in siphonotretide brachiopods: New data from the Cambrian-Ordovician of Iran. *Gondwana Research*, 16, 151–61.

Ryland J. S. (2005) Bryozoa: an introductory overview. *Denisia,* 16, 9–20.

Schiemann S. M. *et al.* (2017) Clustered brachiopod Hox genes are not expressed collinearly and are associated with lophotrochozoan novelties. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 114, E1913–22.

Shcherbakov D. E., Vinn O., Zhuravlev A. Yu. (2021) Disaster microconchids from the uppermost Permian and Lower Triassic strata of the Cis-Urals and the Tunguska and Kuznetsk basins (Russia). *Geological Magazine*, 158, 1335–57.

Shore A. J., Wood R. A., Butler I. B., Zhuravlev A. Yu., McMahon S., Curtis A., Bowyer F. T. (2021) Ediacaran metazoan reveals lophotrochozoan affinity and deepens root of Cambrian Explosion. *Science Advances*, 7, eabf2933. DOI: 10.1126/sciadv.abf2933.

Skovsted C. B. *et al*. (2009) The tommotiid *Camenella reticulosa* from the early Cambrian of South Australia: Morphology, scleritome reconstruction, and phylogeny. *Acta Palaeontologica Polonica,* 54, 525–40.

Skovsted C. B. *et al*. (2009) The scleritome of *Paterimitra*: an early Cambrian stem group brachiopod from South Australia. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 276, 1651–6.

Skovsted C. B. *et al*. (2011) Scleritome construction, biofacies, biostratigraphy and systematics of the tommotiid *Eccentrotheca helenia* sp. nov. from the early Cambrian of South Australia. *Palaeontology*, 54, 253–86.

Skovsted C. B., Betts M. J., Topper T. P., Brock G. A. (2015) The early Cambrian tommotiid genus *Dailyatia* from South Australia. *Memoirs of the Association of Australasian Palaeontologists,* 48, 1–117.

Sun H., Babcock L. E., Peng J., Zhao Y. (2016) Three-dimensionally preserved digestive systems of two Cambrian hyolithides (Hyolitha). *Bulletin of Geosciences*, 91, 51–6.

Sun H. *et al.* (2018) Hyoliths with pedicles illuminate the origin of the brachiopod body plan. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 285, 20181780. DOI: 10.1098/rspb.2018.1780.

Sutton M. D., Briggs D. E. G., Siveter D. J., Siveter D. J. (2005) Silurian brachiopod with soft-tissue preservation. *Nature,* 436, 1013–5.

Taylor P. D., Vinn O. (2006) Convergent morphology in small spiral worm tubes (‘*Spirorbis*‘) and its palaeoenvironmental implications. *Journal of the Geological Society of London,* 163, 225–8.

Taylor P. D., Waeschenbach A. (2015) Phylogeny and diversification of bryozoans. *Palaeontology*, 58, 585–99.

Taylor P. D., Weedon M. J. (2000) Skeletal ultrastructure and phylogeny of cyclostome bryozoans. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 128, 337–99.

Taylor P. D., Vinn O., Wilson M. A. (2010) Evolution of biomineralisation in ‘lophophorates’. *Special Papers in Palaeontology,* 84, 317–33.

Taylor P. D., Lombardi C., Cocito S. (2014) Biomineralization in bryozoans: present, past and future. *Biological Reviews,* 90, 1118–50.

Taylor P. D., Di Martino E., Martha S. O. (2019) Colony growth strategies, dormancy and repair in some Late Cretaceous encrusting bryozoans; insights into the ecology of the Chalk seabed. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 99, 425–46.

Topper T. P., Zhang Z., Gutiérrez-Marco J. C., Harper D. A. T. (2018) The down of a dynasty: life strategies of Cambrian and Ordovician brachiopods. *Lethaia*, 51, 254–66.

Towe K. M. (1978) *Tentaculites*: Evidence for a brachiopod affinity? *Science*, 201, 626–8.

Vinn O., Taylor P. D. (2007) Microconchid tubeworms from the Jurassic of England and France. *Acta Palaeontologica Polonica*, 52, 391–9.

Wei F. (2019) Conch size evolution of Silurian — Devonian tentaculitoids. *Lethaia*, 52, 454–63.

Williams A. *et al.* (1996) A supra-ordinal classification of the Brachiopoda. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 351, 1171–93.

Williams A. *et al.* (2000) *Treatise on Invertebrate Paleontology*, *Part H, Brachiopoda, Revised, Vol. 2* & 3. Ed. R. L. Kaesler. Boulder, Colorado: Geological Society of America; Lawrence, Kansas: University Kansas.

Zatoń M., Olempska E. (2017) A family-level classification of the Order Microconchida (Class Tentaculita) and the description of two new microconchid genera. *Historical Biology,* 29, 885–94.

Zatoń M., Vinn O., Tomescu A. M. F. (2012) Invasion of freshwater and variable marginal marine habitats by microconchid tubeworms — an evolutionary perspective. *Geobios* 45, 603–10.

Zhang Z. *et al.* (2009) Architecture and function of the lophophore in the problematic brachiopod *Heliomedusa orienta* (Early Cambrian, South China). *Geobios*, 42, 649–61..

Zhang Z. *et al.* (2011) The exceptionally preserved Early Cambrian stem rhynchonelliform brachiopod *Longtancunella* and its implications. *Lethaia*, 44, 490–5..

Zhang Z.-F. *et al.* (2014) An early Cambrian agglutinated tubular lophophorate with brachiopod characters. *Scientific Reports*, 4, 4682. DOI: 10.1038/srep04682.

Zhang Z., Popov L. E., Holmer L. E., Zhang Z. (2018) Earliest ontogeny of early Cambrian acrotretoid brachiopods — first evidence for metamorphosis and its implications. *BMC Evolutionary Biology*, 18, 42. DOI: 10.1186/s12862-018-1165-6.

Zhang Z. *et al.* (2020) The oldest *‘Lingulellotreta’* (Lingulata, Brachiopoda) from China and its phylogenetic significance: integrating new material from the Cambrian Stage 3–4

Lagerstätten in eastern Yunnan, South China. *Journal of Systematic Palaeontology*, 18, 945–73.
Zhuravlev A. Yu., Wood R. A., Penny A. M. (2015) Ediacaran skeletal metazoan revealed to be complex lophophorate. *Proceedings of the Royal Society of London B,* 282, 20151860. DOI: 10.1098/rspb.2015.1860.

Экдисозои

Журавлев А. Ю. Мир, которого не может быть // Природа. 1995. №12. С. 21–8.
Малахов В. В. Cephalorhyncha — новый тип животного царства, объединяющий Priapulida, Kinorhyncha, Gordiacea, и система первичнополостных червей // Зоологический журнал. 1980 Т. 59, №4. С. 485–499.
Малахов В. В., Андрианов А. В. Головохоботные (Cephalorhyncha) — новый тип животного царства. — М.: КМК Scientific Press, 1995.

Aguinaldo A. M. A. *et al.* (1997) Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals. *Nature*, 387, 489–93.
Aldridge R. J. *et al.* (2007) The systematics and phylogenetic relationships of vetulicolians. *Palaeontology*, 50, 131–68.
Babcock L. E., Robison R. A. (1989) Preference of Palaeozoic predators. *Nature,* 337, 695–6.
Briggs D. E. G., Lieberman B. S., Halgedahl S. L., Jarrard R. D. (2005) A new metazoan from the Middle Cambrian of Utah and the nature of Vetulicolia. *Palaeontology*, 48, 681–6.
Budd G. E. (1998) Arthropod body-plan evolution in the Cambrian with an example of anomalocaridid muscle. *Lethaia*, 31, 197–210.
Budd G. E. (2001) Tardigrades as 'stem-group arthropods': The evidence from the Cambrian fauna. *Zoologischer Anzeiger*, 240, 265–79.
Budd G. E. (2021) The origin and evolution of the euarthropod labrum. *Arthropod Structure & Development*, 62, 101048. DOI: 10.1016/j.asd.2021.101048.
Cardia D. F. F. *et al.* (2019) Two new species of ascaridoid nematodes in Brazilian Crocodylomorpha from the Upper Cretaceous. *Parasitology International,* 72, 101947. DOI: 10.1016/j.parint.2019.101947.
Caron J.-B. (2006) *Banffia constricta*, a putative vetulicolid from the Middle Cambrian Burgess Shale. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*, 96 (for 2005), 95–111.
Caron J.-B., Smith M. R., Harvey T. H. P. (2013) Beyond the Burgess Shale: Cambrian microfossils track the rise and fall of hallucigeniid lobopodians. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 280, 20131613. DOI: 10.1098/rspb.2013.1613.
Chen Z., Zhou C., Yuan X., Xiao S. (2019) Death march of a segmented and trilobate bilaterian elucidates early animal evolution. *Nature,* 573, 412–5.
Cong P. *et al.* (2014) Brain structure resolves the segmental affinity of anomalocaridid appendages. *Nature,* 513, 538–42.
Cong P. *et al.* (2017) Host-specific infestation in early Cambrian worms. *Nature Ecology & Evolution,* 1, 1465–9.
Conway Morris S. (1977) Fossil priapulid worms. *Special Papers in Palaeontology,* 20, 1–155.

Daley A. C., Edgecombe G. D. (2014) Morphology of *Anomalocaris canadensis* from the Burgess Shale. *Journal of Paleontology*, 88, 68–91.

Danovaro R. *et al.* (2010) The first metazoan living in permanently anoxic conditions. *BMC Biology*, 8, 30. DOI: 10.1186/1741-7007-8-30.

Dzik J., Krumbiegel G. (1989) The oldest 'onychophoran' *Xenusion*: A link connecting phyla? *Lethaia*, 22, 169–81.

Eriksson B. J., Tait N. N., Budd G. E. (2003) Head development in the onychophoran *Euperipatoides kanangrensis* with particular reference to the central nervous system. *Journal of Morphology*, 255, 1–23.

Fleming J. F. *et al.* (2018) Molecular palaeontology illuminates the evolution of ecdysozoan vision. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 285, 20182180. DOI: 10.1098/rspb.2018.2180.

Fracischini H., Dentzien-Dias P., Schultz C. L. (2018) A fresh look at ancient dungs: Brazilian Triassic coprolites revisited. *Lethaia,* 51, 389–405.

