

8

Саванны мезозоя, или еще раз о сложных путях эволюции

А. М. Буровский

Эволюция ландшафтной сферы, организованной и управляемой живым веществом, подчиняется глобальным законам динамики смены доминантных классов позвоночных. В частности, для развития биоценозов в мезозое и кайнозое ключевое значение имел выход то одной, то другой группы растительноядных в размерный класс гигантов, формировавших ландшафты открытых и полуоткрытых пространств. Только в мезозое гиганты-средообразователи возникали на рептилийной, а в кайнозое – на звериной (маммальной) основе.

Ключевые слова: эволюция, доминантный класс, пресмыкающиеся, млекопитающие, открытые пространства, ландшафты.

Я считаю приятным долгом поблагодарить своего друга и коллегу Павла Васильевича Пучкова, который очень помог мне в процессе работы над статьей и примечания которого включены в ее текст.

Постановка проблемы

Объективно гигантизм выгоден для живых организмов¹: растительноядные организмы стремятся выйти в размерный класс, который сделает их недоступными для хищников. В такой класс стремятся выйти современные растительноядные рыбы семейства карповых: толстолобики и амурь, плодоядные пираньи колоссомы, милеусы. Так же поступали ископаемые пермские и триасовые растительноядные котилозавры (скутозавр), дейноцефалы (мосхопс) и дицинодонты (каннемейерия). Еще сильнее проявилась эта тенденция среди растительноядных динозавров в мезозое и во многих группах кайнозойских животных.

Для хищников гигантизм тоже выгоден. По пути гигантизма пошли некоторые головоногие моллюски среди ископаемых аммонитов и современных кальмаров, многие хищные рыбы и динозавры, некоторые хищ-

¹ Точнее, у него есть как свои плюсы, так и свои минусы. За все нужно платить, и гигантизм – крайне «дорогое» удовольствие. – *Прим. ред.*

ные животные. Но основой всякого гигантизма является кормовая база. Гигантский хищник может питаться только гигантскими жертвами².

Стать гигантами весом более тонны животные могут только:

- 1) в море, как киты;
- 2) обитая возле воды, как моржи или сивучи;
- 3) на открытых пространствах суши, как слоны, носороги, гиппопотамы.

Большой бегемот – околотовное животное. Но по типу питания это сухопутный гигант, выходящий кормиться по ночам наземными травами.

Механизм возникновения гигантизма кита и моржа не имеет отношения к гигантизму слона, белого носорога, жирафа, большого бегемота: у них различная кормовая база. Первых кормит море, вторых – травяные биомы.

Появление и преобразование чисто сухопутных позвоночных, в том числе и гигантов, связаны с их коэволюцией с другими формами жизни, растениями, насекомыми, симбиотическими и болезнетворными микроорганизмами, гельминтами. Любопытно, что млекопитающие выходили в крупный размерный класс в основном на открытых пространствах, на травяных биомах, но при этом и сами во многом способствовали появлению и поддержанию таких экосистем.

«Травяные биомы формировались неоднократно, независимо и одновременно, но всякий раз по одной и той же принципиальной схеме: появление крупных листоядных позвоночных – появление травяных ландшафтов с травоядными позвоночными – быстрая эволюция трав, их потребителей и связанных с ними групп» (Жерихин 1993: 146)

Эволюция трав выделила «злаки... [которые] оказались адаптированы к умеренному объеданию». Их эволюция была «направлена на адаптацию к регулярному объеданию вегетативных органов» (Там же: 142). Действительно, злакам необходимо постоянное стравливание, без него их рост замедляется.

Коэволюция трав и травоядных способствовала становлению у вторых гигантизма. В густых лесах резко сужена кормовая база надземных растительных: большая часть солнечной энергии, аккумулируемой растениями, уходит на формирование древесины. Средняя величина отчуждения первичной продукции консументами на суше составляет во многих лесных сообществах всего 2 %, а в травяных экосистемах она достигает 30–45 %, иногда даже 60 % и более (см., например: Риклефс 1979; McNaughton 1984; 1985; Пучков 1991; Жерихин 1993).

Спор о том, что первично – крупные растительные или ландшафты открытых пространств, бессмыслен в той же степени, что и спор о первичности курицы или яйца.

² В общем виде утверждение неверно. Скажем, гигантские киты питаются мелкими рачками. – *Прим. ред.*

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

Повышенная продуктивность африканских фитоценозов – следствие выпаса, ускоряющего оборот веществ и энергии. Крупные фитофаги потребляют 17–94 % первичной продукции и возвращают в почву изъятые вещества с мочой и навозом (Sinclair 1975; Риклефс 1979). Потравленные растения кустятся, интенсивно отрастая по закономерностям компенсаторного роста. Стравливаемые растения дольше непотравленных зеленеют в сухой сезон и быстрее наращивают биомассу в случае дождя. Износу пастбищ препятствует неодинаковое подавление разными фитофагами различных растений, а их восстановлению помогает расселение копытными семян кормовых трав (McNaughton 1979; 1984; 1985).

Иными словами, в тропиках Старого Света воочию прослеживается, как мегафауна, особенно ее крупнейшие формы, формирует столь выгодные для нее высокую продуктивность, мозаичность, «экотональность» и «неклимаксность» растительности, то есть те самые черты, что были свойственны в плейстоцене «безаналоговым ландшафтам» других континентов (детали см., например: Буровский, Пучков 2012).

Гигантские млекопитающие создали ландшафты открытых пространств, господствовали и эволюционировали в них, пока не появился вид существ, не подчинявшийся биологическим законам. Появился и истребил млекопитающих крупного размерного класса, мегафауну, тем самым спустив крючок перестройки ландшафтов. В результате открытые пространства резко сократились по площади, а в высоких широтах почти исчезли. Механизм истребления мегафауны человеком и последовавший процесс перестройки ландшафтов подробно рассматривался и автором статьи (Буровский 2011), и П. В. Пучковым (1992; 1993а; 1993б; 2001).

Впрочем, появление человека – частный случай появления «сверхэффективного хищника», уничтожающего доминантное сообщество и тем самым «включающего» механизм перестройки среды (Еськов 2004).

Но почему такими огромными были динозавры? Самые крупные травоядные на Земле – не африканский слон и не белый носорог, даже не индрикотерий, а динозавры-зауроподы и гадрозавры. Самый крупный наземный хищник всех времен – не белый медведь и даже не гигантская мезонихида эндрюсарх, а чудовищные тираннозавр, гигантозавр, кархародонтозавр длиной в 10–15 м и весом от 5 до 15 тонн. Они, как и ряд других хищников весом в 1–4 тонны (аллозавры, мегалозавры и др.), были сугубо наземными. А спинозавр *Spinosaurus aegyptiacus*, достигавший в рекордных случаях 16–18 м и 20 т веса, был прибрежным или полуводным жителем и питался то рыбой, то динозаврами, приходившими на во-

допой. Такие хищники возможны, только если они окружены множеством еще более громадных травоядных.

В случае с млекопитающими понятно, как они вышли в крупнейший размерный класс. В случае с динозаврами причина гигантизма неочевидна. Какова была их кормовая база? Разумеется, «динозавры» – это разные группы живых существ с различным поведением и образом жизни, жившие в разное время. Даже если подтвердится идея водного обитания зауропод и гадрозавров (на это все меньше шансов), то и тогда бесспорно сухопутные растительноядные динозавры (цератопсы, игуанодоны, стегозавры, анкилозавры) включают в себя много гигантов весом более 1 тонны. Чем они питались и где? Вопрос решается только допущением, что эти гигантские фитофаги были животными открытых или хотя бы не сплошь облесенных ландшафтов. И, по аналогии со слонами, растительноядные динозавры должны были сами творить и поддерживать такие ландшафты. Но правомерна ли данная аналогия? Чтобы ответить на этот вопрос, необходимо вначале рассмотреть ряд аспектов физиологии и экологии динозавров.

Какие динозавры были гигантскими?

Среди растительноядных динозавров, как и среди млекопитающих, гигантов дали несколько неблизкородственных групп:

- зауроподы;
- стегозавры;
- анкилозавры;
- цератопсы;
- игуанодоны;
- гадрозавры.

Эти животные не только не являются близкими родственниками, но и отчасти принадлежат к разным геологическим эпохам. Среди зауропод гиганты имелись с конца триаса, у стегозавров – с середины юры, у игуанодонтид и анкилозавров – с самого конца юры, а у цератопсов и гадрозавров – лишь после середины мела (Nault *et al.* 1987; Bakker 1990; Кэрролл 1993a). «Вырастание» до гигантских размеров разных групп динозавров зачастую разделено десятками миллионов лет. Так и у млекопитающих: гигантские диноцераты эоцена (56–33 млн л. н.) уинтатерии не имеют ничего общего с гигантскими хоботными миоцена и плиоцена (25–20 м млн л. н.). С точки зрения систематики это представители совершенно разных эволюционных ветвей. Имеют ли они что-то общее экологически – неясно. Судя по строению зубов, уинтатерии питались мягкой околоводной растительностью. Из этого часто делается вывод, что они были полуводными животными наподобие современных бегемотов (Черепанов, Иванов 2007). Если это так, то и экологически диноцераты-уинтатерии и хоботные не имеют между собой ничего общего, кроме размерного класса.

Первые гиганты среди динозавров (часть прозауропод) появились в конце триаса. Не все они вымерли в ходе триасово-юрского вымирания 199,6 млн лет назад, сопровождавшегося глобальной перестройкой всех ландшафтов. Порой считают, что тогда в результате короткого катаклизма, буквально за десятки тысяч лет, вымерли 20 % семейств морских и 50 % видов сухопутных животных (Tanner *et al.* 2007). Исчезли многие виды земноводных, архаичных пресмыкающихся, ранних динозавров, уступивших место динозаврам ранней юры. В качестве объяснений часто привлекают метеориты и вулканы, высвобождение метана и «парниковый эффект» – набор внешних катастроф. На их фоне кажется скучным статистический подсчет вымираний, приводящий к заключению: уменьшение разнообразия было связано «скорее со спадом в темпе видообразования, чем с ростом вымирания» (Vambach *et al.* 2004). По не очень понятной причине замедление темпов видообразования сказывалось сильнее всего на доминантных видах – наиболее крупных, замыкающих пищевые цепи³. Еще «скучнее» предположение К. Еськова о том, что причиной перестройки биосферы была «революция сосудистых растений» – стремительное распространение высших растений на суше (Еськов 2010).

Как бы там ни было, в течение юры число форм гигантских, а потом и супергигантских динозавров становилось все больше, чтобы вновь сократиться в раннем и среднем мелу. Позднемеловой «всплеск гигантизма» динозавров наступил после появления цветковых (покрытосеменных) растений и их экспансии в среднем мелу. Даже в работах, давно ставших классическими, отмечается, что радикальная перестройка фитоценозов произошла не на рубеже мезозоя и кайнозоя, а значительно раньше (Тахтаджян 1978; Старостин 1970).

Согласно Жерихину, именно тогда возникли первые саванновые ландшафты: «на основе травянистых цветковых (но не злаков, а каких-то других, ныне вымерших) они [травянистые биомы. – А. Б.] впервые сложились, по-видимому, еще в позднем мелу» (Жерихин 2003: 44)

Спор о земноводности

Зауруподы, или завруподы (*Sauropoda* – «ящероногие динозавры») – большая группа растительноядных динозавров отряда ящеротазовых. Обычно насчитывают около 130 видов, объединенных в 12 или 13 семейств и 70 родов.

