

Д. В. Богданов

# ЗВЕРОЯЩЕРЫ

и другие пермские монстры



Когда ещё не было ДИНОЗАВРОВ



ЗВЕРОЯЩЕРЫ  
и другие пермские монстры



Д. В. Богданов



Д. В. Богданов

# ЗВЕРОЯЩЕРЫ

и другие пермские монстры



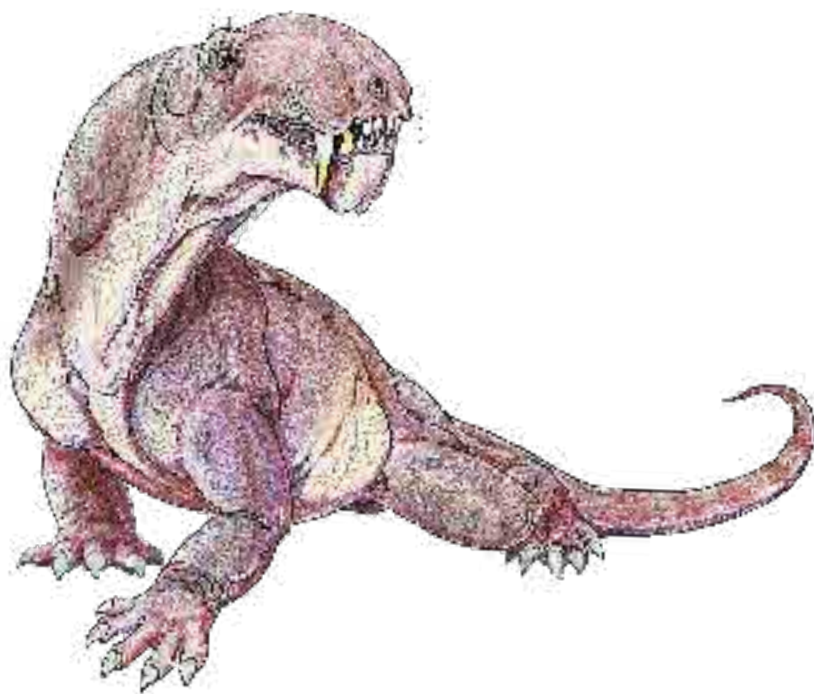
Фитон

Когда ещё не было ДИНОЗАВРОВ

А. В. Богданов

# ЗВЕРОЯЩЕРЫ

и другие пермские монстры



Москва

Издательство «Фитон XXI»

УДК 568  
ББК 28.1  
Б73



Согласно Федеральному закону  
Российской Федерации  
от 29 декабря 2010 г. N 436-ФЗ

## Содержание

**Богданов, Дмитрий Владимирович**  
Б73 Звероящеры и другие пермские монстры / Д.В. Богданов. — М.: Фитон XXI, 2018. — 280 с.: ил.  
ISBN 978-5-906811-63-9

Пермский период — время господства терапсид, в том числе звероящеров, которые являются предками млекопитающих, а значит и нас с вами! Это единственный геологический период, выделенный в России, в Пермской губернии. Хотя динозавры в нашей стране популярны, их в России найдено мало, а вот про пермскую жизнь мало кто знает подробно, хотя пермских местонахождений у нас много. Некоторые пермские терапсиды найдены только у нас. Огромную роль в изучении пермского периода сыграли русские учёные, в том числе известный как писатель-фантаст И.А. Ефремов. Первые в России правильно поставленные масштабные палеонтологические раскопки, на которые государство впервые выделило средства, — раскопки пермской фауны в Соколках. Именно пермскому геологическому периоду, животным и растениям того времени, посвящена книга «Звероящеры и другие пермские монстры».

Автор книги, Д.В. Богданов по профессии врач-кардиолог, доктор медицинских наук, однако он с детства интересовался палеонтологией, рисовать вымерших животных начал с десяти лет. Публиковал свои рисунки в журнале «Палеомир», в ряде статей отечественных и зарубежных палеонтологов. В 2014 году прошла его персональная выставка в Палеонтологическом музее в Москве. По рисункам автора выполнены металлические статуи звероящеров для музея в городе Очёр.

Для широкого круга читателей.

**УДК 568**  
**ББК 28.1**

*Охраняется ГК РФ, часть 4. Воспроизведение всей книги или любой ее части запрещается без письменного разрешения издательства. Любые попытки нарушения закона будут преследоваться в судебном порядке*

ISBN 978-5-906811-63-9

© Богданов Д.В., текст, илл., 2018  
© ООО «Фитон XXI», 2018

ПРОЛОГ .....	4
ЭТАПЫ ЭВОЛЮЦИИ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ .....	9
Что?.....	15
Где?.....	15
Когда?.....	15
Как?.....	16
КОНТИНЕНТЫ И КЛИМАТ .....	17
ВЕКА И РАСТЕНИЯ .....	22
КТО ЕСТЬ КТО В ПЕРМСКОМ ПЕРИОДЕ.....	35
ЖИЗНЬ В МОРЯХ И ПРЕСНЫХ ВОДОЁМАХ .....	36
СУХОПУТНЫЕ ЧЛЕНИСТОНОГИЕ .....	50
ЧЕТВЕРОНОГИЕ, ИЛИ ТЕТРАПОДЫ .....	53
СИНАПСИДЫ: ПРЕДКИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ .....	103
ПЕЛИКОЗАВРЫ И ТЕРАПСИДЫ .....	103
УДИВИТЕЛЬНАЯ ИСТОРИЯ ЗВЕРОЯЩЕРОВ .....	112
НА ПУТИ К МЛЕКОПИТАЮЩИМ .....	135
ПО КОНТИНЕНТАМ В ПОИСКАХ УТРАЧЕННОГО ВРЕМЕНИ.....	157
СЕВЕРНАЯ АМЕРИКА .....	157
ЗАПАДНАЯ ЕВРОПА .....	169
БЫВШИЙ СОВЕТСКИЙ СОЮЗ .....	179
КИТАЙ .....	233
ЗЕМЛИ ГОНДВАНЫ .....	236
АФРИКА .....	236
ЮЖНАЯ АМЕРИКА.....	262
АВСТРАЛИЯ .....	264
ИНДИЯ .....	265
КОНЕЦ СВЕТА .....	266
ЭПИЛОГ .....	270
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ И ИНТЕРНЕТ-РЕСУРСОВ .....	271
УКАЗАТЕЛЬ .....	272





## ПРОЛОГ

Четверть миллиарда лет назад в тех местах, где сейчас ветер несёт облака над ковылём Оренбургской степи, небольшое четвероногое создание пробиралось по пересыхающей протоке, оставшейся после разлива реки. Существо напоминало собаку и даже было покрыто редкой шерстью. Передние ноги его неуклюже торчали в стороны, от этого и походка была медленной и вихляющей. Большие жёлтые глаза выделялись на высокой узкой голове. Ноздри шевелились — создание принюхивалось к запахам сырости и гнили: вокруг лежали разбросанные наводнением стволы гигантских хвощей, ветки деревьев, листва. Где-то могла найтись и дохлая рыба — изумительное лакомство. В протоке что-то шевельнулось, плеснула ржавая вода — показалась плоская треугольная голова гигантской амфибии, оставшейся здесь после разлива. Четвероногое неожиданно резво отскочило (распрямив при этом передние лапы) и укрылось за поваленным стволом. Потом высунуло голову, шевеля усами и разду-

вая ноздри. Солнце садилось, окрашивая пейзаж в оранжевый марсианский цвет. От недалёкого тёплого моря по небу летели фиолетовые облака. Звероящер устроился поудобнее и стал ждать: когда огромное земноводное сдохнет, можно будет изрядно подкрепиться.

\* \* \*

Четыре тысячи лет назад на том же самом месте среди невысоких холмов, покрытых лесом, в разных местах поднимался дым. С высоты птичьего полёта лесостепь показалась бы изрытой огромными кротовинами — всюду зияли ямы рудников. Возле рудников высились зеленоватые отвалы бракованной руды. Добытое в корзинах вытаскивали из жерл рудников, укрепленных брёвнами лиственницы. Дымили глиняные печи, в которых плавилась медная руда. Бородатые светлоглазые люди грузили готовую руду в кожаные мешки, караваны лошадей тянулись на восток и на запад от степи — руду меняли на ткани, утварь, оружие. Рудокоп, пробиваясь медным кайлом в толще рудной жилы (в руднике было так тесно, что приходилось работать на четвереньках), наткнулся на что-то твёрдое. При свете берестяных факелов стал виден здоровенный ствол окаменелого дерева. По стволу шли тонкие продольные рёбра, ствол был коленчатый — как гигантский стебель тростника. Рудокоп вздохнул — придётся вести штольню вниз, обойти ствол — дело привычное, тут такое на каждом шагу встречается.

\* \* \*

Действительный статский советник, профессор Иоганн Готтгельф Фишер фон Вальдгейм, которого русские коллеги называли Григорием Ивановичем Фишером, взглянул на лежавшую перед ним окаме-



*Иоганн Готтгельф  
Фишер фон Вальдгейм*



*Родерик Мурчисон*



*Степан Куторга*

нелую зеленоватую челюсть ящера. Челюсть принадлежала существу ростом примерно с фокстерьера и скалилась острыми зубами. Её в текущем, 1847 году привёз с Урала майор Фёдор Фёдорович Вангенгейм фон Квален. Он нашёл её в отвалах рудников Оренбургской губернии — это были не первые такие находки, фон Квален уже несколько раз представлял в Императорское Московское общество испытателей природы кости ящеров из рудников Каргалинской степи. По возрасту эти находки относились к эпохе медистых песчаников — судя по всему, к той эпохе, которую недавно Родерик Мурчисон назвал пермской. Ещё раньше, лет десять назад, Степан Куторга в тех же рудниках нашёл кости и зубы, которые считал остатками древних зверей. Но сейчас уже понятно, что зверей в пермскую эпоху не было. К сожалению, большинство находок были Кваленом обещаны в коллекцию герцога Максимилиана Лейхтенбергского. Потому в особняк Общества на Моховой они попадали только на время — для «обозрения». Фишер описывал их и публиковал эти описания в журнале Общества. Новая находка Квалена походила на ранее привезённые им куски черепа, которые сам Фишер лет шесть назад назвал ропалодоном. Но у нового ящера очень острые зубы и длинные клыки. Григорий Иванович обмакнул перо в чернила и написал в лежавшей перед ним рукописи (естественно, по-немецки): «Эти сопоставления делают животное диким и прожорливым, для которого очень подходит имя *Dinosaurus*».

\* \* \*

Свинцовая отливка черепа древнего звероящера громоздилась на лабораторном столе. Череп с замкнутой пастью оскаливал крупные передние зубы. Крыша черепа состояла из толстых костей, с выростами над глазницами. На затылочном крае поднимался большой конус с отверстием огромного теменного глаза. Иван Антонович Ефремов задумался: ведь это создание — дальний родич млекопитающих, следовательно — человека. Но кажется невероятным, что такая тварь, дейтерозавр, может быть в ряду человеческих предков. Тело человека — верх совершенства, итог бесчисленных миллионлетий эволюции. Иван Антонович представил себе грандиозную спираль — развитие живого от первичных клеток в тёплых океанах через рыб и ящеров до приматов. Жесточайший естественный отбор под давлением окружающих условий! И вершина — человеческое существо, через которое материя познаёт сама себя! А дальше —



*Иван Антонович Ефремов на полевых работах в Монголии*

дальше будет развиваться разум, бесконечно, пока существует человечество. Алексей Быстров прав — не должен человек будущего быть большеголовым уродом с трёхпальными руками и ногами (недавно в письме он прислал свой рисунок скелета такого существа). В обществе будущего не будет жестокого естественного отбора, значит, биологическая эволюция человека остановится. Будет развиваться культура, развиваться общество. Неизвестно, сколько тысяч лет займёт развитие общества до «эры встретившихся рук» (так Иван Антонович образно для себя назвал общество победившего коммунизма). А другие миры, мириады звёзд — там ведь должен быть такой же путь к разуму. Разум появляется всегда в эволюции живого — это закон природы. И любое разумное существо будет похоже в общих чертах на человека. Это тоже закон развития. Не может быть разумных вирусов или медуз... Наш организм — это исторически сложившаяся сложнейшая комбинация эволюционных наслоений от рыбы до высшего млекопитающего. Понять биологию человека по-настоящему без изучения всей эволюционной лестницы нельзя. А от этого целиком зависит медицина будущего, сохранение человека как вида и ещё многое другое. Для того и надо изучать прошлое жизни на Земле.

Иван Антонович поймал себя на том, что отвлекся от работы. Он готовил большую книгу по истории фауны медистых песчаников. Ещё до вой-

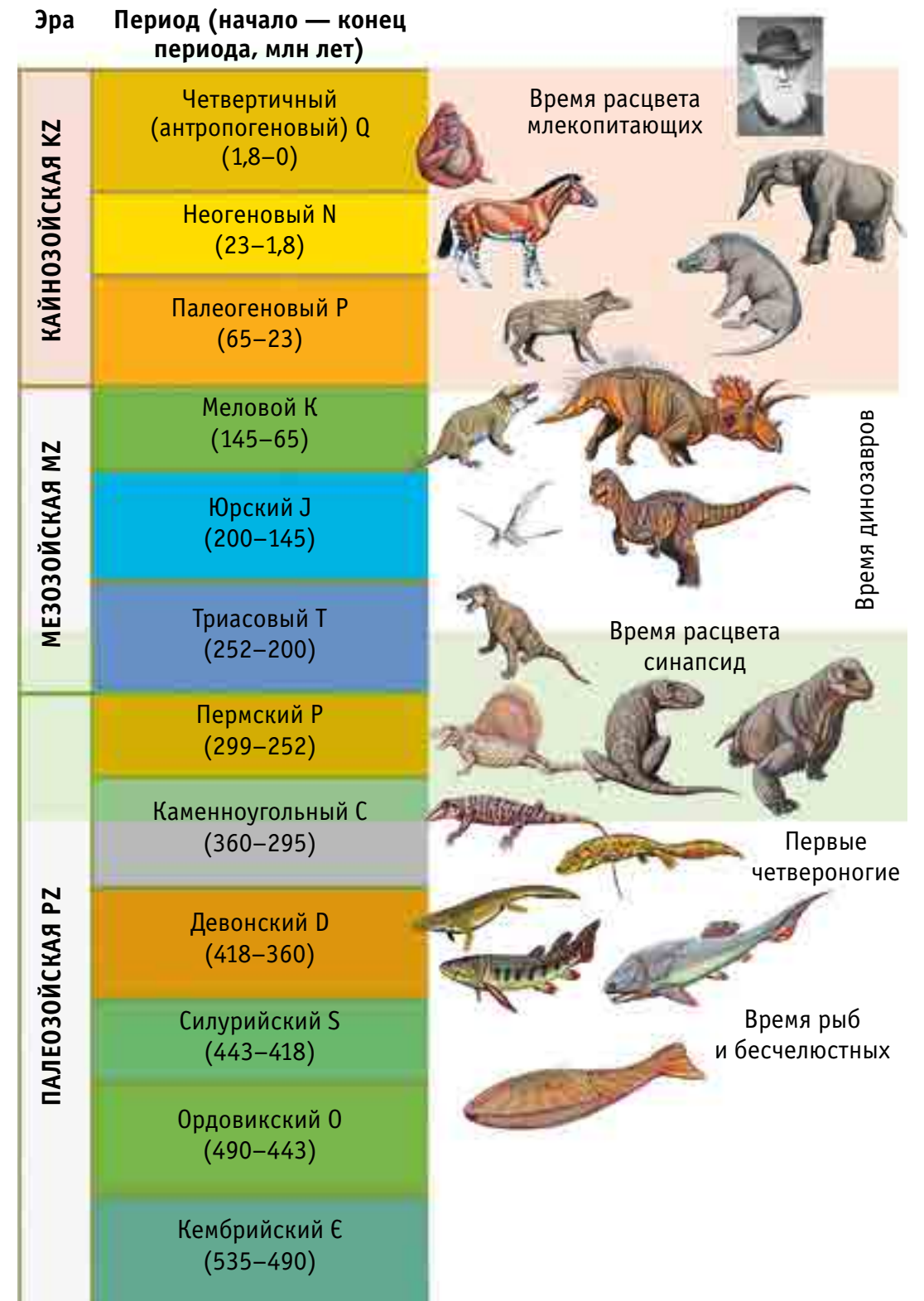


ны он сам облазил многие заброшенные и действующие медные рудники Приуралья, работал в музеях Москвы и Ленинграда, изучал все находки, сохранившиеся там с прошлого века. Защитил перед самой войной докторскую диссертацию по ящерам пермской эпохи. Чтобы не повредить оригиналы, Ефремов делал свинцовые отливки с некоторых окаменелостей и уже с ними работал. Было ясно, что звероящеры медистых песчаников древнее, чем южноафриканские, но младше североамериканских. Они могут быть предками тех, что жили в конце перми на равнинах Карру в Южной Африке. А ещё Ефремов смог заметить закономерности захоронения ископаемых костей. Например, чем дальше от водоёмов жили вымершие животные, тем хуже они сохранялись. Эти наблюдения легли в основу новой науки — тафономии, науки о захоронении ископаемых.

\* \* \*

История Земли делится на периоды — главы каменной книги. Периоды были выделены учёными-геологами ещё в XIX веке. Самой передовой страной того времени была Англия. Именно в Англии впервые стали в больших количествах добывать в земле полезные ископаемые — руды металлов, каменный уголь. Это было нужно для работы фабрик и заводов, для первых паровых машин. А чтобы знать, где в земле лежат руды или уголь, надо понимать, по каким законам они возникают, в каких условиях образуются. Поэтому именно в Англии возникла современная геология. Не отставали от англичан и французы с немцами. Поэтому периоды истории Земли выделены на основе изучения отложений в разных местах Англии и Шотландии, а также Франции и Германии. И назвали их по именам древних кельтских племён (кембрий — кимвры, силур — силуры) либо по названиям тех мест, где такие отложения лучше всего изучены (девон — в графстве Девоншир, юра — по имени гор во Франции). Каменноугольный период назвали так, потому что в нём нашли главные месторождения каменного угля. Выше каменноугольных слоёв лежали отложения красных песков. В Германии на основании изучения красных песков, лежавших выше слоёв каменного угля, выделили триасовый период — «троичный», поскольку в триасовых песках можно обнаружить три различных типа отложений. Но были ещё слои между углем и триасовыми песчаниками, состояли они из двух разных подразделений: красные пески внизу, а выше — так называемый «рудный камень», цехштейн, с залежами меди.

## Этапы эволюции позвоночных животных



Слои между каменным углем и триасом оставались непонятными. Из них в Европе были известны морские отложения с остатками рыб, отдельные кости каких-то ящеров.

Давным-давно, несколько тысяч лет назад, чудские племена, жившие вдоль западного склона Урала, стали разрабатывать залежи меди. Наверное, уже тогда они находили остатки стволов деревьев, окаменелых рыб, кости ящеров. Но позже об этих рудниках забыли. Их вновь стали разрабатывать при Петре Великом, когда срочно потребовалась медь для пушек и монет во время Северной войны со Швецией. Рудниками владели династии Строгановых и Демидовых, а для изучения руд правительство отправляло учёных — немцев Георга Де Геннина, Даниеля Мессершмидта и великого русского естествоиспытателя Василия Татищева. Учёные XVIII века называли меденосные слои формацией медистых песчаников. Они обратили внимание на находимые в рудниках кости и стволы деревьев (как писали тогда учёные, «иногда превратившихся в медную руду и горный хрусталь»). В XVIII веке такие находки считали игрой природы. Упоминание о костях из рудников («в камень превратившиеся кости, дерево и другие вещи», «человеческие кости») есть в записках географа Петра Ивановича Рычкова, свидетеля Пугачёвского восстания. Эти кости он считал остатками древних чудских рудокопов. Естествоиспытатели XVIII века не могли сопоставить отложения медистых песчаников с известными уже тогда европейскими слоями, порядок глав каменной книги был ещё очень слабо известен. Интересно, что русские рудокопы считали



Василий Татищев

находимые ими отпечатки рыб именно рыбами, «в камень обратившимися». А вот Рычков, как образованный человек своего времени, признавал эти находки игрой природы.

В Англии в первой половине XIX века работал знаменитый геолог Родерик Импи Мурчисон. В 1835 году он на основе исследования ископаемых на границе Англии и Уэльса выделил силурийский период, а в 1839 году — девонский период. В 1840 году он впервые поехал в экспедицию в Россию. В 1841 году опять вернулся туда и встречался с императором Николаем I. Мурчисон исследовал отло-

жения в нынешней Пермской, Владимирской и Архангельской областях. На основе найденных там остатков моллюсков и растений он доказал, что эти слои можно выделить в особый геологический период. «Огромные слои мергелей, сланцев, известняков, песчаников и конгломератов, обнаруженные выше каменноугольных слоёв в Пермской губернии, могут принадлежать особому периоду земной истории», — писал он.

Мурчисон назвал этот период пермским. Это произошло в 1841 году — 177 лет назад. Пермский период, или пермь — единственный геологический период с русским названием. Интересно, что Мурчисон, побывав в России, проникся к нашей стране большим уважением, и в 1853 году, в начале Крымской войны, на митинге в Гайд-парке в Лондоне выступил против вступления Британии в войну с Россией.

Название периода было предложено британцем, но больше всего на территории России пермские отложения изучали, конечно, русские учёные. Некоторые из них были немцами по рождению, но служили России — Григорий Иванович Фишер фон Вальдгейм, Вангенгейм фон Квален, Эдуард Иванович (Карл Эдуард) Эйхвальд. Фон Вальдгейм в 1841 году описал череп и челюсти примитивных звероящеров из рудников Уфимской губернии, найденных фон Кваленом, — динозавра Мурчисона и ропалодона, амфибий мелозавра и зигозавра. Эйхвальд написал огромную книгу «Палеонтология России», где впервые изобразил кости пермских ящеров из российских приуральских отложений. Он описал звероящера дейтерозавра.

Русский учёный Степан Семёнович Куторга в 1838 году описал зубы и кости звероящеров сиодонов из медистых песчаников Приуралья. И именно он впервые предположил, что эти животные — родичи млекопитающих.

К концу XIX века пермский период был уже признан всеми геологами мира, хотя и не очень хорошо изучен. В Южной Африке (а это была территория Британской империи) в отложениях пермотриаса примерно в 1840-х годах стали находить множество костей удивительных ящеров. Их описал великий английский анатом и палеонтолог Ричард Оуэн. Он предположил, что эти создания могли быть промежуточной стадией между амфибиями и зверями (хотя первоначально считал их древними крокодилами).

Но была некая несправедливость — пермские отложения обнаружены прежде всего в России, а целых скелетов пермских ящеров в наших пермских слоях не находили.



*Эдуард Иванович  
Эйхвальд*



*Ричард Оуэн*



*Владимир Прохорович  
Амалицкий*

Палеонтолог из Варшавского университета (а тогда Польша принадлежала России) Владимир Прохорович Амалицкий стал изучать пермские отложения на севере Европейской России — в Вологодской губернии. В пермских отложениях он нашёл отпечатки языковидных листьев, очень похожих на глоссоптерисы — пермские растения южных континентов. Амалицкий сделал вывод, что в наших широтах в перми должны были жить такие же ящеры, как и в Южной Африке. Он путешествовал по рекам на лодке в сопровождении своей жены Анны Петровны. В 1898 году при исследовании пермских отложений по рекам Сухоне и Северной Двине в песчаных линзах пермских отложений они открыли богатейшее собрание костей ящеров удивительной полноты и сохранности. Из недр земли были извлечены кости диковинных ящеров, неизвестных науке того времени. Но эти создания очень походили на тех, которых ранее Оуэн описал из перми Южной Африки. Результаты раскопок превзошли всякие ожидания и произвели сенсацию в научном мире, находки были названы национальным сокровищем, а Амалицкий получил мировую известность. Раскопки на Северной Двине впервые в России были оплачены государством. И это первые в России правильно поставленные масштабные палеонтологические раскопки. После Амалицкого пермский период в России стали изучать специально и планомерно.

После Революции 1917 года палеонтология получила огромное развитие, ведь молодой республике нужны были, как и Англии за сто с лишним

лет до того, минеральные ресурсы, полезные ископаемые. И по огромной стране отправились геологи — изучать её недра, узнать, где и что можно найти в земле, составить списки природных богатств. Геологи часто занимались и палеонтологией либо прокладывали путь палеонтологам. Среди русских палеонтологов, изучавших пермский период, надо обязательно вспомнить Ивана Антоновича Ефремова. Ефремов известен как писатель-фантаст (его роман «Туманность Андромеды» стал основанием всей послевоенной советской фантастики) и мыслитель. Но прежде всего Иван Антонович был палеонтологом. Он исходил всё Предуралье, исследуя заброшенные и действующие медные рудники — итогом стала книга о фауне медистых песчаников. На основе изучения пермских отложений Ефремов основал новую науку — тафономию, науку о законах захоронения остатков ископаемых животных, за что в 1950 году был удостоен Сталинской премии. Иван Антонович заново описал находки фон Вальдгейма и Куторги, составил полный список всех известных тогда местонахождений пермских ящеров. Друг Ефремова, врач и палеонтолог Алексей Петрович Быстров, замечательный художник, изучал черепа горгонопса завроктона и парейазавра скутозавра. Он сделал много рисунков парейазавров и звероящеров для книг и статей Ефремова, а также для своей главной книги — «Прошлое, настоящее и будущее человека». В ней Быстров показал, как формировался человеческий скелет, — от бесчелюстных рыб через амфибий и звероящеров до млекопитающих и человеческих предков-приматов.