Gámez Vintaned J. A., Liñán E., Zhuravlev A. Yu. (2011) A new early Cambrian lobopod-bearing animal (Murero, Spain) and the problem of the ecdysozoan early diversification. In *Evolutionary Biology — Concepts, Biodiversity, Macroevolution and Genome Evolution*. Ed. P. Pontarotti. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag. P. 193–219.

Harvey T. H. P., Dong X., Donoghue P. C. J. (2010) Are palaeoscolecids ancestral ecdysozoans? *Evolution & Development*, 12, 177–200.

Hou X.-G., Bergström J., Jie Y. (2006) Distinguishing anomalocaridids from arthropods and priapulids. *Geological Journal*, 41, 259–69.

Huang D., Chen J., Zhu M., Zhao F. (2014) The burrow dwelling behaviour and locomotion of palaeoscolecidan worms: New fossil evidence from the Cambrian Chengjiang fauna. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology,* 398, 154–64.

Knaust D. (2020) Foraging flatworms and roundworms caught in the act: examples from a Middle Triassic mud flat in Germany. *Lethaia*, 54, 495–503.

Li L. *et al.* (2018) Molecular phylogeny and dating reveal a terrestrial origin in the Early Carboniferous for ascaridoid nematodes. *Systematic Biology,* 67, 888–900.

Liu J., Dunlop J. A. (2014) Cambrian lobopodians: A review of recent progress in our understanding of their morphology and evolution. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology,* 398, 4–15.

Liu J., Han J., Simonetta A. M. (2006) New observations of the lobopod-like worm *Facivermis* from the Early Cambrian Chengjiang Lagerstätte. *Chinese Science Bulletin*, 51, 358–63.

Liu J. *et al.* (2011) An armoured Cambrian lobopodian from China with arthropod-like appendages. *Nature,* 470, 526–30.

Ma X., Hou X., Bergström J. (2009) Morphology of *Luolishania longicruris* (Lower Cambrian, Chengjiang Lagerstätte, SW China) and the phylogenetic relationships within lobopodians. *Arthropod Structure & Development*, 38, 271–91.

Ma X., Hou X., Edgecombe G. D., Strausfeld N. J. (2012) Complex brain and optic lobes in an early Cambrian arthropod. *Nature*, 490, 258–61.

Ma X., Edgecombe G. D., Legg D. A., Hou X. (2014) The morphology and phylogenetic position of the Cambrian lobopodian *Diania cactiformis*. *Journal of Systematic Palaeontology*, 12, 445–57.

Maas A., Waloszek D. (2001) Cambrian derivatives of the early arthropod stem lineage, pentastomids, tardigrades and lobopodians — An 'Orsten' perspective. *Zoologischer Anzeiger*, 240, 451–9.

Maas A., Waloszek D., Haug J. T., Müller K. J. (2007) A possible larval roundworm from the Cambrian 'Orsten' and its bearing on the phylogeny of Cycloneuralia. *Memoirs of the Association of Australasian Palaeontologists,* 34, 499–519.

Maas A., Waloszek D., Haug J. T., Müller K. J. (2009) Loricate larva (Scalidophora) from the Middle Cambrian of Australia. *Memoirs of the Association of Australasian Palaeontologists,* 37, 281–302.

Mayer G., Koch M. (2005) Ultrastructure and fate of nephridial anlagen in the antennal segment of *Epiperipatus biolleyi* (Onychophora, Peripatidae) — evidence for the onychophoran antennae being modified legs. *Arthropod Structure & Development*, 34, 471–80.

Müller K. J., Hinz-Schallreuter I. (1993) Palaeoscolecid worms from the Middle Cambrian of Australia. *Palaeontology*, 36, 549–92.

Ou Q., Shu D., Mayer G. (2012) Cambrian lobopodians and extant onychophorans provide new insights into early cephalisation in Panarthropoda. *Nature Communications*, 3, 1261. DOI: 10.1038/ncomms2272.

Park T.-Y. S. *et al.* (2018) Brain and eyes of *Kerygmachela* reveal protocerebral ancestry of the panarthropod head. *Nature Communications*, 9, 1019. DOI: 10.1038/s41467-018-03464-w.

Paterson J. R., Edgecombe G. D., García-Bellido D. C. (2020) Disparate compound eye of Cambrian radiodonts reveal their developmental growth mode and diverse visual ecology. *Science Advances*, 6, eabc6721. DOI: 10.1126/sciadv.abc6721.

Peel J. S. (2010) A corset-like fossil from the Cambrian Sirius Passet Lagerstätte of North Greenland and its implications for cycloneuralian evolution. *Journal of Paleontology*, 84, 332–40.

Poinar G., Jr. (2017) A mermithid nematode, *Cretacimermis aphidophilus* sp. n. (Nematoda: Mermithidae), parasitising an aphid (Hemiptera: Burmitaphididae) in Myanmar amber: a 100 million year association. *Nematology*, 19, 509–13.

Poinar G., Jr., Buckley R. (2006) Nematode (Nematoda: Mermithidae) and hairworm (Nematomorpha: Chordodidae) parasites in Early Cretaceous amber. *Journal of Invertebrate Pathology*, 93, 36–41.

Poinar G., Jr., Kerp H., Haas H. (2008) *Palaeonema phyticum* gen. n., sp. n. (Nematoda: Palaeonematidae fam. n.), a Devonian nematode associated with early land plants. *Nematology*, 10, 9–14.

Smith F. W. *et al.* (2016) The compact body plan of tardigrades evolved by the loss of a large body region. *Current Biology*, 26, 224–9.

Steiner M. *et al.* (2014) The developmental cycles of early Cambrian Olivooidae fam. nov. (? Cycloneuralia) from the Yangtze Platform (China). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology,* 398, 97–124.

Van Roy P., Daley A. C., Briggs D. E. G. (2015) Anomalocaridid trunk limb homology revealed by a giant filter-feeder with paired flaps. *Nature,* 522, 77–80.

Vinther J., Smith M. P., Harper D. A. T. (2011) Vetulicolians from the Lower Cambrian Sirius Passet Lagerstätte, North Greenland, and the polarity of morphological characters in basal deuterostomes. *Palaeontology*, 54, 711−9.

Wang D. *et al.* (2020) Cuticular reticulation replicates the pattern of epidermal cells in lowermost Cambrian scalidophoran worms. *Proceedings of the Royal Society of London B,* 287, 20200470. DOI: 10.1098/rspb.2020.0470.

Whittington H. B., Briggs D. E. G. (1985) The largest Cambrian animal, *Anomalocaris*, Burgess Shale, British Columbia. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological*

Sciences, 309, 569–609.
Wolff C., Scholtz G. (2008) The clonal composition of biramous and uniramous arthropod limbs. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 275, 1023–8.
Young F. J., Vinther J. (2017) Onychophoran-like myoanatomy of the Cambrian gilled lobopodian *Pambdelurion whittingtoni*. *Palaeontology*, 60, 27−54.
Zhuravlev A. Yu., Gámez Vintaned J. A., Liñán E. (2011) The Palaeoscolecida and the evolution of the Ecdysozoa // *Palaeontographica Canadiana,* 31, 177–204.

Хелицеровые

Мельников О. А., Еськов К. Ю., Расницын А. П. К проморфологии хелицеровых // Известия АН СССР. Серия биологическая. 1992. №3. С. 405–416.
Шпинёв Е. С. Новые данные об эвриптеридах (Eurypterida, Chelicerata) верхнего карбона Донецкого угольного бассейна // Палеонтологический журнал. 2014. №3. С. 67–72.
Шпинёв Е. С. Новые данные о каменноугольных мечехвостах (Xiphosura, Chelicerata) Донецкого угольного бассейна // Палеонтологический журнал. 2018. №3. С. 49–62.
Шпинёв Е. С., Василенко Д. В. Первая ископаемая яйцекладка мечехвостов (Chelicerata, Xiphosura) из карбона Хакасии // Палеонтологический журнал. 2018. №4. С. 48–52.

Anderson R. P., McCoy V. E., McNamara M. E., Briggs D. E. G. (2014) What big eyes you have: the ecological role of giant pterygotid eurypterids. Biology Letters, 10, 20140412. DOI: 10.1098/rsbl.2014.0412.
Aria C., Caron J.-B. (2017) Mandibulate convergence in an armoured Cambrian stem chelicerate. *BMC Evolutionary Biology*, 17, 261. DOI: 10.1186/s12862-017-1088-7.
Aria C., Caron J.-B. (2019) A middle Cambrian arthropod with chelicerae and proto-book gills. *Nature*, 573, 586–9.
Aria C., Zhao F., Zeng H., Guo J., Zhu M. (2020) Fossils from South China redefine the ancestral euarthropod body plan. *BMC Evolutionary Biology*, 20, 4. DOI: 10.1186/s12862-019-1560-7.
Bicknell R. D. C., Pates S. (2020) Pictorial atlas of fossil and extant horseshoe crabs, with focus on Xiphosurida. *Frontiers in Earth Science*, 8 (98), 1–60. DOI: 10.3389/feart.2020.00098.
Bicknell R. D. C., Paterson J. R., Caron J.-B., Skovsted C. B. (2018) The gnathobasic spine microstructure of recent and Silurian chelicerates and the Cambrian artiopodan *Sidneyia*: Functional and evolutionary implications. *Arthropod Structure & Development*, 47, 12–24.
Bicknell R. D. C. *et al.* (2019) On the appendicular anatomy of the xiphosurid *Tachypleus syriacus* and the evolution of fossil horseshoe crab appendages. *The Science of Nature*, 106, 38. DOI: 10.1007/s00114-019-1629-6.
Briggs D. E. G., Collins D. (1998) A Middle Cambrian chelicerate from Mount Stephen, British Columbia. *Palaeontology*, 31, 779–98.
Briggs D. E. G. *et al.* (2012) Silurian horseshoe crab illuminates the evolution of arthropod limbs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 109, 15702–5.
Butterfield N. J. (2002) *Leanchoilia* guts and interpretation of three-dimensional structures in Burgess Shale-type fossils. *Paleobiology*, 28, 155–71.

Charbonnier S., Vannier J., Riou B. (2007) New sea spiders from the Jurassic La Voulte-sur-Rhône Lagerstätte. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 274, 2555–61.

Di Z., Edgecombe G. D., Sharma P. P. (2018) Homeosis in a scorpion supports a telepodal origin of pectines and components of the book lungs. *BMC Evolutionary Biology*, 18, 73. DOI: 10.1186/s12862-018-1188-z.