Зауруподы, вероятно, появились на территории южного материка Гондваны примерно 200 млн лет назад. 190–180 млн лет назад они обитали в Китае (*Zihongosaurus*, *Kunmingosaurus*), Европе (*Ohmdenosaurus*), Марокко (*Tazoudasaurus*), Индии. В конце юры и начале мела (около 160–

³ Вообще тот факт, что крупные животные более подвержены вымираниям, чем мелкие, хорошо известен и имеет ряд правдоподобных объяснений. Одно из них связано с обратной зависимостью между размером животного и численностью популяции. В маленьких популяциях слабее действие очищающего отбора и выше мутационный груз. – *Прим. ред.*

135 млн лет назад) зауроподы достигли расцвета, дав множество исполинских видов. Наиболее известны брахиозавр в Африке и Северной Америке, апатозавр (бронтозавр) и диплодок в Северной Америке. Сходные гигантские виды населяли Европу (ксенопосейдон – *Xenoposeidon*) и Азию.

В раннем/среднем мелу их разнообразие неуклонно снижается, до полного выпадения из геологической летописи Европы с 95 до 83 млн лет назад и Северной Америки с 90 до 75 млн лет назад. Но в конце мела их немногие представители вновь отмечены в Европе (гипселозавр), Китае, на юге Северной Америки (аламозавр). В Южной Америке и Индостане зауроподы непрерывно доминировали до конца мела (Nault *et al.* 1987; Bakker 1990; Кэрролл 1993а; 1993б).

Самый известный зауропод – диплодок (*Diplodocus*), открытый еще в 1877 г. в Скалистых горах (Колорадо) палеонтологом С. У. Уиллистоном. За период с 1878 по 1924 г. описано несколько видов этого рода.

Диплодочков долго считали крупнейшими из когда-либо живших на суше животных; полагали, что они достигали длины 35 метров. В XIX – первой половине XX в. вес диплодока оценивался в 10–20 тонн, а некоторые виды рода достигали 80 тонн (Upchurch *et al.* 2004).

При этом размер головы на длинной шее составлял не более 0,5 % всей длины громадного тела. Вес головного мозга диплодока не превышал и 20 граммов, то есть был меньше, чем у котенка домашней кошки, а видоизмененные позвонки крестцового отдела позвоночника образовывали некое подобие черепа, где находился особый крестцовый мозг, превышающий головной в 20 раз.

Впрочем, статус крестцового мозга неясен: возможно, это вообще не мозг. Сегодня существует мнение, согласно которому данное расширение могло содержать гликогеновое тело, обнаруженное у современных птиц. Его назначение неизвестно, предполагается, что оно снабжает нервную систему гликогеном.

Позже были найдены другие, еще более грандиозные виды зауропод. Бронтозавры могли достигать длины 25 м, титанозавры – 30 м, недавно обнаруженный сейсмозавр – 36 м. Вес брахиозавров нередко оценивают в 75–100 т, а сейсмозавров и ультразавров – даже до 136 т (см., например: Nault *et al.* 1987: 140–144). Если оценки их масс верны, то эти динозавры, весившие как 15–27 пятитонных слонов, сравнимы по размерам из современных животных только с китом-полосатиком. А по самым скромным оценкам считается, что разные виды зауропод юры и мела весили от 15 до 35 тонн. По-видимому, вес зауропод – предельный, который может иметь наземное животное, не задыхаясь от собственной тяжести. Строением конечностей зауроподы напоминают слонов – в силу сходных форм адаптации к гигантизму. Все они имеют очень маленькие головы и длинные шеи, доходящие у некоторых видов до 9–11 метров.

Долгое время растительноядные зауроподы считались полуводными животными. Предполагалось, что исполинские приливные волны подни-

мали уровень воды около плоских материков сразу на несколько метров. «Гигантские животные в десятки тонн весом успешно сопротивлялись силе приливных волн, не тонули при подъемах воды и освоили новую, громадную зону обитания, где им не было конкурентов. <...> Так, если юрские зауроподы (бронтозавры⁴) могли обитать на глубине до трех метров, а верхнеюрские (диплодок) – до четырех-пяти метров, то нижнемеловые брахиозавры могли кормиться на глубине до восьми метров...

Гигантизм зауропод не был случайным, незакономерным или болезненным явлением, а явился приспособлением к такой обстановке обитания, в которой могли жить только гиганты (Ефремов 1953: 31).

В той же статье И. А. Ефремов обосновывает и режим питания зауропод – тоже по типу китов: «Вероятно, в мелких лагунах и болотах середины мезозоя существовала еще неизвестная нам растительность, может быть, типа питательных студенистых водорослей. Предположение, что зауроподы занимались ловлей мелкой рыбешки при помощи громадной шеи с ее полуметровыми позвонками, равносильно допущению стрельбы из пушки по воробьям⁵. Такая нелепость не могла существовать в природе. Возможно, что какие-нибудь планктонные животные, икра и личинки могли образовывать в лагунах значительные скопления и служить едой зауропод. Принимая во внимание обилие прибрежных беспозвоночных в мезозое, предположение об этом способе питания зауропод, как своего рода четвероногих китов, не заключает в себе ничего невероятного» (Там же: 31–32).

Динозавры в приливных волнах изображались на реконструкциях К. К. Флерова и стали практически традиционными: таково общее мнение «науки», сделавшееся частью преподавания и научной пропаганды.

Позже обратили внимание на полное отсутствие в скелете зауроподов признаков, специфичных для водных животных (Кэрролл 1992), и привели ряд убедительных доказательств их жизни в наземных условиях и питания древесной растительностью, перетиравшейся в желудке проглоченными камнями-гастролитами (см., например: Bakker 1990). Возникли реконструкции, согласно которым зауроподы кормились листьями и побегами деревьев. Считается, что одни их виды делали это, поднимая вертикально длинные шеи, стоя при этом на четырех ногах, а другие увеличивали высоту объедания, еще и становясь на задние ноги и переднюю треть хвоста (*Ibid.*; Nault *et al.* 1987)

Однако если верить расчетам австралийского палеонтолога Р. Сеймура, возможность поднимать голову на высоту дерева требовала бы от зауропода такого высокого артериального давления, что на его поддержание

⁴ Использование в настоящее время названия «бронтозавр» некорректно, так как после переописания этому животному присвоено название «апатозавр». – Прим. П. В. Пучкова.

⁵ Известна доисторическая рептилия танистрофей, которая, предположительно, как раз питалась рыбой, добываемой с помощью удлиненной шеи. Однако подобный способ питания для зауропод действительно маловероятен. – Прим. П. В. Пучкова.

уходила бы приблизительно половина всей потребляемой животным энергии (Seymour 2009). В ряде работ последних лет доказывалось, что зауроподы не могли поднимать голову намного выше уровня плеч, но сразу же появилось предположение, что у многих видов зауроподов передние ноги потому и длиннее задних, что они кормились листвой, произрастающей выше уровня туловища (Chure *et al.* 2010)⁶.

В науке принято считать, что если какое-то мнение высказано позже первого, то оно более «современное» и тем самым более верное. Автор далеко не уверен в правильности этого утверждения; не будучи специалистом по динозаврам, он не будет высказываться в пользу той или иной модели. Констатируем факт: существуют две различные модели экологии зауроподов.

Одна из них – модель обитания зауроподов на мелководьях. Она позволяет объяснять гигантизм этих животных необходимостью приспособиться к огромным приливным волнам и режимом питания водной растительностью.

Но существует и другая модель – чисто сухопутных зауроподов, относительно которых неизвестно, кормились ли они с верхушек деревьев, то есть с высоты более 5 метров, или нет. Эта вторая модель заставляет задаваться вопросом: чем же питались юрские зауроподы? Явно не покрытосеменными, поскольку их просто не было. Скорее всего, это была доминантная растительность тех времен – побеги и листья (вайи, хвоя) папоротников, хвощей, саговников, беннеттитов, хвойных. Цветковые деревья и травы стали основой питания позднемеловых зауропод (см., например: Nault *et al.* 1987; Bakker 1990).

Околоводные гадрозавры?

Другие «кандидаты» в околоводные животные – позднемеловые гадрозавриды (*Hadrosauridae*), или *гадрозавры*, – семейство так называемых «утконосых динозавров», подотряд орнитомимов. Семейство делится на два подсемейства – гадрозаврины и ламбеозаврины.

Утконосые динозавры получили свое название благодаря форме морды, напоминающей утиный клюв. Был сделан вывод, что они были похожи по образу жизни на современных бегемотов: кормились мягкой околоводной растительностью, а в случае опасности спасались в воде: ведь ут-

⁶ Боюсь, что «палео-био-компьютеро-механики» во многом преувеличивают, изображая животных, прошагавших по Земле добрые 130 млн лет, жалкими уродами, не умевшими даже шеи поднять. Это еще более странно, чем «прятать» славных лесокрушителей, кормившихся в большинстве ярусов наземной растительности, в воду. – Прим. П. В. Пучкова.

Компьютерные «реконструкции» очень сомнительны, не спору. В большинстве случаев они годятся только для создания рычащих и подпрыгивающих моделей на ярмарках и в паноптикумах. А вот насчет «прятать в воду» – поспорил бы. Реконструкции веса зауроподов очень различны... А жить на суше животные весом более 30 тонн, скорее всего, физически не могут! – Прим. А. М. Буровского.

коносные динозавры не обладали никакими приспособлениями как для активной, так и для пассивной защиты. Из этого следует, что обитание в обеих зонах само по себе предохраняло травоядных от непосредственного соприкосновения с хищниками⁷ (Утконосые... б. г.).

Отмечу, что признаками обитания гадрозавров в воде считаются устройство дыхательных путей, наличие дополнительных воздушных камер, строение черепа, при котором дыхательные пути выведены на темя. Но обитание в воде бегемотов (у которых тоже есть анатомические черты обитателей вод) не исключает их питания на суше⁸.

В последнее время от теории питания гадрозавров водными растениями отказываются большинство палеонтологов. «По мнению ученых из Лестерского университета, изучение царапин на зубах гадрозавров свидетельствует: в их пище содержались либо частицы гравия, что характерно для невысоких растений, либо частицы кремнезема, встречающиеся в травах». Но травы были мало распространены; «нам хорошо известно, что в те времена хвощи были распространены повсеместно; вероятнее всего, именно они служили основной рациона гадрозавров» (Ученые... 2009). Однако во дни поздних (кампан-маастрихтских) гадрозаврид покрытосеменных трав (пусть и не злаковых) тоже хватало. Перетирать их «зубными батареями» гадрозавридам было очень удобно (см., например: Bakker 1990).

Стегозавры – гиганты юрской суши

Вполне определенно чисто сухопутными животными были стегозавры (*Stegosaurus*, или «крышеящер») – род травоядных динозавров поздней юры, жившие примерно 155–145 млн лет назад. Их шипы на хвосте и непонятные костяные пластины на спинах делают стегозавров очень «узнаваемыми» и яркими, а их наличие исключает обитание стегозавров в воде. Само название нового вида было придумано первооткрывателем Г. Маршем, который сделал первые находки данного вида животных в 1877 г. к северу от городка Моррисон в штате Колорадо. Название Марш дал, составив его из греческих слов *stegos* (крыша) и *savros* (ящер), – он полагал, что костяные пластины лежали на спине динозавра и образовывали подобие двускатной крыши – броню (Marsh 1880).