Из учеников Ефремова надо вспомнить Петра Константиновича Чудинова — он открыл для науки очёрскую фауну с эстемменозухами, уникальную для России. Его работу по исследованию всех пермских фаун России, прежде всего звероящеров терапсид, продолжил Михаил Феодосьевич Ивахненко. Он выдвинул много самых смелых предположений о жизни пермских ящеров, об их распределении по жизненным нишам, о своеобразных «профессиях» животных в древней природе. Один из великих русских палеонтологов и биологов-эволюционистов конца XX века — академик Леонид Петрович Татаринцев тоже занимался в основном пермскими звероящерами, на их примере исследуя законы эволюции.

Обычные люди мало знают о пермских ящерах, вообще о животных пермского периода. Пожалуй, только американский пеликозавр диметродон часто появляется в популярных книжках. А вот в старых советских детских книжках про палеонтологию всегда упоминали иностранцев



и парейазавров-скутозавров из раскопок Амалицкого. В конце XX века случилась так называемая «динозавровая революция», когда миру представлен был фильм С. Спилберга «Парк юрского периода». С того времени динозавры стали модными и популярными. И этот интерес не ослабел до сих пор. Конечно, такая мода помогла палеонтологам — им стали чаще выделять деньги на раскопки и исследования. Но вот если сейчас спросить какого-нибудь обычного русского школьника — каких вымерших животных он знает? Он, конечно, назовёт мамонта, саблезубого тигра, но среди более древних ископаемых вспомнит только самых разнообразных динозавров. А ведь на территории нашей страны динозавров найдено не так много, зато пермских ящеров — огромное количество, больше, чем в других странах (кроме, может быть, Южной Африки). Самое интересное — среди этих ящеров могли быть наши самые отдалённые предки. Обращиваясь в прошлое и вглядываясь в туманы давних времён, человек пытается разглядеть свои истоки, свои корни. Динозавры грандиозны, но они нам не родственники. А вот пермские звероящеры относятся к той же эволюционной ветви, что и мы с вами. И это делает их ещё более интересными.

Мы многим обязаны пермской эпохе. Уже тысячи лет в Приуралье люди добывают медь — а это пермские отложения медистых песчаников, которые 270 миллионов лет назад образовались в лагунах неглубокого моря. Медь тысячелетиями была главным рабочим металлом для скифов, а позже прославилась русских рудокопов. Из пермской меди Приуралья при Петре делали пушки и монеты, на меди поднялись промышленные империи Строгановых и Демидовых. Медь помогла нам выиграть Северную войну — новые пушки взамен потерянных при Нарве отливали не только из церковных колоколов. Легендарный уральский малахит — тоже медные соли. Пермские моря дали нам отложения соли, которые разрабатывают до сих пор — и они ещё очень долго не будут исчерпаны. Богатство Строгановых началось именно с солеварен Сольвычегодска, во многом на деньги от этого промысла был снаряжён поход Ермака Тимофеевича и присоединена к русскому царству огромная Сибирь. Все знают, как важна для нашей страны нефть. Сейчас её добывают всё больше в Западной Сибири и в Арктике. А вот во время войны пермская нефть «Второго Баку» — Ишимбая в Башкирии — внесла неоценимый вклад в Великую Победу. История непрерывна и прошлое протягивает руку будущему, помогая ему.

**Что?**

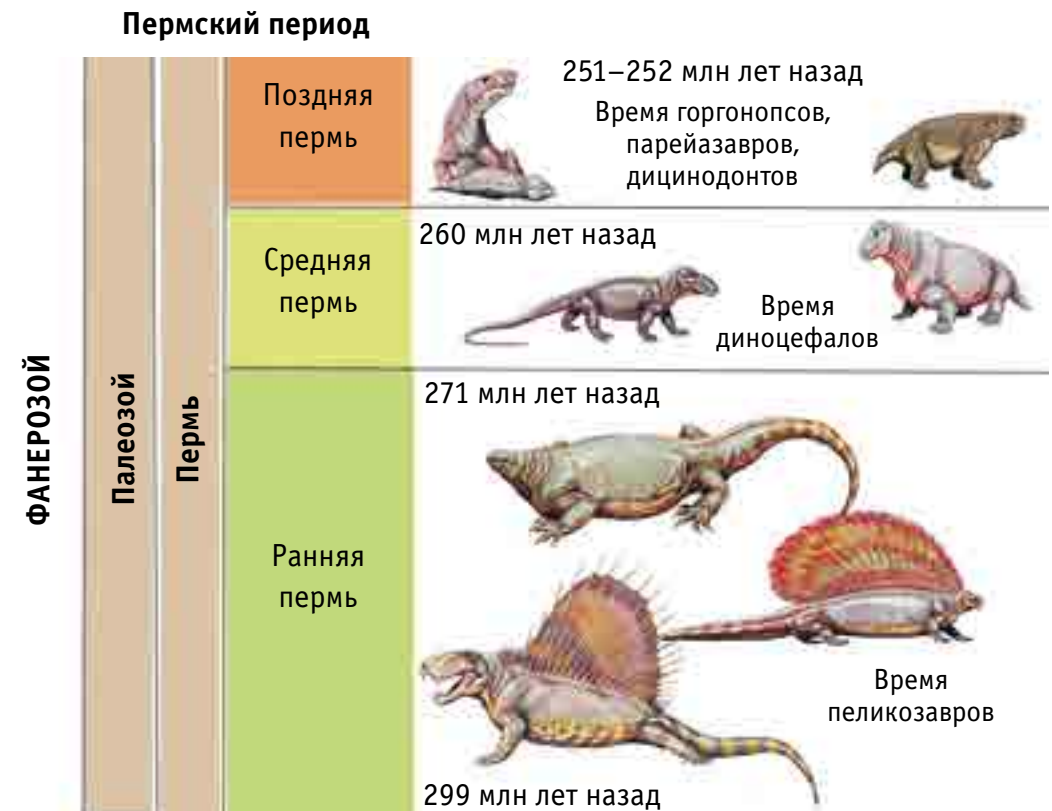
Пермский период — это особый отрезок истории Земли, особая глава каменной книги, последний период палеозойской эры — «эры древней жизни».

**Где?**

Пермские отложения находят по всему миру, но самые значимые — в российском Приуралье, в североамериканском Техасе и в Южной Африке — на равнине Карру.

**Когда?**

Пермский период начался 299 миллионов лет назад. Он продолжался до 251 миллиона лет назад, всего 48 миллионов лет, и закончился Великим вымиранием — самым ужасным в истории Земли. Обычно пермский период разделяют на раннюю пермь (от 299 до 271 миллиона лет назад), среднюю (от 271 до 260) и позднюю (от 260 до 252). Каждый этап пермского периода — это особый этап в жизни наземных четвероногих, когда среди них были свои «главные герои», которые со следующей эпохой уходили со сцены.



## Как?

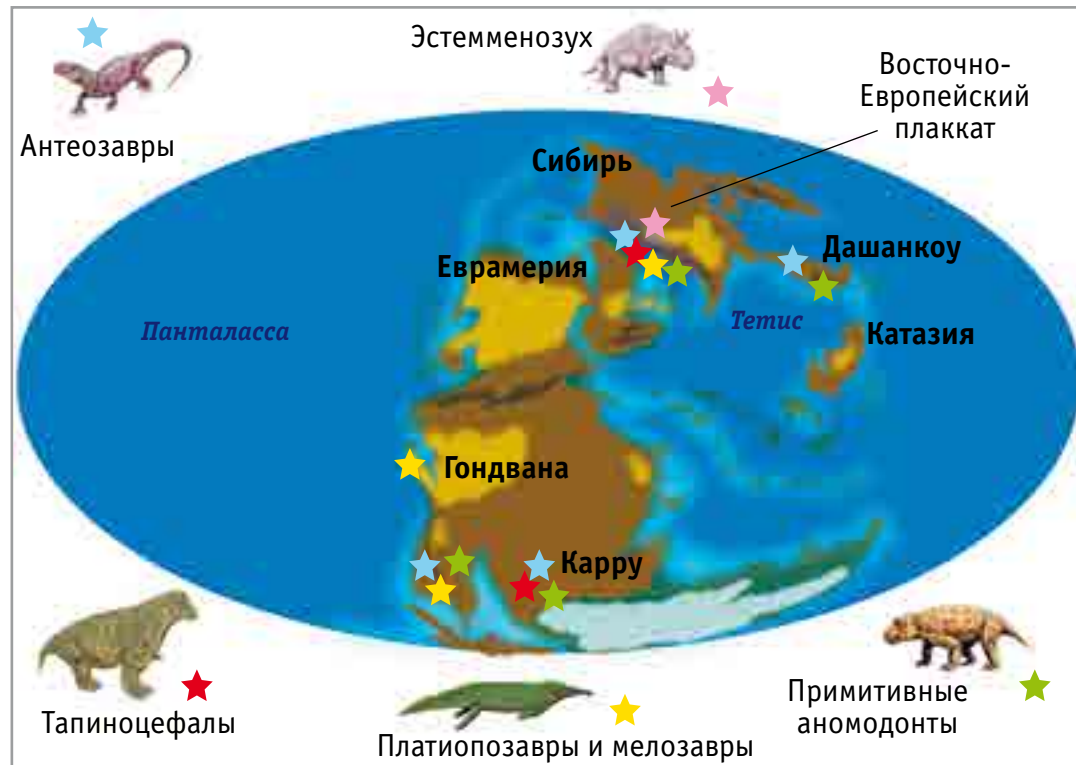
Законы природы в наше время действуют непреклонно — так было и в течение всей истории Земли. Вода течёт с горы вниз, а когда испаряется — взлетает облаками вверх. Камень катится с горы вниз. Железо на воздухе покрывается ржавчиной. Эти законы не могут измениться. В пермском периоде всё было так же. Но были и особенности — например, в позднем палеозое (да и в мезозое) не было травы в нашем понимании. Во влажных местах росли папоротники, мелкие хвощи и плауны — но всё это многолетние растения со слабыми корнями (они обычно вырастают из длинного подземного корневища — видоизменённого побега, а мелких корешков почти нет). Такие растения не могут скреплять почву, и её легко размывает любой дождь. Поэтому в перми мелкие реки разливались по равнинам, всё время меняли русла. Разливаясь, они создавали очень мелкие моря или виэссы — как бы гигантские лужи. Крупные реки, впрочем, текли в каком-то постоянном большом, но не очень глубоком русле. Кислорода в воздухе в пермском периоде было больше, чем сейчас. Поэтому металлы, оказавшись на поверхности, быстро окислялись — ржавели. Реки в Приуралье несли с гор железо, а потом пески становились красными от ржавчины. Кости погибших животных и стволы растений пропитывались солями хрома, древесина становилась минералом волконскоитом, из которого издавна делают зелёную краску. Вода в реках могла быть кислой. Есть ещё одна особенность пермского мира. Сейчас у полюсов нет деревьев, потому что слишком холодно. А тогда, после отступления ледников, у полюсов стояли леса из особых растений — глоссоптерисов (на юге) или ангарских кордаитов (на севере). Как они переживали полугодовые полярные ночи — неясно. Может быть, тогда очень мощными были полярные сияния — из-за частой смены магнитных полюсов в конце перми. А ещё на протяжении всего пермского периода ночи могли быть светлыми — Земля шла через звёздное скопление Лебедя, и звёзд на небе было гораздо больше, чем сейчас (в триасе небо стало беззвёздным).

## КОНТИНЕНТЫ И КЛИМАТ

В пермском периоде все континенты ещё были собраны в один огромный континент — **Пангею** (это значит «вся Земля»). Пангея выглядела как огромная буква «С», в центре её располагался океан **Тетис**. Мировой океан вокруг Пангеи называли **Панталассой** («всесветное море»). Хотя мы говорим об одном континенте, мелкие моря делили Пангею на несколько частей. На севере Пангея состояла из **Лавруссии** или **Еврамерики**, то есть Европы (включая нынешние территории запада России и Сибирь) и Северной Америки. Китай с Казахстаном находились на двух отдельных мелких континентах к юго-востоку от Сибири — эту область называли **Катазией**. В течение пермского периода они тоже слились с более крупными континентальными плитами Еврамерики. Там, где сталкивались континентальные плиты, вырастали горы — так в середине перми вырос Урал (где

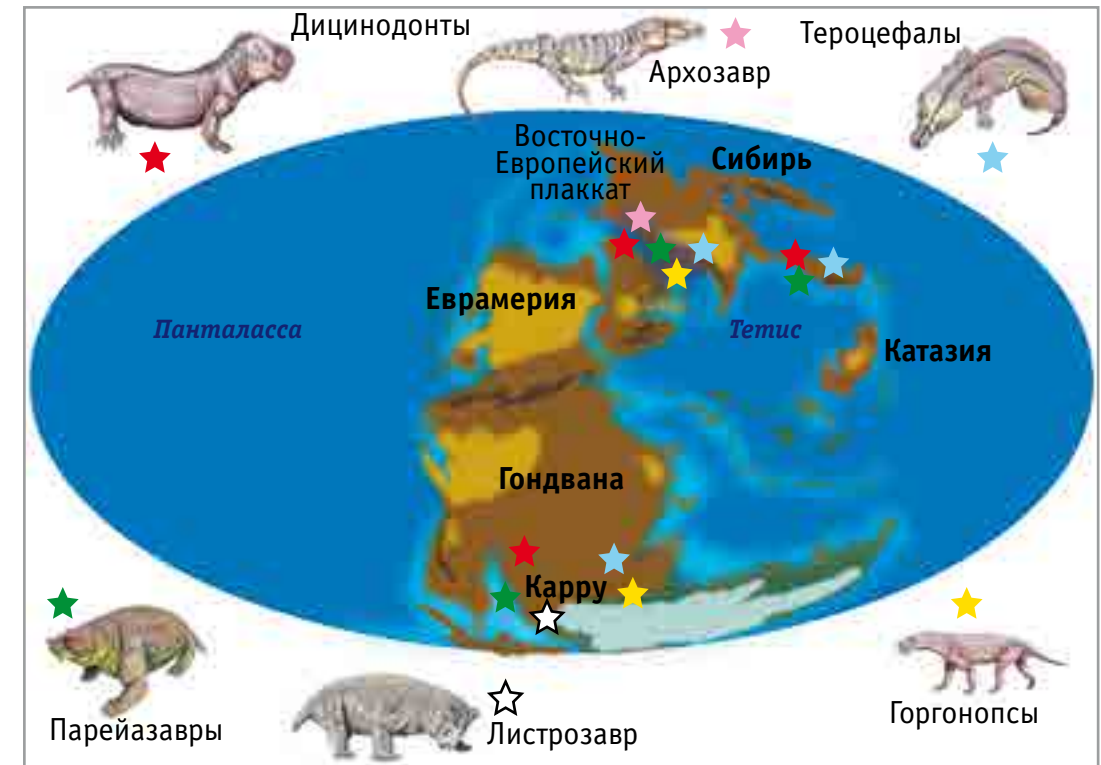


Карта мира ранней перми



Карта мира средней перми

европейская плита врезалась в Сибирь — в Ангарскую плиту) и Аппалачи (где столкнулись части североамериканского континента и север Гондваны). Урал в высоту был выше трёх километров. На юге был один огромный континент — **Гондвана**, составленная из Южной Америки, Африки, Австралии, Индии и Антарктиды. Моря время от времени разделяли Европу и остальную часть Лавруссии — это Цехштейновое море и Казанское, или Кунгурское море. Пермь — время роста так называемых Герцинских гор, их назвали в честь гор Гарца в Германии, но горы тогда росли по всему свету. Как писал учёный и писатель А.А. Гангнус: «Герцинская складчатая эпоха приподнимала края континентов... Но при этом способе горообразования на равнинах континентальных платформ возникали грандиозные лагуны, связанные с океаном узким горлом. На площади в миллион квадратных километров, от Западной Польши до Англии, здесь откладывались многометровые соляные толщи. После Западно-Европейской возникает огромная Приуральская лагуна, оставившая километровые толщи



Карта мира поздней перми

солей Соликамска, Соль-Илецка. На другом конце материка Лавразия, на юге современной Северной Америки, миллионы лет функционирует ещё одна гигантская лагуна площадью двести шестьдесят тысяч квадратных километров».

Хороший пример изменения лица Земли — Восточно-Русское море на территории европейской части России. В самом начале ранней перми оно простиралось от Урала (где было довольно глубоким) до Москвы. Ближе к концу раннепермской эпохи море осталось только вдоль Урала. Тогда там жили хрящевые рыбы геликоприоны, чьи зубные спирали нашли возле Красноуфимска. Море вначале соединялось с Панталассой и с южным океаном — Тетисом, но позднее связь с Тетисом исчезла, этот пролив исчез. Так вот, когда связь с северным океаном Панталасса тоже исчезла, то море превратилось в очень солёный водоём, где откладывались соль и гипс. Только у подножия гор, где в море впадали реки, жизнь сохранялась (это и есть море в районе Красноуфимска).



Уральские горы в течение всей перми росли ввысь. К северо-западу и западу от моря были равнины, причём на севере реки текли с гор Скандинавии, и вдоль рек вполне могли жить какие-нибудь звероящеры. Действительно, в середине перми в Архангельской области обитали пеликозавры казеиды, а также другие ящеры — жители прибрежных лагун. Восточно-Русское море исчезло в середине перми (его занесли смытые с Уральских гор наносы, образовавшие огромную равнину). Когда горы высоки, погода разрушает их, и смытые с гор песок, глина, камни создают огромные предгорные равнины, перекрывая моря. Но вскоре море вновь залило эту территорию — это Казанское море, оно располагалось на территории европейской части России, от Урала его отделяла прибрежная равнина. По равнине текли реки, они широко разливались, оставляя цепи озёр и прудов. Ширина равнины была больше ста километров. Реки постоянно меняли русла, каждый год — новые. Иногда возникали огромные, но очень мелкие озёра-моря — виэссы. Такую плоскую затапливаемую равнину называют плаккатом. Здесь, на плаккате, и обитали все русские звероящеры. Ближе к концу перми море опять пересохло. Теперь с Урала на востоке и с гор Скандинавии на западе текли реки, они сливались в огромную реку, впадавшую в северный океан Панталасса.

Примерно так же развивались плаккаты и в Северной Америке, и в долине Карру в Южной Африке.

Может показаться, что климат далёкого прошлого всегда был очень жарким, особенно пермский период представляют как жаркую и сухую эпоху. Но это не совсем так. В начале перми на юге, в Гондване, и на крайнем севере Сибири было оледенение. Собственно, про оледенение знали ещё геологи XIX века — в позднекаменноугольных-раннепермских отложениях Индии, Австралии, Африки они нашли ледниковые валуны. Это камни, которые ледник тащил с собой, а когда растаял — оставил далеко от родных для валунов скал. А те скалы, по которым полз ледник, покрылись царапинами. Долгое время было непонятно, как оледенение случилось в жарких странах. Особенно странно, что оно было в Индии — почти на нынешнем экваторе. В то же самое время в Европе каменный уголь отлагался в болота тропических лесов! Объяснить это пытались по-разному — думали, например, что в те времена Земля лежала «на боку», как сейчас планета Уран. Но что могло так наклонить ось вращения планеты, оставалось непонятным. Объяснение нашёл Альфред Вегенер — менялось по-

ложение материков, а Земля вращалась так же, как и всегда. Оледенение, как оледенению и положено, расползлось в приполярных зонах — а это в том числе юг южного континента Гондваны. Потом материки сдвинулись, и Индия оказалась у экватора, но в перми она лежала у Южного полюса! То есть материки сохранили на себе следы оледенения, переместившись по поверхности Земли.

Итак, на полюсах в ранней перми был лёд, а по направлению к экватору становилось всё жарче. Правда, в северном океане, похоже, сплошного льда не было — он не был замкнутым, как Северный Ледовитый океан сегодня, тёплая вода в него попадала. В умеренном или даже холодном поясе, в южном море Ирати, жили ящеры-мезозавры, а вот Европа лежала почти на экваторе. Так называемые красные слои Северной Америки — это тоже тропики. В холодной зоне Северного полушария, да и в зоне умеренного климата нет четвероногих — в Сибири в это время росла тайга из кордаитов и их родичей, ни одной кости позвоночного мы отсюда не знаем. Юг Сибири — это Кузбасс, где было жарко и из кордаитов образовывался каменный уголь. Китай тоже был на экваторе, там стояли джунгли из семенных папоротников.

Позже, в средней и поздней перми, климат становился всё жарче и суше. Льды Гондваны растаяли. Стали высыхать мелкие моря. Если континент очень велик, то в центре его часто образуются пустыни, ведь облака не могут донести влагу так далеко, теряют её по пути. Пангея покрылась пустынями. Наверное, это сыграло свою роль в вымирании многих пермских животных.

Каменноугольный период оставил в наследство перми очень большое содержание кислорода в воздухе — в полтора больше, чем теперь. Поэтому тогда могли жить гигантские насекомые. В современном воздухе они не смогут дышать: кислорода мало. Но в течение пермского периода уровень кислорода стал падать. Виной этому послужили вулканы, выход метана из дна пересохших морей, может быть, и другие причины. В итоге в самом конце перми кислорода было меньше, чем сейчас.

## ВЕКА И РАСТЕНИЯ

Без растений нет животной жизни. Именно огромные тропические леса каменноугольной эпохи наполнили атмосферу земли кислородом, сгнившая в болотах древесина стала каменным углем, а каменный уголь связал углерод — и так уменьшилось содержание углекислого газа.

Конечно, самый большой вклад в производство кислорода вносят те растения, которых больше. А больше всего — **сине-зелёных водорослей**. На самом деле это не растения, а особые бактерии (цианобактерии), способные к фотосинтезу, то есть к получению питательных веществ и кислорода под действием света. Сине-зелёные водоросли могут жить там, где никто не выживает — когда вода слишком солёная или слишком горячая. В сверхсолёных тёплых лагунах пермской эпохи они размножились во множестве. Здесь даже возникали строматолиты — это когда колонии



Современные строматолиты на побережье залива Тетис, Западная Австралия

сине-зелёных водорослей задерживают частицы песка и кальция, которые откладываются на дне водоёма — иногда в виде лепёшек или грибовидных образований. Часто даже в крупных водоёмах пермского времени вода «зацветала» из-за массового размножения цианобактерий, и всё живое гибло от отравления и удушья.

Настоящие водоросли в перми тоже чувствовали себя вполне уверенно, особенно **харовые зелёные водоросли**, похожие на маленькие хвощи. Сейчас их полно в пресных и слабосолёных водоёмах — и тогда такие метёлочки ковром покрывали дно лагун и озёр. В некоторых озёрах размножились выделяющие кальций морские водоросли, причём у дна вода была солёной, а сверху держался слой пресной воды.

Потомки водорослей — **мхи** и **лишайники**. Лишайник — это составной организм, сочетание водоросли и гриба. Лишайники — одни из древнейших организмов, они процветали во все эпохи, и никакие вымирания их не страшат. Мхи появились в девонскую эпоху, известны они и из каменноугольного и пермского периодов. Уже тогда мхи и лишайники покрывали камни и стволы деревьев. Заросли мха **интии** нашли в средней перми в Инте, в Республике Коми.

Надо вспомнить и о **грибах**. Грибы — не растения, это особые живые существа. Они не могут усваивать энергию Солнца, а питаются остатками умерших организмов. Микроскопические грибы, плесень, существовали очень давно, были они и в пермском периоде. Грибы со шляпками, возможно, жили уже в карбоне, но их находок мало. Может быть, только к концу перми они «научились» поедать гнилую древесину.

Наземные **сосудистые споровые** растения размножаются клетками-спорами и поэтому сильно зависят от воды. Именно вода зачастую разносит споры, из которых вырастают маленькие заростки, а на них развиваются гаметы. Для оплодотворения обычно нужна вода, и только после этого может вырасти новый папоротник или хвощ. Люди несведущие думают, что весь палеозой — это эпоха сосудистых споровых растений (а к ним относятся хвощи, плауны и папоротники). Это не так. Леса из гигантских споровых росли, прежде всего, в каменноугольном периоде. И то, многие «папоротники» того времени размножались семенами. А появились семенные папоротники ещё в девоне. В пермском периоде прежняя палеозойская растительность стала меняться на растительность мезозойского типа, где господствующими стали хвойные и другие голосеменные.





Современные хвощи

Но споровых растений в перми было много. **Хвощи** сейчас растут в тенистых влажных местах, под пологом леса. Это красивые зелёные «ёлочки», обычно до полуметра высотой. В палеозое было много других растений, родственных хвощам. **Каламиты** — это огромные деревья с членистыми стволами, выроставшими из подземных горизонтальных стеблей. Корни у каламитов слабые, поэтому удерживать почву по берегам рек они почти не способны. Каламиты обычно представляют как увеличенную до 10–20 м копию обычного хвоща, но это не совсем так. Раннепермские каламиты больше похожи на обычные деревья — у них есть крона из ветвей, только мелкие веточки немного напоминают современный хвощ. Другие родичи хвощей — травянистые растения, например **филлотека**, **шизоневра**, **ранигания**. Они похожи на современные хвощи, но устроены по-другому (например, у них нет спороносных колосков на верхушках, у ранигании листья срастались в воротнички, у шизоневры листва

узкая, длинная, как у камыша). **Черновии**, например позднепермская **паракаламитина**, выглядят как современные хвощи — это и есть их предки. Все эти хвощи росли в воде или во влажном подлеске. А вот **сфенофиллы** — вообще водные растения. У них длинные стебли, покрытые розетками из треугольных листиков, сверху — колосок со спорами. Сфенофиллами зарастали мелкие водоёмы и побережья озёр, вокруг них накапливались плавающие водоросли, образовывались как бы плавающие «матрацы», где водилась самая разная живность, откладывали икру рыбы и амфибии.