Dunlop J. A. (1994) Filtration mechanisms in the mouthparts of tetrapulmonate arachnids (Trigonotarbida, Araneae, Amblypygi, Uropygi, Schizomida). *Bulletin of the British Arachnological Society*, 9, 267–73.

Dunlop J. A., Barov V. (2005) A new fossil whip spider (Arachnida: Amblypygi) from the Crato Formation of Brazil. *Revista Ibérica de Arachnología*, 12, 53–62.

Dunlop J. A., Garwood R. J. (2017) Terrestrial invertebrates in the Rhynie chert ecosystem. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 373, 20160493. DOI: 10.1098/rstb.2016.0493.

Dunlop J. A., Anderson L. I., Kerp H., Hass H. (2004) A harvestman (Arachnida: Opiliones) from the Early Devonian Rhynie cherts, Aberdeenshire, Scotland. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*, 94 (for 2003), 341–54.

Dunlop J. A., Tetlie O. E., Prendini L. (2008) Reinterpretation of the Silurian scorpion *Proscorpius osborni* (Whitefield): Integrating data from Palaeozoic and Recent scorpions. *Palaeontology*, 51, 303–20.

Dunlop J. A., Kamenz C., Talarico G. (2009) A fossil trigonotarbid arachnid with a ricinuleied-like pedipalpal claws. *Zoomorphology*, 128, 305–13.

Dunlop J. A., Bird T. L., Brookhart J. O., Bechly G. (2015) A camel spider from Cretaceous Burmese amber. *Cretaceous Research*, 56, 265–73.

Dunlop J. A., Frahnert K., Mąkol, J. (2018) A giant mite in Cretaceous Burmese amber. *Fossil Record*, 21, 285–90.

Engel M. S., Grimaldi D. A. (2014) Whipspiders (Arachnida: Amblypygi) in amber from the Early Eocene and mid-Cretaceous, including maternal care. *Novitates Paleoentomologicae*, 9, 1–17.

Eskov K. (1984) A new fossil spider family from the Jurassic of Transbaikalia (Araneae: Chelicerata). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte,* 1984, 645–53.

Eskov K. Yu., Selden P. A. (2005) First record of spiders from the Permian period (Araneae: Mesothelae). *Bulletin of the British Arachnological Society*, 13, 111–6.

Feng Z., Schneider J. W., Labandeira C. C., Kretzschmar R., Rößler R. (2014) A specialized feeding habit of Early Permian oribatid mites. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology,* 417, 121–5.

Fet V., Shcherbakov D. E., Soleglad M. E. (2011) The first record of Upper Permian and Lower Triassic scorpions from Russia (Chelicerata: Scorpiones). *Euscorpius*, 121, 1–16.

Garwood R., Dunlop J. A. (2014) The walking dead: Blender as a tool for paleontologists with a case study on extinct arachnids. *Journal of Paleontology*, 88, 735–46.

Garwood R. J., Sharma P. P., Dunlop J. A., Giribet G. (2016) A Paleozoic stem group to mite harvestmen revealed through integration of phylogenetics and development. *Current Biology*, 24, 1017–23.

Garwood R. J. *et al.* (2016) Almost a spider: a 305-million-year-old fossil arachnid and spider origins. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 283, 20160125. DOI: 10.1098/rspb.2016.0125.

Garwood R. J., Dunlop J. A., Knecht B. J., Hegna T. A. (2017) The phylogeny of fossil whip spiders. *BMC Evolutionary Biology*, 17, 105. DOI: 10.1186/s12862-017-0931-1.

Haug C. (2020) The evolution of feeding within Euchelicerata: data from the fossil groups Eurypterida and Trigonotarbida illustrate possible evolutionary pathways. *PeerJ*, 8, e9696. DOI: 10.7717/peerj.9696.

Haug J. T., Waloszek D., Maas A., Liu Y., Haug C. (2012) Functional morphology, ontogeny and evolution of mantis shrimp-like predators in the Cambrian. *Palaeontology*, 55, 369–99.

Haug J. T., Caron J.-B., Haug C. (2013) Demecology in the Cambrian: synchronized molting in arthropods from the Burgess Shale. *BMC Biology*, 11, 64. DOI: 10.1186/1741-7007-11-64.

Hirst S. (1923) XLVI. On some arachnid remains from the Old Red Sandstone (Rhynie Chert Bed, Aberdeenshire). *Annals and Magazine of Natural History, Series 9*, 12:70, 455–74.

Howard R. J. *et al.* (2019) Exploring the evolution and terrestrialization of scorpions (Arachnida: Scorpiones) with rocks and clocks. *Organisms Diversity & Evolution*, 19, 71–86.

Kamenz C., Dunlop J. A., Scholtz G., Kerp H., Hass H. (2008) Microanatomy of Early Devonian book lungs. *Biology Letters*, 4, 212–5.

Kamenz C., Staude A., Dunlop J. A. (2011) Sperm carries in Silurian sea scorpions. *Naturwissenschaften*, 98, 889–96.

Kühl G. *et al.* (2012) Redescription and palaeobiology of *Palaeoscorpius devonicus* Lehmann, 1944 from the Lower Devonian Hunsrück Slate of Germany. *Palaeontology*, 55, 775–87.

Lamsdell J. C. (2011) The eurypterid *Stoermeropterus conicus* from the lower Silurian of the Pentland Hills, Scotland. *Monographs of the Palaeontographical Society*, 165 (636), 1–84.

Lamsdell J. C. (2020) The phylogeny and systematics of Xiphosura. *PeerJ*, 8, e10431. DOI: 10.7717/peerj.10431.

Lamsdell J. C. *et al.* (2015) A new Ordovician arthropod from the Winneshiek Lagerstätte of Iowa (USA) reveals the ground plan of eurypterids and chasmataspidids. *The Science of Nature*, 102, 63. DOI: 10.1007/s00114-015-1312-5.

Lamsdell J. C., Gunderson G. O., Meyer R. C. (2019) A common arthropod from the Late Ordovician Big Hill Lagerstätte (Michigan) reveals an unexpected ecological diversity within Chasmataspidida. *BMC Evolutionary Biology*, 19, 8. DOI: 10.1186/s12862-018-1329-4.

Lamsdell J. C. *et al.* (2020) Air breathing in an exceptionally preserved 340-million-year-old sea scorpio. *Current Biology*, 30, 1–6. DOI: 10.1016/j.cub.2020.08.034.

Legg D. A., Garwood R. J., Dunlop J. A., Sutton M. D. (2012) A taxonomic revision of orthosternous scorpions from the English Coal Measures aided by x-ray micro-tomography (XMT). *Palaeontologia Electronica,* 15, 2 (14A), 1–16. palaeo-electronica.org/content/94-issue-2–2012-technical-articles/217-xmt-of-carboniferous-scorpiones.

Lozano-Fernandez J. *et al.* (2019) Increasing species sampling in chelicerate genomic-scale datasets provides support for monophyly of Acari and Arachnida. *Nature Communications*, 10, 2295. DOI: 10.1038/s41467-019-10244-7.

Marshall D. J., Lamsdell J. C., Shpinev E., Braddy S. J. (2014) A diverse chasmataspidid (Arthropoda: Chelicerata) fauna from the Early Devonian (Lochkovian) of Siberia. *Palaeontology*, 57, 631–55.

McCoy V. E. *et al.* (2015) All the better to see you with: eyes and claws reveal the evolution of divergent ecological roles in giant pterygotid eurypterids. *Biology Letters*, 11, 20150564. DOI: 10.1098/rsbl.2015.0564.

Miether S. T., Dunlop J. A. (2016) Lateral eye evolution in arachnids. *Arachnology*, 17, 103–19.

Poinar G., Jr. (2017) Fossilized mammalian erythrocytes associated with a tick reveal ancient piroplasms. *Journal of Medical Entomology*, 54, 895–900.

Pollitt J. R., Braddy S. J., Dunlop J. A. (2004) The phylogenetic position of the extinct arachnid order Phalangiotarbida Haase, 1890, with reference to the fauna from the Writhlington Geological Nature Reserve (Somerset, UK). *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*, 94 (for 2003), 243–59.

Poschmann M., Dunlop J. A. (2006) A new sea spider (Arthropoda: Pycnogonida) with a flagelliform telson from the Lower Devonian Hunsrück Slate, Germany. *Palaeontology*, 49, 983–9.

Robin N. *et al.* (2016) A Carboniferous mite on an insect reveals the antiquity of an inconspicuous interaction. *Current Biology*, 26, 1376–1382.

Rubin M., Lamsdell J. C., Prendini L., Hopkins M. J. (2017) Exocuticular hyaline layer of sea scorpions and horseshoe crabs suggests cuticular fluorescence is plesiomorphic in chelicerates. *Journal of Zoology*, 303, 245–53.

Sabroux R. *et al.* (2019) 150-million-year-old sea spiders (Pycnogonida: Pantopoda) of Solnhofen. *Journal of Systematic Palaeontology*, 17, 1927–38.

Schoenemann B., Poschmann M., Clarkson E. N. K. (2019) Insights into the 400-million-year-old eye of giant sea scorpions (Eurypterida) suggest the structure of Palaeozoic compound eyes. *Scientific Reports,* 9, 17797. DOI: 10.1038/s41598-019-53590-8.

Selden P. A. (1984) Autecology of Silurian eurypterids. *Special Papers in Palaeontology*, 32, 39–54.

Selden P. A., Corronca J. A., Hünicken M. A. (2005) The true identity of the supposed giant fossil spider *Megarachne*. *Biology Letters*, 1, 44–8.

Selden P. A., Shear W. A., Sutton M. D. (2008) Fossil evidence for the origin of spider spinnerets, and a proposed arachnid order. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 105, 20781–5.

Selden P. A., Shcherbakov D. E., Dunlop J. A., Eskov K. Yu. (2014) Arachnids from the Carboniferous of Russia and Ukraine and the Permian of Kazakhstan. *Paläontologische Zeitschrift*, 88, 297–307.

Shear W. A., Palmer J. M., Coddington J. A., Bonamo P. M. (1989) A Devonian spinneret: Early evidence of spiders and silk use. *Science*, 246, 479–81.

Sidorchuk E. A. (2018) Mites as fossils: forever small? *International Journal of Arachnology*, 44, 349–59.