В действительности назначение этих 17 костяных пластин до сих пор неизвестно. Это не выросты костей внутреннего скелета, а расположен-

⁷ Защита тех и других, очевидно, состояла в стадном образе жизни. Известны следы большой группы зауропод, а гнездовые колонии гадрозавров стали одним из наиболее ярких свидетельств более сложного, чем считали ранее, поведения динозавров. – Прим. П. В. Пучкова.

⁸ Особое устройство дыхательных путей, наличие гребней с воздуховодами и другие признаки, предполагавшие полуводный образ гадрозавров, могли нести иную функцию. Дело в том, что гадрозавры вели стадный образ жизни, причем некоторые виды с симпатричным распространением, возможно, образовывали смешанные стада. В этих условиях была необходима развитая коммуникация между особями одного вида, поэтому анатомические особенности гадрозавров (особенно ламбеозаврин), возможно, несли коммуникативную функцию. – Прим. П. В. Пучкова.

ные обособленно костные образования. Крупнейшие пластины имели размеры 60×60 см. Чаще всего ученые считают, что пластины образовывали два ряда на спине животного, при этом пластины одного ряда росли напротив промежутков между пластинами в другом ряду. Некоторые палеонтологи полагают, что эти пластины были подвижны, и животные могли менять угол наклона пластин.

Назначение пластин остается совершенно не ясным. От нападения хищников они явно не спасали, потому что пластины слишком хрупки и к тому же оставляют незащищенными бока. Намного эффективнее для защиты был хвост, на конце которого находились шипы длиной 0,3–0,5 метров.

Пластины могли служить для устрашения хищников, внешне увеличивая размер стегозабра, использоваться в брачных играх и участвовать в терморегуляции: солнце прогревало пронизанную кровеносными сосудами кость, согревая всего динозабра. Так, уши современного африканского слона помогают ему повышать и понижать температуру тела.

Средняя длина стегозабров составляла 9 метров (*S. armatus*), высота – 4 метра, вес достигал 4–5 тонн. При этом головной мозг стегозабра весил лишь 80 граммов, а «крестцовый мозг» был аналогичен такому же у зауропод, если, конечно, это вообще был мозг.

Парадокс стегозабров заключается в том, что строение зубов этих растительноядных рептилий совершенно не подходило для разжевывания пищи⁹: их маленькие зубы не были приспособлены для столкновения друг с другом при жевании, а челюсти двигались только в одном направлении и не могли двигаться в разных плоскостях (Galton, Upchurch 2004).

Тем не менее стегозабры были весьма успешным и распространенным родом. Есть предположение, что они могли заглатывать камни, которые в желудке перемалывали пищу, как сейчас поступают многие птицы и крокодилы (Fastovsky, Weishampel 2005).

Также имеются две гипотезы относительно того, с какой высоты стегозабр добывал пищу. Он либо объедал растущие на высоте около 1 метра листья, оставаясь на четырех ногах, либо вставал на задние лапы и в этом случае достигал высоты 6 метров (Buchholz [née Giffin] 1990)¹⁰.

В любом случае стегозабры были сухопутными животными и питались наземными растениями, только явно не цветковыми, которых еще не было¹¹.

⁹ Это справедливо и для зауропод. В таком случае необходимо упомянуть, что и зубы зауропод совершенно не годятся для грубой растительной пищи. – *Прим. ред.*

¹⁰ В 2009 г. в Португалии был найден нетипичный стегозабр *Miragaia*, имевший довольно гибкую удлиненную шею, а ранее, в 2005 г., в Аргентине открыли нетипичного зауропода с укороченной шеей, названного *Brachytrachelopan*. Морфологические особенности этих животных могли быть связаны именно с попыткой освоения новых пищевых объектов во избежание конкуренции с другими животными. Мирагайя как раз могла поедать недоступные для других растительноядных высокорастущие побеги, а брахитрахелопан – в прямом смысле подножный корм.

¹¹ Л. А. Несов в книге «Динозабры Северной Евразии» (1995) высказал небезынтересное предположение об овофагии стегозабров и анкилозабров, то есть питания их яйцами других динозабров. На это косвенно указывает очень слабая степень истирания зубов стегозабров. Однако Лев Александрович не отрицал иного характера питания этих динозабров.

Спор о теплокровности

До 1950-х гг. динозавров рассматривали как типичных пресмыкающихся – своего рода огромных крокодилов. Но уже тогда, задолго до появления молекулярной биологии, стало ясно, что под термином «пресмыкающиеся» объединяются очень разные животные.

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

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

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

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

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

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

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

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

В Южной Дакоте (США) в 1993 г. обнаружили останки растительноядного тесцелозавра, погибшего в болоте. Его внутренние органы были законсервированы без доступа кислорода и фоссилизировались. Результаты томографии показали, что окаменевшее сердце динозавра было четырехкамерным (Cleland *et al.* 2011). Впрочем, эта сенсационная находка са-

ма по себе еще не доказывает теплокровности динозавров: крокодилы с их четырехкамерным сердцем – холоднокровные.

О теплокровности некоторых видов говорят находки меловых динозавров на юго-востоке Австралии и в Антарктиде (первая тогда была соединена со второй и ее юго-восток пребывал вблизи Южного полюса). Там и при отсутствии ледников южнее Южного полярного круга царила полярная ночь и температура регулярно опускалась ниже нуля. В числе этих животных были не только мелкие, но и достаточно крупные формы из анкилозавров, аллозавров, гипсилофодотид (см., например: Vickers-Rich, Rich 1991).

Некоторые мелкие виды динозавров выкапывали норы: они найдены в 2005 г. в штате Монтана и в 2009 г. в Австралии. Предполагают, что некоторые виды динозавров выкапывали себе норы именно для спячки.

До недавнего времени было распространено всеобщее мнение, что динозавры были активны преимущественно днем (при том что крокодилы – активные ночные хищники). В 2011 г. палеонтологи из Калифорнийского университета благодаря специально созданной программе исследовали 33 вида древних ящеров. По мнению исследователей, некоторые виды (например, велоцирапторы) вели ночной образ жизни.

Часть таких активных животных со сравнительно большим мозгом была покрыта перьями. Число форм, которые наверняка были оперены, уже превысило десяток. Некоторые формы были «оперены» пуховыми перьями. Другие были покрыты мелким пухом, а на хвосте и передних конечностях росли длинные жесткие перья (Zhen 1998).

Самые ранние из оперенных динозавров известны из слоев возрастом около 164–159 млн лет и 160–155 млн лет (Zhang *et al.* 2008). Не исключено, что позже перьевой покров имели даже громадные тираннозавры (Прам, Баш 2003).

Американский палеонтолог Роберт Беккер убежден, что все динозавры были теплокровными, даже «теплее» млекопитающих в той же степени, в какой «теплее» их современные птицы, и они могли двигаться с большой скоростью (Bakker 1972; 1990).

Что касается сравнительно поздних динозавров цератопсов, Р. Беккер предполагает, что они могли передвигаться быстрее, чем слоны: ведь диаметр поперечного сечения плечевой кости у африканского слона и цератопса примерно равен, а вот бедро у трицератопса намного толще. Поэтому, делает вывод Р. Беккер, толчок задней лапой у цератопса мог быть значительно сильнее. «Слон бежит со средней скоростью 30 км в час, а трицератопс мог и быстрее. У более мелкого цератопса центрозавра весом с черного носорога (2 тонны) задние лапы также намного толще, что может также говорить о большей скорости (у носорога она до 45 км в час)»¹².

Если даже это преувеличение, в любом случае активные, со сравнительно большим мозгом динозавры, скорее всего, заботились о своем

¹² URL: <http://www.dinoweb.narod.ru/publ0004.htm>.

потомстве, охраняя свои яйца и воспитывая детенышей. Вероятно, эти подвижные виды жили стадами или небольшими семейными группами (Zheng *et al.* 2009).

Карл Саган предложил считать их «скорее птицами, чем ящерицами», потому что «птицы – это только продвинутая прогрессивная форма пресмыкающихся» (Sagan 2002). В главном он был совершенно прав. Тем более что пресмыкающиеся действительно являются предками птиц. Птицы – это «продвинутая группа динозавров» (Еськов 2010)

В предисловии к своей научно-популярной книге Р. Беккер предлагает считать свою «героиню», самку динозавра-ютараптора, вслед за Саганом «скорее птицей, чем ящерицей» (Беккер 1997: 12)

Все эти исследования заставляют считать динозавров животными, которые по своей физиологии ближе к млекопитающим и особенно к птицам, чем считалось еще недавно, и тем увереннее распространять на создаваемые ими экосистемы закономерности, установленные для теплокровных животных более поздних геологических эпох.

Саванны до покрытосеменных?

Датой первого появления цветковых считают барремский ярус мелового периода (130–125 млн лет назад), начало их адаптивной радиации приходится на альбский ярус (113–100 млн лет назад) (Красилов 1985: 202).

В середине мела существовали «цветковые – большей частью травянистые и кустарниковые формы, но также, возможно, небольшие деревья» (Там же: 185; Старостин 1970).

Травяные биомы появляются не раньше середины мела. Это факт.

Он сам по себе очень интересен, потому что тогда не было растительных млекопитающих, сравнимых не только со слонами и лошадьми, но и, по-видимому, даже с кроликами. Не млекопитающие стравливали подрост до тех пор, пока не возникли первые травы.

Но еще интереснее появление таких гигантов мезозоя, как зауроподы и стегозавры, до появления цветковых растений, еще в начале-середине юрского периода. Их появление – тоже факт.

Чем же могли питаться эти колоссальные животные весом до 20–30 тонн? Если справедлива гипотеза околородных зауроподов, для них проблема снимается – они питались водными растениями, в первую очередь водорослями, или даже животным бентосом.

А если справедлива гипотеза сухопутных зауроподов? И в любом случае стегозавры никак не были околородными животными. Что же могло стать их кормовой базой? Хвойные? Но поедать у них можно только хвою и кору. Конечно, современные таежные обитатели поедают хвою, но эта пища не основная. Она служит только для того, чтобы пережить зиму, животные не могут питаться круглый год только веточным и хвойным кормом. Кроме того, даже восточносибирский лось с его весом в 400–500 кг по самке относится к классу полугигантов, а не гигантов.

Кроме хвойных, пищей растительноядных динозавров могли служить другие голосеменные: саговники, семенные папоротники, беннеттиты, а также настоящие папоротники и места – хвощи. Ведь для времени после конца триасового периода 199,6 млн лет назад характерны не только леса из голосеменных типа саговниковых и араукариевых редколесий или «гинкговой тайги», но и «папоротниковые марши с крупными хвощами» (Красилов 1985: 203).

По всем имеющимся данным, папоротники в юрском периоде бывали не только древообразными, но и травянистыми, наподобие современных однолетников (Хохряков 1981; Степанов 2003; Smith *et al.* 2006; Korall *et al.* 2007).

Что способствовало возникновению и поддержанию обширных «папоротниковых маршей» во влажных средах и явной разреженности древостоев хвойных лесов, при обильной примеси к хвойным небольших деревьев из саговниковых, семенных папоротников, беннеттитов? Помимо других причин, этому мог способствовать выпас крупных ящеров.