**Плауны** в наше время трудно найти — они скрываются в тени лесных чащоб, опять же во влажных местах. В палеозое плауны были деревьями, иногда больше 30 м высотой. Основу такого дерева составляла толстая кора, она и поддерживала растение в вертикальном положении. Кора могла быть зелёной, и время от времени её внешний слой опадал. Листья были узкие, они росли на коре, когда опадали — оставляли рубцы в виде ячеек. У **лепи-**

Каламит



Филлотека

Шизоневра



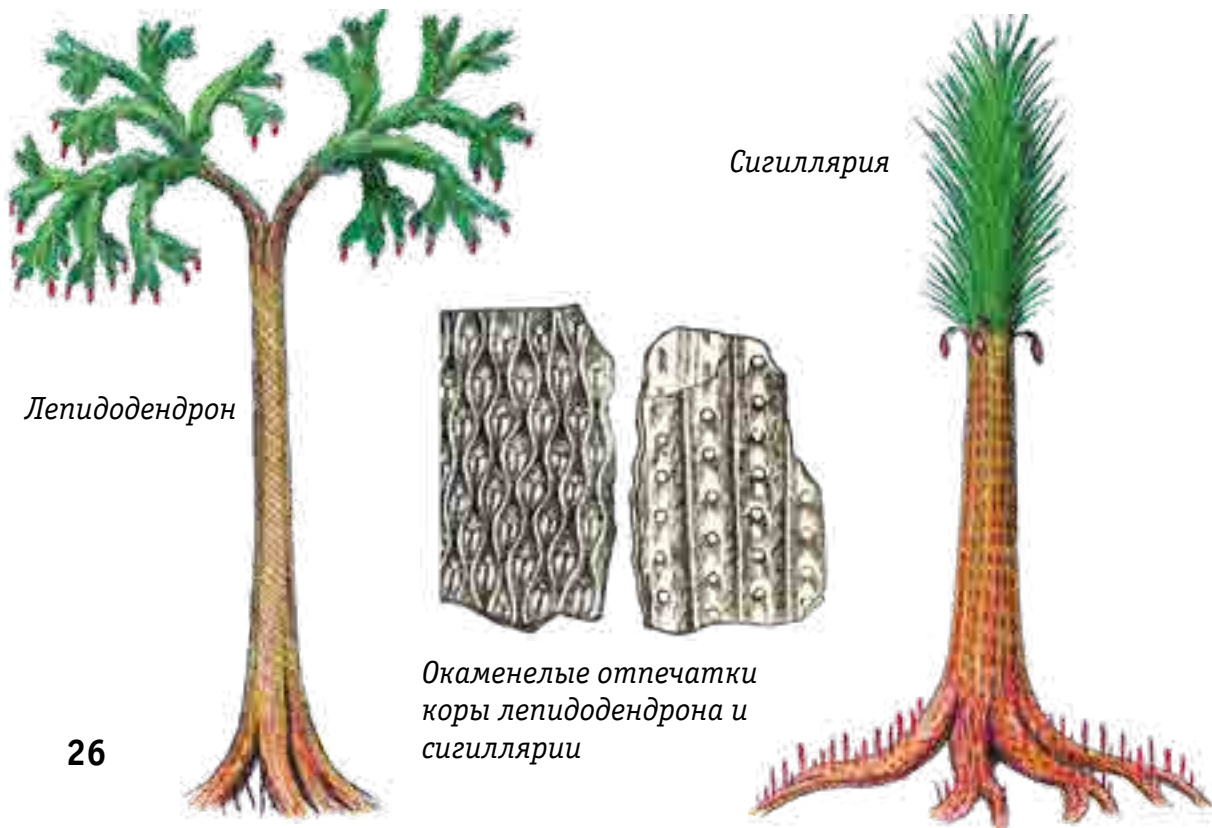
Сфенофилл



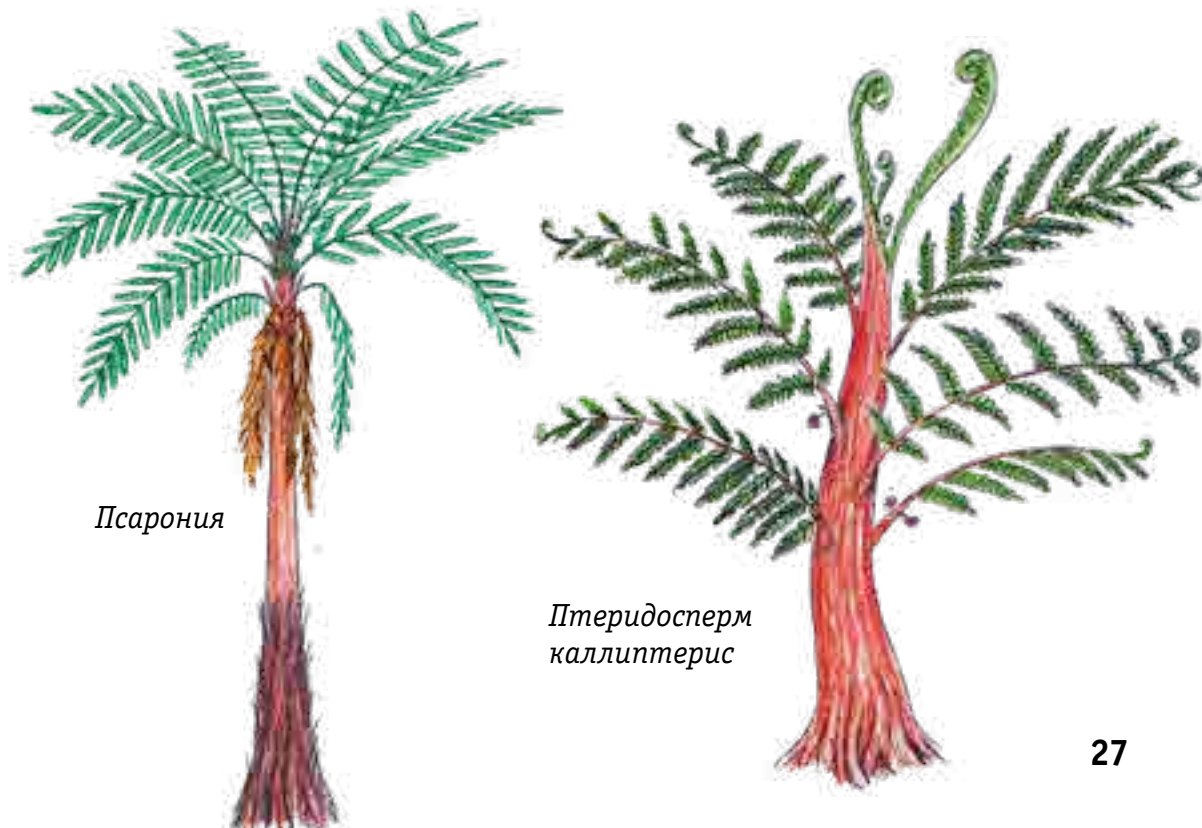


**додендронов** (чешуедревов) ствол ветвился на две ветви, потом каждая ещё на две — и так далее, получалась раскидистая крона. У **сигиллярии** (печатницы) ствол либо ветвился дважды, либо вообще не ветвился — получалось что-то вроде гигантского ершика для бутылок, потому что листья были длинные. Лепидодендроны в перми практически все вымерли. Сохранялись они только в Южном Китае, на островах у экватора. Сигиллярии в начале перми сохранялись в экваториальных лесах Европы. Их потомки — **вячеслави воркутские** — росли в середине перми на севере европейской части России, в Инте. Эта линия не вымерла — в триасе потомок вячеслави **плевромейя** стала одним из самых распространённых растений. А сейчас существует их мелкий потомок — **полушник**, плаун, растущий в воде (его используют как аквариумное растение).

Современные **папоротники** очень многочисленны в тенистых лесах, в том числе и у нас в средней полосе. Сейчас есть и древовидные папоротники — например, в Новой Зеландии. В пермском периоде мы знаем и древовидные настоящие папоротники, и травянистые. Их было не очень много, большинство ископаемых листьев «папоротников» — это растения, которые размножались семенами.



Листья, очень похожие на листья современных папоротников, давным-давно находили в каменном угле. Их и считали папоротниками, пока в конце XIX века не обнаружили на некоторых таких листьях семена! Растения называли семенными папоротниками или **птеридоспермами**. Это дальние родичи современных **голосеменных** (то есть гинкго, хвойных, эфедры, гнетума). Птеридоспермы — промежуточное звено между папоротниками и саговниками, или цикадовыми. Появились они ещё в девоне и пережили пермское вымирание. Внешне птеридоспермы похожи на папоротники — кустарники или деревья с разлапистыми перовидными листьями. У некоторых в черешках листьев была древесина. Опадали у них не листья, а куски веток с листьями (такое бывает у хвойных). Птеридоспермы часто росли на сухих местах, им для размножения вода уже не нужна. Например, **псаронии** в ранней перми Европы, похожие на пальмы, могли образовывать леса в предгорьях. Птеридоспермы **ботрихопсисы** в начале перми покрывали тундры Гондваны у края ледников. Семена птеридоспермов поедали разнообразные насекомые — они их высасывали, потому что у древних насекомых чаще всего был хоботок, как у современных клопов.







Современный гнетум



Ветка современного гинкго  
двулопастного



Гигантоптерис



Керния



Псидиум



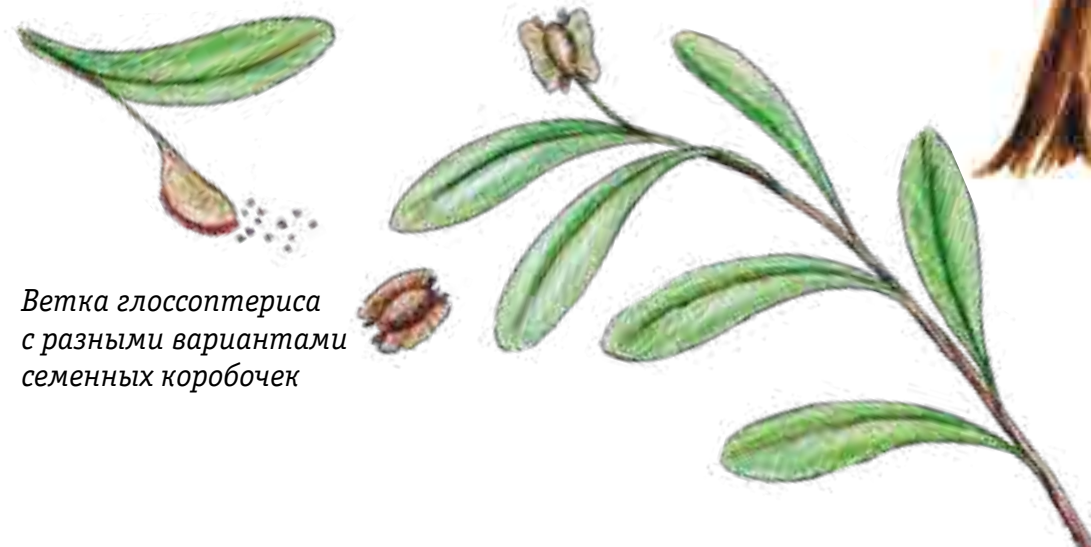
Пурсонгия

Необычными семенными папоротниками были **гигантоптерисы** — они появились в начале перми в Северной Америке, но больше всего их найдено в Китае. У гигантоптерисов листья очень похожи на листья современных покрытосеменных растений — у одного вида, например, листья выглядят почти также, как листья табака, у других напоминают лопухи до полуметра в поперечнике. Гигантоптерисы могли быть лианами (у них нашли специальные крючки на стеблях), а могли быть и обычными деревьями. Возможно, они дальние родичи современного **гнетума** — голосеменного тропического растения, внешне похожего на покрытосеменное.

Другие древние голосеменные — это дальние родичи современного **гинкго**. Гинкго сейчас растет только в Китае и Японии (а как декоративное дерево человек его выращивает и в других странах — чаще всего в относительно тёплом климате). Гинкго — дерево-символ Пермского края, потому что его пермские предки как раз там и найдены. У современного гинкго листья двулопастные. Родичи гинкго — **керния, рипидопсис** — обладали многоло-



Глоссоптерис



Ветка глоссоптериса  
с разными вариантами  
семенных коробочек

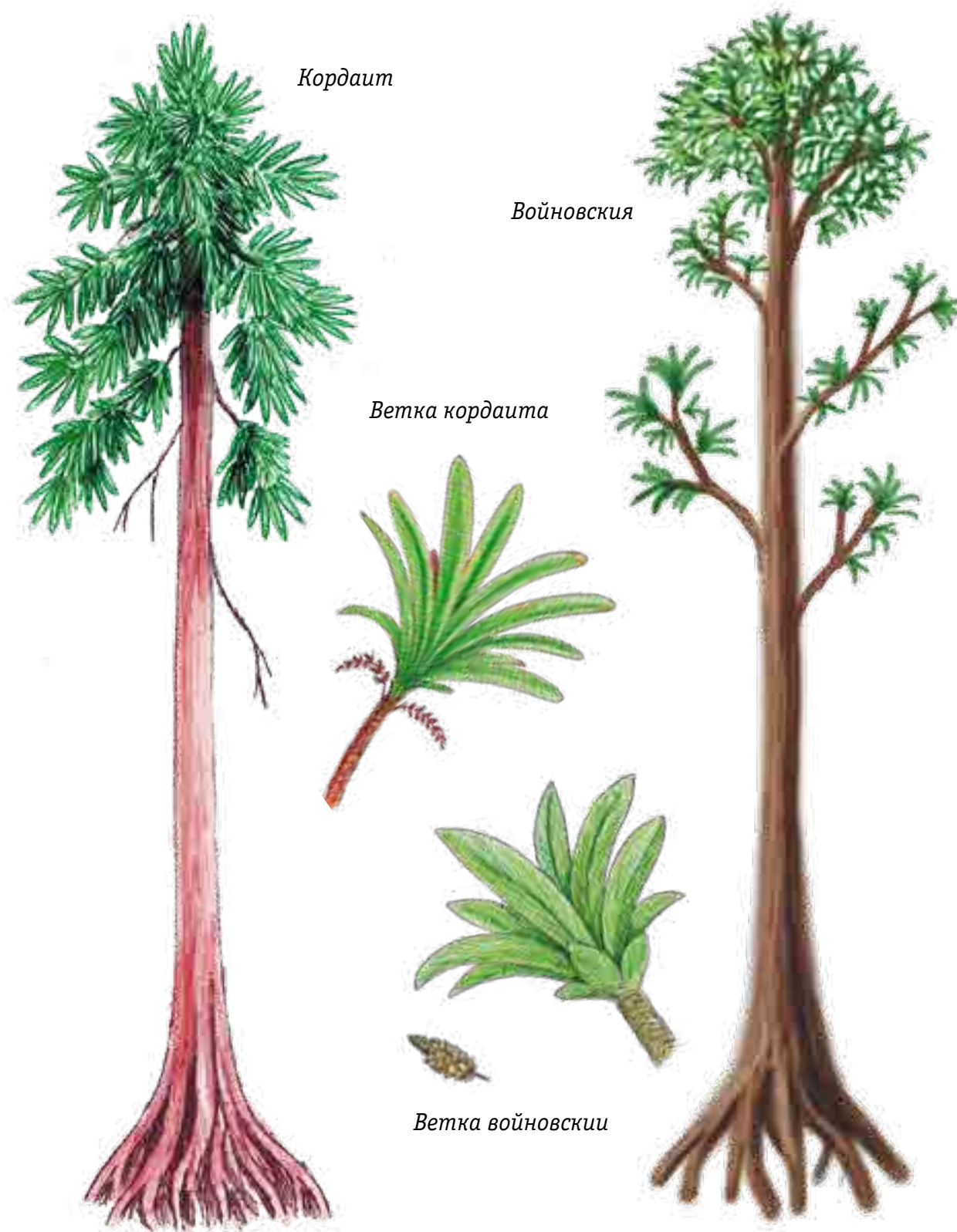


пастными листочками. Они росли как у нас в Приуралье, так, например, и в Гренландии.

Ещё одни голосеменные с большими листьями — это **псигофиллы**. У псигофилла листья многолопастные, иногда почти полметра в длину. Псигофиллы росли в Приуралье с ранней по среднюю пермь. Позже, в конце перми их сменили **пурсонгии** с узкими листьями. Издали заросли пурсонгий могли быть похожи на ивняк или облепиху. Семена у пурсонгии сидели на специальном образовании в виде «гриба», под шляпкой. Такие шляпки собраны в пучки по 4–5 штук и разбросаны по ветвям. Листья пурсонгий до середины XX века путали с листьями другого растения — глоссоптериса.

**Глоссоптерисы** — дальние родичи гингко, с конца каменноугольного периода до самого конца перми они покрывали густыми лесами всю Гондвану. На северных материках их не было, пурсонгии — это другое растение, с другим строением семян. Когда-то глоссоптерисы считались кустарниками, но сейчас доказали, что обычно это были довольно высокие деревья. Листья у разных видов разные — у каких-то шире, у каких-то совсем узкие, у некоторых — стрелчатые. И семена разные — у одних они свободно опадали с веток, у других — разносились ветром (и для того имели «крылышки», примерно как у семян клёна). Росли они от ледников до самого тропического пояса, в Австралии глоссоптерисы обитали «по колено» в воде, как мангровые деревья. Находки глоссоптерисов в Индии, Южной Африке, Австралии и в Южной Америке доказывают существование Гондваны. Полярная ночь в те времена наступала так же, как и сейчас, и роскошные леса по полгода стояли в темноте при свете полярных сияний. В наше время ничего подобного на Земле не бывает.

Сейчас главные голосеменные — это **хвойные**. Предки хвойных — палеозойские **кордаиты**, стройные деревья с узкими листьями. Настоящие кордаиты жили в тропиках Европы и Америки, они могли произрастать как в сухих местах, так и в болотистых лесах, как мангровые деревья или болотные кипарисы. В Сибири, например в Кузбассе, каменный уголь образовался из деревьев, похожих на настоящие кордаиты, но это особая группа растений — сибирские или ангарские кордаиты или **войновские**. Они покрывали всю Сибирь густой тайгой — как настоящие хвойные сейчас. Их семена, выпадавшие из примитивных шишек, переносил ве-



*Кордаит*

*Войновския*

*Ветка кордаита*

*Ветка войновскии*





Отпечатки веток вальхий

тер, поэтому войновский могли широко расселяться. В самом конце перми войновский проникли и в Европу, перешагнув через Урал. Современных родичей у них нет, они вымерли в конце перми.

Хвойные растения появились где-то в конце каменноугольной эпохи, но они сразу же жили вдали от воды, в горах и на водоразделах. Пермские хвойные называют **вальхиями**. У них короткие толстые иглы, стволы и ветви покрыты чешуйками. Издали такие растения были похожи не на ель или сосну, а на современные араукарии. Вальхии находят в зонах

*Пермские леса Ангариды — войновский и подлесок из хвощей филлотек*



тропического пояса, в сухом и жарком климате. В конце перми в Северном полушарии хвойные леса росли повсюду.

Вся растительность пермской эпохи лишена цветов — потому, наверное, выглядела мрачнее, чем сейчас. Цветы вообще появились только в меловом периоде мезозоя.

Можно думать, что если континент в пермском периоде был один, то и растения повсюду примерно одинаковые. Но это не так. Ещё в конце каменноугольной эпохи вся Земля разделилась на несколько областей, где произрастали разные растения.

В тропиках Европы и Северной Америки в начале перми стояли влажные тропические леса, превращавшиеся в каменный уголь. Здесь главными растениями были каламиты, сигиллярии, кордаиты и семенные папоротники. Растительность образовывала ярусы — в воде плавали сфенофиллы, дальше стояли леса из каламитов, чуть дальше от водоёма — сигиллярии с подлеском из семенных папоротников. Кордаиты могли расти и в воде, и на сухих местах. Вдали от воды, на холмах, стояли рощи из вальхий. В Чекарде в Пермском крае и вообще в Приуралье картина была похожей — только преобладали птеридоспермы, а ещё здесь появились родичи гинкго и псигомфиллы. Похожая флора известна и из красных слоёв Техаса — там преобладали птеридоспермы. В конце перми в этих местах разрослись хвойные и пурсонгии, угольные леса исчезли. В Котельниче, в Кировской области, нашли остатки корней каких-то сухостойких растений, а также листья с шипами, принадлежавшие семенным папоротникам. На Северной Двине в самом конце перми основные заросли образовывали пурсонгии, вдали от водоёмов высились леса из вальхий.

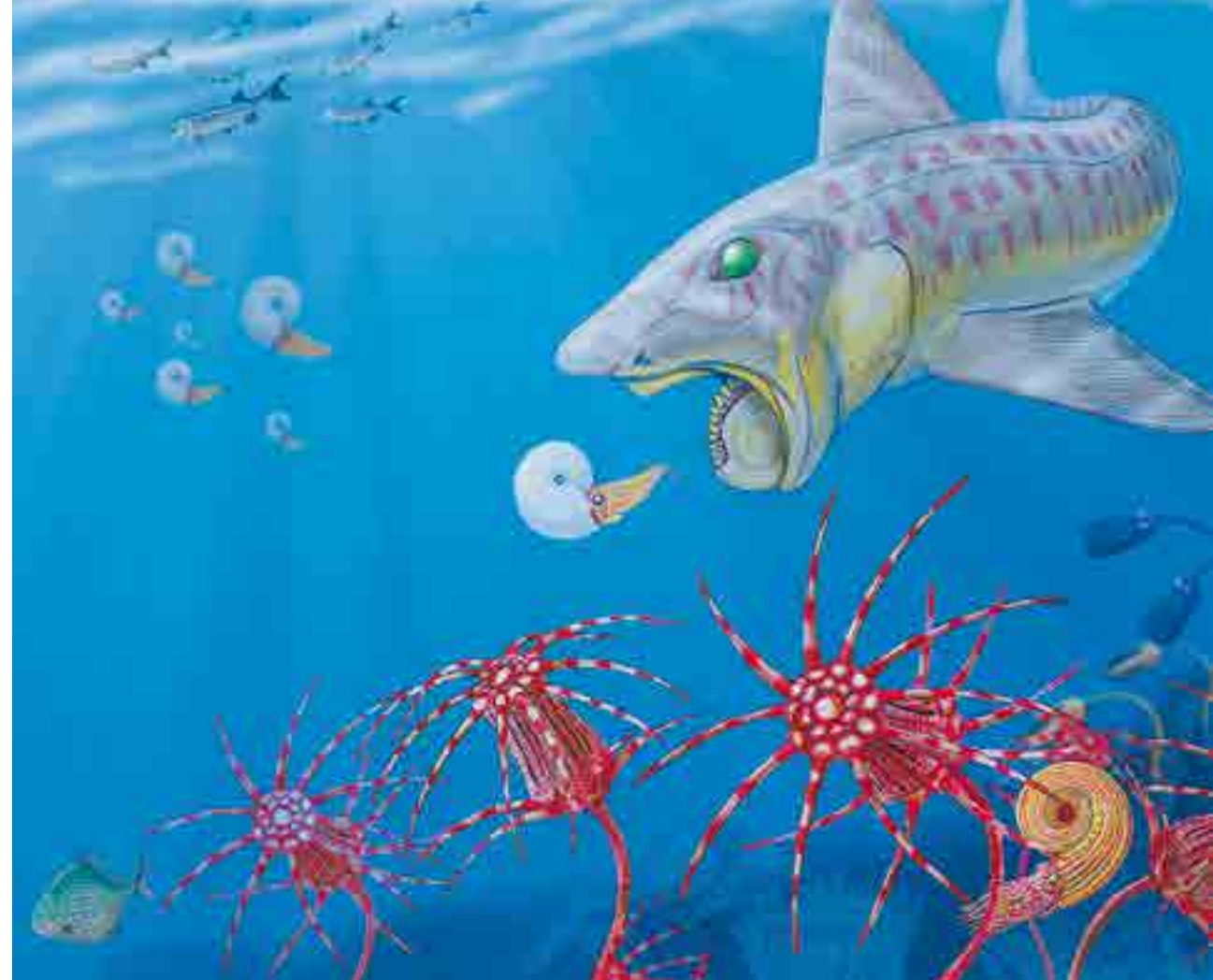
В Сибири, на материке Ангариды росла тайга из войновский с подлеском из мелких хвощей типа филлотеки. В водоёмах тоже жили сфенофиллы. Встречались и родственники гинкго. Здесь отлагался каменный уголь. В конце перми эти леса были уничтожены вулканическими извержениями.

В Китае флора была совсем не похожа на флору других мест — особенно в Южном Китае, который оставался островом почти до самого конца перми. Здесь сохранялись болотистые леса из лепидодендронов и каламитов, но главные растения — семенные папоротники гигантоптерисы. И здесь, почти на экваторе, растения превращались в каменный уголь. В середине перми здешние леса тоже очень пострадали от сильных вулка-

нических извержений — это были предвестники катастрофы конца пермской эпохи.