Sidorchuk E. A. *et al.* (2014) Plant-feeding mite diversity in Triassic amber (Acari: Tetrapodili). *Journal of Systematic Palaeontology*, 13, 129–51.

Tanaka G. *et al*. (2013) Chelicerate neural ground pattern in a Cambrian great appendage arthropod. *Nature*, 502, 364–7.

Vrazo M. B, Ciurca S. J., Jr. (2018) New trace fossil evidence for eurypterid swimming behaviour. *Palaeontology*, 61, 235–52.

Waddington J., Rudkin D. M., Dunlop J. A. (2015) A new mid-Silurian aquatic scorpion — one step closer to land? *Biology Letters*, 11, 20140815. DOI: 10.1098/rsbl.2014.0815.

Waloszek D., Dunlop J. A. (2002) A larval sea spider (Arthropoda: Pycnogonida) from the Upper Cambrian 'Orsten' of Sweden, and the phylogenetic position of pycnogonids. *Palaeontology*, 45, 421–46.

Wang B. *et al.* (2018) Cretaceous arachnid *Chimerarachne yingi* gen. et sp. nov. illuminates spider origins. *Nature Ecology & Evolution,* 2, 614–22.

Wendruff A. J. *et al.* (2020) A Silurian ancestral scorpion with fossilized internal anatomy illustrating a pathway to arachnid terrestrialisation. *Scientific Reports,* 10, 14. DOI: 10.103

8/s41598-019-56010-z.
Yang J., Ortega-Hernández J., Butterfield N. J., Zhang X.-g. (2013) Specialized appendages in fuxianhuiids and the head organization of early euarthropods. *Nature*, 494, 468–71.

Трилобиты, ракообразные, насекомые, многоножки

Иванцов А. Ю., Журавлев А. Ю., Красилов В. А., Легута А. В., Мельникова Л. М., Урбанек А., Ушатинская Г. Т., Малаховская Я. Е. Уникальные синские местонахождения раннекембрийских организмов. Сибирская платформа. — М.: Наука, 2005. (Тр. ПИН РАН. Т. 284.)
Котов А. А. Морфология и филогения Anomopoda (Crustacea: Cladocera). — М.: КМК, 2013.
Котов А. А. и др. Жаброногие ракообразные (Crustacea, Branchiopoda) // Зоологический журнал. 2018. 97, 1300–14.
Мельникова Л. М. Ордовикские остракоды Верхнекаларского грабена Северного Забайкалья (Удоканский район) // Палеонтологический журнал. 2017. №3. С. 50–56.
Форти Р. Трилобиты. Свидетели эволюции. — М.: Альпина нон-фикшн, 2021.

Almond J. E. (1985) The Silurian-Devonian fossil record of the Myriapoda. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 309, 227–37.
Anderson L. I., Trewin N. H. (2003) An Early Devonian arthropod fauna from the Windyfield cherts, Aberdeenshire, Scotland. *Palaeontology*, 46, 467–509.
Anderson L. I., Crighton W. R. B., Hass H. (2004) A new univalve crustacean from the Early Devonian Rhynie chert hot-spring complex. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*, 94 (for 2003), 355–69.
Bentov S. *et al.* (2016) Calcium phosphate mineralization is widely applied in crustacean mandibles. *Scientific Reports,* 6, 22118. DOI: 10.1038/srep221118.
Bicknell R. D. C., Paterson J. R., Hopkins M. J. (2019) A trilobite cluster from the Silurian Rochester Shale of New York: predation patterns and possible defensive behavior. *American Museum Novitates,* 3937, 1–16.
Bicknell R. D. C. *et al.* (2021) Biomechanical analyses of Cambrian euarthropod limbs reveal their effectiveness in mastication and durophagy. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 288, 20202075. DOI: 10.1098/rspb.2020.2075.
Bracken-Grissom H. D. *et al.* (2014) The emergence of lobsters: Phylogenetic relationships, morphological evolution and divergence time comparisons of an ancient group (Decapoda: Achelata, Astacidea, Glypheidea, Polychelida). *Systematic Biology,* 63, 457–79.
Brauckmann C., Brauckmann B., Gröning E. (1996) The stratigraphical position of the oldest known Pterygota (Insecta. Carboniferous, Namurian). *Annales de la Société géologique de Belgique,* 117, 47–56.
Briggs D. E. G., Clark N. D. L., Clarkson E. N. K. (1991) The Granton ‘shrimp-bed’, Edinburgh — a Lower Carboniferous Konservat-Lagerstätte. *Transactions of the Royal Society of*

Edinburgh: Earth Sciences, 82, 65–85.
Briggs D. E. G., Bartels C. (2001) New arthropods from the Lower Devonian Hunsrück Slate (lower Emsian, Rhenish Massif, western Germany). *Palaeontology*, 44, 275–303.
Briggs D. E. G., Sutton M. D., Siveter D. J., Siveter D. J. (2005) Metamorphosis in a Silurian barnacle. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 272, 2365–9.
Broly P., Serrano-Sánchez M. d. L., Vega F. J. (2018) Diversity of the Crinocheta (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) from Early Miocene Chiapas amber, Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geologícas*, 35, 203–14.
Chablais J., Feldmann, R. M., Schweitzer C. E. (2011) A new Triassic decapod, *Platykotta akaina*, from the Arabian shelf of the northern United Arab Emirates: earliest occurrence of the Anomura. *Paläontologische Zeitschrift*, 85, 93–102.
Chan B. K. K. *et al.* (2021) The evolutionary diversity of barnacles, with updated classification of fossil and living forms. *Zoological Journal of the Linnean Society*. DOI: 10.1093/zoolinnean/zlaa160.
Charbonnier S., Garassino A. (2012) The marine arthropods from the Solnhofen Lithographic Limestones (Late Jurassic, Germany) in the collections of the Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. *Geodiversitas*, 34, 857–71.
Clark N. D. L., Feldmann R. M., Schram F. R., Schweitzer C. E. (2020) Redescription of *Americlus rankini* (Woodward, 1868) (Pancrustacea: Cyclida: Americlidae) and interpretation of its systematic placement, morphology, and paleoecology. *Journal of Crustacean Biology*, 40, 181–93.
Clark-Hachtel C. M., Tomoyasu Y. (2020) Two sets of candidate crustacean wing homologies and their implication for the origin of insect wings. *Nature Ecology & Evolution,* 4, 1694–702.
Clarkson E. N. K., Levi-Setti R. (1975) Trilobite eyes and the optics of Des Cartes and Huygens. *Nature,* 254, 663–7.
Daley A. C., Drage H. B. (2016) The fossil record of ecdysis, and trends in the moulting behaviour of trilobites. *Arthropod Structure & Development*, 45, 71–96.
De Grave S. *et al.* (2009) A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans. *Raffles Bulletin of Zoology,* suppl. no. 21, 1–109.
Dvořák T., Pecharová M., Krzemiński W., Prokop J. (2019) New archaeorthopteran insects from the Carboniferous of Poland: Insights into tangled taxonomy. *Acta Palaeontologica Polonica,* 64, 787–96.
Du B.-J. *et al.* (2019) The first amber caridean shrimp from Mexico reveals the ancient adaptation of the *Palaemon* to the mangrove estuary environment. *Scientific Reports,* 9, 14782. DOI: 10.1038/s41598-019-51218-5.
Duan Y. *et al*. (2014) Reproductive strategy of the bradoriid arthropod *Kunmingella douvillei* from the Lower Cambrian Chengjiang Lagerstätte, South China. *Gondwana Research*, 25, 983–90.
Dudley R. (1998) Atmospheric oxygen, giant Paleozoic insects and the evolution of aerial locomotor performance. *Journal of Experimental Biology*, 201, 1043–50.
Duffy J. E. (1996) Eusociality in a coral-reef shrimp. *Nature,* 381, 512–4.
Dzik J., Ivantsov A. Yu., Deulin Yu. V. (2004) Oldest shrimp and associated phyllocarid from the Lower Devonian of northern Russia. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 142, 83–90.
Edgecombe G. D. *et al.* (2020) Aquatic stem group myriapods close a gap between molecular divergence dates and the terrestrial fossil record. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 117, 8966–72.

Eriksson M. E., Terfelt F., Elofsson R., Marone F. (2012) Internal soft-tissue anatomy of Cambrian 'Orsten' arthropods as revealed by synchronous X-ray tomographic microscopy. *PLoS ONE*, 7 (8), e42582. DOI: 10.1371/journal.pone.0042582.

Eriksson M. E., Horn E. (2017) *Agnostus pisiformis* — a half a billion-year old pea-shaped enigma. *Earth-Science Reviews*, 173, 65–76.

Esteve J., Hughes N. C., Zamora S. (2011) Purujosa trilobite assemblage and the evolution of trilobite enrollment. *Geology,* 39, 575–8.

Esteve J., Yuan J.-L. (2017) Palaeoecology and evolutionary implications of enrolled trilobites from the Kushan Formation, Guzhangian of North China. *Historical Biology,* 3, 328–40.

Etter W. (2014) Well-preserved isopod from the Middle Jurassic of southern Germany and implications for the isopod fossil record. *Palaeontology*, 57, 931–49.

Fayers S. R., Trewin N. H. (2005) A hexapod from the Early Devonian Windyfield chert, Rhynie, Scotland. *Palaeontology*, 48, 1117–30.

Feldmann R. M., Schweitzer C. E., Phillips G. E. (2019) Oligocene pagurized gastropods from the River Bend Formation, North Carolina, USA. *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum,* 45, 7–13.

Fisher C. R., Wegrzyn J. L., Jockusch E. L. (2020) Co-option of wing-patterning genes underlies the evolution of the treehopper helmet. *Nature Ecology & Evolution,* 4, 250–60.

Fraaije R. H. B. *et al.* (2019) Paguroid anomurans from the Tithonian Ernstbrunn Limestone, Austria — the most diverse extinct paguroid assemblage on record. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien, Serie A,* 121, 257–90.

Fu D. *et al.* (2018) Anamorphic development and extended parental care in a 520-million-year-old stem-group euarthropod from China. *BMC Evolutionary Biology*, 18, 147. DOI: 10.1186/s12862-018-1262-6.

Gale A. C. (2019) Stalked barnacles (Crustacea, Thoracica) from the Upper Jurassic (Tithonian) Kimmeridge Clay of Dorset, UK: palaeoecology and bearing on the evolution of living forms. *Proceedings of the Geologists' Association*, 130, 355–65.