Возможно, до коэволюции млекопитающих и покрытосеменных (возникавшей несколько раз на разных материках, создаваемой животными доминантных классов, но разных эволюционных ветвей) существовали аналогичные по своему значению варианты коэволюции пресмыкающихся с покрытосеменными, а до них – других пресмыкающихся с голосеменными и папоротниками. Все, что мы знаем об эволюции живых организмов и создаваемых ими экосистем, заставляет нас сделать вывод: крупные растительноядные позвоночные и в мезозое не раз препятствовали сукцессии деревьев и создавали травяные биомы, позволяющие этим позвоночным выйти в крупный размерный класс.

Предполагаемое существование «папоротниковых саванн» не требовало коэволюции с насекомыми, ведь для распространения папоротниковых насекомые-опылители не нужны. Насекомые-копрофаги могут быть тоже не нужны, поскольку биомасса «папоротниковых саванн» могла быть и намного ниже, чем «саванн покрытосеменных». Соответственно, утилизация навоза не являлась необходимой.

В кайнозое известны «саванны без насекомых-копрофагов» – австралийские. Завоз в Австралию крупного рогатого скота и верблюдов вскоре заставил ввезти на этот изолированный материк и европейских жуков-навозников: оказалось, что «местные навозники»¹³ не справляются с утилизацией их помета и накопление неразложенных экскрементов на пастбищах останавливает возобновление трав (Еськов 2010: 214).

Пример австралийских саванн – модель, которая применима к еще более архаичным открытым пространствам – папоротниковым. Меньше экскрементов – меньше нужды в копрофагах.

¹³ Если местные навозники все-таки были, некорректно говорить о «саваннах без насекомых-копрофагов». – *Прим. ред.*

Н. Н. Каландадзе и А. С. Раутиан отметили скудость наборов наземных позвоночных в ранней/средней юре: «Наши реконструкции произведены по эпохам, начиная с ранней перми и кончая плейстоценом, исключая лишь раннюю и среднюю юру. Последнее связано с феноменальной бедностью фаун этого времени и настолько слабыми фаунистическими связями, что мы не рискнули дать зоогеографическую реконструкцию на столь скудном материале» (Каландадзе, Раутиан 1993). Хотя и тогда гигантские динозавры исчезли отнюдь не повсюду, в поздней юре исполинов было намного больше.

Относительный спад в разнообразии исполинов развивался постепенно на протяжении раннего и среднего мела, приведя к почти глобальному вымиранию стегозавров и исчезновению зауропод в Европе с 95 до 83 млн лет назад, а в Северной Америке – с 90 до 75 млн лет назад. Сменившие их игуанодонтиды и панцирные нодозавриды были не столь велики, но многочисленны (особенно первые) и эффективнее выпасались по низкой растительности. В Южной Америке и Индостане зауроподы непрерывно доминировали до самого конца мела, когда отдельные их представители вновь появились в Европе (гипселозавр) и на юге США (аламозавр) (см., например: Nault *et al.* 1987; Bakker 1990; Кэрролл 1993a). Нет никаких сомнений, что характер и смена юрской и меловой растительности во многом зависели от смен состава пасущихся исполинов, хотя детали взаимодействий едва ли удастся выяснить. Выдвинута гипотеза, что переход доминирования к покрытосеменным в апт-альбе вызван тем, что эти растения быстрее, чем голосеменные, восстанавливались после потравы и вытаптывания нодозавридами, игуанодонтидами, гипсилофодонтидами (Bakker 1990).

Динозавры – творцы «дозлаковых» саванн

В позднем меловом периоде, после смены мезофита кайнофитом, уже существовали экосистемы, приближенные к классическим саваннам, – низкая травянисто-кустарниковая растительность с отдельными преимущественно покрытосеменными деревьями как живущих, так и вымерших семейств и порядков. «Динозавровые саванны» располагались тогда в низких и средних широтах, а высокие и часть средних широт были заняты своего рода «паратайгой» из хвойных и гинкговых деревьев. Впрочем, климат термоэр предполагал не четкую географическую зональность, а скорее установление очень сходных климатов в высоких и низких широтах (Жерихин 1995; Еськов 2010)

После массового вымирания динозавров и, соответственно, исчезновения из экосистем животных доминантного класса саванны на Земле вообще надолго исчезают, по крайней мере их площадь чрезвычайно сократилась. Большая часть растений «динозавровых саванн» вымерла (Жерихин 2003), что доказывает обоюдную и сильную зависимость мегафауны и

флоры открытых пространств и то, что именно животные доминантных классов создают открытые пространства.

По крайней мере, «нет никаких палеонтологических свидетельств их [безлесных пространств. – А. Б.] существования в раннем палеогене» (Жерихин 1993: 144).

А затем саванны появились, причем в трех случаях: в Евразии, Северной Америке, в Южной Америке, а позже – в Африке, их создали крупные плацентарные млекопитающие. В Австралии несколько позднее открытые пространства создали вышедшие в крупный размерный класс сумчатые. Причем после истребления мегафауны в Австралии началось ее стремительное опустынивание, а в Северной Америке и Евразии площадь открытых пространств в голоцене уменьшилась во много раз, их продуктивность резко упала (см. подробнее: Буровский, Пучков 2013 и источники, цитируемые в данной работе).

Много раз справедливо отмечалось, что возможны ископаемые геологические ситуации (Яншин 2011) и ископаемые климаты, не имеющие прямых аналогий с сегодняшними (Будыко 1971; 1974; 1980; 1981; 1982; Мейен 1987). В данный момент обсуждаются ископаемые саванны, созданные ископаемыми организмами. Но в данном случае нет нужды умножать сущности, предполагая действие неких неведомых нам законов природы. На основании уже известного мы можем весьма мотивированно предположить: саванны мелового периода создали животные крупнейшего размерного класса – гадрозавры, цератопсы, другие ящеры. Ведь гигантов не из числа динозавров тогда просто не было.

Собственно, и до нас высказывались такие предположения: «...стабилизацию позднемеловых травяных биомов могли обеспечивать травоядные динозавры, в первую очередь цератопсиды. У наиболее поздних северо-американских цератопсид имелись весьма совершенные зубные батареи, позволявшие им перерабатывать большие количества сильно абразивного корма, подобно травоядным копытным» (Жерихин 2003).

Динозавры семейства цератопсов (*Ceratops*), то есть буквально – «рогатая морда») известны в Азии и Северной Америке с середины и до самого конца мелового периода (Кэрролл 1992). Первые останки, считающиеся принадлежащими цератопсу, были обнаружены Джоном Беллом Хэтчером (1861–1904) летом 1888 г. в штате Монтана. Цератопс – это типовой род, давший начало одновременно инфраотряду и семейству цератопсовых. Систематика цератопсов очень неопределенна и много раз пересматривалась (Penkalski, Dodson 1999; Trexler, Sweeney 1995).

Ранние цератопсы были мелкими и безрогими, как и первые носороги – гиракотерии и околородные аминодонты. Головы поздних крупных цератопсов несли от одного (моноклон) до пяти (пентацератопс) рогов длиной до метра и более, тело было покрыто толстой кожей, большой костный воротник, края которого иногда тоже были усажены большими шипами (стиракозавр), защищал шею от укуса сверху. Длина взрослых

животных разных видов составляла 4–9 метров, вес – от 1 до 12 тонн. Огромные острые клыки скусывали и кромсали ветки и травы подобно секаторам, а износостойкие зубные батареи в глубине рта легко справлялись с жестким кормом.

Гадрозавры или утконосые динозавры имели клык, внешне схожий с утиным, но гораздо более прочный. Он превосходно щипал и низкую, и высокую растительность (ящеры паслись и на двух, и на четырех конечностях), пережевываемую зубными батареями, еще более совершенными, чем у цератопсов. Панцирные анкилозавры имели слабые зубы, но, вероятно, перетирали пищу в мышечном желудке заглоченными камнями-гастролитами: последний способ давно доказан для зауропод (Bakker 1990).

Цератопсы, гадрозавры и анкилозавры позднего мела – животные одного размерного класса с африканскими слонами, носорогами и бегемотами. Достигая высокой плотности, они оказывали гигантское воздействие на растительность, создавая и поддерживая в Северной Америке и Восточной Азии открытые леса и саванны, где быстро отраставшая травянистая и кустарниковая растительность играла не меньшую либо большую роль, чем древесная. Их присутствие местами дополняли зауроподы, вновь появившиеся в данных регионах, например аламозавры весом в 20–30 тонн (*Ibid.*). В Южной Америке и Индостане супергиганты-зауроподы оставались до конца мела доминантными растениемядными, тоже поддерживавшими саванны (Dodson 1991).

Смена гигантов открытых пространств в кайнозое

Во всех зоогеографических областях открытые пространства в кайнозое существовали и эволюционировали, пока сменяли друг друга и поддерживали существование саванн, редкостойных лесов и степей доминантные сообщества позвоночных.

По крайней мере, в Арктогее коэволюция шла по линии становления все более открытых пространств с меньшим числом древесных биомов и все более подвижных, стадных, разумных позвоночных.

Открытые ландшафты Арктогеи возникли уже в конце эоцена; гигантские диноцераты, скорее всего, были животными лесными и даже околородными. Несколько более поздние носорогообразные эмбритоподы тоже считаются обитателями болотистых областей и почему-то даже мангров, хотя строение их ног типично для всех гигантов и совершенно не обязательно связано с обитанием в болотистых местах. А строение зубного аппарата «указывает на раннюю стадию приспособления к питанию жесткой растительной пищей» (Kemp 2005).

30–20 млн лет назад основным представителем доминантного сообщества открытых пространств стал род гигантских носорогообразных – индрикотерии. Считается, что два вида в этом роду, индрикотерий и белуджитерий, – самые высокие (до 8 м высотой) и самые тяжелые (до 20,

а по другим данным, до 30 тонн) из когда-либо существовавших сухопутных млекопитающих (Борисяк 1923).

Обычно индрикотериев изображают стадными животными, но живущие ныне носороги – одиночки (иногда белые носороги образуют небольшие семейные группы). Создано немало теорий гигантских природных катаклизмов, из-за которых природные условия изменились настолько, что индрикотерий вымер (Громова 1962). Лучше и полнее всего выразил эту мысль Э. Эндрюз: «Там и здесь возникали гигантские горные цепи. Тибет и Гималаи преградили путь влажным южным ветрам» (Эндрюз 1963: 36). Индрикотерии, по Эндрюзу, были животными «сверхспециализированными». А ведь «звери, которые не могли приспособиться к изменившимся условиям, очень быстро вымирали» (Там же: 38–39).

Общая логика: ландшафт меняется, потому что меняется климат. А вслед за изменениями ландшафта изменяются и животные. В духе «периодического закона географической зональности», согласно которому в разных географических поясах, обладающих различными тепловыми ресурсами, но в близких по увлажнению условиях формируются типы ландшафтов, аналогичные соответствующим географическим зонам (Григорьев, Будыко 1956).

Но исчезновение индрикотериев и смену ландшафтов вполне можно объяснить и не ссылаясь на горообразовательные процессы и движение материков. Индрикотериев могли вытеснить представители другого доминантного сообщества – мастодонты.

До миоцена в Африке не было саванн: непарнокопытные и парнокопытные проникли туда сравнительно поздно, а возникшие в Африке (примерно 50 млн лет назад) (Кэрролл 1993б) хоботные долгое время оставались листовидными животными от среднего (со свинью) до полугигантского размеров классов. Вероятно, в условиях очень влажного климата они чисто физически не могли удерживать сукцессию на безлесной стадии, и крупные травяные открытые пространства не смогли возникнуть. Африканская же саванна возникла уже после возникновения саванн в Азии.