Наконец, вся Гондвана — царство глоссоптерисов. В тундре, вблизи ледников, в начале перми росли кустарники семенных папоротников ботрихопсисов, приспособленные к холодному климату. Когда ледники стали таять, то в этих местах встала глоссоптерисовая тайга с подлеском из хвощей-раниганий, кроме того, здесь встречались и различные птеридоспермы. В Австралии до конца перми из глоссоптерисов образовывался уголь. Сфенофиллы найдены и на Гондване, похоже, они расселились по всей Земле. Ближе к концу перми, когда климат стал жарким и сухим, тайга из глоссоптерисов сменилась чем-то вроде саванны. Здесь преобладали те же глоссоптерисы, иногда в виде кустов.

Большой вклад в исследование пермских растений разных континентов внесли наши учёные — Сергей Викторович Мейен (он написал несколько замечательных популярных книг по истории растений, в том числе и про изучение им ангарских кордаитов) и Сергей Владимирович Наугольных — ещё и талантливый художник, автор научно-популярных книг.



## КТО ЕСТЬ КТО В ПЕРМСКОМ ПЕРИОДЕ

Как и сейчас, в пермском периоде обитало огромное множество всяких живых созданий. Больше всех, конечно, было всяких беспозвоночных, особенно насекомых. Самые интересные для нас животные — конечно, звероящеры. Но надо вспомнить и всех остальных.

Мы рассмотрим пермскую живность в зависимости от того, где кто обитал. Сперва обратимся к водным жителям — море есть колыбель жизни, да и палеонтологам морская жизнь куда лучше известна. Затем обсудим наземных обитателей — от беспозвоночных к позвоночным.

*На противоположной странице: Раннепермское море в районе Красноуфимска: в центре геликоприон охотится на аммонитов, на переднем плане морские лилии гипеморфокинусы, среди них ещё один аммонит. На заднем плане — колонии мшанок, морские лилии разных видов. Слева внизу — платисом, сверху — палеониски радинихтисы*

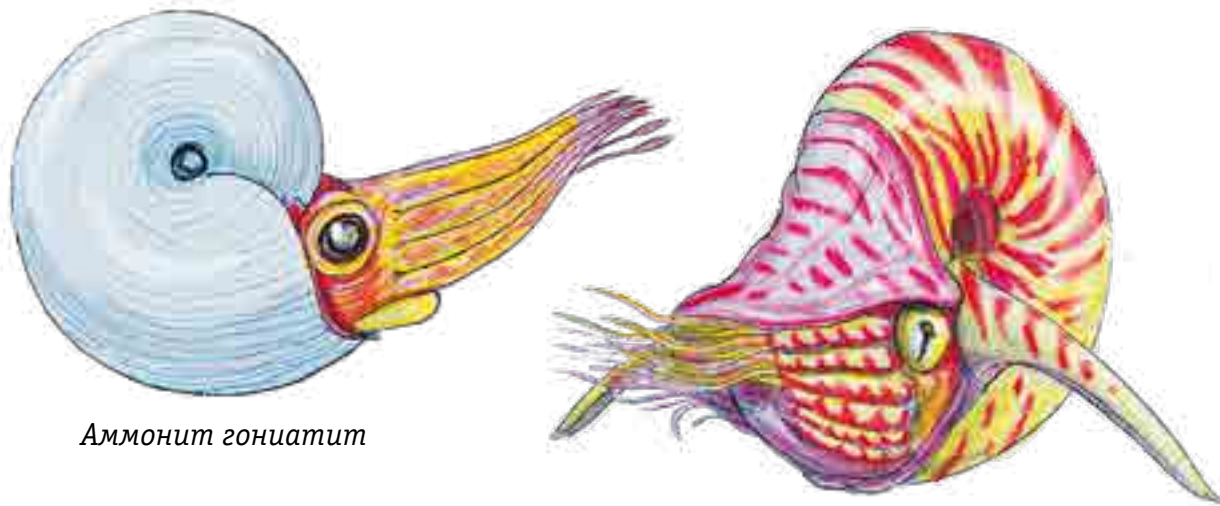


## ЖИЗНЬ В МОРЯХ И ПРЕСНЫХ ВОДОЁМАХ

Моря в то время были разные — от очень мелких морей на окраинах континентов до глубоких океанских желобов. Но нам известна в основном жизнь мелких морей. Такие морские отложения нашли в Европе, Северной и Южной Америке, Австралии и Китае, а также на юге Африки. Самое изученное море того времени — европейское Цехштейновое море, от которого остались огромные залежи соли. Под Красноуфимском в Свердловской области известны отложения неглубокого моря раннепермской эпохи с богатой морской фауной.

Конечно, основными обитателями морей были всякие беспозвоночные. Это **кораллы**, **двустворчатые** и **брюхоногие моллюски**, **головоногие моллюски**, **иглокожие**. Кораллы тогда были в основном одиночные, в виде чашечек с венцом щупалец сверху. А вот рифы образовывали чаще не кораллы, а **мшанки** и **губки**. Губки в виде плоских тарелок бывали огромных размеров, до 2 м в диаметре. Мшанки напоминали веерообразные сетки или воронки, состоявшие из бесчисленного множества мелких ячеек. Мшанковые рифы обрамляли берега Цехштейнового моря.

Головоногие моллюски того времени носили на себе наружные раковины — чаще скрученные спиралью, иногда прямые. Из головоногих отличают **наutilusов** (наutilusы живут в Тихом океане и сейчас) и **аммо-**



Аммонит гониатит

Пермонаutilus

**нитов**. У наutilusов много коротких щупалец, а раковина разделена на отдельные камеры простыми перегородками. Наutilus регулирует свою плавучесть, выделяя газ в камеры между перегородками (становится легче и всплывает) — а потом газ всасывается обратно в кровь, камеры заполняются водой и моллюск уходит в глубину. Аммониты — ближайшие родичи современных осьминогов и кальмаров, у них немного щупалец (скорее всего 10), а перегородки в раковинах очень сложные, изрезанные. Такая раковина гораздо прочнее, чем у наutilusа. В мезозое аммониты стали властелинами морей, но в пермском периоде наutilusов и аммонитов было примерно поровну. Древние аммониты — **гонититы**. Они были небольшие и вымерли в конце перми. Среди наutilusов в наших морях жили **пермонаutilusы** с длинными рогами, отходящими от устья раковины в обе стороны. У американского наutilusа **купероцераса** вся раковина была усажена длинными шипами. В диаметре такие раковины достигали полуметра. Аммониты пермской эпохи обладали относительно простыми спиральными раковинами. А вот кальмары и осьминоги из перми неизвестны, хотя найдены их отпечатки из каменноугольных отложений Северной Америки. Ясно, что в перми их остатки просто не найдены. Уже с каменноугольной эпохи в морях жили родичи кальмаров — **белемниты**, обладавшие внутренней раковинкой. Но в палеозое их было немного.

На дне сидели бесчисленные **плеченогие**, или брахиоподы. Они похожи на двустворчатых моллюсков, но створки раковин у них



Белемниты



Купероцерас

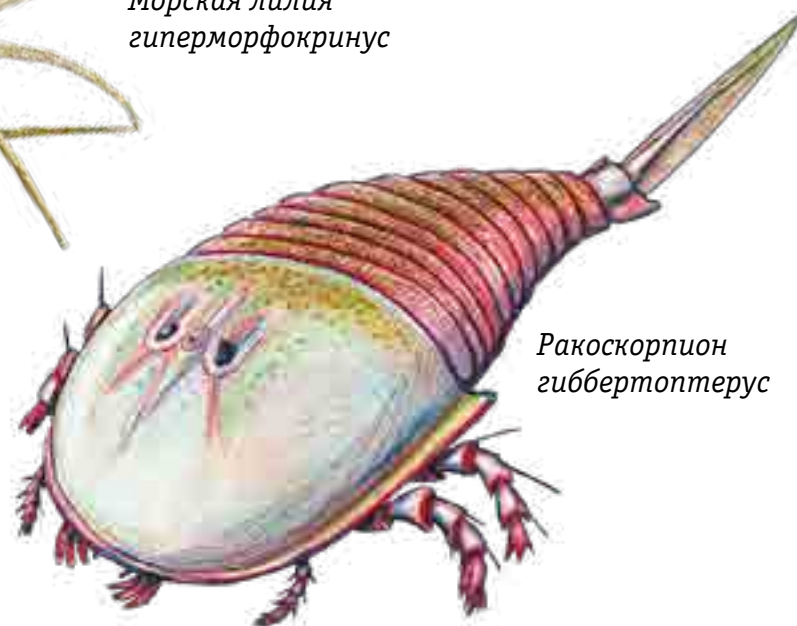




Пермские брахиоподы



Морская лилия  
гиперморфортинус



Ракоскорпион  
гиббертоптерус

спинная и брюшная, а не правая и левая. Внутри раковины — пара щупалец, свёрнутых, как часовые пружины. Питаются такие животные мелкими организмами, планктоном, который прокачивают через раковину. **Двустворчатые моллюски** тогда жили, как и сейчас, и в морях, и в пресных водах, а вот плеченогие — только в морях.

**Иглокожих** в пермском периоде было куда больше, чем сегодня. По дну морей ползали морские ежи и морские звёзды — не совсем такие, как сейчас. Очень много было **морских лилий**, некоторые огромные: **гиперморфортинус** из раннепермских морей Приуралья был размером с термос (40 см в высоту!) и утыкан двумя рядами шипов.

Последние **трилобиты**, или «трёхраздельные» — примитивные членистоногие палеозойской эры — вымерли в начале пермского периода. А вот **ракоскорпионы** продержались до поздней перми, правда жили тогда уже не в морях, а больше в лагунах и пресных водах. Последние ракоскорпионы — **гиббертоптеры** — найдены в Башкирии. Жили в озёрах и **мечехвосты**. Они были похожи на современных, но мельче. Настоящие **раки** и **креветки** обитали в морях и лагунах, они сильно отличались от современных и были небольшими.

Самые интересные жители моря — **позвоночные**, особенно **рыбы**. Кроме рыб, в пермских морях плавали мелкие, несколько сантиметров длиной **конодонты** — вместо челюстей у них была сложная конструкция из зубоподобных элементов самой разной формы. **Миноги** — бесчелюстные — в перми не найдены, но они жили в предыдущие эпохи. В пермском периоде среди рыб больше всего было тех, у кого скелет из хряща. В наше время это **акулы** и **скаты**, а также **химеры**. О современных акулах обычно говорят как о древнейших «живых ископаемых», но это неправда, нынешние акулы появились в юрском периоде. Акулы палеозоя — это ктенаканты и гибодонты, а также пресноводные ксенаканты.

**Ктенаканты** похожи на современных акул и являются их далёкими предками. У них тупомордая голова с большими глазами и морда усажена зубами — зубы росли не только во рту, но и на коже вокруг рта. Наверное, ктенакант таранил жертву мордой, а потом уже кусал. Зубы у этих акул с одной большой центральной вершиной, по сторонам которой — несколько маленьких. В спинных плавниках — большие шипы. Жили ктенаканты как в пресных, так и в морских водах. Самые большие были 6 м длиной — как современная белая акула!



Раннепермский ктенакант

Реконструкция черепа и шип сфенакантной акулы ксеносинехода



Ксеносинеход

Водника



Хоплеакант

**Гибодонты** — предки современных акул. Внешне они похожи на современных разнозубых акул — с двумя примерно равной высоты шипастыми спинными плавниками и неравнолопастным низким хвостом. Зубы могли быть давящими, а у самцов на голове росли небольшие шипы. Эти акулы тоже обитали и в морской, и в пресной воде. В позднепермских озёрах и реках на территории России жили **ксеносинеходы** до 3,5 м длиной, с давящими зубами. Это **сфенаканты**, близкие к гибодонтам и современным акулам. У **водники** из Цехштейнового моря тоже давящие зубы. **Хоплеакант** из того же Цехштейнового моря — дальний предок современных акул.

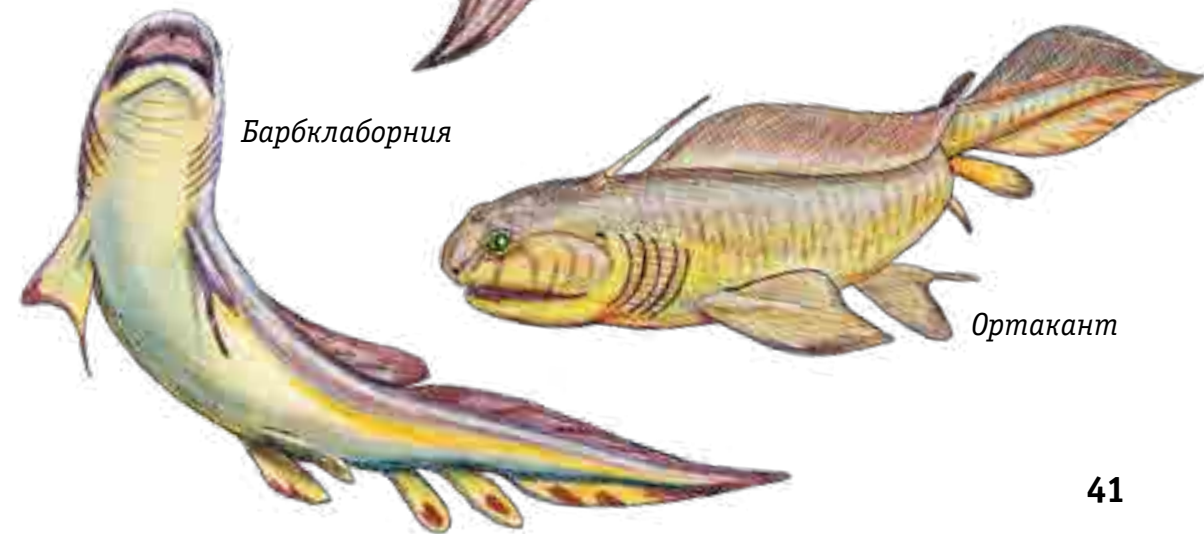
**Ксенаканты** — акулы обычно пресноводные. У них необычные зубы — с низкой средней вершиной и двумя высокими боковыми. И выглядели ксенаканты очень необычно — у них длинное тело, парные плавники, как лопасти, спинной плавник длинный, как у налима, а хвостовой — острый, как у угря. На голове или перед основанием спинного плавника был острый шип, очень похожий на шип ската-хвостокола.



Зубы древних акул: ктенаканта (слева) и ксенаканта (справа)



Ксенакант



Барбкларния

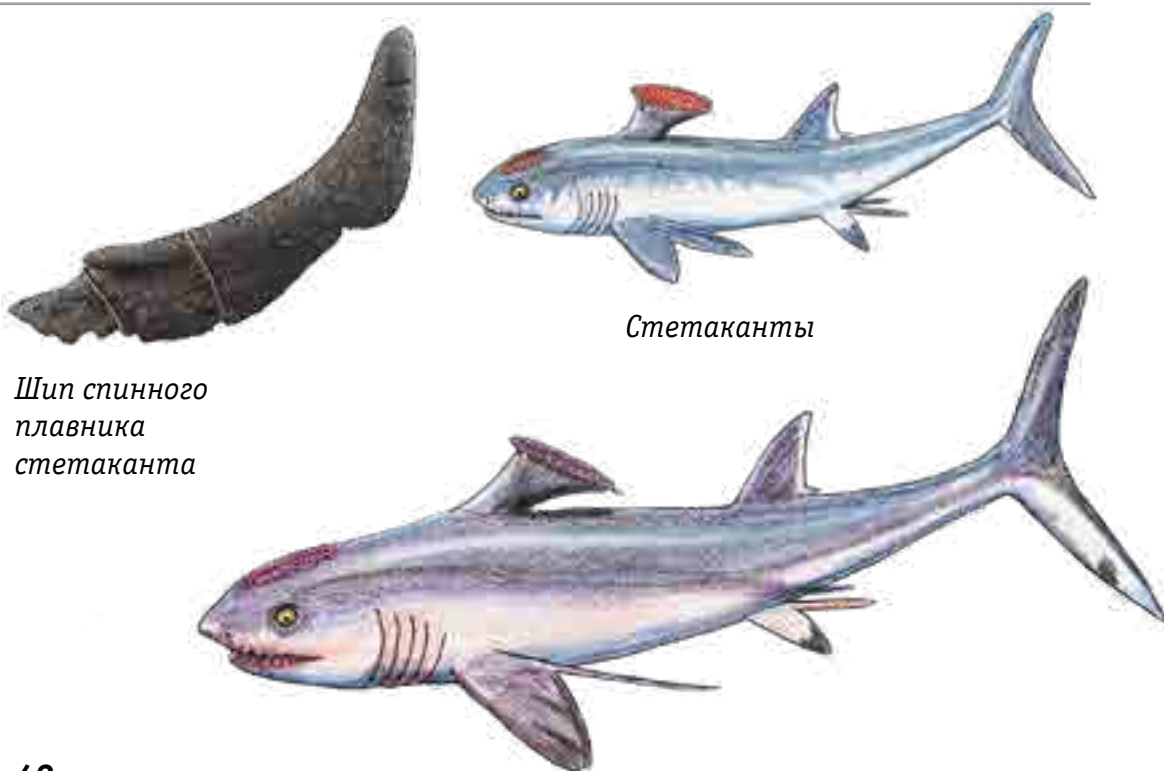
Ортакант



Ксенаканты чаще были небольшими, около метра длиной, но некоторые, как **ортакант**, достигали 3 м. Один из ксенакантов, **барбклаборния** из ранней перми Северной Америки, имел очень мелкие зубы, но в длину превышал 4 м. Похоже, эта рыба питалась планктоном. Обычно ксенаканты — страшные пресноводные хищники мелких водоёмов.

Акулами можно назвать ещё некоторых палеозойских рыб. Например, **симморииды** очень похожи на ктенакантов, с примерно такими же зубами. Но спинной плавник у них один, расположенный ближе к хвосту, нет и анального плавника. По строению черепа такие рыбы ближе к современным химерам. Самые известные симморииды — **стетаканты**. У этих рыб на спине над грудными плавниками был наклонённый назад хрящевой шип с прикреплённой к нему «щёточкой» из мелких шипиков. Такое украшение, похоже, было только у самцов. Стетаканты дорастали до 3–4 м в длину. Их остатки (зубы) найдены, например, в пермских отложениях Республики Коми.

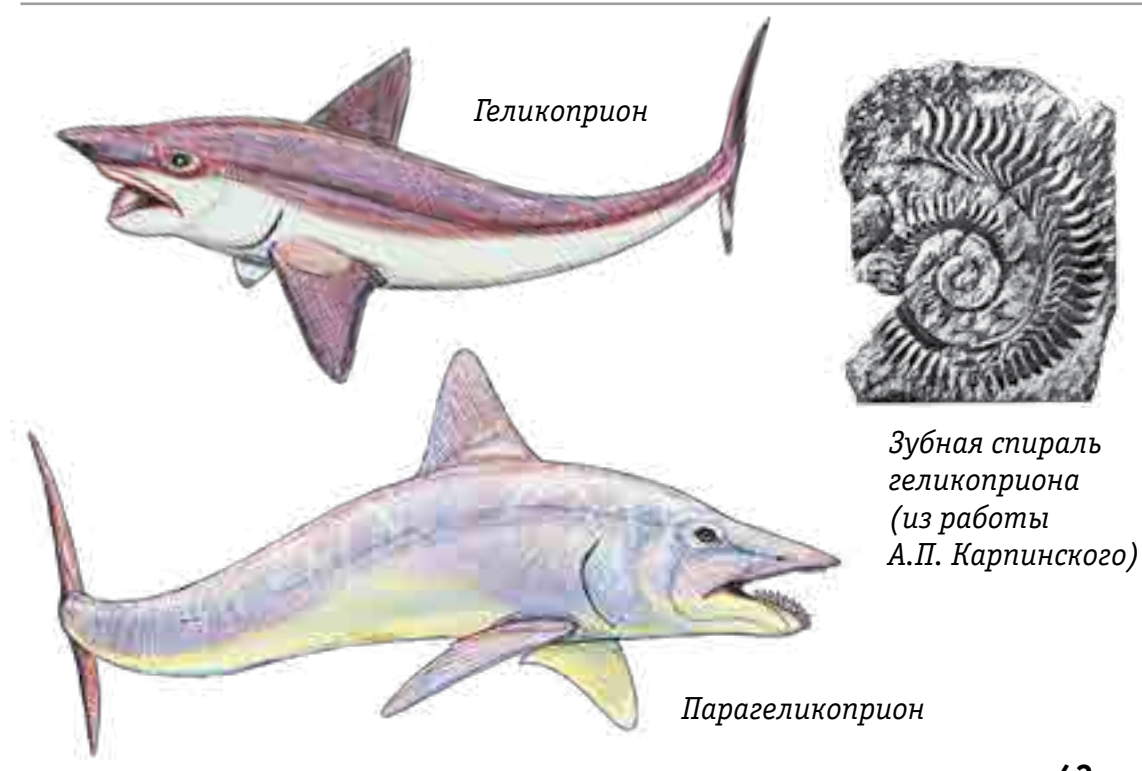
Самая знаменитая пермская рыба — это, конечно, **геликоприон**. В конце XIX века краевед А.Г. Бессонов нашёл в пермских отложениях под Красноуфимском странную спираль, усаженную крупными режущи-



Шип спинного плавника стетаканта

Стетаканты

ми зубами. В центре спирали зубы мелкие, кнаружи они увеличиваются. Он отправил находку в Санкт-Петербург знаменитому геологу и палеонтологу академику А.П. Карпинскому. Карпинский установил, что эта спираль — зубы акулоподобной рыбы. Похожие зубы в то время уже знали из каменноугольных и пермских отложений Европы и Америки — иногда они сидели на чём-то вроде хрящевой дуги, но полные спирали не находили. Как это образование размещалось на рыбе, долгое время оставалось совершенно непонятным. Впрочем, Карпинский доказал, что спираль располагалась где-то во рту. Позже он предложил новую версию — спираль росла на носу, как «пила» у пилы-рыбы. Но недавно удалось исследовать с помощью компьютерного томографа остатки черепа геликоприона из ранней перми Северной Америки. Оказалось, что спираль находилась на короткой нижней челюсти — там, где соединяются две её передних половинки. Самые большие спирали геликоприонов доходят до 60 см и более в диаметре, что соответствует рыбам больше 8 м длиной! Самые мелкие зубы — младенческие, рыба росла, и спираль набирала обороты со всё более крупными зубами. У родственников геликоприона (всех этих рыб называют **евгениодонтами**) мог-



Геликоприон



Зубная спираль геликоприона (из работы А.П. Карпинского)

Парагеликоприон



ли быть неполные спирали в виде дуги, есть и боковые дробящие зубы. У **парагеликоприона** из ранней перми Красноуфимска и Боливии зубы на дуге доходили до 17 см в высоту! Такие рыбы питались гониатитами и другими головоногими. Тело геликоприона неизвестно, у его родичей (из поздней перми Гренландии) форма тела обтекаемая, с одним спинным и большим равнолопастным хвостовым плавником. Евгениодонты — родичи химер.

Интересно, что все хрящевые рыбы чаще всего известны учёным по зубам. Редко-редко находят отпечатки тел, чаще в отложениях каменноугольного периода. Особенно плохо известны древние химерообразные рыбы. От многих нашли только зубы и плавниковые шипы — и как выглядела рыба, никому пока не известно. Кое-что, впрочем, мы знаем. Например, **петалодонты** были либо коренастыми мешковатыми рыбами, жившими на рифах, либо плоскими, похожими на скатов. Зубы у них могли и резать, и давить. У одного североамериканского петалодонта, названного **мегактенопеталом**, были огромные режущие зубы (один зуб в нижней челюсти, два — в верхней). Зубы были 10 см длиной, вся рыба могла достигать 2 м. Наверное, такое чудовище охотилось на рифах из засады.

Химера **менасп**, жившая в Цехштейновом море, походила на морского чёрта — с плоской толстой головой, усаженной длинными шипами и покрытой панцирными пластинками. Были тогда уже и химеры, похожие

на современных. Питались такие рыбы различными моллюсками и, может быть, падалью.

В начале пермского периода в реках и озёрах ещё жили невероятно древние рыбы — **акантоды**. Раньше их называли шипастыми акулами, но они ближе к костным рыбам. Последние акантоды — беззубые рыбы до полуметра в длину, с шипастыми плавниками. Питались они планктоном.