Gale A. C., Sørensen A. M. (2015) Origin of the balanomorph barnacles (Crustacea, Cirripedia, Thoracica): new evidence from the Late Cretaceous (Campanian) of Sweden. *Journal of Systematic Palaeontology*, 13, 791–824.

Gand G., Garric J., Lapeyrie J. (1997) Biocénoses à triopsidés (Crustacea, Branchiopoda) du Permien du basin de Lodève (France). *Geobios,* 30, 673–700.

Garwood R. *et al.* (2012) Tomographic reconstruction of neopterous Carboniferous insect nymphs. *PLoS ONE*, 7 (9), e42779. DOI: 10.1371/journal.pone.0045779.

Giribet G., Edgecombe G. D. (2019) The phylogeny and evolutionary history of arthropods. *Current Biology*, 29, R592–602.

Gueriau P. *et al.* (2016) A 365-million-year-old freshwater community reveals morphological and ecological stasis in branchiopod crustaceans. *Current Biology*, 26, 383–90.

Harvey T. H. P., Vélez M. I., Butterfield N. J. (2012) Exceptionally preserved crustaceans from western Canada reveal a cryptic Cambrian radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 109, 1589–94.

Haug C. *et al.* (2014) The implications of a Silurian and other thylacocephalan crustaceans for the functional morphology and systematic affinities of the group. *BMC Evolutionary Biology*, 14, 159. DOI: 10.1186/s12862-014-0159-2.

Haug C., Haug J. T. (2017) The presumed oldest flying insect: more likely a myriapod? *PeerJ*, 5, e3402. DOI: 10.7717/peerj.3402.

Haug J. T., Waloszek D., Haug C., Maas A. (2010) High-level phylogenetic analysis developmental sequences: The Cambrian †*Martinssonia elongata*, †*Musacaris gerdgeyeri*

gen. et sp. nov. and their position in early crustacean evolution. *Arthropod Structure & Development*, 39, 154–73.

Haug J. T. *et al.* (2010) Evolution of mantis shrimps (Stomatopoda, Malacostraca) in the light of new Mesozoic fossils. *BMC Evolutionary Biology*, 10, 290. DOI: 10.1186/1471-2148-10-290.

Haug J. T. *et al.* (2015) Life habits, hox genes, and affinities of a 311 million-year-old holometabolan larva. *BMC Evolutionary Biology*, 15, 208. DOI: 10.1186/s12862-015-0428-8.

Haug J. T., Haug C., Garwood R. J. (2016) Evolution of insect wing and development — new details from Palaeozoic nymphs. *Biological Reviews*, 91, 53–69.

Hegna T. A., Martin M. J., Darroch S. A. F. (2017) Pyritized *in situ* trilobite eggs from the Ordovician of New York (Lorraine Group): Implications for trilobite reproductive biology. *Geology*, 45, 199–202.

Hethke M. et al. (2019) Ecological stasis in Spinicaudata (Crustacea, Branchiopoda)? Early Cretaceous clam shrimp of the Yixian Formation of north-east China occupied a broader realized ecological niche than extant members of the group. *Palaeontology*, 62, 483–513.

Horne D. J., Martens K. (1988) An assessment of the importance of resting eggs for the evolutionary success of Mesozoic non-marine cypridoidean Ostracoda (Crustacea). *Advances in Limnology,* 52, 549–61.

Hughes N. C. (2007) The evolution of trilobite body patterning. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 35, 401–34.

Hyžny M., Müller P. (2012) The fossil record of *Glypturus* Stimpson, 1866 (Crustacea, Decapoda, Axiidea, Callianassidae) revisited with notes on palaeoecology and palaeobiogegraphy. *Palaeontology,* 55, 967–93.

Hyžny M. *et al.* (2017) Comprehensive analysis and reinterpretation of Cenozoic mesofossils reveals ancient origin of the snapping claw of alpheid shrimps. *Scientific Reports,* 7, 4076. DOI: 10.1038/s41598-017-02603-5.

Jagt J. W. M. *et al.* (2015) *Fossil Brachyura. Treatise on Zoology — Anatomy, Taxonomy, Biology*. *V. 9. Pt C–II: Decapoda: Brachyura (Pt 2)*. Eds. P. Castro et al. Leiden; Boston: Brill, 2015. P. 847–920.

Jauvion C. *et al.* 2020. A new polychelidan lobster preserved with its eggs in a 165 Ma nodule. *Scientific Reports,* 10, 3574. DOI: 10.1038/s41598-020-60282-1.

Jenner R. A., Hof C. H. J., Schram F. R. (1998) Palaeo- and archaeostomatopods (Hoplocarida, Crustacea) from the Bear Gulch Limestone, Mississippian (Namurian), of central Montana. *Contributions to Zoology*, 67, 155–85.

Jensen S. (1997) Trace fossils from the Lower Cambrian Mickwitzia sandstone, south-central Sweden. *Fossils and Strata*, 42, 1–110.

Jones W. T. *et al.* (2016) The proof is in the pouch: *Tealliocaris* is a peracarid. *Palaeodiversity*, 9, 75–88.

Karasawa H., Schweitzer C. E., Feldmann R. M. (2013) Phylogeny and systematics of extant and extinct lobsters. *Journal of Crustacean Biology,* 33, 78–123.

Karim T., Westrop S. R. (2002) Taphonomy and paleoecology of Ordovician trilobite clusters, Bromide Formation, south-central Oklahoma. *Palaios,* 17, 394–403.

Khramov A. V., Shear W. A., Mercurio R., Kopylov D. (2018) The first Permian centipeds from Russia. *Acta Palaeontologica Polonica,* 63, 549–55.

Klompmaker A. A., Schweitzer C. E., Feldman R. M., Kowalewski M. (2013) The influence of reefs on the rise of Mesozoic marine crustaceans. *Geology*, 41, 1179–82.

Klompmaker A. A. *et al.* (2019) Muscles and muscle scars in fossil malacostracan crustaceans. *Earth-Science Reviews*, 194, 306–26.

Kukalová-Peck J. (1986) New Carboniferous Diplura, Monura, and Thysanura, the hexapod ground plan. And the role of thoracic side lobes in the origin of wings (Insecta). *Canadian Journal of Zoology,* 65, 2327–45.

Lagebro L. *et al.* (2015) The oldest notostracan (Upper Devonian Strud locality, Belgium). *Palaeontology,* 58, 497–509.

Legg D. A., Sutton M. D., Edgecombe G. D. (2013) Arthropod fossil data increase congruence of morphological and molecular phylogenies. *Nature Communications*, 4, 2485. DOI: 10.1038/ncomms3485.

Lerosey-Aubril R., Peel J. S. (2018) Gut evolution in early Cambrian trilobites and the origin of predation on infaunal macroinvertebrates: Evidence from muscle scars in *Mesolenellus*. *Palaeontology,* 61, 747–60.

Lima D. *et al.* (2020) First evidence of fossil snapping shrimps (Alpheidae) in the Neotropical region, with a checklist of the fossil caridean shrimps from the Cenozoic. *Journal of South American Earth Sciences,* 103, 102795. DOI: 10.1016/j.jsames.2020.102795.

Luque J. *et al.* (2019) Exceptional preservation of mid-Cretaceous marine arthropods and the evolution of novel forms via heterochrony. *Science Advances*, 5, eaav3875. DOI: 10.1126/sciadv.aax3875.

Ma X., Edgecombe G. D., Hou X., Goral T., Strausfeld N. J. (2015) Preservational pathways of corresponding brains of a Cambrian euarthropod. *Current Biology*, 25, 1–7. DOI: 10.1016/j.cub.2015.09.063.

Maas A., Waloszek D., Müller K. (2003) Morphology, ontogeny and phylogeny of the Phosphatocopina (Crustacea) from the Upper Cambrian "Orsten" of Sweden. *Fossils and Strata*, 49, 1–238.

Martin J. W., Crandall K. A., Felder D. L., *eds.* (2009) *Decapod Crustacean Phylogenetics*. Boca Raton; London; New York: CRS Press.

Martín-Vega D., Simonsen T. J., Hall M. J. R. (2017) Looking into the puparium: Micro-CT visualization of the internal morphological changes during metamorphosis of the blow fly, *Calliphora vicina,* with the first quantitative analysis of organ development in cyclorrhaphous dipterans. *Journal of Morphology*, 278, 629–51.

Mironenko A. (2020) A hermit crab preserved inside an ammonite shell from the Upper Jurassic of Central Russia: implications for ammonoid palaeoecology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology,* 537, 109398. DOI: 10.1016/j.palaeo.2019.109397.

Müller K. J. (1979) Phosphatocopine ostracodes with preserved appendages from the Upper Cambrian of Sweden. *Lethaia*, 12, 1–27.

Müller K. J., Walossek D. (1987) Morphology, ontogeny and life-habit of *Agnostus pisiformis* from the Upper Cambrian of Sweden. *Fossils and Strata*, 19, 1–124.

Nagler C., Hyžny M., Haug J. T. (2017) 168 million years old «marine lice» and the evolution of parasitism within isopods. *BMC Evolutionary Biology*, 17, 76. DOI: 10.1186/s12862-017-0915-1.

Nieber M. T. *et al.* (2011) Global biodiversity and phylogenetic evaluation of Remipedia (Crustacea). *PLoS ONE*, 6 (5), e19627. DOI: 10.1371/journal.pone.0019627.

Olesen J. (2009) Phylogeny of Branchiopoda (Crustacea) — Character evolution and contribution of uniquely preserved fossils. *Arthropod Systematics & Phylogeny,* 67, 3–39.

Ortega-Hernández J., Legg D. A., Tremewan J., Braddy S. J. (2010) Euthycarcinoids. *Geology Today*, 26, 195–8.

Pasini J. *et al.* (2020) *In situ* hermit crab (Anomura, Paguroidea) from the Oligocene Pysht Formation, Washington, USA. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen,* 295, 17–22.

Patek S. N. (2015) The most powerful movements in biology. *American Scientist*, September — October, 330–7.

Pazinato P. G. *et al.* (2021) After 100 years: a detailed view of an eumalacostracan crustacean from the Upper Jurassic Solnhofen Lagerstätte with raptorial appendages unique in Euarthropoda. *Lethaia*, 54, 55–72.