В азиатской «индрикотериевой саванне», где многочисленные одиночные индрикотерии поддерживали ее в необходимом для них состоянии, начали развиваться проникшие из Африки крупные хоботные. Описано по крайней мере 20 видов мастодонтов, причем примерно с 25–20 млн лет назад это все больше травоядные, а не листовидные виды (Громова 1962).

Гигантский индрикотерий, «гибрид слона с жирафом», кормился, объедая листья на высоте 5 и более метров. Низкие мастодонты, «свиньи с хоботом», объедали листву на значительно меньшей высоте – не более 3 метров. Они губили дерево, ободрав кору либо повалив, подкопав корни. В «мастодонтовой саванне» просто не выросло нужное количество деревьев до такой высоты, чтобы ими могли кормиться индрикотерии

(Пучков, Кульчицкий 1995). А мастодонты питались еще и травой, и низкой древесной порослью, и кустами.

Мастодонты, стадные животные, попросту вытеснили индрикотериев из пищевых цепочек. «Мастодонтовая саванна» прошла (на разных территориях) различные стадии развития, где фитофаги разных размерных классов меняли растительность своим воздействием и сами менялись в сторону все более эффективного питания травой.

Этот процесс В. В. Жерихин и называл «биоценотической регуляцией эволюции» (Жерихин 1986)¹⁴.

После каждой смены доминантных сообществ площадь открытых пространств возрастала, а сами саванны становились более засушливыми и более открытыми. Палеонтологи обычно констатировали новый виток иссушения климата, к которому приспосабливались новые виды.

Но это доминантные сообщества создавали более открытые пространства, вытесняя менее приспособленные виды – тех, кто был менее подвижен, вел себя менее многовариантно и не был приспособлен к питанию грубой степной травой.

В порядке этой регуляции примерно 12 млн лет назад жирафы-палеотрагусы, носороги-хилотерии и трехпалые лошади-гиппарионы сменили гигантских свинообразных и архаичных носорогов (Иорданский 2001). Эта гиппарионовая фауна вытеснила предшествующую 12 млн лет назад и просуществовала до 2–2,5 млн лет назад.

Обычно считалось, что из-за изменений климата лесная растительность исчезает с водоразделов. Плоские водоразделы местами заполняются лесостепями и саваннами, редколесьями, перемежающимися участками настоящих лесов, речных пойменных долин и степей. Так же точно принято считать, что «этот ландшафт заполняется новой... фауной – фауной гиппариона» (Неогеновый... б. г.).

Возразим: *не ландшафт заполняется новой фауной, соответствующей новому климату, а новая фауна создает более открытый ландшафт, в котором ее представители могут обитать, а представители прежней фауны не могут.*

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

Гигантами в гиппарионовой фауне были мастодонты. Своими пропорциями тела больше напоминавшие огромных свиней, с короткими хоботами, они были не вполне похожи на слонов. Судя по всему, жили они

¹⁴ Шотландский геолог Дугал Диксон, автор многих научно-популярных книг, предположил, что аналогичная ситуация произошла на границе юры и мела – более прогрессивные игуанодонтиды, имевшие защитные мешки, просто вытеснили зауропод. В пользу этого предположения свидетельствует тот факт, что в мелу зауроподы сохранялись лишь там, где не было орнитопод. – Прим. П. В. Пучкова.

большими стадами. Причем лопаторыльные мастодонты исчезли, а роды собственно мастодонтов и гомфотериев, все больше переходивших с питания листьями на питание травой, процветали.

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

Виллафранк (2,7–1,1 млн лет назад) – пограничный век, относимый то к плиоцену, последней эпохе третичного периода, то к четвертичному периоду или антропогену (Azzaroli 1977). Виллафранкские (бланкские для Северной Америки) фауны – прямые предшественники всех фаун открытых пространств плейстоцена Евразии, Африки и Северной Америки.

Итак, в кайнозое мы видим последовательную смену доминантных сообществ.

Очень логично предположить ее и в мезозое. В конце концов, голосеменно-папоротнико-плауновые «саванны» существовали на территории громадной Пангеи и ее «осколках» на протяжении 150 миллионов лет, с 250 до 100–90 млн лет назад. За это время, даже учитывая более медленное течение эволюции, сменилось множество климатов, экологических ситуаций, биологических видов, биоценозов. Сменилось множество «династий» крупных и гигантских растительноядных рептилий, каждая из которых вносила свой вклад в «переформатирование» фитоценозов, пока голосеменно-папоротнико-плауновые «саванны» и открытые леса не сменились в середине мела «дозлаковыми саваннами» и лесами на основе покрытосеменных.

Точно так же и меловые «дозлаковые саванны» существовали на расходящихся материках Лавразии и Гондваны на протяжении 20–35 млн лет. И в это время «династии» растительноядных гигантов не только сменяли и вытесняли друг друга, но и формировали растительность собственных пастбищ. Под их давлением на разных материках и в разных климатах, подчиняясь «периодическому закону географической зональности» А. А. Григорьева и М. М. Будыко, возникали разные типы саванн.

Все эти вопросы должны быть поставлены, но попытки ответить на каждый из них требуют особого исследования.

Катастрофа рубежа мезозоя/кайнозоя

Внутримезозойские смены рептилийных и внутрикайнозойские смены звериных «династий» растительноядных гигантов существенно отличаются от событий грандиозного мел-палеоценового вымирания 66–64 млн лет назад, знаменовавшего завершение мезозоя. После вымирания динозавров крупного размерного класса долгое время в сухопутной фауне вообще не было гигантов, по крайней мере 10–15 млн лет, до гигантских диноцерат в

Северной Америке и Азии и кародний в Южной Америке начала эоцена (56–55 млн лет назад). У мел-палеоценовой границы вымерли все наземные исполины планеты, как почти все гигантские наземные млекопитающие в конце плейстоцена – начале голоцена.

Правда, вымирание динозавров и «схлопывание» поддерживавшихся ими открытых пространств в конце мезозоя – лишь часть намного более грандиозных событий. Вымирания охватили не только животных суши; на протяжении 1–3 млн лет погибло 16 % семейств морских животных (47 % их родов) и 18 % семейств сухопутных позвоночных. Вымерли морские рептилии (мозазавры и плезиозавры) и летающие ящеры, многие моллюски, в том числе аммониты, белемниты и множество мелких водорослей, включая главных мелообразователей из числа кокколитофорид.

К. Ю. Еськов полагает, что причина морских вымираний – в появлении покрытосеменных растений. На первый взгляд все логично: цветковые растения, имеющие более развитую корневую систему и лучше использующие плодородие почвы, достаточно быстро повсеместно вытеснили прочие виды растительности. При этом появились насекомые, специализирующиеся на питании цветковыми, а насекомые, «привязанные» к ранее существовавшим видам растительности, начали вымирать.

Цветковые растения образуют дернину, являющуюся лучшим из природных «подавителей» эрозии. В результате их распространения снизилось размывание поверхности суши и соответственно поступление в океаны питательных веществ. «Обеднение» океана биогенами (азотом, фосфором и др.) привело к гибели значительной части водорослей, являвшихся основным первичным производителем биомассы в океане. По цепочке это привело к полному нарушению всей морской экосистемы и стало причиной массовых вымираний в море. Это же вымирание затронуло и крупных летающих ящеров, которые, по имеющимся представлениям, были трофически связаны с морем. Часть крупных морских рептилий, кроме того, могла не выдержать конкуренции с появившимися именно в это время акулами современного типа (Еськов 2010).

Это в высшей степени логичная гипотеза, но, во-первых, она не объясняет причин вымираний на суше.

Во-вторых, гипотеза К. Ю. Еськова не объясняет широчайшего распространения **травянистых** покрытосеменных – а ведь именно они и создают могучую дернину.

По-видимому, следует разделить эти фазы массового «великого вымирания» рубежа мезозоя/кайнозоя.

Сначала появились травянистые покрытосеменные растения и сформировались открытые пространства. Тогда и «заработал» механизм, блистательно описанный Еськовым. И в этом случае получается, что творцами «морских вымираний» конца мезозоя становятся цератопсиды – доминантная группа, которая и создала виды травянистых покрытосеменных, тем самым сформировав открытые пространства.

После того как возникли открытые пространства, лесные и степные травы создали дернину, пресеклось размывание суши, началось обеднение минеральными веществами океана, начались морские вымирания.

Вымирания же сухопутных животных с этими морскими вымираниями никак не связаны, тем более что они не являются причиной вымирания сухопутных животных. Причина «сухопутной» экологической катастрофы лежит в саморазвитии экосистем открытых пространств.

Сложность состоит в том, что бывает очень трудно соотнести сроки вымирания разных видов на суше и на море. Да и для сухопутных животных продолжительность периода вымирания не может быть точно оценена из-за «эффекта Синьора – Липпса», связанного с неполнотой палеонтологических данных. Согласно этому «эффекту» время захоронения последнего найденного ископаемого чаще всего не соответствует времени исчезновения вида или рода. И расхождение увеличивается в зависимости от того, массовым ли был данный вид и подвергались ли его особи фоссилизации (Signor III, Lipps 1982).

Принято считать, что последние динозавры исчезли $65,5 \pm 0,3$ млн лет назад. То есть они погибли где-то в промежутке между 65,2 и 65,8 млн лет назад. По этому времени проводят границу между последним периодом мезозоя (мелом) и первой эпохой кайнозоя (палеоценом).

Но на западе Северной Америки и в Индии найдены трицератопсы и тероподы, жившие в начале палеоцена, через сотни тысяч и миллионы лет после вымирания динозавров в других местах (Sheehan *et al.* 1991; Milner 1998).

Американский палеонтолог Джеймс Фассетт (James E. Fassett) обнаружил кости гадрозавров возрастом в 64,5 млн лет. Вскоре он и его коллеги Ларри Химан (Larry Heaman) из Университета Альберты в Канаде (University of Alberta) и Антонио Симонетти (Antonio Simonetti) из Университета Нотр-Дам в США (Notre Dame University) оценили возраст найденных костей динозавров методом уран-свинцового датирования. Возраст гадрозавра из палеогена подтвердился: $64,8 \pm 0,9$ миллионов лет (Fassett *et al.* 2010).

Как и большинство современников мамонтов, многие спутники динозавров пережили их: не вымерли змеи, черепахи, ящерицы и крокодилы, все группы птиц¹⁵ (то есть «продвинутых» динозавров) и млекопитающих.

Ситуация точно такая же, как и во время последнего антропогенного вымирания рубежа плейстоцена-голоцена: можно найти множество свидетельств того, как представители мамонтовой мегафауны жили и в голоцене (Буровский, Пучков 2012). Причем ландшафты уже изменились: среди зверей, сопровождавших «последних мамонтов Европы» 9,8 тысяч лет назад, лесные и лесостепные решительно преобладали над степными и тундровыми (Косинцев 2008).

¹⁵ Едва ли все (вымерли, например, энанциорнисы, конфуциусорнисы). Должны были вымереть многие группы и млекопитающих, и птиц. – *Прим. ред.*

Самый «молодой» материковый мамонт с датой 8,7 рад. тыс. л. н. найден на западе Чукотки (полуостров Кыттык) (Kuzmin *et al.* 2001); он жил в кустарниковой тундре и лесотундре.