Костные рыбы пермской эпохи называются **палеонисками**. Они покрыты твёрдой ромбической чешуёй (на костной чешуе было покрытие вроде эмали у нас на зубах), хвост как у осетров — с длинной верхней лопастью. Палеониски очень разнообразны — в большинстве это рыбы обычной веретеновидной формы вроде сельди или плотвы, как сам **палеониск** из Цехштейнового моря или **амблиптерина** из позднепермских водоёмов Приуралья. Но, например, **латисомы** и **паранаихты** — рыбы с высоким плоским телом, медленно плававшие среди рифов или затопленных стволов деревьев. **Акролепы** были огромными хищными рыбами больше 2 м длиной, они охотились как в Цехштейновом море, так и в озёрах Приуралья, Архангельской области и Чехии. Удивительные **дискордихты**, найденные только в поздней перми Приуралья, были небольшими рыбами, покрытыми крупной чешуёй и костными пластинами. Перед грудными и спинными плавниками у них росли мощные шипы. В ранней перми Средней Азии в озёрах обитали самые разнообразные

Петалодонт  
янасса

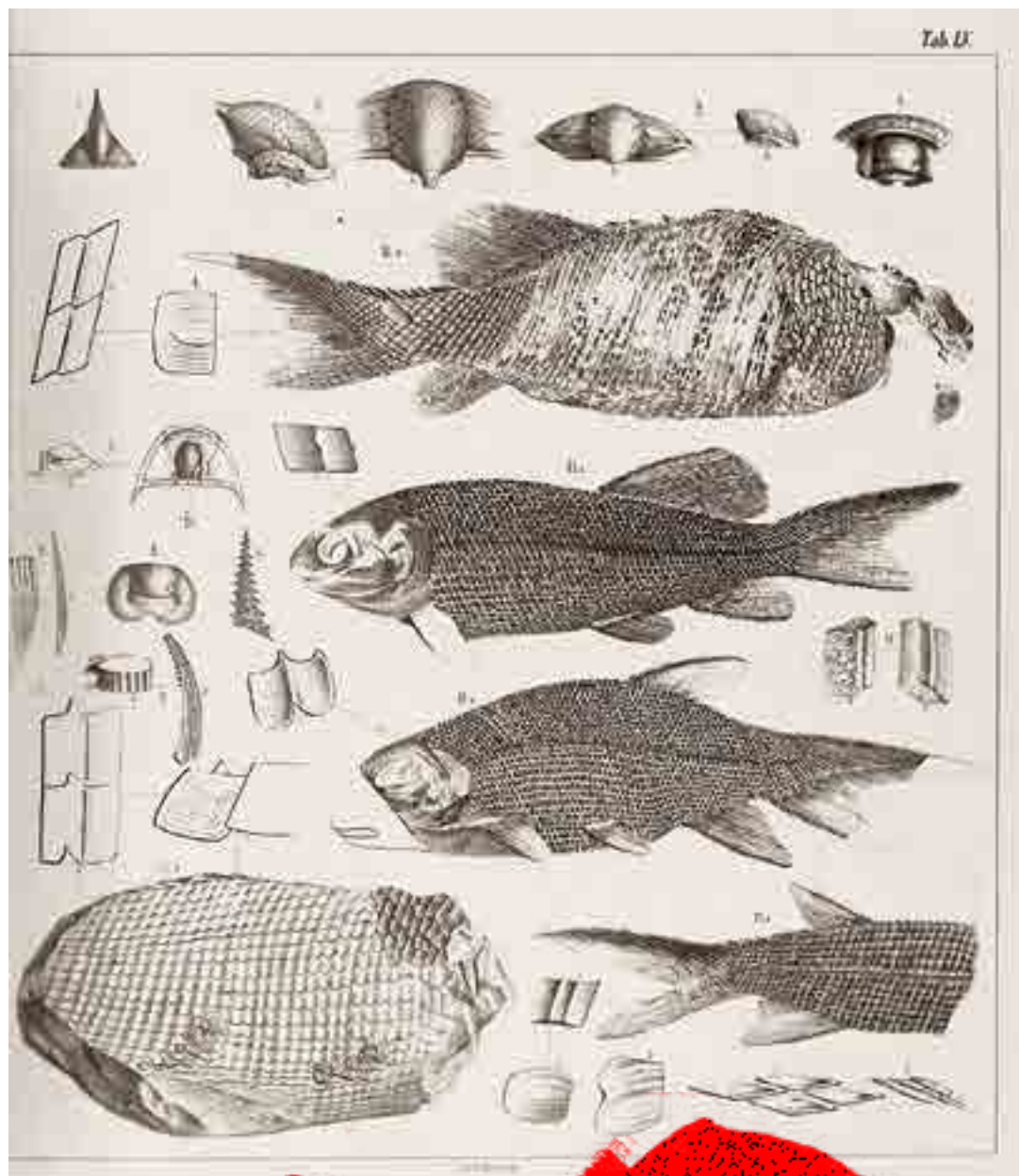
Мегактенопетал

Менасп

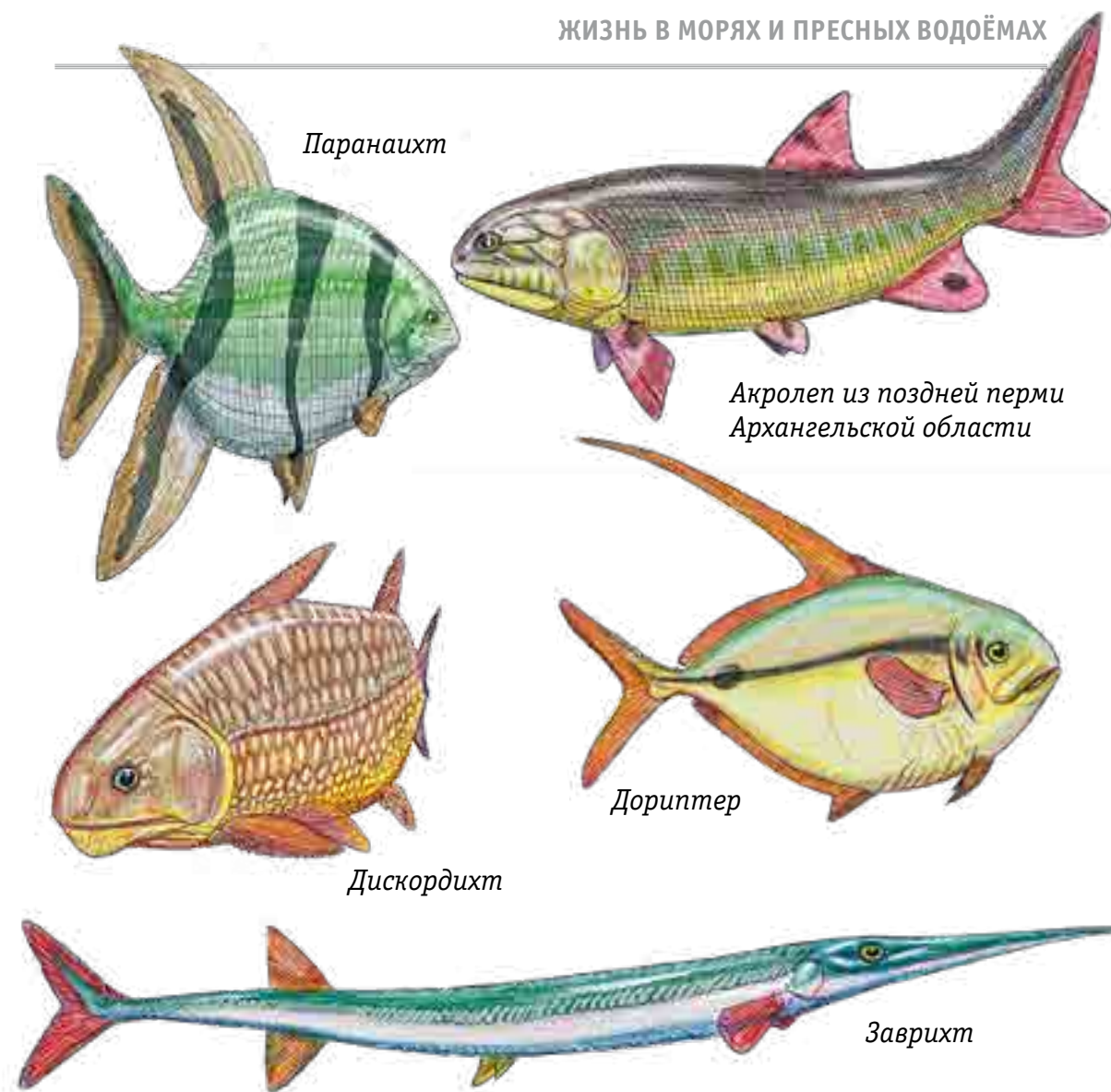
Пермские акантоды

Амблиптерина

Латисом



Пермские палеониски из книги Эйхвальда и платисом из руководства по палеонтологии начала XX века



Паранаихт

Акролеп из поздней перми Архангельской области

Дориптер

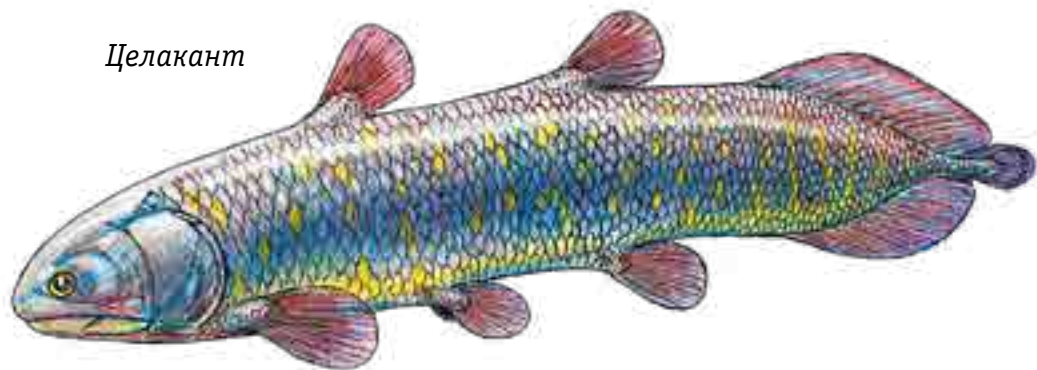
Дискордихт

Заврихт

палеониски, от которых остались захоронения из сотен отпечатков рыб, погибших при пересыхании озера. Такие же кладбища рыб находят в поздней перми Приуралья, а также на месте бывших заливов Цехштейнового моря. Некоторые палеониски питались водорослями — как современные толстолобики. В Цехштейновом море жили мелкие рыбы **дориптеры** с очень высоким телом и тонкой чешуёй, похожие на современных рыб-опавов. В самом конце пермского периода в России и Китае появились **заврихты** — длинноносые тонкие хищные рыбы, почти лишённые



Целакант



Современная латимерия



Эктостеорах



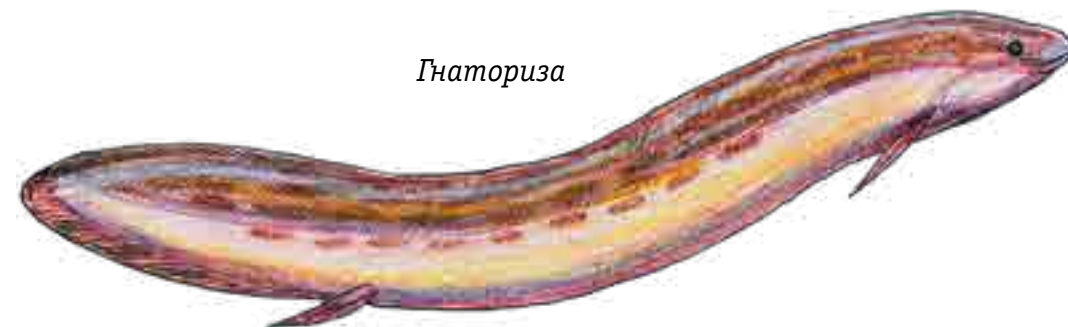
чешуи, родичи современных осетров. Позже, в триасе, заврихты водились по всему миру.

Лопастепёрые рыбы — это **кистепёрые** и **двоякодышщие**. Сейчас в Индийском океане возле берегов Южной Африки и Индонезии живёт последняя кистепёрая рыба — **латимерия**. Она принадлежит к группе целакантов. Современная латимерия — крупная глубоководная рыба. В пермском Цехштейновом море плавал **целакант**, дальний предок латимерии. В длину он был около метра и охотился возле мшанковых ри-

Сагенод



Гнаториза



фов. Вообще-то кистепёрые — предки наземных позвоночных, но не целаканты, а другая группа — **рипидистии**. Рипидистии процветали в девонском периоде, а к пермскому периоду почти все вымерли. В раннепермских озёрах Северной Америки охотился последний представитель таких рыб — **эктостеорах** до 2 м длиной.

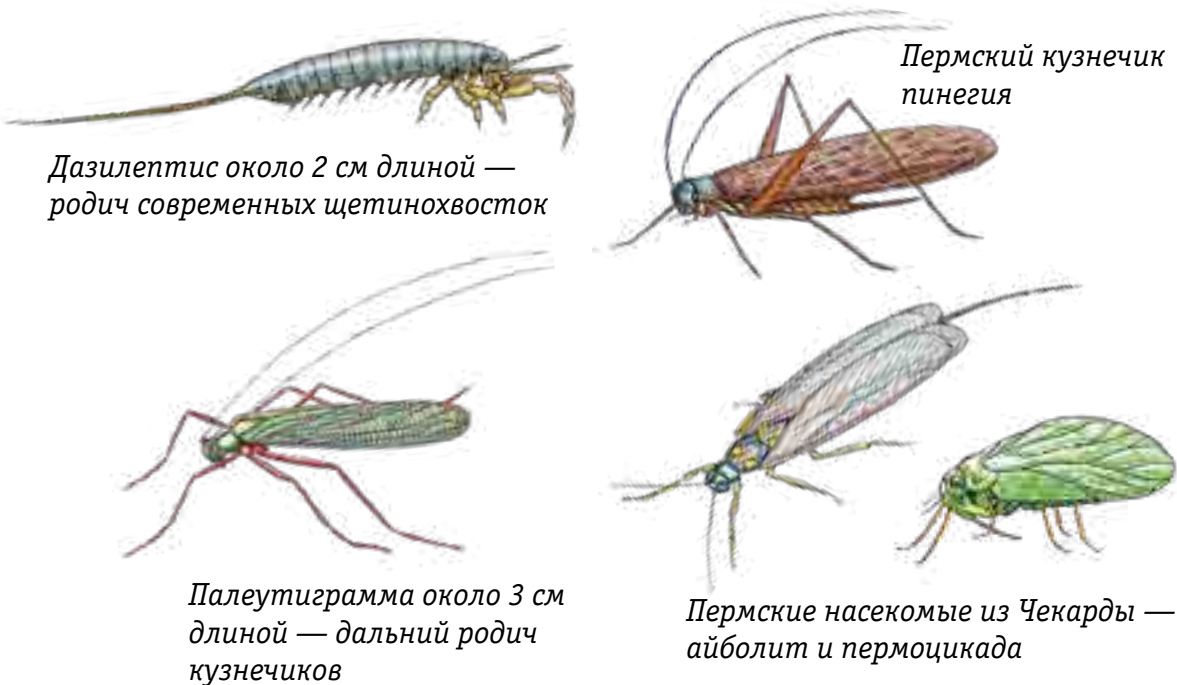
Двоякодышщие рыбы сейчас живут в Австралии, Африке и Южной Америке. Они — обитатели пресных вод и при пересыхании водоёма впадают в спячку. Такие рыбы могут дышать воздухом, у них есть действующие лёгкие. В ранней перми Европы жили **ктеноды** и **сагеноды**, близкие к современным австралийским **рогозубам**. А в Северной Америке и России найдены не крупные двоякодышщие рыбы **гнаторизы** — дальние предки современных южноамериканских и африканских двоякодышщих. Гнаторизы могли закапываться в ил, создавали вокруг себя кокон и так пережидали засуху. Таким образом поступают и современные двоякодышщие. Гнаторизы смогли пережить позднепермскую катастрофу и встречались ещё в триасе.



## СУХОПУТНЫЕ ЧЛЕНИСТОНОГИЕ

Сейчас членистоногих больше, чем всех остальных животных. Больше всего — **насекомых**. Так было, наверное, и в пермском периоде. «Кладбища» насекомых со множеством их отпечатков нашли в отложениях пермских озёр в Элмо (штат Канзас), в Чекарде (в Пермской области) и в Чехии. Насекомые пермского периода неплохо известны учёным.

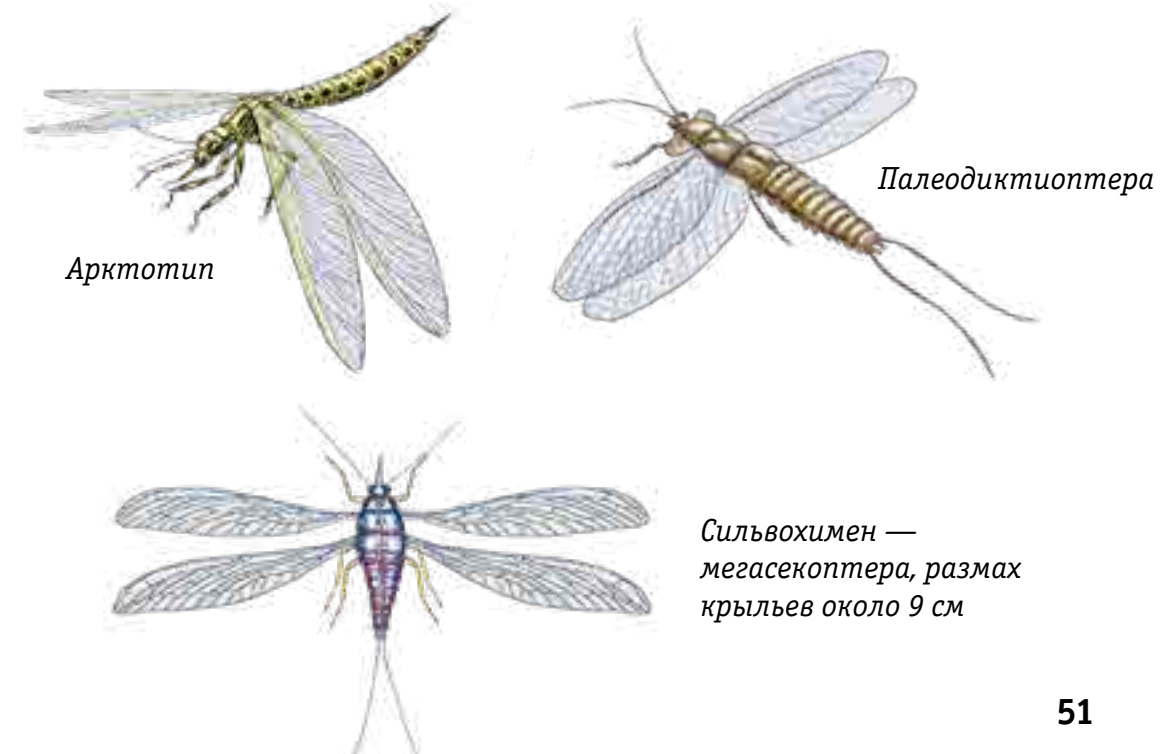
Сразу надо сказать — многих известных нам насекомых тогда не было: не было бабочек, пчёл, ос и муравьёв, мух и комаров. Эти насекомые возникли только в мезозое. Многие из них связаны с цветами, а цветковых растений тогда не было. **Жуки** в перми только появились и были ещё мелкими и невзрачными. **Тараканы**, напротив, так и кишели среди опавшей листвы. Многие тараканы неплохо летали и могли быть яркими. В длину они доходили до 5 см и больше. А вот термиты тогда ещё не появились, колониальных насекомых вообще не было. **Кузнечики** походили на современных, некоторые размером были больше современной саранчи, до 13 см длиной. Сейчас в горах под камнями живут мелкие бескрылые **тараканосверчки**, или гриллоблатиды. А в пермском периоде их было очень много, некоторые сохраняли крылья и в длину были до 9 см. За причуд-



ливый внешний вид наши палеонтологи дали некоторым из них забавные названия, например, **бармалей зубастый** и **айболит медицинский**.

**Подёнки** пермского периода похожи на современных, но крупнее. Между деревьями летали **стрекозы арктотипы** с размахом крыльев до 40 см, а в Элмо найдены отпечатки крыла стрекозы **меганеврописиса** — у неё размах крыльев достигал 70 см! Такие стрекозы отличаются от современных: у них слабее мышцы груди и меньше глаза. Возможно, они могли хватать добычу с земли.

Среди крылатых насекомых больше всего было таких, у которых ротовые части были как у современных клопов и цикад — сосущий хоботок. Эти насекомые высасывали незрелые семена растений. Любимой пищей насекомых могла быть и пыльца. У вымерших **палеодиктиоптер** сохранились короткие лопасти на грудке перед первой парой крыльев, прочие вымершие группы (**мисхоптеры**, **диафаноптеры**, **мегасекоптеры** и другие) внешне походили на крупных стрекоз с двумя парами мощных крыльев и узкой головой с хоботком. Могли быть и кровососущие насекомые — в этом подозревают некоторых мелких диафаноптер. Диафаноптеры могли складывать крылья над брюшком, а прочие древние насекомые — нет.



*Петромантис на побеге сфенофиллума-клинолиста (на основе реконструкции С.В. Наугольных)*



*Арктотип ловит сальвохимена*

Многие **цикады, ручейники, трипсы, скорпионницы, сетчатокрылые, уховёртки** напоминали современных. Скорпионница **петромантис** формой и жилками крыльев имитировала листья растения клинолиста. Все эти насекомые — с неполным превращением, то есть куколки у них не было, а личинки линяли и превращались во взрослое насекомое. Сейчас у многих примитивных насекомых (у стрекоз, ручейников, подёнок) личинки чаще живут в озёрах или лужах, а тогда — во влажной лесной подстилке. Водные личинки насекомых появились только в самом конце перми.

Представители паукообразных — **пауки, сенокосцы и скорпионы** тоже найдены в этих отложениях. Они не совсем такие, как сейчас — например, пауки, скорее всего, не плели сложных паутин, а жили в норах. Крупных пауков не было, все они примерно таких же размеров, как сейчас. Следы ножек скорпионов нашли в красных слоях ранней перми Северной Америки. В Европе недавно нашли крупного, сантиметров тринадцать длиной, раннепермского



*Пермский скорпион*

скорпиона, погибшего в норке — похоже, он спрятался туда, чтобы пережить: поменять старый панцирь, из которого вырос, на новый.

Настоящие **многоножки** найдены в позднекаменноугольных — раннепермских отложениях в Чехии. Некоторые из них были больше 20 см в длину и покрыты шипами. Одни из самых интересных многоножек — **артроплевры**. Они были плоскими и широкими: длиной больше 2 м и в полметра шириной. Артроплевры процветали в каменноугольном периоде, а в начале пермского периода вымерли из-за того, что климат стал суше. Следы артроплевр нашли в самых древних пермских слоях в Северной Америке и, возможно, в Казахстане. Артроплевры питались растениями, более мелкие многоножки могли быть хищными.

## ЧЕТВЕРОНОГИЕ, ИЛИ ТЕТРАПОДЫ

Самые интересные позвоночные пермского периода — те, у кого есть четыре ноги. Нельзя сказать, что все они наземные — большинство из них жило в воде. Сейчас можно сразу различить разных четвероногих: есть теплокровные млекопитающие и птицы, притом птицы покрыты перьями, млекопитающие — шерстью. Есть рептилии — они холоднокровные и покрыты чешуёй. Птицы и рептилии откладывают яйца, а млекопитающие обычно рожают живых детёнышей. Но рождать живых детёнышей могут и рептилии, например некоторые ящерицы и змеи. Есть земноводные, или амфибии — у них влажная кожа, размножаются они в воде, мечут икру. У некоторых четвероногих ног нет, к примеру, у змей и относящихся к земноводным червяг.

В пермском периоде всё было не так. Не было птиц — вообще не было животных, покрытых перьями. Млекопитающих не было, но

*Артроплевра и амфибия-темносондил онхиодон*





жили их дальние предки — звероящеры, которые могли быть покрыты шерстью. Вряд ли звероящеры были настоящими теплокровными, температура их тела сильно зависела от температуры окружающей среды. Животных, которых можно было бы назвать рептилиями, было много — но по их ископаемым костям мы не можем узнать, откладывали ли они яйца или всё же метали икру в водоёмах. Конечно, настоящие рептилии — дальние предки ящериц, крокодилов и черепах — уже появились, но их было немного. Настоящих земноводных (лягушек, саламандр, червяг) ещё не было, а их дальние предки сильно отличались от своих потомков. Увидев какое-нибудь пермское четвероногое, мы, скорее всего, определили бы его как ящера, но понять земноводное это или рептилия сразу бы и не смогли.