Poinar G., Jr. (2014) Evolutionary history of terrestrial pathogens and endoparasites as revealed in fossils and subfossils. *Advances in Biology*, 2014, 181353. DOI: 10.1155/2014/181353.

Prokop J. *et al.* (2017) Paleozoic nymphal wing pads support dual model of insect wing origins. *Current Biology*, 27, 263–9.

Racheboeuf P. R., Schram F. R., Vidal M. (2009) New malacostracan crustacea from the Carboniferous (Stephanian) Lagerstätte of Montceau-les-Mines, France. *Journal of Paleontology*, 83, 624–9.

Rasnitsyn A. P., Quicke D. L. J., *eds.* (2002) *History of Insects*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.

Riquelme F. *et al.* (2014) Two flat-backed polydesmidan millipedes from the Miocene Chiapas-amber Lagerstätte, Mexico. *PLoS ONE* 9 (8), e105877. DOI: 10.1371/journal.pone.0105877.

Robalino J. *et al.* (2016) The origin of large-bodied shrimp that dominate modern global agriculture. *PLoS ONE* 11 (7), e0158840. DOI: 10.1371/journal.pone.0158840.

Rolf W. D. I., Dzik J. (2006) *Angustidontus*, a Late Devonian pelagic predatory crustacean. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*, 97, 75–96.

Ross A. J. *et al.* (2018) A new terrestrial millipede fauna of earliest Carboniferous (Tournaisian) age from southeastern Scotland helps fill 'Romer's Gap'. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 108, 99–110.

Rossi V. *et al.* (2004) Low genetic variability in the ancient asexual ostracod *Darwinula stevensoni*. *Italian Journal of Zoology*, 71, 135–42.

Schádel M. *et al.* (2020) Triassic Isopoda — three new species from Central Europe shed light on the early diversity of the group. *Bulletin of Geosciences*, 95, 145–66.

Schoenemann B., Clarkson E. N. K. (2021) Points of view in understanding trilobite eyes. *Nature Communications,* 12, 2081. DOI: 10.1038/s41467-021-22227-8.

Schoenemann B., Clarkson E. N. K., Horváth G. (2015) Why did the UV-A-induced photoluminescent blue-green glow in trilobite eyes and exoskeletons not cause problems for trilobites? *PeerJ*, 3, e1492. DOI: 10.7717/peerj.1492.

Schoenemann B., Clarkson E. N. K., Høyberget M. (2017) Traces of an ancient immune system — how an injured arthropod survived 465 million years ago. *Scientific Reports,* 7, 40330. DOI: 10.1038/srep40330.

Scholtz G. (2020) *Eocarcinus praecursor* Withers, 1932 (Malacostraca, Decapoda, Meiura) is a stem group brachyuran. *Arthropod Structure & Development*, 59, 100991. DOI: 10.1016/j.asd.2020.100991.

Scholtze F., Schneider J. W. (2015) Improved methodology of 'conchostracan' (Crustacea, Branchiopoda) classification for biostratigraphy. *Newsletters on Stratigraphy*, 48, 287–98.

Schram F. R. (1970) Isopod from the Pennsylvanian of Illinois. *Science*, 169, 854–5.

Schram F. R. (1975) A Pennsylvanian lepadomorph barnacle from the Mazon Creek area, Illinois. *Journal of Paleontology*, 49, 928–30.

Schram F. R. (1980) Miscellaneous Late Paleozoic Malacostraca of the Soviet Union. *Journal of Paleontology*, 54, 542–7.
Schroeder T. B. H., Houghtaling J., Wilts B. D., Mayer M. (2018) It's not a bug, it's a feature: functional materials in insects. *Advanced Materials*, 1705322, 1–48. DOI: 10.1002/adma.201705322.
Scourfield D. J. (1926) V. On a new type of crustacean from the Old Red Sandstone (Rhynie Chert Bed, Aberdeenshire) — *Lepidocaris rhyniensis*, gen. et sp. nov. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 214, 153–87.
Shcherbakov D. E. (2017) Insects are flying shrimps, myriapods are arthropod snakes — towards a new synthesis. *Invertebrate Zoology*, 14, 197–204.
Shear W. A., Bonamo P. M. (1988) Devonobiomorpha, a new order of centipeds (Chilopoda) from the Middle Devonian of Gilboa, New York State, USA, and the phylogeny of centipede orders. *American Museum Novitates,* 2927, 1–75.
Siveter D. J. *et al.* (2014) Exceptionally-preserved 450-millon-year-old Ordovician ostracods with brood care. *Current Biology*, 24, 801–6.
Siveter D. J., Briggs D. E. G., Siveter D. J., Sutton M. D. (2015) A 425-millon-year-old Silurian pentastomid parasitic on ostracods. *Current Biology*, 25, 1632–7.
Siveter D. J., Briggs D. E. G., Siveter D. J., Sutton M. D. (2018) A well-preserved respiratory system in a Silurian ostracod. *Biology Letters*, 14, 20180464. DOI: 10.1098/rsbl.2018.0464.
Song H. *et al.* (2021) Computational fluid dynamics confirms drag reduction associated with trilobite queuing behaviour. *Palaeontology*. DOI: 10.1111/pala.12562.
Strausfeld N. J. *et al*. (2016) Arthropod eyes: The early Cambrian fossil record and divergent evolution of visual systems. *Arthropod Structure & Development*, 45, 152–72.
Strausfeld N. G., Wolff G. H., Sayre M. E. (2020) Mushroom body evolution demonstrates homology and divergence across Pancrustacea. *eLife*, 9, e52411. DOI: 10.7554/eLife.52411.
Stürmer W., Bergström J. (1973) New discoveries on trilobites by X-rays. *Paläontologische Zeitschrift*, 47, 104–41.
Sun X.-Y., Xia X., Yang Q. (2016) Dating the origin of the major lineages of Branchiopoda. *Palaeoworld,* 25, 303–17.
Tan M. H. *et al.* (2019) Comparative metagenomics of the Decapoda reveals evolutionary heterogeneity in architecture and composition. *Scientific Reports,* 9, 10756. DOI: 10.1038/s41598-019-47145-0.
Van Damme K., Kotov A. A. (2016) The fossil record of the Cladocera (Crustacea: Branchiopoda): Evidence and hypotheses. *Earth-Science Reviews,* 163, 162–89.
Vannier J., Thiéry A., Racheboeuf P. R. (2003) Spinicaudatans and ostracods (Crustacea) from the Montceau Lagerstätte (Late Carboniferous, France): Morphology and palaeoenvironmental significance. *Palaeontology,* 46, 999–1030.
Vannier J. *et al.* (2016) Exceptional preservation of eye structure in arthropod visual predators from the Middle Jurassic. *Nature Communications*, 7, 10320. DOI: 10.1038/ncomms10320.
Vannier J. *et al.* (2019) Collective behaviour in 480-million-year-old trilobite arthropod from Morocco. *Scientific Reports,* 9, 14941. DOI: 10.1038/s41598-019-51012-3.
Walossek D. (1993) The Upper Cambrian *Rehbachiella* and the phylogeny of Branchiopoda and Crustacea. *Fossils and Strata*, 32, 1–202.
Waloszek D., Repetski J. E., Maas A. (2006) A new Late Cambrian pentastomid and a review of the relationships of this parasitic group. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh:*

Earth Sciences, 96, 163–76.
Wang H. *et al.* (2020) Exceptional preservation of reproductive organs and giant sperm in Cretaceous ostracods. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 287, 20201661. DOI: 10.1098/rspb.2020.1661.
Whittington H. B. *et al.* (1997) *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Part O, Trilobita, Revised, Vol. 1. Boulder, Colorado: Geol. Soc. Amer.; Lawrence, Kansas: University Kansas.
Wilson H. M., Anderson L. I. (2004) Morphology and taxonomy of Paleozoic millipedes (Diplopoda: Chilognatha: Archipolypoda) from Scotland. *Journal of Paleontology*, 78, 169–84.
Yang J. *et al.* (2016) Fuxianhuiid ventral nerve cord and early nervous system evolution in Panarthropoda. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 113, 2988–93.
Yang J. *et al.* (2018) Early Cambrian fuxianhuiids from China reveal origin of the gnathobasic protopodite in euarthropods. *Nature Communications*, 9, 470. DOI: 10.1038/s41467-017-02754-z.
Yang J. *et al.* (2019) Ecdysis in a stem-group euarthropod from the early Cambrian of China. *Scientific Reports,* 9, 5709. DOI: 10.1038/s41598-019-41911-w.
Zeng H., Zhao F., Yin Z., Zhu M. (2017) Appendages of an early Cambrian metadoxidid trilobite from Yunnan, SW China support mandibulate affinities of trilobites and artiopods. *Geological Magazine*, 154, 1306–28.
Zhai D. *et al.* (2019) Variation in appendages in early Cambrian bradoriids reveals a wide range of body plans in stem-euarthropods. *Communications Biology*, 2, 329. DOI: 10.103 8/s42003-019-0573-5.

Иглокожие, полухордовые

Геккер Р. Ф. Новый представитель класса Ophiocistia Sollas (*Volchovia* n. g.) из нижнего силура Ленинградской области и изменение диагноза этого класса // Доклады АН СССР. 1938. Т. 19. №5. С. 426–428.
Гинсбург Т. Э., Рожнов С. В. Необычная эдриоастероидея из верхов среднего кембрия Ирана, ее филогенетическое значение и палеоэкология // Палеонтологический журнал. 2014. №4. С. 60–65.
Ежова О. В., Малахов В. В. О саккоглоссусе, зоологах и перевернутых хордовых // Природа. 2013. №2. С. 49–56.
Рожнов С. В. Переднезадняя ось иглокожих и перемещение рта в их историческом развитии // Известия РАН. Серия биологическая. 2012. №2. С. 203–212.
Рожнов С. В., Кушлина В. Б. Новая интерпретация больбопоритов (Echinodermata,†Eocrinoidea) // Палеонтологический журнал. 1994. №2. С. 59–66.
Френд Д., Журавлев А. Ю., Соловьев И. А. Среднекембрийская *Eldonia*.
Сибирской платформы // Палеонтологический журнал. 2002. №1. С. 22–26.

Aizenberg J., Tkachenko A., Weiner S., Addadi L., Hendler G. (2001) Calcitic microlenses as part of the photoreceptor system in brittlestars. *Nature*, 412, 819–22.
Bates D. E. B., Kozłowska A., Loydell D., Urbanek A., Wade S. (2009) Ultrastructural observations on some dendroid and graptoloid graptolites and on *Mastigograptus*. *Bulletin of Geosciences*, 84, 21–6.