На островах Прибылова близ Аляски мамонты жили 8–5,7 тысяч лет назад (Yesner *et al.* 2005; Yesner, Tedor, Fisher 2010). На острове Врангеля получено 126 дат по останкам мамонта – от 32,4 до 3,7 рад. тыс. л. н. Причем дат моложе 10 000 лет – 108. И здесь мамонт жил в условиях современной тундры (Вартанян 2007; Vartanyan *et al.* 2008).

«Последние» шерстистые носороги исчезли в Бельгии и Германии 13–12,4 рад. тыс. л. н., обитая в холодной лесостепи (Stuart *et al.* 2002; Маркова и др. 2011). На Урале и в Западной Сибири – 10,8 рад. тыс. л. н. на Среднем Урале и в Башкирии сделаны находки возрастом 12,3 рад. тыс. л. н. На реке Орде, притоке Оби, шерстистый носорог обитал 13,2 рад. тыс. л. н. (Орлова и др. 2008; Kuzmin *et al.* 2001). Зверь жил в лесостепях вполне современного типа.

Действительно, здесь много аналогий: на протяжении очень короткого времени исчезают доминантные группы, после чего ландшафты открытых пространств начинают деградировать. При этом животные доминантных классов очень часто оказываются пережившими рубеж массовых вымираний, и тем более границу ландшафтных перестроек переживают многие спутники доминантов: в первом случае это парарептилии (черепахи), крокодилы, птицы, млекопитающие трех разных групп; во втором – сайгаки, северные олени, лоси, бизоны, благородные олени, горные бараны, бурые медведи.

Здесь гранью является не полное исчезновение какого-то вида или группы доминантных видов, а смена ландшафтов. Когда уменьшившиеся в числе доминантные виды уже не в состоянии поддерживать открытый ландшафт, начинается катастрофическая перестройка ландшафтной сферы.

Причины вымирания доминантов

Для объяснения причин «внезапного» вымирания динозавров создано больше сотни гипотез, которые в конечном счете сводятся к набору космических, геологических, климатических факторов.

Космические гипотезы

Самая распространенная версия – это идея падения астероида («гипотеза Альвареса»). Она основана главным образом на приблизительном соответствии времени образования кратера Чиксулуб (который является следом от падения астероида размером порядка 10 км около 65 млн лет назад на полуострове Юкатан в Мексике) и времени вымирания большинства из исчезнувших видов динозавров (Keller *et al.* 2004).

Развивая идею падения метеорита, предполагают версию «метеоритной зимы»: выброс большой массы пыли и пепла, что в совокупности

могло повлечь за собой изменение климата, а это, в свою очередь, – изменение типа растительности и пищевых цепочек.

Родственная «космическая» гипотеза предполагает взрыв сверхновой звезды либо близкий гамма-всплеск; столкновение Земли с кометой (Tuttell 2004).

Правда, вымирание было вовсе не «мгновенным», нет прямых подтверждений «метеоритных» теорий и следов некоего мощного излучения.

Геологические гипотезы

Эта группа гипотез говорит об усилении вулканической активности, из-за которой изменился состав атмосферы либо усилился парниковый эффект, вызванный выбросом углекислого газа при извержениях. В ряду этих гипотез – и версия «вулканической зимы» из-за выбросов вулканического пепла. В пользу этой гипотезы говорят геологические свидетельства о гигантском излиянии магмы между 68 и 60 млн лет назад на территории Индостана, в результате которого образовались деканские траппы (Chatterjee 1997; Keller *et al.* 2008).

В числе геологических первопричин называют резкий скачок магнитного поля Земли, переизбыток кислорода в атмосфере, резкое охлаждение океана и начало охлаждения из-за дрейфа материков. Ученые даже недавнего прошлого исходили из того, что динозавры были холоднокровными, им свойственна «инерциальная гомойотермия», им был необходим ровный теплый климат.

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

Правда, особого изменения химизма среды никто не заметил. Тем более что на рубеже мезозоя и кайнозоя не происходит никаких заметных изменений климата. Их просто нет.

В случае с вымиранием мамонтовой фауны все же больше возможностей говорить о влиянии климата: 13–15 тысяч лет назад наступило очередное межледниковье, описываемое обычно как «окончание ледникового периода». Но 66 млн лет назад продолжалась термозра, то есть безледная стадия существования Земли. Она сменилась криозрой, эпохой появления новых ледников у Южного полюса, лишь 25–20 млн лет назад (Джон и др. 1982).

Еще одна геологическая версия: в результате дрейфа материков в конце мелового периода изменилась система воздушных и морских течений, что привело к некоторому похолоданию на значительной части суши и усилению сезонного температурного градиента.

В результате всех перечисленных причин для динозавров создались неблагоприятные условия, которые и привели к прекращению появления новых видов. Прежние виды динозавров еще некоторое время существовали, но постепенно вымерли полностью.

Все варианты этих версий не в силах объяснить вымирания динозавров на изолированных друг от друга материках. Ведь многие материки оставались в областях тропиков, их климат изменялся очень слабо.

Биологические гипотезы

Конкуренция с млекопитающими – это уже одна из биологических гипотез. Согласно этой версии, динозавров истребили первые хищные млекопитающие, уничтожая кладки яиц и детенышей. Якобы мелкие крысоподобные млекопитающие не были опасны для взрослых динозавров, но питались их яйцами и детенышами. А взрослые динозавры настолько превосходили детенышей по размерам, что не могли отбиться от слишком мелкого для них противника.

Вариация предыдущей версии: первые млекопитающие, размножаясь быстрее динозавров, а также обладая более совершенным метаболизмом, могли вытеснить рептилий в ходе конкурентной борьбы в те экологические ниши, на которые мало претендовали сами, как это раньше произошло с амфибиями.

Ни одна из перечисленных гипотез не может в полной мере объяснить весь комплекс явлений, связанных с вымиранием динозавров и других видов в конце мелового периода¹⁶.

Более того, развитие первых архозавров в триасовом периоде сопровождалось постепенным вымиранием многих терапсид – «зверозубых пресмыкающихся», высшие формы которых являлись по сути примитивными яйцекладущими млекопитающими типа ехидны или утконоса.

Нет никаких свидетельств конкуренции доминантных видов динозавров и млекопитающих, да такой конкуренции и быть не могло, как не может быть конкуренции слонов и мелких оленей или кабанов: они занимали разные размерные классы и вполне мирно существовали параллельно. Лишь после исчезновения динозавров млекопитающие захватили освободившуюся экологическую нишу, да и то не сразу.

Еще одна теория: динозавры не смогли приспособиться к изменению типа растительности и отравились алкалоидами, содержащимися в появившихся цветковых растениях. Насколько можно принимать эту гипотезу всерьез, если цератопсы создавали открытые пространства, питаясь покрытосеменными, пусть судит сам читатель.

Гипотеза сверхэффективного хищника

Намного реалистичнее экологическая гипотеза сверхэффективного хищника – вида или группы родственных видов, против которых оказываются бессмысленными защитные средства травоядных. Сверхэффективный

¹⁶ Из раннего мела Китая известны млекопитающие величиной с барсука, которые среди прочего явно поедали молодых динозавров. Однако едва ли подобных животных хватило, чтобы истребить всех динозавров на всех материках. – *Прим. П. В. Пучкова.*

хищник истребляет доминантные виды, приводит всю экосистему к гибели и в итоге гибнет сам.

«Кандидат» в такие хищники конца мелового периода очевиден. Цера톱сиды не случайно обладали могучим защитным и наступательным вооружением: их современниками были тираннозавровые (*Tyrannosaurus*) – род плотоядных динозавров.

Наиболее крупный и известный в популярной культуре представитель рода – *Tyrannosaurus rex*, один из крупнейших наземных хищников: длина тела около 15 м, высота – 7–8 м, масса – около 8 тонн. Вид известен с 1874 г., когда А. Лейкс отправил профессору палеонтологии Йельского университета Г. Маршу зуб ископаемого ящера, найденный им недалеко от поселка Голден Сити, штат Колорадо. С тех пор найдены скелеты примерно 30 тираннозавров – все они принадлежат формациям возрастом примерно 68–65 млн лет назад.

Самый крупный из известных черепов тираннозавров достигает полтора метра в длину, а его зубы, напоминающие зубья пилы, – 30 см в длину. Это самые длинные зубы из всех известных динозавров. На основе находок ученые сделали выводы, что давление укуса этого ящера достигало нескольких тонн.

Задние лапы тираннозавра заканчивались четырьмя пальцами, три из которых для большей устойчивости были скреплены между собой, а четвертый палец был загнут вверх и никогда не касался земли, оканчиваясь большим когтем, который, вероятно, мог помогать тираннозавру вспарывать брюхо добычи.

Одновременно с тираннозавром Северной Америки на территории нынешней Азии обитал практически неотличимый от него вид – тарбозавр. Тарбозавры имели чуть более изящное строение и чуть меньшие размеры.

Размеры тираннозавровых только возрастали к концу мела. Возможно, основная фаза экологической драмы произошла очень быстро – за десятки тысяч лет.

Гипотеза «дино сапиенса»

Некоторые динозавры обладали социальным поведением. На данный момент наиболее ранним из подобных динозавров являются майзавры (*Maiasaura*, название дословно переводится как «ящеры-няньки») и пситтакозавры, жившие 130–100 млн лет назад. Находки позволяют сделать вывод, что по крайней мере у поздних динозавров мелового периода существовал родительский инстинкт – они охраняли яйца и детенышей. Возможно, и обучали детенышей – делают же это птицы, даже самые примитивные.

Существуют необычайно смелые предположения о том, что хотя бы некоторые динозавры могли обладать уровнем сознания, сравнимым с сознанием приматов. Так сказать, претендентов «на продвижение в категорию мыслящих существ» (Будыко 1990).

Подтверждением столь фантастического предположения является гипотеза известного американского ученого Карла Сагана. Он считает, что среди древних ящеров в результате эволюции появились «человекозавры», высшая форма, по интеллекту и морфологии очень близкая к человеку. Инопланетяне могли взять гены «ящера-интеллектуала», а потом попробовать с их помощью улучшить первобытного человека. Потомки этого опыта и дожили до наших дней.

Наиболее вероятные «претенденты на разумность» (скорее, на предразумность) – семейство троодонтиды (*Troodontidae*) инфраотряда дейнонихозавров (*Deynonichosauria*) из группы тероподных динозавров манирапторов (*Maniraptora*).

Эти динозавры небольшого размерного класса, порядка 1–2 метров и весом до 100 кг. В их числе такие виды, как заврорнитоид, описанный еще в 1924 г. знаменитым американским палеонтологом Г. Ф. Осборном по остаткам неполного скелета, обнаруженного знаменитой Центрально-азиатской экспедицией Американского музея естественной истории. Заврорнитоид был длиной 2 метра и весил от 27 до 45 килограммов. Некоторые палеонтологи считают, что стенонихозавр, описанный для мела Центральной Азии и Канады, и заврорнитоид – один и тот же вид или очень близкие виды.

Длина тела стенонихозавра достигала 2 метров, высота – чуть более метра, вес определяют от 27 до 60 килограммов.

Эти динозавры передвигались на задних конечностях. Большие глаза заврорнитоида-стенонихозавра были широко посажены и могли смотреть вперед подобно глазам совы. Вероятно, ящер обладал стереоскопическим зрением. Возможно, он был оперен – потому и потребовалось выносить глазницы вперед.