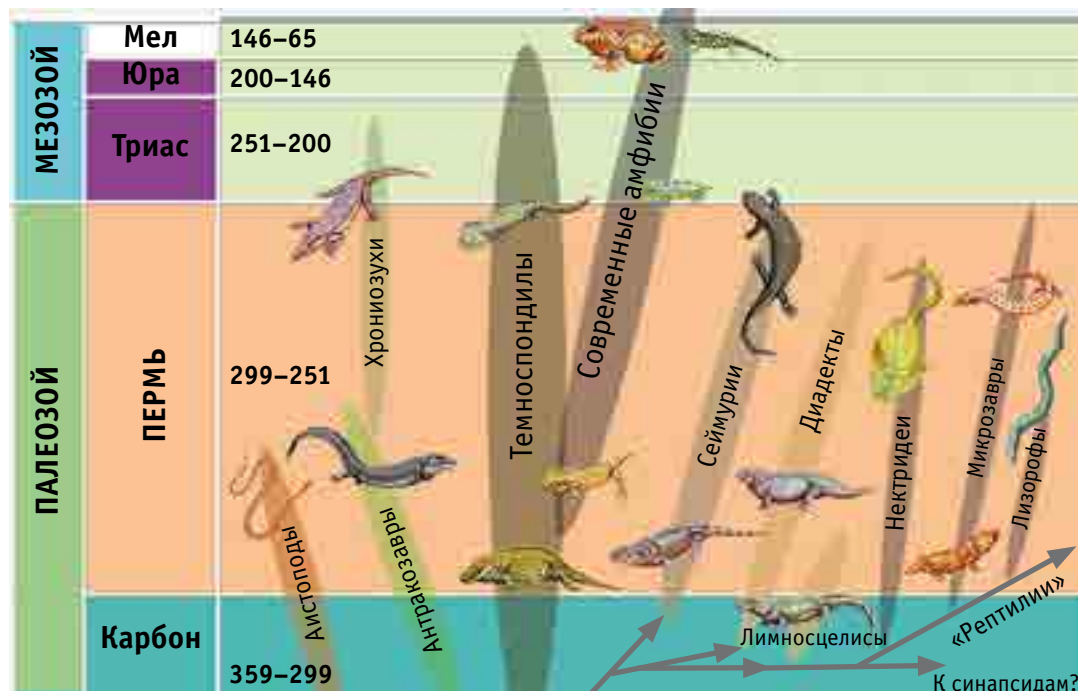
**Темноспондилы**

Темноспондилы — значит «разделённые позвонки». У них каждый позвонок состоял из нескольких частей, соединённых хрящом. Среди пермских четвероногих это самые близкие родичи современных земновод-

ных. В общем, это древние амфибии. Раньше всех древних амфибий называли **стегоцефалами**, или покрытоголовыми. Их череп — это коробка из прочных костей с отверстиями для двух ноздрей и трёх глаз (у всех был теменной глаз). У некоторых перед ноздрями была ещё пара отверстий, в которые при закрытой пасти выходили вершины клыков нижней челюсти. Часто видны борозды боковой линии (правда, именно у пермских темноспондилов они встречаются редко), как у рыб. Боковая линия позволяет чувствовать колебания воды. Кости черепа всегда покрыты ямками, бугорками или бороздками. Если череп перевернуть — то можно увидеть пару огромных нёбных окон, сквозь которые видны орбиты глаз. Глаза помогали проталкивать добычу в рот — как у нынешних лягушек. При жизни окна закрывали мягкие мембраны, покрытые мелкими кожными зубами. Ближе к кончику морды на нёбе могли расти длинные «клыки». Зубы обычно некрупные и одинакового размера — можно перекусить добычу пополам. На поперечном срезе зуб в виде лабиринта из множества каналов — отсюда древних амфибий (не только темноспондилов) называют **лабиринтодонтами**, то есть лабиринтозубыми. Такое строение можно видеть не только у темноспондилов, но и у древних рептилиеподобных амфибий **антракозавров**, которых раньше тоже относили к стегоцефалам. Лабиринтовый зуб — наследие кистепёрых рыб. У всех темноспондилов передняя лапка с 4 пальцами (у антракозавров — с 5 пальцами). У темноспондилов черепа плоские, они дышали воздухом с помощью колебаний дна ротовой полости — как сейчас лягушки. Присмотритесь к лягушке: у неё горло колеблется в такт дыханию — когда раздувается, воздух засасывается в лёгкие. Мышц, которые расширяют и сужают грудную клетку у лягушки нет, да и грудной клетки нет — рёбра не соединены между собой. Так могли дышать те лабиринтодонты, у которых череп широкий. При узком черепе это сложнее. Может быть, у узкомордых темноспондилов и антракозавров в дыхании участвовал плечевой пояс (поэтому шеи совсем не было). Плечевой пояс мог быть связан с мышцами дна ротовой полости, он двигался вверх-вниз, нагнетая воздух. Когда плечи помогают дышать — лучше быть в воде и заглатывать воздух, высунув наружу морду.

Темноспондилы очень разные. Появились они ещё в начале каменноугольного периода. В перми сохранялись, в общем, почти все их каменноугольные группы.

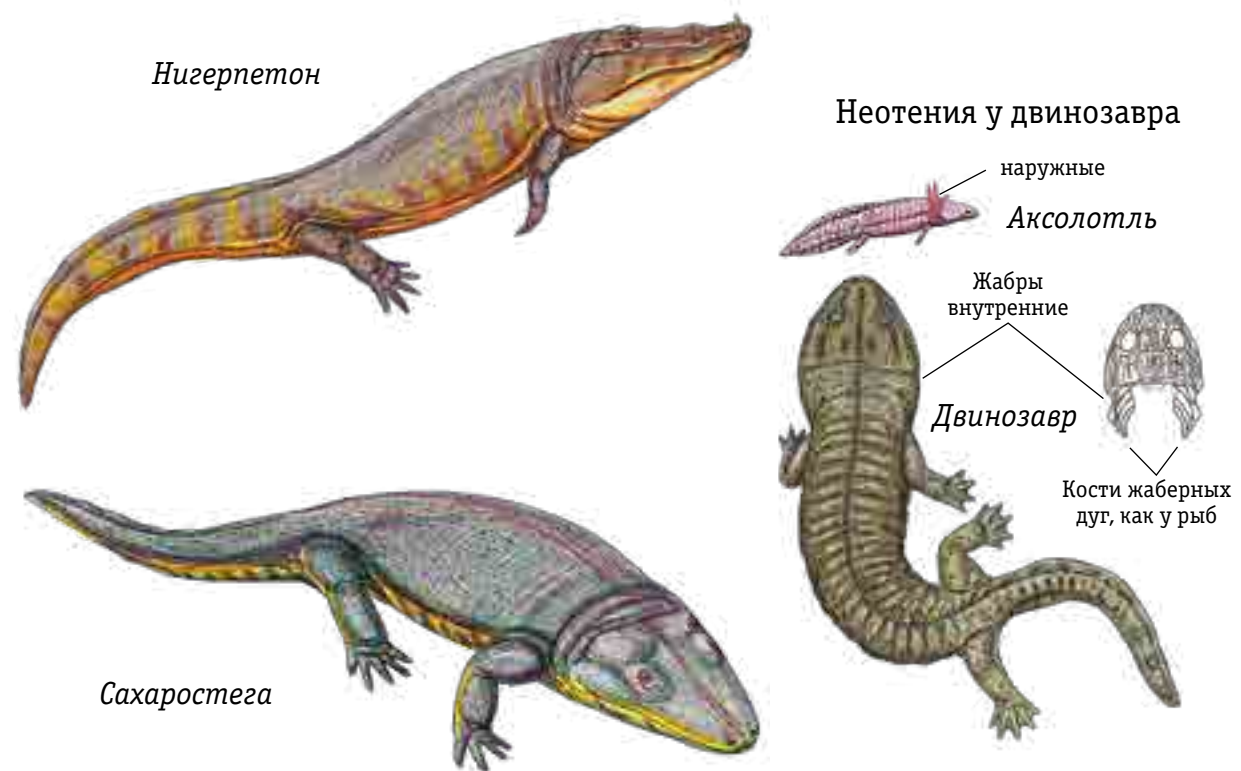
Родословная амфибий



Самые древние — **эдопиды**. У них ноздри сдвинуты назад от конца морды, а череп укреплен гребнями и перекладинами. **Эдопс** из пограничных каменноугольно-пермских слоёв Северной Америки — огромное животное с черепом до 70 см длиной, похожее на аллигатора, с относительно короткой мордой. Он мог охотиться на суше. Его родичи **кохлеозавры** — водные хищники до 1,5 м длиной, морды у них чуть длиннее и уже. На примере кохлеозавра из ранней перми Чехии можно видеть, как темноспондилы выросли. Головастики, как у лягушек, у них не было. Из икры вылуплялась маленькая амфибия с четырьмя ногами и наружными жабрами. У всех молодых темноспондиллов головы округлые и плоские, как у лягушек. Потом морда начинала удлиняться и животное становилось похожим на крокодила. Скорее всего, кожа у темноспондиллов была с мелкими чешуйками (такие чешуйки могли прятаться в толще кожи), а брюхо почти у всех было защищено специальным чешуйчатым панцирем. Родственник кохлеозавра — **хенопрозоп** из ранней перми Северной Америки с высоким узким черепом — мог охотиться на суше. Череп у него был около 30 см длиной.

Из поздней перми Нигера в Африке известны два необычных темноспондила — **нигерпетон** и **сахарастега**. Нигерпетон с черепом длиной 56 см, возможно, родич кохлеозавра. Перед ноздрями у него две дыры для огромных нижних клыков. Сам череп, как у крокодилов, был укреплен продольными и поперечными гребнями. Наверное, это водный хищник, глаза у него торчат вверх. У сахарастеги череп высокий, гладкий, глаза направлены вбок — наверное, она охотилась на суше. Череп у неё длиной сантиметров 50. Чей она родич — непонятно.

**Двинозавры** — примитивные древние темноспондилы с короткими округлыми плоскими черепами. Все они сохраняли жабры во взрослом состоянии — как современный аксолотль, неотеническая личинка американской амбистомы. Такое развитие, когда животное останавливается в развитии и становится половозрелым на личиночной стадии, называется **неотенией**. У крупных двинозавров жабры были внутренние, как у рыб, а не наружные, как у аксолотля. У всех хорошо видны на черепе борозды боковой линии. Двинозавры названы в честь описанного В.П. Амалицким позднепермского двинозавра из Архангельской области, но жили они и







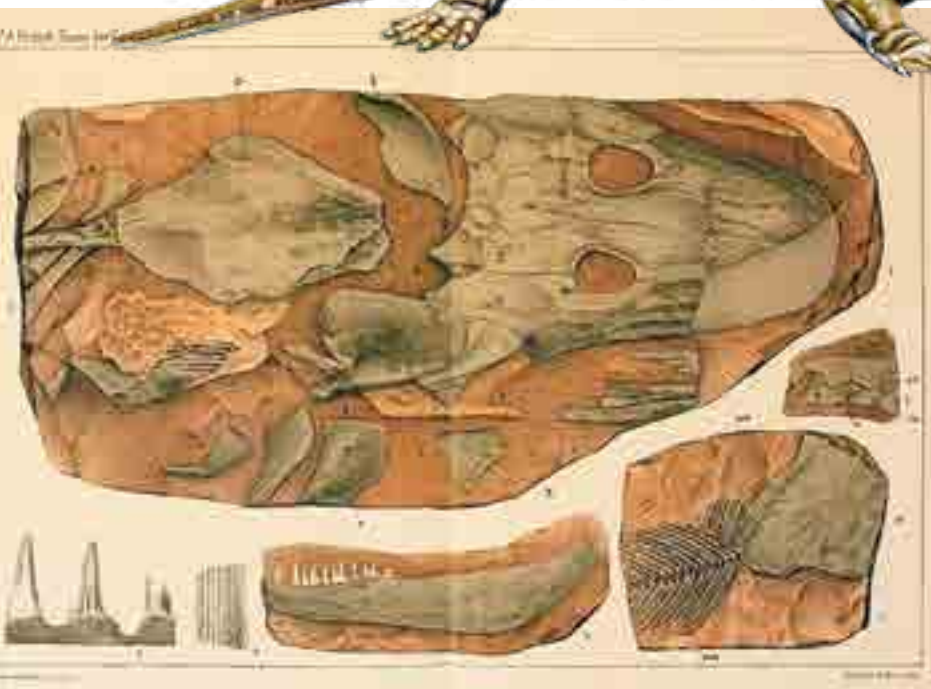
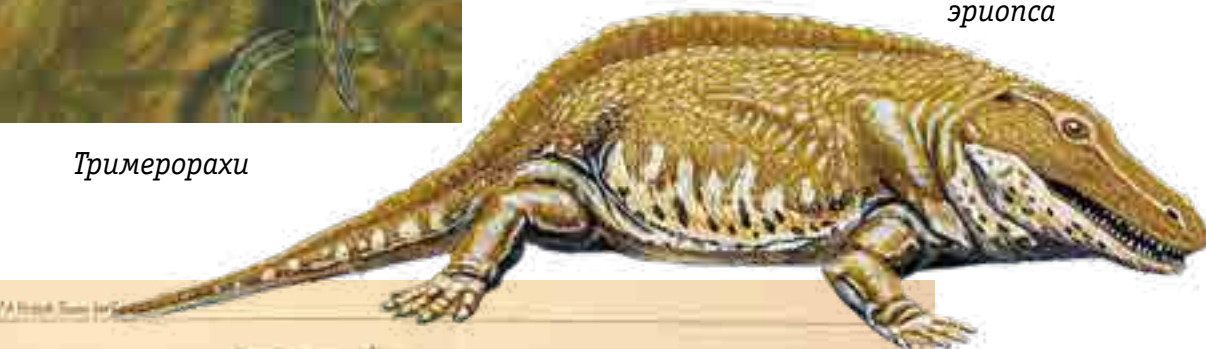
Тримерорахи



Скелет и череп эриопса



Реконструкция эриопса



Остатки хелидерпетона (из монографии А. Фрича, 1876)

в Европе, и в обеих Америках. Раннепермский **тримерорах** из Северной Америки обнаружен в виде массовых скоплений скелетов (на дне пересохших озёр). У него довольно длинное тело, слабые лапки и короткая приострѐнная морда. В длину тримерорахи доходили до 1 м и питались всякой живностью в мелких водоёмах. Наши двинозавры отличались округлой мордой и размерами были покрупнее — до 2 м. У них сохраняются костные жаберные дуги позади черепа. Двинозавры — единственные темноспондилы, дожившие до самого конца перми на территории России. Более древние двинозавры найдены в средней перми Южной Америки.

**Эриопиды** названы так в честь самого известного их представителя — эриопса из ранней перми Северной Америки. **Эриопс** значит «вытянутая морда». Хотя череп у него, как у аллигатора: спереди слегка закруглѐн, не очень длинный, но большую часть черепа составляет предглазничная область. Поэтому знаменитый американский палеонтолог Э.Д. Коуп и дал ему такое название ещё в 1887 году. Эриопс — один из самых хорошо изученных пермских темноспондиллов. В общем он похож на толстого коротконового крокодила с большой головой. У него мощные лапы, толстые рѐбра — животное явно могло ползать по суше. В толще кожи были мелкие чешуйки. Боковой линии у него, похоже, не было, хотя если кожа на голове была очень толстой и мягкой, то следов на костях боковая линия не оставила. Эриопс мог охотиться и в воде, и на суше, но только из засады — передвигался он медленно. Зубы у него огромные и разного размера, но мышцы челюстей слабые. Может быть, он подбирал дохлую рыбу по берегам. Некоторые более мелкие родичи эриопса, такие как **кляморозавр** из середины перми Инты в Республике Коми, жили, судя по всему, в воде и питались всякой водной живностью. Если у эриопса длина черепа доходила до 50 см, а общая длина — до 2 м, то кляморозавр не достигал и метра в длину. Из ранней перми Европы известны и другие родичи эриопса — **онхиодон**, **хелидерпетон**. Это довольно крупные земноводные до 1,5 м длиной, похожие на эриопса. Интересно, что нам, похоже, известны и личинки эриопса — это **пелозавры**, мелкие, похожие на саламандр темноспондилы с наружными жабрами.

Наверное, самые странные из родичей эриопсов — это **затрахиды**. У них очень плоские черепа с шипастой оторочкой сзади, а между ноздрями — большая дыра. Голова составляет треть всей длины животного. Воз-



можно, они жили в воде мелких солёных водоёмов и питались беспозвоночными, а в дыре черепа располагалась специальная железа для выведения соли. Но есть и другое мнение — затрахиды жили на суше, ловили насекомых, а в дырке располагалась железа, выделявшая клейкую слюну, она смачивала язык — а языком можно ловить добычу, как делают лягушки и саламандры. А может быть, в дыре был надувной мешок — чтобы пугать врагов? У **затрахиса** из ранней перми Северной Америки длина черепа около 15 см, у его европейского современника **дазицепса** — до 30 см!

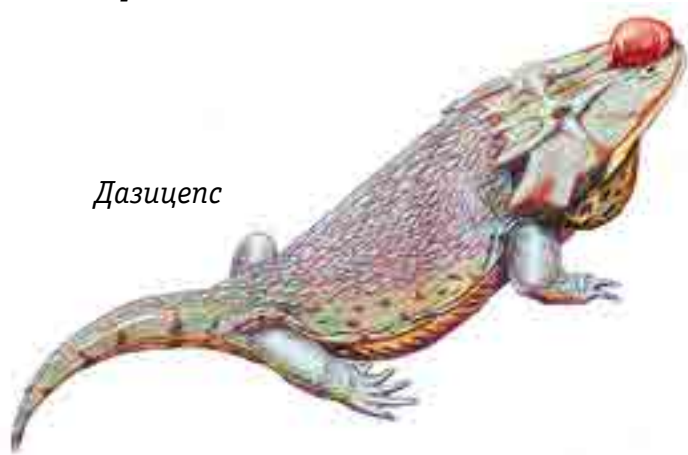
Более примитивные родичи диссорофид — **трематопсы**: у них нет панциря (хотя были чешуйки на коже), череп длинный и высокий с узкими окнами между глазами и ноздрями. В окнах могли быть солевые железы. Зубы у трематопсов большие и острые — эти амфибии охотились из засады на суше, могли и падаль подбирать. Самый известный трематопс — это **ахелома** из ранней перми Северной Америки.

Интересно, что ахелому описал Коуп ещё в 1882 году, по очень неполным остаткам. Поэтому когда знаменитый американский палеонтолог Самуэль Венделл Виллстон в 1909 году нашёл полный череп амфибии, которую назвал трематопсом, он не распознал в нём ту же самую ахелому. И только в конце XX века было доказано, что ахелома и трематопс — одно и то же. У ахелом черепа длиной до 30 см, но голова относительно велика, хвост короткий, поэтому общая длина чуть больше метра. Выглядела ахелома как помесь крокодила и жабы размером с собаку. Мелкие трематопсы найдены и в ранней перми Европы.

У настоящих **диссорофид** вдоль спины идёт ряд панцирных пластинок. Ушные вырезки черепа огромные (у них была настоящая барабанная перепонка, а сверху над ней — специальные железы, чтобы её смачивать). Большинство диссорофид найдены в ранней перми Северной Америки. У самой **диссорофы** спинные пластинки широкие и располагались в два слоя. У **какопса** пластинки узкие, а у **аспидозавра** от пластинок остались мелкие косточки над каждым из первых 5–7 спинных позвонков. Головы у диссорофид крупные, тело кряжистое, лапы мощные. В длину раннепермские диссорофиды были около полуметра. Но в средней перми России найдены остатки громадных диссорофид — у **зигозавра** череп мог быть 40 см в длину, у **камакопса** и **иратузавра** — до 30 см. Камакопс и иратузавр, похоже, вернулись жить в воду — у них глаза смотрят вверх (у остальных диссорофид — вбок). Интересно, что зигозавр стал известен

*Затрахис*

*Дазицепс*

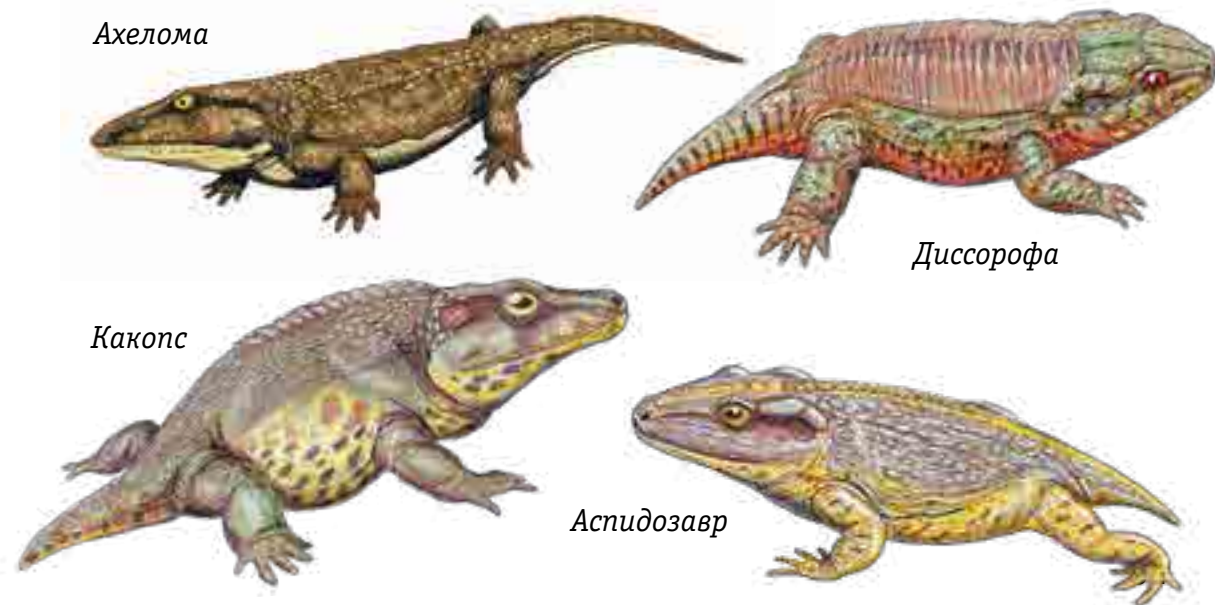


*Череп и скелет ахеломы (трематопса) из книги Э. Кейза, 1911*



*Ахелома*

*Какопс*



*Диссорофа*

*Аспидозавр*



науке задолго до того, как Коуп описал диссорофу. Коуп думал, что диссорофы — предки черепах (у них же панцирь на спине!), но был неправ.

Диссорофиды могли питаться падалью — на костях мелких пеликозавров варанопсов из Оклахомы нашли следы зубов крупных амфибий. Самая странная из диссорофид — **файелла** из средней перми Оклахомы. У неё необычно длинные ноги, а размером она с кошку. Похоже, что файелла могла уверенно передвигаться по суше, охотясь на мелкую живность.

**Бранхиозавры** — то ли личинки более крупных диссорофид, то ли особая группа водных темноспондиллов. Ими кишели водоёмы ранней перми, как тритонами в наше время. Найдены отпечатки бранхиозавров с сохранившейся окраской кожи — у них узор из мелких пятнышек, какой бывает и у современных тритонов.

Мелкие беспанцирные диссорофиды (**джордженталии**, **долезерпетоны**) — предки лягушек и саламандр. Особенно похож на общего предка бесхвостых и хвостатых современных земноводных **геробатрах** («старая лягушка») из ранней перми Северной Америки. У него голова — как у лягушки, тело — как у саламандры, но с коротким хвостом, лапки длинные. Геробатрах мог быстро бегать и ловить насекомых.