Baumiller T. K., Ausich W. I. (1996) Crinoid stalk flexibility: theoretical predictions and fossil stalk posture. *Lethaia*, 29, 47–59.

Baumiller T. K. *et al.* (2010) Post-Paleozoic crinoid radiation in response to benthic predation preceded the Mesozoic marine revolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 107, 5893–6.

Briggs D. E. G. *et al.* (1995) Decay and composition of the hemichordate *Rhabdopleura*: implications for taphonomy of graptolites. *Lethaia*, 28, 15−23.

Briggs D. E. G. *et al.* (2017) An edrioasteroid from the Silurian Herefordshire Lagerstätte of England reveals the nature of the water vascular system in an extinct echinoderm. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284, 20171189. DOI: 10.1098/rspb.2017.1189.

Cameron C. B. (2016) *Saccoglossus testa* from the Mazon Creek fauna (Pennsylvanian of Illinois) and the evolution of acorn worms (Enteropneusta: Hemichordata). *Palaeontology*, 59, 329–36.

Caron J.-B., Conway Morris S., Cameron C. B. (2013) Tubicolous enteropneusts from the Cambrian period. *Nature*, 495, 503–6.

Caron J.-B., Conway Morris S., Shu D. (2010) Tentaculate fossils from the Cambrian of Canada (British Columbia) and China (Yunnan) interpreted as primitive deuterostomes. *PLoS ONE*, 5 (3), e9586. DOI: 10.1371/journal.pone.009586.

Clark E. G., Bhullar B.-A. S., Darroch S. A. F., Briggs D. E. G. (2017) Water vascular system architecture in an Ordovician ophiuroid. *Biology Letters*, 13, 20170635. DOI: 10.1098/rsbl.2017.0635.

Clark E. G., Hutchinson J. R., Briggs D. E. G. (2020) Three-dimensional visualization as a tool for interpreting locomotion strategies in ophiuroids from the Devonian Hunsrück Slate. *Royal Society Open Science*, 7, 201380. DOI: 10.1098/rsos.201380.

Cooper R. A., Rigby S., Loydell D. K., Bates D. E. B. (2012) Palaeoecology of the Graptoloidea. *Earth-Science Reviews*, 112, 23–41.

Daley P. E. J. (1995) Anatomy, locomotion and ontogeny of the solute *Castericystis vali* from the Middle Cambrian of Utah. *Geobios*, 28, 585–615.

Dean Shackleton J. (2005) Skeletal homologies, phylogeny and classification of the earliest asterozoan echinoderms. *Journal of Systematic Palaeontology*, 3, 29–114.

Deline B. *et al.* (2020) Evolution and development at the origin of a phylum. *Current Biology*, 30, 1672–9.

Dickson J. A. D. (2002) Fossil echinoderms as monitor of the Mg/Ca ratio of Phanerozoic oceans. *Science*, 298, 1222–4.

Dominguez P., Jacobson A. G., Jefferies R. P. S. (2002) Paired gill slits in a fossil with a calcite skeleton. *Nature*, 417, 841–4.

Domke K. L., Dornbos S. Q. (2010) Paleoecology of the middle Cambrian edrioasteroid echinoderm *Totiglobus*: Implications for unusual Cambrian morphologies. *Palaios*, 25, 209–14.

Durham J. W. (1993) Observations on the Early Cambrian helicoplacoid echinoderms. *Journal of Paleontology*, 67, 590–604.

Durman P. N., Sennikov N. V. (1993) A new rhabdopleurid hemichordate from the Middle Cambrian of Siberia. *Palaeontology*, 36, 283–296.

Glass A., Blake D. B. (2004) Preservation of tube feet in an ophiuroid (Echinodermata) from the Lower Devonian Hunsrück Slate of Germany and a redescription of *Bundenbachia beneckei* and *Palaeophiomyxa grandis*. *Paläontologische Zeitschrift*, 78, 73–95.

Guensburg T. E., Blake D. B., Sprinkle J., Mooi R. (2016) Crinoid ancestry without blastozoans. *Acta Palaeontologica Polonica*, 61, 253–66.

Haude R., Langenstrassen F. (1976) *Rotasaccus dentifer* n. g. n. sp., ein devonischer Ophiocistioide (Echinodermata) mit «holothuroiden» Wandskleriten und «echinoidem» Kauapparat. *Paläontologische Zeitschrift*, 50, 130–50.

Hess H., Messing C. G., Ausich W. I. (2011) *Treatise on Invertebrate Paleontology*. *Part T, Echinodermata 2, Revised, Crinoidea, Vol. 3*. Lawrence, Kansas: University Kansas.

Khor J. M., Ettensohn C. A. (2020) Transcription factors of the *alx* family: Evolutionary conserved regulators of deuterostome skeletogenesis. *Frontiers in Genetics*, 11, 569314. DOI: 10.3389/fgene.2020.569314.

Koop D. *et al.* (2017) Nodal and BMP expression during the transition to pentamery in the sea urchin *Heliocidaris erythrogramma*: insights into patterning the enigmatic echinoderm body plan. *BMC Developmental Biology*, 17, 4. DOI: 10.1186/s12861-017-0145-4.

Lefebvre B., Derstler K., Sumrall C. D. (2012) A reinterpretation of the solutan *Plasiacystis mobilis* (Echinodermata) from the Middle Ordovician of Bohemia. *Zoosymposia*, 7, 287–306.

Lefebvre B. *et al.* (2019) Exceptionally preserved soft parts in fossils from the Lower Ordovician of Morocco clarify stylophoran affinities within basal deuterostomes. *Geobios*, 52, 27–36.

Li Y. *et al.* (2020) Genomic insights of body plan transitions from bilateral to pentameral symmetry in Echinoderms. *Communications Biology*, 3, 371. DOI: 10.1038/s42003-020-10 91-1.

Maletz J. (2017) *Graptolite Paleobiology*. Chichester: Wiley-Blackwell.

Maletz J. (2019) *Dictyonema* Hall and its importance for evolutionary history of the Graptoloidea. *Palaeontology*, 62, 151–61.

Maletz J., Steiner M. (2015) Graptolite (Hemichordata, Pterobranchia) preservation and identification in the Cambrian Series 3. *Palaeontology*, 58, 1073–1107.

Melchin M. J., Doucet K. M. (1996) Modelling flow patterns in conical dendroid graptolites. *Lethaia*, 29, 39–46.

Miller A. K. *et al.* (2017) Molecular phylogeny of extant Holothuroidea (Echinodermata). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 111, 110–31.

Nanglu K., Caron J.-B., Conway Morris S., Cameron C. B. (2016) Cambrian suspension-feeding tubicolous hemichordates. *BMC Biology*, 14, 56. DOI: 10.1186/s12915-016-0271-4.

Nardin E. *et al.* (2017) Evolutionary implications of a new transitional blastozoan echinoderm from the middle Cambrian of the Czech Republic. *Journal of Paleontology*, 91, 672–84.

Rahman I. A., Clausen S. (2009) Re-evaluating the palaeobiology and affinities of the Ctenocystoidea (Echinodermata). *Journal of Systematic Palaeontology*, 7, 413–26.

Rahman I. A., Zamora S. (2012) The oldest cinctan caproid (stem-group Echinodermata) and the evolution of the water vascular system. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 157, 420–32.

Rahman I. A., Stewart S. E., Zamora S. (2015) The youngest ctenocystoids from the Upper Ordovician of the United Kingdom and the evolution of the bilateral body plan in echinoderms. *Acta Palaeontologica Polonica*, 60, 39–48.

Rahman I. A., Zamora S., Falkingham P. L., Phillips J. C. (2015) Cambrian cinctan echinoderms shed light on feeding in the ancestral deuterostome. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282, 20151964. DOI: 10.1098/rspb.2015.1964.

Rahman I. A. *et al.* (2019) A new ophicistioid with soft-tissue preservation from the Silurian Herefordshire Lagerstätte, and the evolution of the holothurian body plan. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286, 20182792. DOI: 10.1098/rspb.2018.2792.

Rahman I. A. *et al.* (2020) Potential evolutionary trade-off between feeding and stability in Cambrian cinctan echinoderms. *Palaeontology*, 63, 689–701.

Reich M. (1999) Origins and biomechanical evolution of teeth in echinoids and their relatives. *Palaeontology*, 52, 1149–68.

Reich M., Smith A. B. (2009) Origins and biomechanical evolution of teeth in echinoids and their relatives. *Palaeontology*, 52, 1149–68.

Rozhnov S. V. (2012) Development of symmetry and asymmetry in the early evolution of the echinoderms. *Paleontological Journal*, 46, 780–92.

Sheffield S. L., Sumrall C. D. (2019) A re-interpretation of the ambulocral system of *Eumorphocystis* (Blastozoa, Echinodermata) and its bearing on the evolution of early crinoids. *Palaeontology*, 62, 163–173.

Smith A. B. (1985) Cambrian eleutherozoan echinoderms and the early diversification of edrioasteroids. *Palaeontology*, 52, 1149–68.

Smith A. B., Reich M. (2013) Tracing the evolution of holothurian body plan through stem-group fossils. *Biological Journal of the Linnean Society*, 109, 670–81.

Smith A. B., Savill J. J. (2001) *Bromidechinus*, a new Ordovician echinozoan (Echinodermata), and its bearing on the early history of echinoids. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*, 92, 137–47.

Smith A. B., Zamora S. (2013) Cambrian spiral-plated echinoderms from Gondwana reveal the earliest pentaradial body plan. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280, 20131197. DOI: 10.1098/rspb.2013.1197.

Sollas W. J. (1899) Fossils in the University Museum, Oxford: I. On Silurian Echinoidea and Ophiuroidea. *The Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 55, 692–715.

Spencer W. K. (1951) Early Palaeozoic starfish. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, 235, 87–129.

Sutton M. D. *et al.* (2005) A starfish with three-dimensionally preserved soft parts from the Silurian of England. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272, 1001–6.

Underwood C. J. (1993) The position of the graptolites within Lower Palaeozoic planktic ecosystems. *Lethaia*, 26, 189–202.