Судя по всему, поведение стенонихозавров напоминало поведение групповых нелетающих птиц типа страусов или эму и включало выращивание потомства. Но при этом их поведение было намного более сложным. Заврорнитоид и родственные ему динозавры, вероятнее всего, охотились в сумерках на мелких млекопитающих. Возможно, они охотились группами. Сумеречная охота показывает теплокровность (гомойотермность) этих животных (Makovicky, Norell 2004).

Передние конечности стенонихозавра имели хорошо развитые пальцы с острыми когтями. Возможно, стенонихозавр мог брать лапами и даже бросать камни, использовать палки. Размеры мозга стенонихозавра приближаются к размерам мозга приматов (Иванова 2011).

«Канадские профессора Д. Рассел и Р. Сеген (Университет Оттавы), тщательно изучавшие данный вид, считали, что стенонихозавр обладал потрясающими возможностями анализа окружающего мира, превосходящими возможности всех современных им видов животных, что позволило им, несмотря на небольшие размеры, быть доминантным видом на планете. Исследования показывают, что у этих рептилий были ненормально для

современников развиты мозжечок и продолговатый мозг (как у первобытного человека, прихода которого еще даже не предполагалось). Они могли размышлять, анализировать, разрабатывать стратегии групповой охоты» (Стенонихозавр 2010).

По-видимому, развитию головного мозга способствовали как раз коллективная охота, применение орудий с помощью развитых передних конечностей и сложное групповое и семейное поведение.

Можно считать доказанным, что среди динозавров «были и формы с относительно крупным мозгом и довольно сложным поведением, вышедшим уже из-под тотального контроля врожденных программ и в какой-то степени зависевшим от научения» (Вишняцкий 2005: 89).

Некоторые американские и канадские ученые (Дейл Рассел, Брюс Ротшильд) считают, что развитие стенонихозавра неизбежно должно было породить «дино сапиенса», то есть разумного динозавра. Американцы даже «воссоздали» внешность такого разумного ящера.

Компьютерное моделирование показало, что в процессе развития жизни совершенно неизбежно возникновение существа «с очень высоким уровнем развития нервной системы» и хватательными верхними конечностями (Медников 1985: 74).

Если так, то почему невозможно появление такого существа задолго до «официального» появления человека? Теоретически тут нет ничего невозможного.

Автор не настаивает на том, что существовало «динозавровое» человечество. Он только полагает, что его существование не противоречит современным представлениям об эволюции – не более того. И что само по себе представление о таких «альтернативных человечествах» очень усложняет наше понимание путей развития жизни.

Скорее всего, стенонихозавры – это еще не разум, а лишь путь к разуму. Но ведь и гоминиды до сапиенса – скорее предки разумного существа, чем само разумное существо.

В любом из возможных вариантов гипотеза сверхэффективного хищника объясняет грандиозную перестройку сухопутной части биосферы в конце мелового периода. Причем объясняет саморазвитием самой биосферы, не привлекая никаких космических, тектонических или вулканических причин. Исчезновение доминантных групп животных, поддерживающих открытые пространства в этом состоянии, объясняется новым витком эволюции самой биосферы. Возникнув, колоссальный тираннозавр или полуразумный либо разумный «дино сапиенс» истребил животных доминантного размерного класса, тем самым вызвав к жизни глобальную перестройку биоценозов и биогеоценозов на суше. Саванны исчезли. Они появились только спустя 20 или 25 миллионов лет и были созданы уже совершенно другими животными.

Итоги

Автор не считает, что «доказал» некую важную истину. Он только указал на общие закономерности эволюции жизни, распространяя в меру своих слабых познаний известное об эволюции кайнозойских сообществ в мезозой. На наш взгляд, нет никаких причин не делать этого. Наоборот, нас властно заставляет это делать поиск действительно глобальных закономерностей эволюции.

В конце концов, если существуют общие закономерности возникновения открытых пространств и травяных биомов, нет никаких причин не видеть эти закономерности и в мезозое.

Более того, предложенная схема позволяет объяснять события, которые в противоположном случае остаются «загадочными» и требуют для своего объяснения выдвижения намного более экзотичных гипотез – от туманных отсылок к бывшим когда-то, но уже не существующим законам эволюции до падения гигантских метеоритов и вспышек сверхновых звезд в непосредственной близости от Земли, появления зелененьких человечков из летающих тарелок, блюдец и самоваров.

Библиография

- Алифанов В. Р. 2001. Загадка происхождения черепах. *Природа* 8: 19–33.
- Беккер Р. 1997. *Краснокожая хищница*. М.: Армада.
- Борисяк А. А. 1923. О роде *Indricotherium* n. g. (см. *Rhinocerotidae*). *Записки Российской АН*. Т. 35. № 6.
- Будыко М. И. 1971. *Климат и жизнь*. Л.: Гидрометеиздат.
- Будыко М. И. 1974. *Изменения климата*. Л.: Гидрометеиздат.
- Будыко М. И. 1980. *Климат в прошлом и будущем*. Л.: Гидрометеиздат.
- Будыко М. И. 1981. Изменения термического режима атмосферы в фанерозое. *Метеорология и гидрология* 10: 5–10.
- Будыко М. И. 1982. *Изменения окружающей среды и смены последовательных фаун*. Л.: Гидрометеиздат.
- Будыко М. И. 1990. *Путешествие во времени*: сб. эссе. М.: Наука.
- Буровский А. М. 2011. Первая антропогенная перестройка биосферы. *Биосфера* 2(1): 29–45.
- Буровский А. М., Пучков П. В. 2012. Истребление плейстоценовой мегафауны и его следствия (Первая антропогенная перестройка биосферы). Сообщение I. «Доисторическое равновесие». Сообщение II. Техническая возможность «оверкилла» и вымирания в Африке. Сообщение III. Особенности кризиса в Евразии. Сообщение IV. Особенности кризиса в «Новых Землях» и принцип техно-экологического баланса. *Stratum* 1: 1–98.
- Вартанян С. Н. 2007. *Остров Врангеля в конце четвертичного периода. Геология и палеогеография*. СПб.: Изд-во И. Лимбаха.

- В Австралии** обнаружены норы динозавров. 2009. URL: <http://www.ammonit.ru/new/691.htm>.
- Вишняцкий Л. Б.** 2005. *История одной случайности, или происхождение человека*. М.: Инфра-М.
- Григорьев А. А., Будыко М. И.** 1956. О периодическом законе географической зональности. *Доклады АН СССР* 110(1): 129–132.
- Громова В. И. (ред.)** 1962. *Основы палеонтологии. Млекопитающие*. М.: Гос. науч.-техн. изд-во лит-ры по геологии и охране недр.
- Джон Б., Дербишир Э., Янг Г., Фейрбридж Р., Эндрюс Дж.** 1982. *Зимы нашей планеты*. М.: Наука.
- Еськов К. Ю.** 2004. *История Земли и жизни на ней*. М.: Изд-во НЦ ЭНАС.
- Еськов К. Ю.** 2010. *Удивительная палеонтология*. М.: ЭНАС.
- Ефремов И. А.** 1946. О подклассе – группе форм, промежуточных между земноводными и пресмыкающимися. *Известия АН СССР. Серия биологическая* 6: 615–638.
- Ефремов А. И.** 1953. Вопросы изучения динозавров (по материалам Монгольской экспедиции Академии Наук СССР). *Природа* 6: 31–32.
- Иванова А.** 2011. Самый умный динозавр. URL: <http://samogo.net/articles.php?id=2284>.
- Ивахненко М. Ф.** 1987. Пермские парарептилии СССР / Отв. ред. Л. П. Татариннов. *Труды ПИН*. Т. 223. М.
- Ивахненко М. Ф.** 2001. Тетраподы Восточно-Европейского плакката – позднепалеозойского территориально-природного комплекса. *Труды ПИН*. Т. 283. Пермь.
- Иорданский Н. Н.** 2001. *Эволюция жизни*. М.: Академия.
- Ископаемые рептилии и птицы.** 2008. Ч. 1 / Ред. М. Ф. Ивахненко, Е. Н. Курочкин, с. 76–83. М.: Геос.
- Жерихин В. В.** 1986. Биоценотическая регуляция эволюции. *Палеонтологический журнал* 1: 3–12.
- Жерихин В. В.** 1993. Природа и история травяных биомов. *Степи Евразии: проблемы сохранения и восстановления* / Ред. Б. А. Юрцев. СПб.; М.: Ин-т географии РАН.
- Жерихин В. В.** 1995. *Природа и история биомов средиземноморского типа. Экосистемные перестройки и эволюция биосферы*. Вып. 2. М.: ПИН РАН.
- Жерихин В. В.** 2003. *Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике*. М.: Тов-во научных изданий КМК.
- Каландадзе Н. Н., Раутиан А. С.** 1993. Юрский экологический кризис сообщества наземных тетрапод и эвристическая модель сопряженной эволюции сообщества и биоты. *Проблемы доантропогенной эволюции биосферы*. М.: Наука.
- Косинцев П. А.** 2008. Комплексы млекопитающих раннего голоцена (пребореал – бореал) (<10.2–>=8.0 тыс. л. н.). Вымирания млекопитающих на территории Европы в конце плейстоцена – голоцене. Одомашнивание млекопитающих. *Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24–8 тыс. л. н.)* / Ред. А. К. Маркова, Т. ван Кольфсхотен, с. 233–274. М.: Тов-во научных изданий КМК.

- Красилов В. А. 1985.** *Меловой период. Эволюция земной коры и биосферы.* М.: Наука.
- Кэрролл Р. 1992.** *Палеонтология и эволюция позвоночных.* Т. 1. М.: Мир.
- Кэрролл Р. 1993а.** *Палеонтология и эволюция позвоночных.* Т. 2. М.: Мир.
- Кэрролл Р. 1993б.** *Палеонтология и эволюция позвоночных.* Т. 3. М.: Мир.
- Маркова А. К., Пузаченко А. Ю., Кольфсхотен Т. ван, Плихт И. ван дер, Пономарев Д. В. 2011.** Новейшие данные о динамике ареалов мамонта и шерстистого носорога в Европе во второй половине позднего плейстоцена – голоцене. *Известия РАН. Серия географическая* 4: 54–65.
- Медников Б. 1985.** Неизбежность двунога. *Знание – сила* 10: 64–65.
- Мейен С. В. 1987.** *Основы палеоботаники.* М.: Недра.
- Москвин М. М. 1979.** Биogeография позднего мела. *Итоги науки и техники. Стратиграфия, палеонтология.* Т. 9 / Ред. С. С. Кузнецова, с. 87–112. М.: ВИНТИ.
- Неогеновый** животный мир юга России (мастодонты, носороги и страусы в Ростовской области и не только). [Б. г.]. *Степной следопыт.* URL: www.stepnosledopyt.narod.ru/geologia/neogen/neogen.htm.
- Несов Л. А. 1995.** *Динозавры северной Евразии: новые данные о составе комплексов, экологии и палеогеографии.* СПб.: Санкт-Петербургский государственный университет.
- Орлова Л. А., Васильев С. К., Кузьмин Я. В., Косинцев П. А. 2008.** Новые данные о времени и месте вымирания шерстистого носорога (*Coelodonta antiquitatis* Blumenbach, 1799). *Доклады Академии наук* 423(1): 133–135.
- Прам Р., Баш А. 2003.** Динозавры или птицы: кто оперился первым? *В мире науки* 7: 335–340.
- Пучков П. В. 1992.** Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщение 2. Преобразование среды гигантскими фитофагами. *Вестник зоологии* 1: 58–66.
- Пучков П. В. 1993а.** Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщение 4. Старый Свет: смягченный кризис. *Вестник зоологии* 1: 63–71.
- Пучков П. В. 1993б.** Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщение 5. Кризис в Палеарктике. *Вестник зоологии* 4: 59–67.
- Пучков П. В. 2001.** Почему мамонты не вымирали в межледниковья? *Мамонт и его окружение: 200 лет изучения* / Ред. А. Ю. Розанов, с. 253–261. М.: Геос.
- Пучков П. В., Кульчицкий А. Г. 1995.** Раннемиоценовая драма: мастодонты против индрикотериев. *Вестник зоологии* 4: 54–62.
- Риклефс Р. 1979.** *Основы общей экологии.* М.: Мир.
- Старостин Б. А. 1970.** *Филогенетика растений и ее развитие. Системы покрытосеменных растений.* М.: Наука.
- Стенонихозавр. 2010.** URL: <http://d3.ru/comments/271480>.
- Степанов Н. В. 2003.** *Высшие споровые растения: уч. пособ.* Красноярск: Изд-во Красноярского гос. ун-та.
- Тахтаджян А. Л. 1978.** *Флористические области Земли.* Л.: Наука.
- Татаринов Л. П. 1987.** *Очерки по теории эволюции.* М.: Наука.