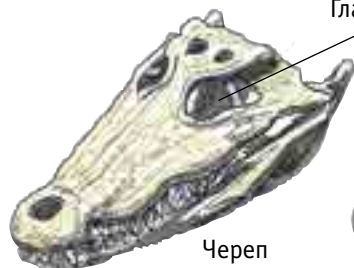
Реконструкция бранхиозавров из ранней перми Сардинии

Зигозавр



Скульптурная реконструкция скелета камакопса (Палеонтологический музей, Москва)

Глазницы



Череп крокодила



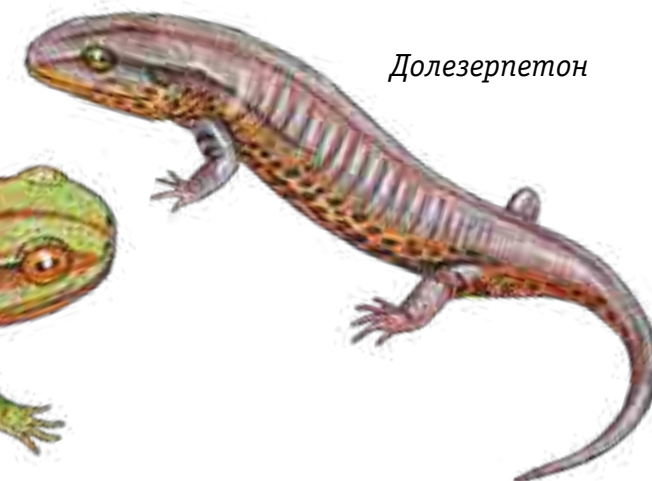
Череп камакопса



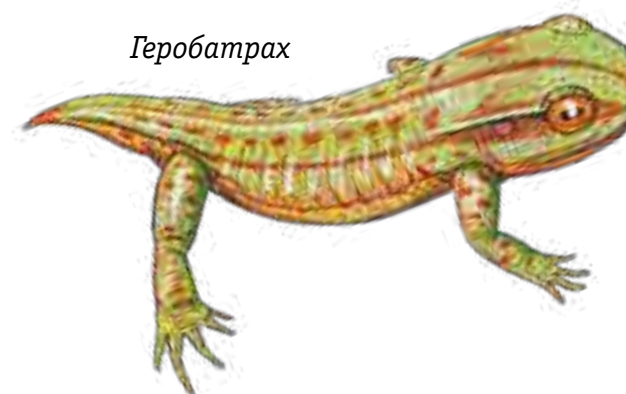
Камакопс



Джордженталия



Долезерпетон

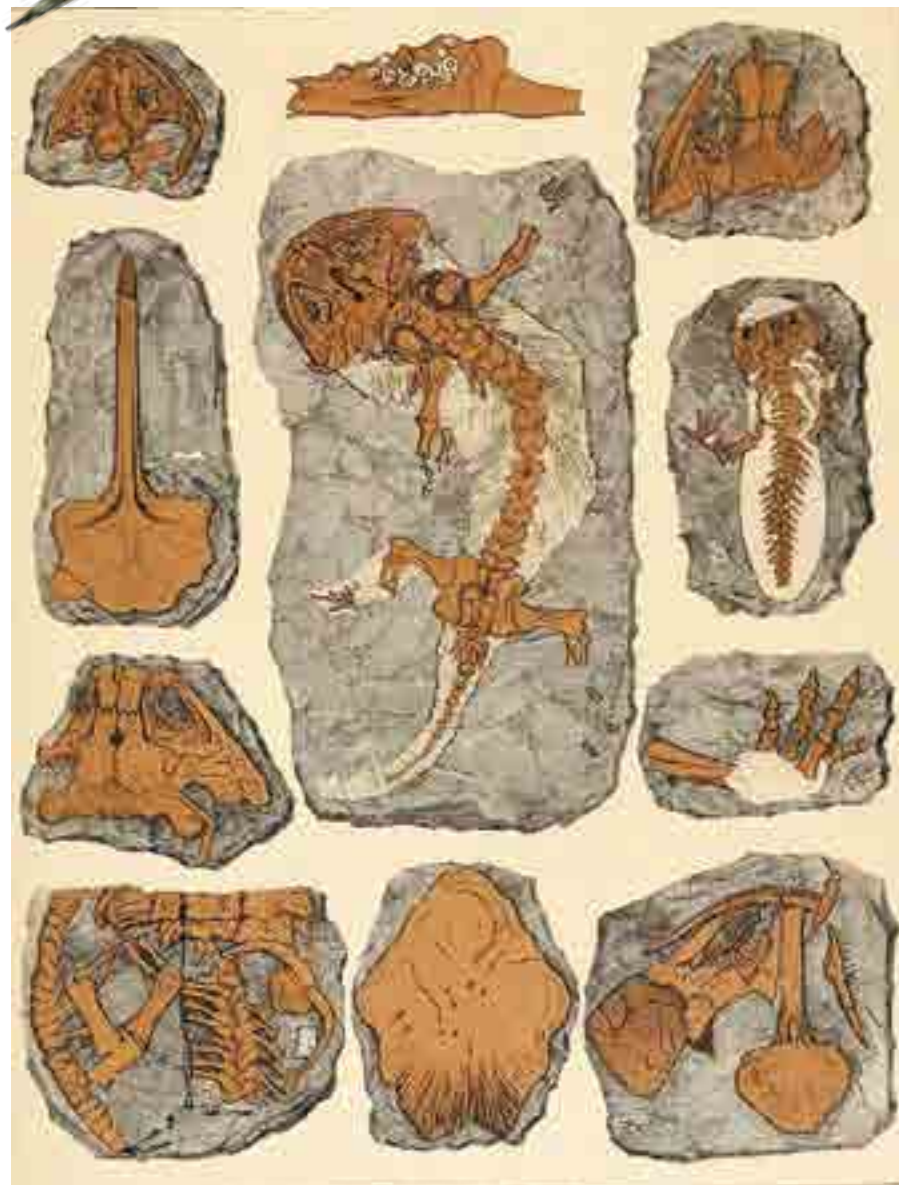


Геробатрах





*Интазух*



*Отпечатки брахиозавров из ранней перми Чехии (по А. Фричу)*

**Архегозавры** — водные темноспондилы, похожие на крокодилов с длинной мордой. Это рыбающие водные хищники. Наверное, на суше им делать было нечего, но жабры во взрослом состоянии они теряли. Примитивные архегозавры не выделялись длиной морды, их черепа похожи на черепа эриопсов. Например, **интазух** и **синдиодозух** из средней перми Инты с длиной черепа до 25 см, были похожи на мелких крокодилов. Для **склероцефала** из ранней перми Европы известен весь цикл жизни — от крохотных личинок с наружными жабрами до стариков почти двухметровой длины. Однажды в ранней перми на территории нынешней Германии крупный склероцефал напал на меньшего по размеру сородича, схватил его за голову и пытался проглотить, но подавился и умер — оба оказались захоронены на дне озера, и их скелеты нашли в 2013 году. Интересно, что у всех темноспондиллов, да и вообще у всех стегоцефалов совсем юные личинки никогда не встречаются вместе со взрослыми — даже если они жили в одном озере, то их находят в разных слоях. Это значит, что личинки и взрослые жили в разных условиях — чтобы не мешать друг другу и чтобы взрослые не сожрали молодь.

Родичами склероцефалов могут быть **мелозавры** — они обитали на территории России в среднепермскую эпоху. У них тоже не очень длинные челюсти, длина черепа до полуметра. Их черепа найдены в Башкирии,

*Склероцефал*







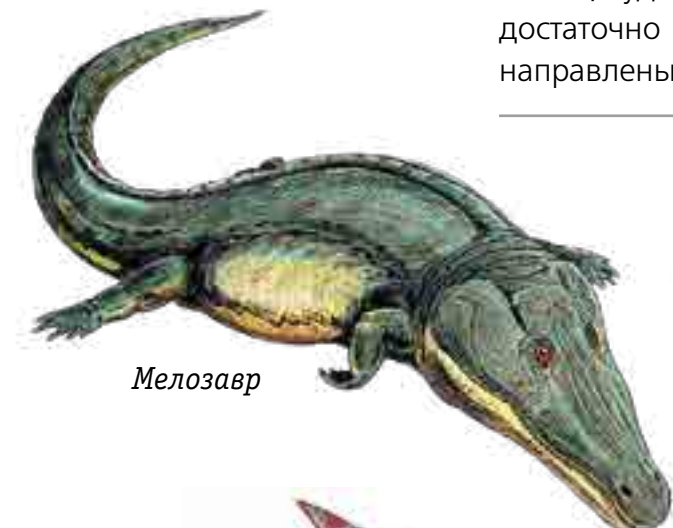
Конжуковия

Оренбургской области. **Конжуковии** — последние из мелозавров, жившие в так называемой ишеевской фауне в Татарии и в средней перми Бразилии. Назвали их в честь жены И. А. Ефремова — Елены Дометьевны Конжуковой, которая изучала этих амфибий. **Трифозух** из той же ишеевской фауны отличался от конжуковий широким черепом. Разный облик — приспособление к разным способам охоты. Конжуковии могли активно плавать и охотиться, а вот трифозухи нападали из засады. Эти темноспондилы были водными или полуназемными хищниками, напоминавшими по образу жизни аллигаторов. Морда мелозавра округлая, глазницы примерно посередине черепа, сам череп низкий спереди и высокий сзади, на уровне глазниц и затылка. Желобки боковой линии не развиты. Тем не менее, судя по строению зубов (они образуют достаточно плотный ряд) и черепа (глазницы направлены вверх), мелозавры должны были

питаться рыбой и проводить большую часть жизни в воде. Возможно, органы боковой линии находились в толстой коже, покрывавшей голову. При этом, поскольку мелозавры обнаружены и в отложениях солёных водоёмов, их кожа вряд ли была голой, как у современных амфибий. Судя по всему, её могли покрывать мелкие тонкие чешуйки. Чешуйчатый панцирь был и на брюхе. Скелет мелозавров известен по разрозненным костям, вероятно, животные были относительно крокодилообразными и в длину достигали в среднем 1,5–2 м.

Недавно были описаны уникальные свидетельства охоты мелозавров — полукруглые участки тела были «выкушены» из высокотельных рыб-платисомов, чьи отпечатки находят в тех же отложениях, что и черепа мелозавров. Диаметр укуса соответствовал диаметру рыла мелозавра. Мелкие краевые зубы позволяли «вырезать» кусок добычи. На нёбе у мелозавров, как и у многих лабиринтодонтов, росли мощные клыки, позволявшие расправиться и с более крупной добычей.

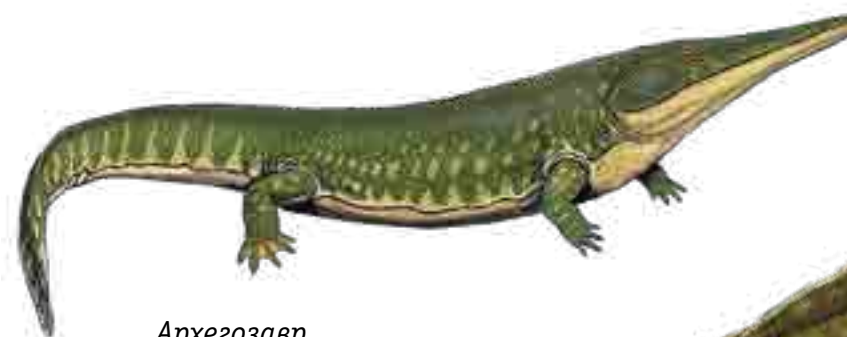
Сам **архегозавр**, давший название этой группе, похож на крокодила с длинными челюстями. Остатки архегозавров самого разного возраста нашли в отложениях раннепермских озёр в Чехии и Германии. Опять же, у личинки архегозавра голова округлая, а с возрастом челюсти становились всё длиннее, потом амфибия теряла жабры и могла выползти на сушу (чтобы, например, переползти в соседний водоём). В Германии



Мелозавр



Мелозавр охотится на платисомов



Архегозавр



Платиопозавр

Возможно, вдоль спины платиопозавра шла кожная складка

Перепонки на лапах



Ураноцентродон

нашли отпечаток акулы ктенаканта, внутри неё — остатки молодого архегозавра, а в архегозавре — рыбу акантоду. **Коллидозух**, представитель очёрской фауны из Татарии, мог охотиться и на суше: у него высокий череп и большие острые зубы. При длине черепа около 40 см он вполне мог затащить в воду какого-нибудь небольшого звероящера. В поздней перми появились архегозавры с очень длинными челюстями, как у современных крокодилов гавиалов. У нас в Башкирии найдены массовые захоронения **платиопозавров** (раньше их называли платиопсами, «плоскомордыми»). Когда озёра высыхали, платиопозавры массово погибали — не понятно, почему они не могли доползти до соседнего водоёма. Может быть, рядом подходящих озёр не было. Платиопозавры найдены и в Южной Америке. **Принозух** из ранней перми Бразилии — наверное, самое большое земноводное вообще.

Известен череп 160 см в длину (у платиопозавров черепа до 1 м), но нашли обломки черепов гораздо больших — почти вдвое. Поэтому можно думать, что принозухи в длину были больше 6–7 м! **Бахагерпетон**, живший в Южной Америке чуть позже, обладал самой длинной мордой из всех архегозавров, но от него нашли только нижнюю челюсть около 40 см длиной.

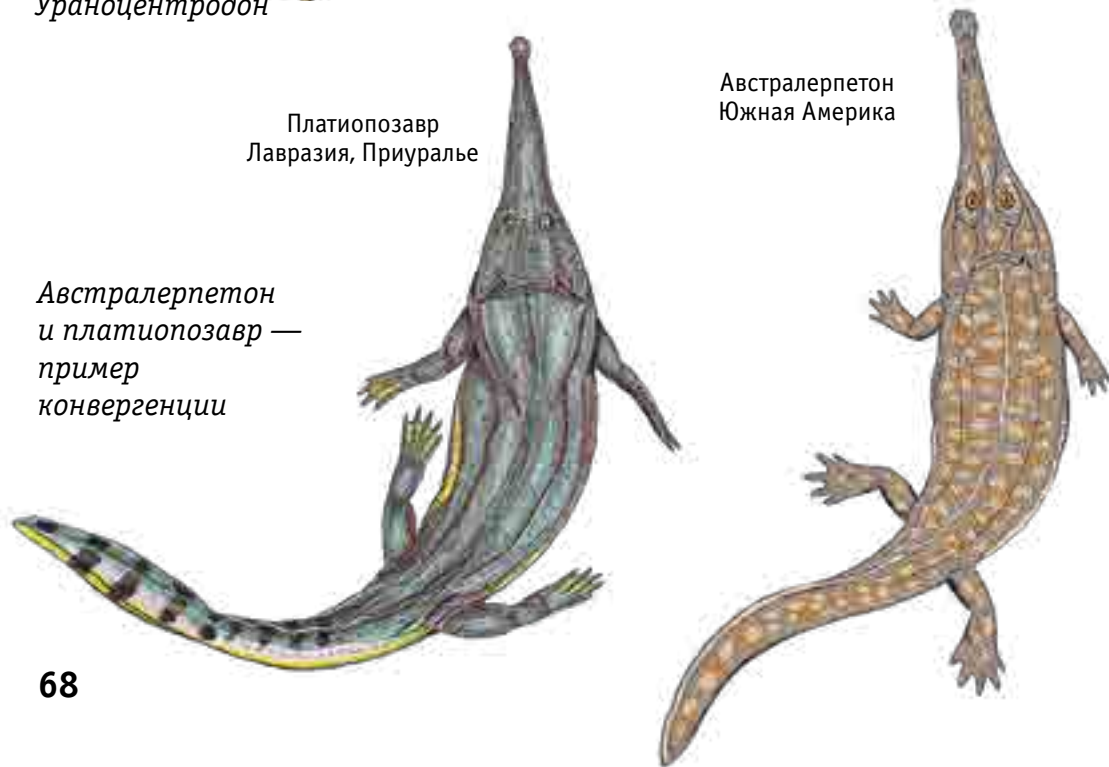
На территории Гондваны в пермском периоде жили и свои, особые группы темноспондилов. После катастрофы конца перми именно они дали начало главным триасовым амфибиям — **стереоспондилам** («объёмнопозвоноквым»). **Ринезухии** — гондванские амфибии, похожие на склероцефалов, но с более длинным телом и слабым скелетом. Самый крупный из них — **ураноцентродон**, в длину он достигал 4 м и найден в самых верхних пермских слоях Южной Африки. Раньше его вообще считали триасовым, потому что вместе с ним нашли дицинодонтов листрозавров. Но сейчас ясно, что листрозавры появились уже в конце перми. Громадный ураноцентродон питался любой добычей, которую мог одолеть. На сушу он не выходил — у него кости кисти и стопы почти не окостеневшие, остались внутренние жабры. Среди ринезухий был один вид — **австралерпетон** из средней перми Южной Америки, — очень похожий на платиопозавра. У него такая же длинная морда. Вначале его считали родичем платиопозавров, но потом доказали, что это ринезухия. Австралерпетон — пример так называемой конвергенции. Это когда разные животные, друг другу не родственные, ведут одинаковую жизнь и от того становятся друг на друга похожими. Вот, например, современные крокодилы очень похожи на темноспондилов, но это результат как раз такой конвергенции, ведь «профессия» в природе у них одинаковая.

Среди гондванских амфибий было одно совсем необычное создание — **пельтобатрах бугорчатый** из поздней перми Танзании. Пельтобатрах

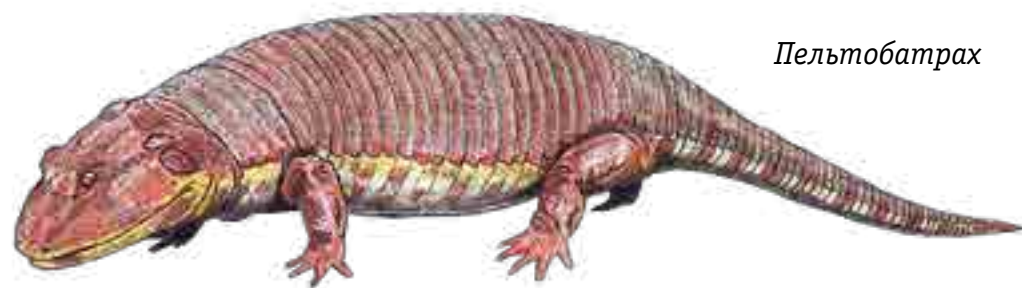
Платиопозавр  
Лавразия, Приуралье

Австралерпетон  
Южная Америка

Австралерпетон  
и платиопозавр —  
пример  
конвергенции



Пельтобатрах





весь покрыт панцирем — поперечные пластинки покрывают и всю спину, и всё брюхо. Голова округлая, плоская, как у жабы, кости — с необычным орнаментом из бугорков. Хвост короткий, ноги сильные. Похоже, он жил на суше, а панцирь защищал его от хищных звероящеров. Длинной он около метра. Чей он родич — до сих пор непонятно.

### Тонкопозвонковые

Современные земноводные — обычно мелкие и скрытные создания. Так было и в прошлые времена, просто мелкие животные плохо сохраняются в каменной книге. Основными мелкими амфибиями в водоёмах были личинки темноспондилов. Но жили там и другие земноводные. У них позвонки обычно в виде катушек, цельные. Раньше их всех называли **лепоспондилами**, или **тонкопозвонковыми**. Сейчас учёные поняли, что похожие позвонки возникли одновременно у разнообразных мелких амфибий палеозоя.

**Аистоподы** («безногие») — существа, похожие на змей. У них нет ног. А черепа очень лёгкие, с отверстиями, как у змей. Появились аистоподы очень давно, ещё в начале каменноугольного периода. Они никому не родственники — произошли от кистепёрых рыб самостоятельно. До пермского периода дожили **офидерпетоны** (это название можно перевести как «змеевидный змей»). Внешне они выглядели как змеи с голым телом, длиной до 1,5 м. Раньше думали, что все аистоподы жили в воде, но у офидерпетонов тело округлое или уплощено сверху вниз — с таким телом проще ползать среди растений, чем плавать. Охотились офидерпетоны на насекомых и всяких мелких позвоночных. Пермские офидерпетоны найдены в Северной Америке и Европе. К середине перми они вымерли — наверное, из-за ухудшения климата.



Офидерпетон

**Нектридеи** в основном жили в каменноугольном периоде. До перми дожили только удивительные «рогатые» **диплокаулусы**. У диплокаулуса от уплощённого черепа в стороны и назад, как крылья, разрослись плоские кости. От этого ширина черепа у крупных диплокаулусов доходит до 35 см. Зачем ему такой череп, непонятно. Раньше рога диплокаулуса изображали свободными. Недавно нашли отпечатки тел диплокаулусов, отдыхавших на дне пермских озёр. Оказалось, что от рогов черепа назад разрасталась кожная перепонка, покрывавшая сверху переднюю половину тела и переходившая в кожную оторочку по его бокам. Тело у диплокаулуса широкое и овальное. Первые находки — черепа и позвоночники, рёбер и ног не находили. Поэтому вначале думали, что диплокаулус выглядел как рогатая змея. И лишь к началу XX века обнаружили их полные скелеты (животные погибли в норах в засуху). Интересно, что хвост у диплокаулуса очень длинный. Похоже, что он неплохо плавал. Может быть, рога и перепонка помогали плавать и маскироваться (можно было притвориться упавшим листом папоротника). Личинки диплокаулуса рогов не имели, рога вырастали с возрастом. Диплокаулусы жили в основном в Северной Америке. Недавно в Марокко нашли мелкого диплокаулуса позднепермского возраста. У единственного найденного черепа левый рог в два раза длиннее правого. Непонятно, все они были такими, или тот, которого нашли, чем-то болел, и рог у него не вырос.

**Микрозавры** («мелкие ящеры») — загадочные создания, то ли амфибии, то ли реп-

Взрослый



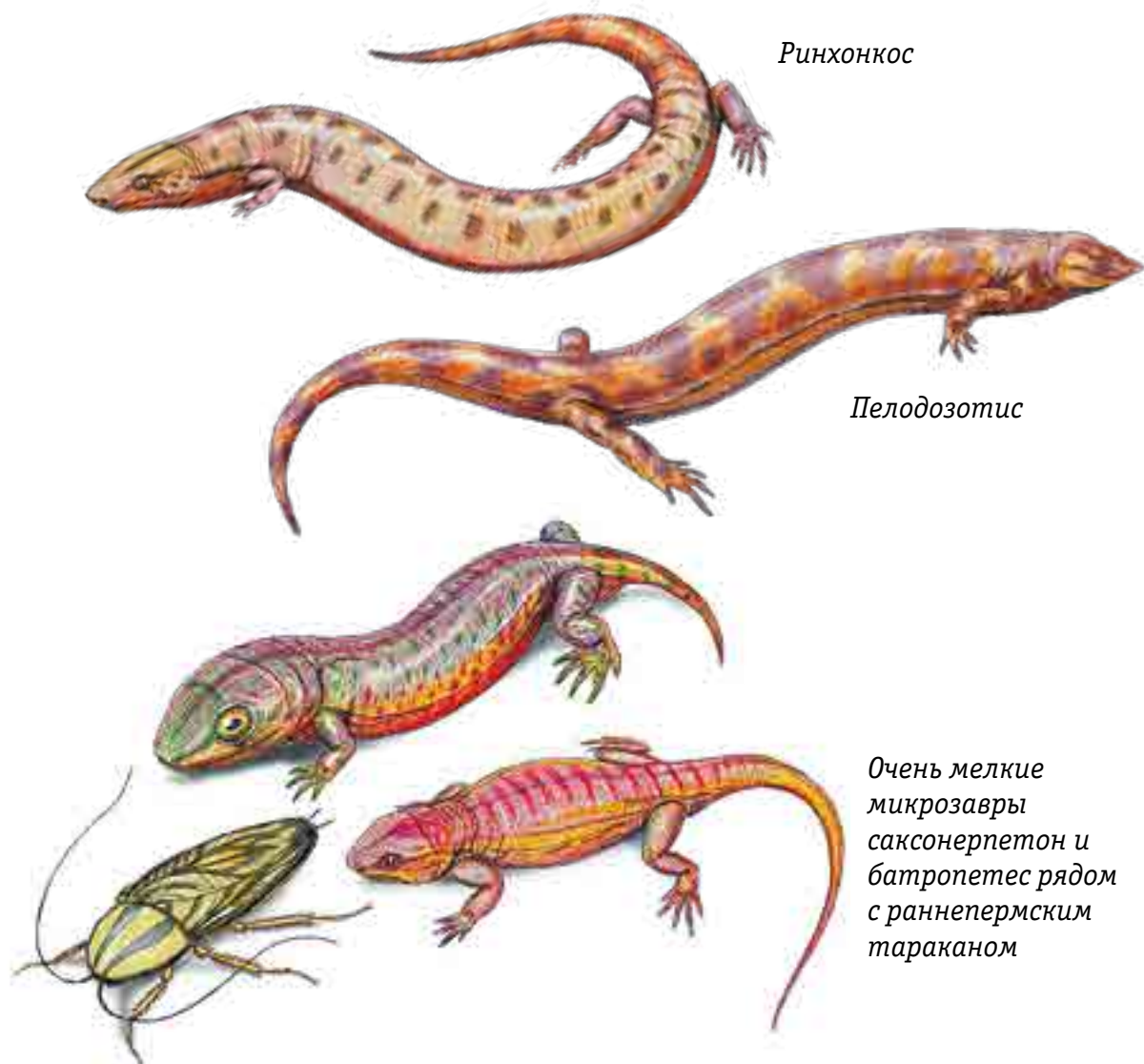
Личинка

Диплокаулус с личинкой



Череп диплокаулуса из книги Ч. Штернберга

тилии. Все они обычно маленькие, только некоторые пермские доходили до полуметра в длину. Они очень разнообразны — и водные вроде саламандр, и наземные «ящерки», и роющие змееподобные, и большеголовые толстые пожиратели моллюсков. Появились микрозавры в каменноугольную эпоху, а дожили до конца перми. Больше всего микрозавров нашли в ранней перми Северной Америки. Некоторые, например **ринхонкос** — змееподобные, но с маленькими лапками. Они, подобно современным червьям, рылись в лесной подстилке, добывая червей и насекомых. А вот остодолепиды, такие как североамериканский **пелодозотис**, тоже роющие (у них голова в форме лопатки), но крупные — боль-



*Ринхонкос*

*Пелодозотис*

*Очень мелкие микрозавры саксонерпетон и батропетес рядом с раннепермским тараканом*



*Брахидектес*

*Пантилус*

ше 60 см длиной. Некоторые микрозавры, самые мелкие, имели длину черепа менее 1 см. Таковы, например, **саксонерпетоны** и **батропетесы** из ранней перми Чехии, похожие на крохотных ящериц. Такие мелкие создания могли питаться только насекомыми. У **пантилуса** огромная голова и коренастое туловище с куцым хвостом. Зубы тупые и расположены в несколько рядов. Наверное, он питался моллюсками или насекомыми. У всех микрозавров тело покрыто мелкой чешуёй, могли быть когти. Сейчас учёные думают, что микрозавры ближе к настоящим рептилиям, а раньше их считали предками червяг. Последние микрозавры найдены у нас в России, в Вязниках во Владимирской области — это самые поздние пермские отложения.