Urbanek A. (1986) The enigma of graptolite ancestry: Lessons from a phylogenetic debate. *Problematic Fossil Taxa*. Eds. A. Hoffman, M. H. Nitecki. New York: Oxford University Press; Oxford: Clarendon Press. P. 184–226.

Wright D. F. *et al.* (2017) Phylogenetic taxonomy and classification of the Crinoidea (Echinodermata). *Journal of Paleontology*, 91, 829–46.

Zamora S. (2011) Equinodermos del Cámbrico de España: situación actual de las investigaciones y perspectivas futuras. *Estudios Geológicos*, 67, 59–81.

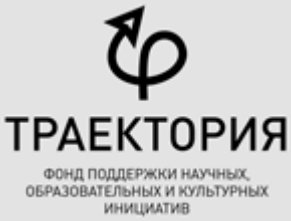
Zamora S., Rahman I. A. (2014) Deciphering the early evolution of echinoderms with Cambrian fossils. *Palaeontology*, 57, 1105–19.

Zamora S., Smith A. B. (2012) Cambrian stalked echinoderms show unexpected plasticity of arm construction. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279, 20110777. DOI: 10.1098/rspb.2011.0777.

Zamora S., Rahman I. A., Smith A. B. (2012) Plated Cambrian bilaterians reveal the earliest stages of echinoderm evolution. *PLoS ONE*, 7 (6), e38296. DOI: 10.1371/journal.pone.0038296.

Zamora S., Deline, B., Álvaro J. J., Rahman I. A. (2017) The Cambrian Substrate Revolution and the early evolution of attachment in suspension-feeding echinoderms. *Earth-Science Reviews*, 171, 478–91.

Zamora S., Sumrall C. D., Vizcaïno D. (2013) Morphology and ontogeny of the Cambrian edrioasteroid echinoderm *Cambraster cannati* from western Gondwana. *Acta Palaeontologica Polonica*, 58, 545–59.



Книга, которую вы держите в руках, увидела свет благодаря поддержке Фонда некоммерческих инициатив «Траектория».

С целью популяризации науки в обществе, вовлечения молодежи в процесс познания фонд организует и поддерживает образовательные и научно-популярные мероприятия по всей России, способствует изданию на русском языке качественных научно-популярных книг, реализует программы поддержки учительского сообщества, а также проекты в области культуры и сохранения культурного наследия.

Поддержать «Траекторию» очень просто.

Страничка фонда «Траектория» появилась на **платформе «Нужна помощь»**, а это значит, что организация успешно прошла экспертную проверку благотворительного сообщества и вы теперь сможете **сделать разовое пожертвование** или **помогать фонду ежемесячно** — без лишних затрат времени, без комиссий и безопасно.

Помочь фонду можно, сделав перевод через интернет с банковской карты или электронного кошелька, отправив SMS или распечатав квитанцию с реквизитами для оплаты в банке.

Подробнее о деятельности фонда «Траектория» читайте на сайте:
www.traektoriafdn.ru

#фондтраектория

[1] Цит. по: Soubeyran M. 1990. Unereconnaissance tardive: la grotte de Rouffignac ou “vous qui passez sans les voir” // *Paléo, Revue d’Archéologie préhistorique*, 1, 51–53.

[2] Цит. по: Евреинов Н. Н. Театр как таковой. — Одесса: Студия «Негоциант», 2003.

[3] Цит. по: Блаженный Августин. О граде Божием. — М.: Харвест; АСТ, 2000.

[4] Цит. по: Геродот. История в девяти книгах. — М.: НИЦ «Ладомир», 1993.

[5] Цит. по: Геродот. История в девяти книгах. — М.: НИЦ «Ладомир», 1993.

[6] Цит. по: Martialis M. V. Epigrammata: ex editione Bipontina: cum notis et interpretatione in usum Delphini: variis lectionibus, notis variorum, recensu editionum et codicum et indice locupletissimo accurate recensita. Volumen Primum. — L.: A. J. Valpy, 1823, p. 330.

[7] Цит. по: Гандзакеци К. История Армении. — М.: Глав. ред. восточ. лит. изд-ва «Наука», 1976.

[8] Цит. по: Sertilanges A. D. 1986. The thoughts of Leonardo da Vinci. — Amboise: «Le Clos-Luce».

[9] Там же.

[10] Цит. по: Plaziat C. 2011. Bernard Palissy (1510–1590) and the French geologists: a critical reappraisal concerning the founding naturalist and his rustic ceramics // *Bulletin de la Société géologique de France*, 182. P. 255–67.

[11] Цит. по: Deming D. 2019. Robert Hooke's contributions to hydrogeology // *Groundwater*, 57. P. 177–84.

[12] Цит. по: Deming D. 2019. Robert Hooke's contributions to hydrogeology // *Groundwater*, 57. P. 177–84.

[13] Свифт Д. Собрание сочинений: В 3 т. Т. 1: Путешествия Гулливера; Сказка бочки. — М.: ТЕРРА; Литература, 2000.

[14] Цит. по: Woodward J. A Catalogue of the Additional English Native Fossils, in the Collection of J. Woodward M. D. Tome II. — L., 1728.

[15] Цит. по: Пекарский П. Наука и литература в России при Петре Великом: исследование П. Пекарского. Т. I: Введение в историю просвещения в России XVIII столетия. — СПб.: издание Товарищества «Общественная польза», 1862.

[16] Цит. по: Татищев В. Н. Избранные произведения. — М.: Наука, 1979.

[17] Цит. по: Вольтер. Философские сочинения. — М.: Наука, 1988.

[18] Цит. по: Ломоносов М. В. О слоях земных и другие работы по геологии. — М.; Л.: Госгеолиздат, 1949.

[19] Там же.

[20] Там же.

[21] Цит. по: Hunter W. 1768. Observations on the Bones, commonly supposed to be Elephants Bones, which have been found near the River Ohio in America // *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 58. P. 34–45.

[22] Цит. по: Паллас П. С. Заметки о путешествии в южные наместничества Российской империи в 1793 и 1794 годах. Том первый (избранное). — Астрахань: ГП АО ИПК «Волга», 2008.

[23] Цит. по: Паллас П. С. Заметки о путешествии в южные наместничества Российской империи в 1793 и 1794 годах. Том первый (избранное). — Астрахань: ГП АО ИПК «Волга», 2008.

[24] Цит. по: Белоусов В. В. Паллас — путешественник и геолог: (К 200-летию со дня рождения) // Природа. 1941. №3. С. 111–116.

[25] Цит. по: Паллас П. С. Заметки о путешествии в южные наместничества Российской империи в 1793 и 1794 годах. Том первый (избранное). — Астрахань: ГП АО ИПК «Волга», 2008.

[26] Там же.

[27] Цит. по: Паллас П. С. Заметки о путешествии в южные наместничества Российской империи в 1793 и 1794 годах. Том первый (избранное). — Астрахань: ГП АО ИПК «Волга», 2008.

[28] Там же.

[29] Цит. по: Паллас П. С. Заметки о путешествии в южные наместничества Российской империи в 1793 и 1794 годах. Том первый (избранное). — Астрахань: ГП АО ИПК «Волга», 2008.

[30] Цит. по: Taquet P., Padian K. 2004. The earliest known restoration of pterosaur and the philosophical origins of Cuvier's *Ossemens Fossils // Comptes Rendus Paleovol,* 3, 157–75.

[31] Цит. по: Dean D. R. 1999. Gideon Mantell and the Discovery of Dinosaurs. — Cambridge: Cambridge University Press.

[32] Там же.

[33] Там же.

[34] Цит. по: Штернберг Ч. Г. Жизнь охотника за ископаемыми. — М.; Л.: ОНТИ, 1936.

[35] Цит. по: Пфиценмаейр Е. В. В Сибирь за мамонтом. Очерки из путешествия в Северо-Восточную Сибирь. — М.: Госиздат, 1928.

[36] Цит. по: Ryan M. J., Russell A. P. 1997. Color. In Encyclopedia of Dinosaurs. Eds. P. J. Currie, K. Padian. San Diego, California: Academic Press. P. 134–35.

[37] Цит. по: Мережковский К. С. Теория двух плазм как основа симбиогенезиса, нового учения о происхождении организмов. — Казань: Типография Императорского ун-та, 1908.

[38] Цит. по: Martin W. F. et al. 2015. Endosymbiotic theories for eukaryote origin // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 370, 20140330. DOI: 10.1098/rstb.2014.0330.

[39] Цит. по: Bidder G. P. 1923. The relation of the form of a sponge to its currents // *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 67. P. 293–323.

[40] Акимушкин И. Приматы моря. — М.: Географгиз, 1963.

[41] Несис К. Головоногие: умные и стремительные (Истории из частной и семейной жизни кальмаров, каракатиц, осьминогов, а также наутилуса помпилуса). — М.: Изд-во «Октопус», 2005.

[42] Монтгомери С. Душа осьминога: тайны сознания удивительного существа. — М.: Альпина нон-фикшн, 2018.

[43] Цит. по: Darwin C. 1958. The Origin of Species by Means of Natural Selection or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life, 6th ed. (1872). — New York: New American Library.

[44] Цит. по: Плиний Старший. Естествознание: [Кн. 33–36]. — М.: Ладомир, 1994.

[45] Форти Р. Трилобиты. Свидетели эволюции. — М.: Альпина нон-фикшн, 2021.

Научные редакторы *Кирилл Еськов, канд. биол. наук; Дмитрий Иванов, канд. биол. наук; Юлия Краус, д-р биол. наук; Андрей Лавров, канд. биол. наук; Александр Марков, д-р биол. наук, профессор; Надежда Римская-Корсакова, канд. биол. наук; Александра Савченко, канд. биол. наук; Екатерина Чурсанова; Дмитрий Щербаков, канд. биол. наук.*

Редактор *Анна Щелкунова*

Издатель *П. Подкосов*

Руководитель проекта *А. Шувалова*

Ассистент редакции *М. Короченская*

Корректоры *И. Астапкина, С. Чупахина*

Компьютерная верстка *А. Фоминов*

Художественное оформление и макет *Ю. Буга*

© Журавлев А., 2022

© ООО «Альпина нон-фикшн», 2022

© Электронное издание. ООО «Альпина Диджитал», 2022

Журавлев А.

Похождения видов. Вампироноги, паукохвосты и другие переходные формы в эволюции животных / Андрей Журавлев. — М.: Альпина нон-фикшн, 2022.

ISBN 978-5-0013-9604-8