- Утконосые** динозавры: Гадрозавры. [Б. г.] *Мир животных*. URL: <http://www.zooco.com/int/int-dinizavri0-4.html>.
- Ученые** выяснили, как питались утконосые динозавры. 2009. *Компьюлента*. URL: <http://science.compulenta.ru/437966>.
- Фентон К. Л., Фентон М. А.** 1997. *Каменная книга. Летопись доисторической жизни*. М.: Наука.
- Хохряков А. П.** 1981. *Эволюция биоморф растений*. М.: Наука.
- Черепанов Г. О., Иванов А. О.** 2007. *Ископаемые высшие позвоночные*. СПб.: Изд-во СПбГУ.
- Эндрюз Э.** 1963. *Диковинные звери*. М.: Ин. лит-ра.
- Яншин А. Л.** 2011. *Избранные труды*. Т. 2. Кн. 1. *Теоретическая тектоника и геология*. М.: Наука, Ин-т нефтегазовой геологии и геофизики.
- Azzaroli A.** 1977. *The Villafranchian Stage in Italy and the Plio-pleistocene Boundary*. Giorn: Geol.
- Bakker R.** 1972. Anatomical and Ecological Evidence of Endothermy in Dinosaurs. *Nature* 238: 81–85.
- Bakker R. T.** 1990. *Le pterodactyle rose et autres dinosaures*. Bourges: Tardy.
- Bambach R. K., Knoll A. H., Wang S. C.** 2004. Origination, Extinction, and Mass Depletions of Marine Diversity. *Paleobiology* 30(4): 522–542.
- Buchholz (née Giffin) E. B.** 1990. Gross Spinal Anatomy and Limb Use in Living and Fossil Reptiles. *Paleobiology* 16: 448–458.
- Chatterjee S.** 1997. Multiple Impacts at the KT Boundary and the Death of the Dinosaurs. *30th International Geological Congress* 26: 31–54.
- Cleland T. P., Stoskopf M. K., Schweitzer M. H.** 2011. Histological, Chemical, and Morphological Reexamination of the “Heart” of a Small Late Cretaceous Theselosaurus. *Naturwissenschaften* 98(3): 203–11. Epub 2011 Jan 29.
- Chure D., Britt B., Whitlock J. A., Wilson J. A.** 2010. First Complete Sauropod Dinosaur Skull from the Cretaceous of the Americas and the Evolution of Sauropod Dentition. *Naturwissenschaften* 97(4): 379–391.
- Dodson P.** 1991. Life Styles of the Huge and Famous. *Natural History* 12: 30–35.
- Fassett J. E., Heaman C. M., Simonetti A.** 2010. *Direct U-Pb of Cretaceous and Paleocene Dinosaur Bones, San Juan Basin, New Mexico*. URL: <http://geology.gsapubs.org/content/39/2/159>.
- Fastovsky D. E., Weishampel D. B.** 2005. Stegosauria: Hot Plates. *The Evolution and Extinction of the Dinosaurs*. 2nd Edition / Eds. D. E. Fastovsky, D. B. Weishampel, pp. 107–130. Cambridge: Cambridge University Press.
- Galton P. M., Upchurch P.** 2004. Stegosauria. *The Dinosauria*. 2nd edition / Eds. D. B. Weishampel, H. Osmólska, P. Dodson, p. 361. University of California Press.
- Kemp T. S.** 2005. *The Origin & Evolution of Mammals*. Oxford: Oxford University Press.
- Keller G. et al.** 2004. Chicxulub Impact Predates the K-T Boundary Mass Extinction. *Proc. Nat. Academy of Sci. of the USA* 101(11): 3753–3758.

- Keller G., Adatte T., Gardin S., Bartolini A., Bajpai S. 2008.** Main Deccan Volcanism Phase Ends Near the K-T Boundary: Evidence from the Krishna-Godavari Basin, SE India. *Earth and Planetary Science Letters* 268: 293–311.
- Kuzmin Y. V., Baryshnikov G. F., Jull T. A. G., Orlova L.A., van der Plicht J. 2001.** Radiocarbon Chronology of the Pleistocene Fauna from the Geographic Society Cave, Primorye (Russian Far East). *Current Research in the Pleistocene* 18: 106–108.
- Korall P., Conant D. S., Metzgar J. S., Schneider H., Pryer K. M. 2007.** A Molecular Phylogeny of Scaly Tree Ferns (Cyatheaaceae). *American Journal of Botany* 94: 873–886.
- Makovicky P. J., Norell M. A. 2004.** Troodontidae. *The Dinosauria (Second Edition)* / Eds. D. B. Weishampel, P. Dodson, H. Osmólska, pp. 184–195. Berkeley: University of California Press.
- Marsh O. C. 1880.** Principal Characters of American Jurassic Dinosaurs. P. III. *American Journal of Science* 3(19): 253–259.
- McNaughton S. J. 1979.** Grazing as an Optimization Process: Grass-Ungulate Relationships in Serengeti. *Amer. Natur.* 113(5): 691–703.
- McNaughton S. J. 1984.** Grazing Lawns: Animals in Herds, Plant form and Coevolution. *Amer. Natur.* 124(6): 863–886.
- McNaughton S. J. 1985.** Ecology of a Grazing Ecosystem: the Serengeti. *Ecol. Monogr.* 55(3): 259–294.
- Milner A. C. 1998.** Timing and Causes of Vertebrate Extinction Across the Cretaceous-Tertiary Boundary. *Geological Society, London: Special Publications* 140: 247–257.
- Nault W. H., Katz L. G., Osborn G. K., Vandergrift K. E., Waskeritz S. 1987.** *Dinosaurs!* Chicago et al.: World Book Inc.
- Olson E. C. 1966.** Community Evolution and the Origin of Mammals. *Ecology* 47(2): 291–302.
- Penkalski P., Dodson P. 1999.** The Morphology and Systematics of Avaceratops, a Primitive Horned Dinosaur from the Judith River Formation (Late Campanian) of Montana, with the Description of a Second Skull. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19(4): 692–711.
- Sagan C. E. 2002.** *Cosmos: A Personal Voyage*. Random House.
- Sheehan P. M., Fastovsky D. E., Hoffman R. I., Berghaus C. B., Gabreil D. L. 1991.** Sudden Extinction of the Dinosaurs: Latest Cretaceous, upper Great Plains. *Science* 254(5033): 835–839.
- Signor III P. W., Lipps J. H. 1982.** Sampling Bias, Gradual Extinction Patterns, and Catastrophes in the Fossil Record. *Geological Implications of Impacts of Large Asteroids and Comets on the Earth* / Eds. L. T. Silver, P. H. Schultz. *Geological Society of America Special Publication* 190: 291–296.
- Sinclair A. R. 1975.** The Resource Limitation of Trophic Levels in Tropical Grasslands Ecosystems. *J. Anim. Ecol.* 44(2): 497–520.
- Seymour R. S. 2009.** Sauropods Kept Their Heads Down. *Science* 323: 1671.
- Smith A. R., Pryer K. M., Schuettpelz E., Korall P., Schneider H., Wolf P. G. 2006.** A Classification for Extant Ferns. *Taxon* 55(3): 705–73.

- Stuart A. J., Sulerzhitsky L. D., Orlova L. A., Kuzmin Y. V., Lister A. M. 2002.** The Latest Woolly Mammoths (*Mammuthus Primigenius* Blumenbach) in Europe and Asia: a Review of the Current Evidence. *Quaternary Science Reviews* 21: 1559–1569.
- Tanner L. H., Hubert J. F., Coffey B. P. et al. 2007.** Stability of Atmospheric CO₂ Levels Across the Triassic/Jurassic Boundary. *Nature* 411: 675–677.
- Trexler D., Sweeney F. G. 1995.** Preliminary Work on a Recently Discovered Ceratopsian (Dinosauria: Ceratopsidae) Bonebed from the Judith River Formation of Montana Suggests the Remains are of *Ceratops Montanus* Marsh. *J. Vert. Paleont.* 15 (3 Suppl.): 57A.
- Tytell D. 2004.** Did a Comet Swarm Kill the Dinosaurs? *Sky & Telescope*. May 14.
- Zhang F., Zhou Z., Xu X., Wang X. and Sullivan C. 2008.** A Bizarre Jurassic Maniraptoran from China with Elongate Ribbon-Like Feathers. Siplemtary Information. *Nature* 455: 46.
- Zheng Xiao-Ting, You Hai-Lu, Xu Xing, Dong Zhi-Ming. 2009.** An Early Cretaceous Heterodontosaurid Dinosaur with Filamentous Integumentary Structures. *Nature* 458(7236): 333–336.
- Zhen P. 1998.** An Exceptionally Well-preserved Theropod Dinosaur from the Yixian Formation of China. *Nature* 391(8): 147–152.
- Upchurch P., Barrett P. M., Dodson P. 2004.** Sauropoda. In Weishampel, D. B., Dodson, P., Osmólska, H. *The Dinosauria*. 2nd Edition, p. 305. Berkeley: University of California Press.
- Vartanyan S. L., Arslanov Kh. A., Karhu J. A., Possnert G., Sulerzhitsky L. D. 2008.** Collection of Radiocarbon Dates on the Mammoths (*Mammuthus Primigenius*) and Other Genera of Wrangel Island, Northeast Siberia, Russia. *Quaternary Research* 70: 51–59.
- Vickers-Rich P., Rich Th. H. 1991.** The Dinosaurs of Winter. *Natural History* 4: 32–37.
- Yesner D., Veltre D., Grossen K., Graham R. 2005.** 5 700-year-old Mammoth Remains from Qagnax Cave, Pribilof Islands, Alaska. *World of Elephants/Short Papers and Abstracts of the 2nd International Congress, Mammoth Site Scientific Papers*. Vol. 4. Hot Springs, South Dakota. 22–25 September, 2005, pp. 200–204.
- Yesner D. R., Tedor R., Fisher D. 2010.** Mammoths under Stress: Stable Isotopic Analysis of Mid-Holocene Mammoth Teeth from the Pribylof Islands, Bering Sea, Alaska. *Quaternaire (Hors-serie 3)* 72.