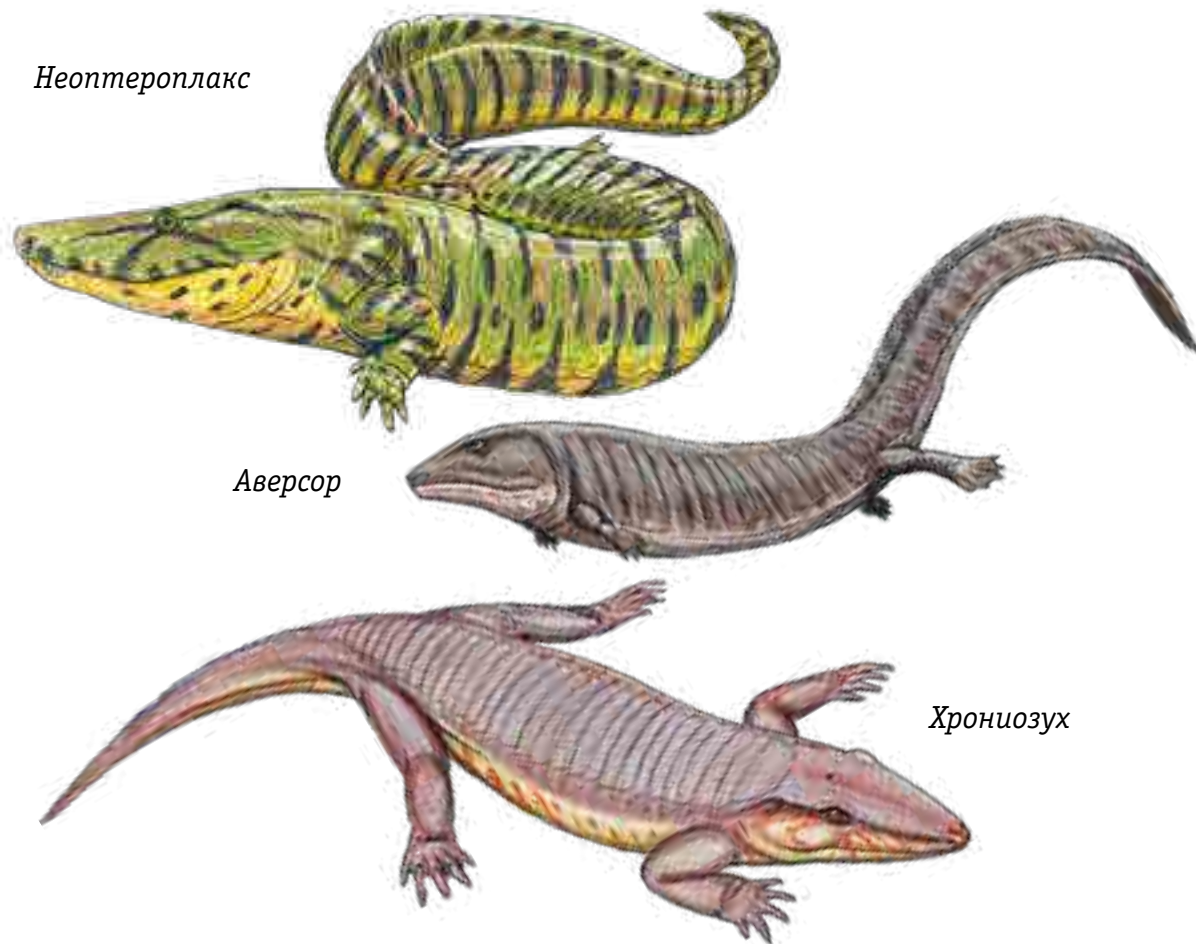
**Лизорофы**, или **брахидектесы** — удивительные создания с очень маленькой головой, длинным змеевидным телом, коротким хвостом и маленькими лапками. В длину такие существа доходили до полуметра и более. Они всю жизнь проводили в мутной воде мелких водоёмов, даже сохраняли жабры. В сухой сезон закапывались в норы и впадали в спячку. Внешне, да и по образу жизни лизорофы похожи на современных примитивных земноводных амфиум. Но по происхождению они ближе к микрозаврам.

**Угольные ящеры и лягушкоящеры**

Среди древних четвероногих, которых обычно считают амфибиями, есть существа с пятипалой передней лапкой и узким, как у рептилий, черепом. Скорее всего, они ближе к рептилиям, чем к современным земно-



Неоптеролакс



Аверсор

Хрониозух

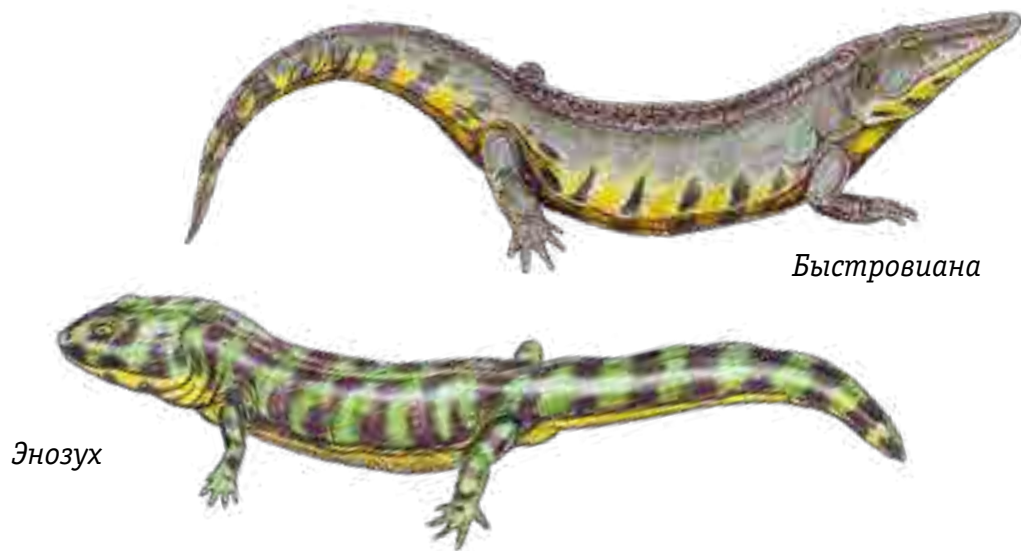
водным. Первые их остатки нашли в отложениях каменного угля и поэтому называли угольными ящерами или **антракозаврами**. Примитивные антракозавры — длиннотелые и длиннохвостые водные хищники с маленькими конечностями. Некоторые были больше 4 м длиной. В начале перми их почти не осталось. В самых древних пермских слоях Нью-Мексико нашли череп **неоптеролакса** длиной более 30 см с огромными острыми зубами. Неоптеролакс жил в крупных водоёмах и ловил рыбу. А вот у чуть более поздней и меньшей по размеру североамериканской **арчерии** зубы мелкие и морда длинная: она могла питаться водными беспозвоночными вроде рачков. Последний примитивный антракозавр — **аверсор** из Инты. Он совсем мелкий, около метра в длину.

Родичами антракозавров могут быть удивительные **хрониозухии**, появившиеся в середине пермского периода. Первые хрониозухии известны

из средней перми Китая, позже они появляются в Приуралье и Поволжье. Доживают до середины триаса в России, Западной Европе и Фергане.

Самая удивительная особенность хрониозухий — спинной панцирь. Он состоит примерно из 30 пластин (каждая соответствует одному позвонку). Пластины могут прирастать к позвонку или быть плотно скрепленными с ним связками. У настоящих хрониозухий задняя пластина передней частью лежит поверх предыдущей. Между пластинами есть замки-сочленения. Пластина разрастается в стороны в виде «крыльев» разной ширины (выделяют узкопанцирных и широкопанцирных хрониозухов), в середине над позвонком пластина слегка приподнята. Панцирь таким образом может перекрывать всю ширину спины или только область вдоль позвоночника. 30 пластин расположены от затылка до основания хвоста. В отличие от панциря крокодилов, у хрониозухов на каждом сегменте пластина непарная. В целом эта конструкция укрепляла спину (это позволяло двигаться по суше) либо служила для защиты, а также как запас кальция для костей. Пластины слегка ограничивали изгибы тела в стороны, но могли скользить перекрывающимися частями друг по другу. Свободная поверхность пластин покрыта орнаментом в виде гребней или бугорков. Возможно, поверх них была толстая кожа или роговой чехол. Узор панциря для каждого вида уникальный. Череп хрониозухий напоминает череп крокодила: с длинной острой зубастой мордой и приподнятыми вверх крупными глазами. Перед глазами есть костные окна — в них могла быть солевая железа. Крыша черепа иногда укреплена костными гребнями. В толще костей нижней челюсти есть остатки канала боковой линии. Ноги, вероятно, были не очень длинными. Хвост длинный и высокий.

Эти странные существа вели разнообразный образ жизни. Вероятно, большинство из них были всё-таки водными — их массовые захоронения встречены вместе с остатками рыб. Возможно, хрониозухии гибли в пересохших водоёмах. Тем не менее, недавний анализ структуры панциря позволил предположить, что некоторые широкопанцирные хрониозухии могли быть наземными. Это противоречие объяснимо, если предположить, что хрониозухии жили в условиях очень мелкой воды (неглубокий слой воды покрывал равнины во время разливов рек, да и солёные озёра могли тоже быть очень мелкими). Они бродили «по колено» в воде, собирая рыбу на отмелях.



Возможно остатки храниозухий могли быть известны уже в XVIII веке — в летописях пугачёвского времени упоминаются «каменные осетры», которых находили по берегам рек в Оренбуржье. Действительно, остроносый храниозух отдалённо напоминает осетра!

Храниозухии были разными — от полуметра до более 3 м в длину. Каждый вид храниозухии характерен для определённого этапа позднепермского времени. Поскольку спинные щитки встречаются в отложениях очень часто, то геологам и палеонтологам удобно по щиткам храниозухов уточнять возраст отложений. Это называется руководящими ископаемыми.

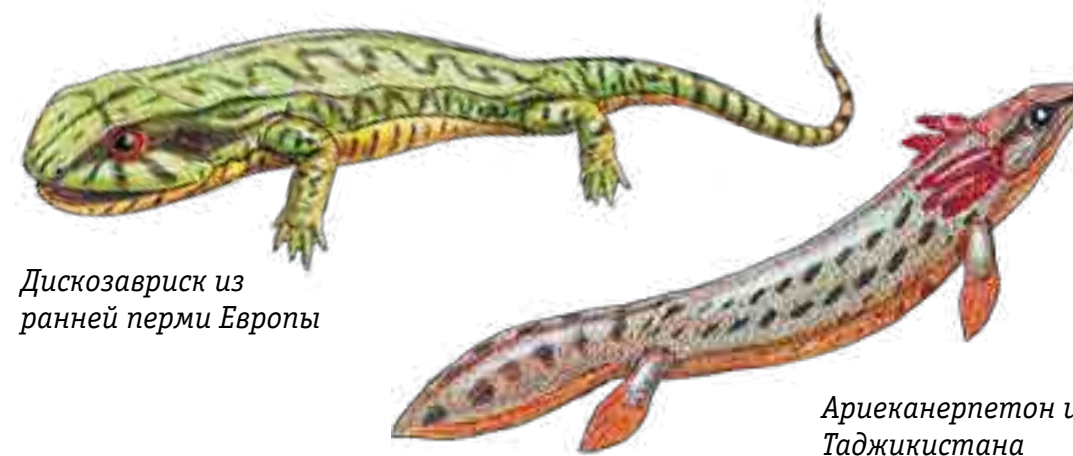
Родичи храниозухов — **быстровианы**. У них обычно щитки очень узкие. Названы быстровианы в честь выдающегося советского палеонтолога, анатома и художника А. П. Быстрова. Впервые описаны учеником Ефремова Б. П. Вьюшковым в 1957 году по туловищному позвонку с приросшим щитком из раскопок верхнепермского периода во Владимирской области. Жили они и в Китае. Быстровианы — довольно крупные животные, длина черепа могла достигать 25–40 см. Череп довольно высокий и без предглазничного окна. Зубы на челюстях и на нёбе крупные, острые. Спинной панцирь из очень узких щитков с ячеистым рисунком. Щитки перекрывали друг друга спереди назад (передний щиток поверх заднего). У настоящих храниозухов перекрытие щитков обратное — задний поверх переднего. Поскольку щитки узкие, тело быстровиан было

более подвижным, чем у храниозухов. Вероятно, это наземные хищники, хотя могли быть полуводными, как крокодилы. Характерны для самых поздних пермских отложений. Быстровианы дожили до середины триаса в Приуралье и Западной Европе.

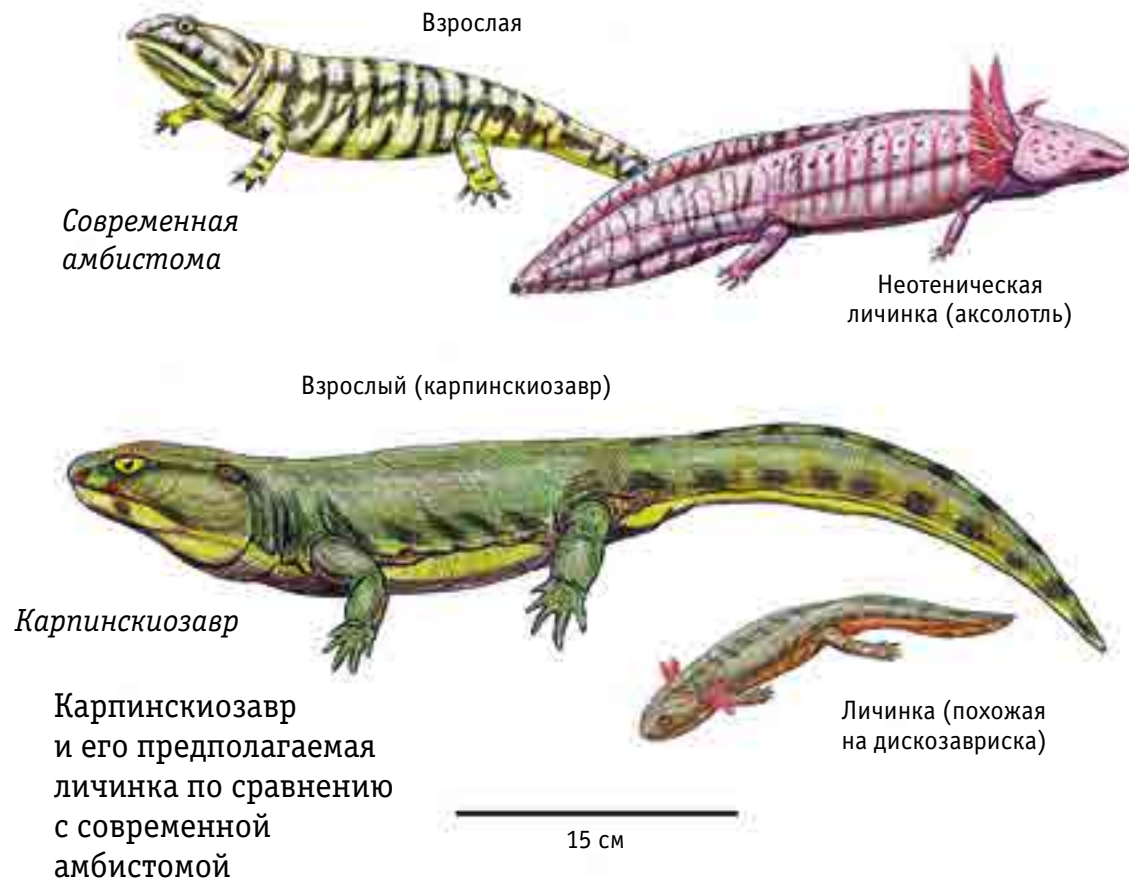
Родичами антракозавров могут быть среднепермские **никтибоэты** и **энозухи** из Приуралья — похожие на крупных саламандр, они охотились за насекомыми и другой мелкой живностью по берегам пресных водоёмов.

**Лягушкоящерами**, или **батрахозаврами** Иван Ефремов назвал пермских четвероногих, которые похожи по строению и на амфибий, и на рептилий — и неясно, куда их относить. Скорее всего, у всех них были водные личинки, поэтому батрахозавры, наверное, амфибии.

**Сеймурии** — самые известные из батрахозавров. Примитивные сеймурии называются **дискозаврисками**. Они похожи на саламандр, но покрыты чешуёй. Взрослые достигали в длину 45 см, но находят обычно остатки личинок — личинки жили в воде и хорошо сохраняются в озёрных отложениях. Сам дискозавриск найден в ранней перми Чехии. А в Таджикистане нашли его родственника — **ариеканерпетона**. Молодь ариеканерпетонов жила в мелких солёных озёрах, где не было рыбы. Личинки ариеканерпетона сами выглядят почти как рыбы: вместо лапок ласты, есть наружные жабры. Взрослые дискозавриски могли охотиться на суше, но в ущелье Ариекан все находки (даже самые крупные, с черепами больше 5 см длиной) — водные. Может быть, ариеканерпетоны всю жизнь проводили в воде. Личинки ловили водных насекомых и рачков, а вот более







крупные ариеканерпетоны могли питаться своими же личинками. Сейчас в некоторых озёрах Сибири так живут окуни.

**Карпинскиозавр** из поздней перми Архангельской области похож на крупную, до 1 м длиной чешуйчатую саламандру. Карпинскиозавр — хищник, у него была барабанная перепонка и, значит, он мог охотиться на суше. В более ранних отложениях перми Оренбуржья находили остатки небольших четвероногих, похожих на дискозаврисков. По мнению М.Ф. Ивахненко, это личинки карпинскиозавров.

**Сеймурия** — наземное животное, она похожа на небольшого крокодила и к воде возвращалась лишь для размножения. Нашли сеймурию в ранней перми Техаса ещё в конце XIX века возле города Сеймур. Долгое время её считали рептилией, да и сейчас иногда изображают в книжках как пример самой древней рептилии. Но сеймурии не рептилии, хотя жили рядом с настоящими рептилиями и звероящерами. В длину взрос-



Сеймурии из Тамбаха



Череп ринозавриска (из атласа по палеонтологии 1857 года)

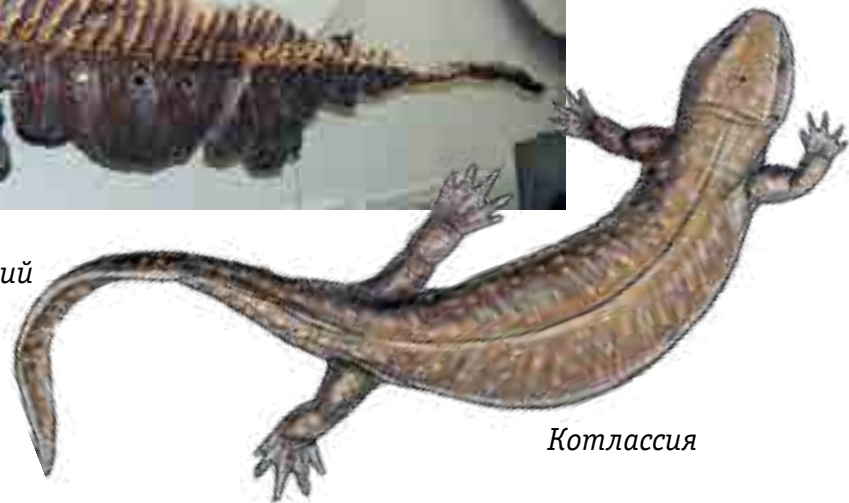


Ринозавриск

лые сеймурии достигали 90 см. Зубы у сеймурий острые, они ели любую живность, какую могли поймать. Жили сеймурии и в ранней перми Германии: там, к примеру нашли пару сеймурий, погибших рядом и так захороненных на 270 миллионов лет. У нас в Оренбургской области давным-давно нашли череп ящера, которого в 1847 году Фишер фон Вальдгейм назвал **ринозавриском**. Череп давно утерян, остались гравюры с его изображением, череп чрезвычайно сходен с черепом сеймурии.



Скелет котлассии  
(Палеонтологический музей)

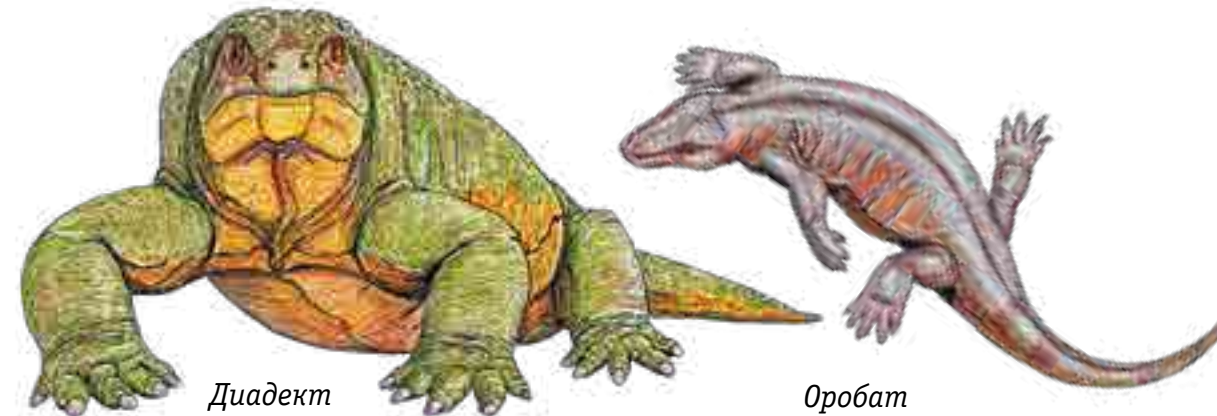


Котлассия

**Котлассии** — потомки сеймурий, перешедшие к жизни в воде и, предположительно, к питанию водорослями. Первые котлассии, лепторофы, появились в середине пермского периода. Сама **котлассия** описана Амалицким из знаменитого местонахождения Соколки возле города Котласа. Все котлассии похожи на крупных, до 1,2 м длиной, стройных саламандр. Кожа у них голая, хотя вначале котлассии приписывали щитки от хронюзухов. По одной из гипотез, котлассии очень необычны: все современные взрослые амфибии только хищники, а тут животное выглядит, как саламандра, но ест водоросли. Больше в истории такого не было. Только головастики некоторых лягушек в наше время питаются водорослями.

### Диадекты и их родичи

В начале пермского периода самыми крупными четвероногими на суше были неуклюжие создания, похожие на современных ящериц игуан, только крупнее и массивнее. У них передние зубы торчали вперёд и вниз, как у лошади, а задние — расширены поперечно. Э. Д. Коуп назвал их **диадектами**, то есть «крестообразно-кусающими». У диадектов очень толстые кости, мощные короткие лапы, есть мелкие костные щитки на голове и, похоже, на спине. Теменной глаз огромный, есть ушная вырезка — они могли слышать звуки в воздухе. Североамериканский **диадект**



Диадект

Оробат



Скелет лимносцелиса



Лимносцелис

в длину достигал трёх метров. В ранней перми Европы жили его мелкие родичи, меньше метра длиной, например **оробат** из Германии. Там же нашли ископаемые следы каких-то ящеров. Когда их сравнили со строением лап оробата, то оказалось, что это следы оробатов и других некрупных европейских диадектов. Последние диадекты жили в конце перми в Китае. Считается, что диадекты питались растительностью. Они отрывали листья или ветки передними «резцами», а потом раздавливали их задними широкими бугорчатыми зубами. Могли они есть водоросли, нараставшие в виде ковров на поверхности мелких водоёмов. Более примитивные



родственники диадектов могли быть хищниками, как полтораметровый **лимносцелис** из самых поздних каменноугольных или ранних пермских отложений Нью-Мексико. У него длинный низкий череп, зубы все острые и мощные, особенно верхние передние — как резцы у млекопитающих. Притом зубы устроены, как у лабиринтодонтов. Тело длинное, ноги мощные и короткие, пальцы без когтей, хвост длинный. Первый найденный лимносцелис, замечательно сохранившийся, видимо «тихо умер в мелком пруду», как писал С. Виллистон. Отсюда и название — «превратившийся в скелет в стоячем водоёме». Передвигались такие существа очень медленно, поэтому ловить могли только такую же неуклюжую добычу.

До сих пор не ясно, были ли диадекты и лимносцелисы рептилиями, или всё-таки амфибиями. Откладывали они яйца на суше или метали икру в водоёмах? Может быть, как некоторые современные саламандры, они во влажных местах откладывали крупные яйца с тонкой оболочкой.

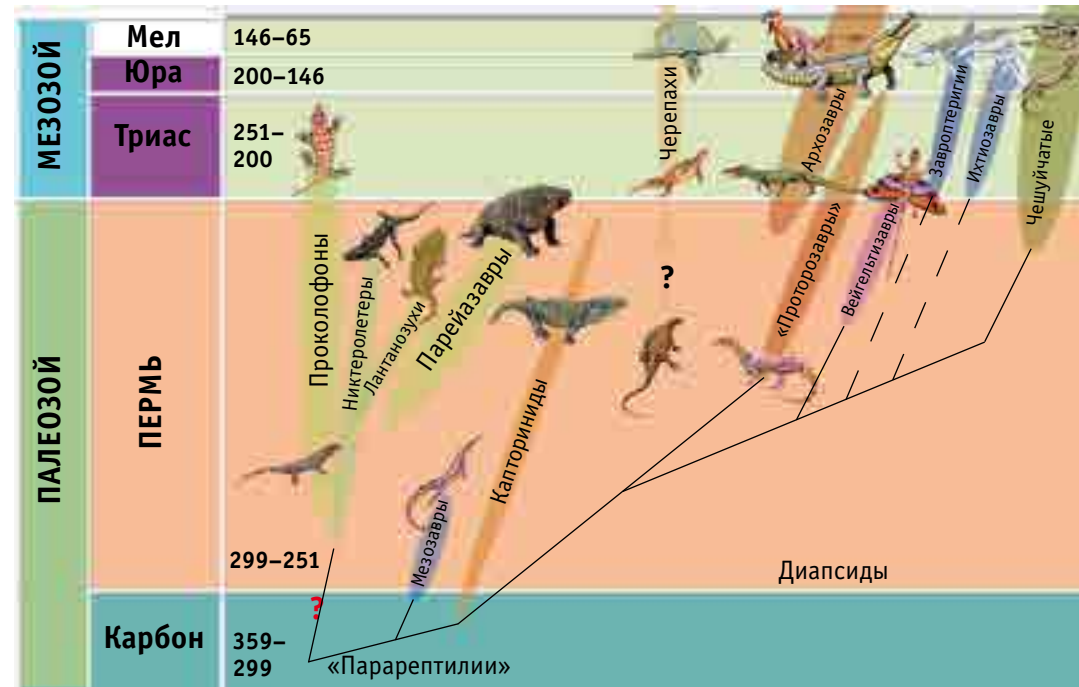
**Анапсиды и «околорептилии»**

У амфибий обычно нет окон в крыше черепа позади глаз. Высшие позвоночные, появившиеся более 340 миллионов лет назад, довольно быстро

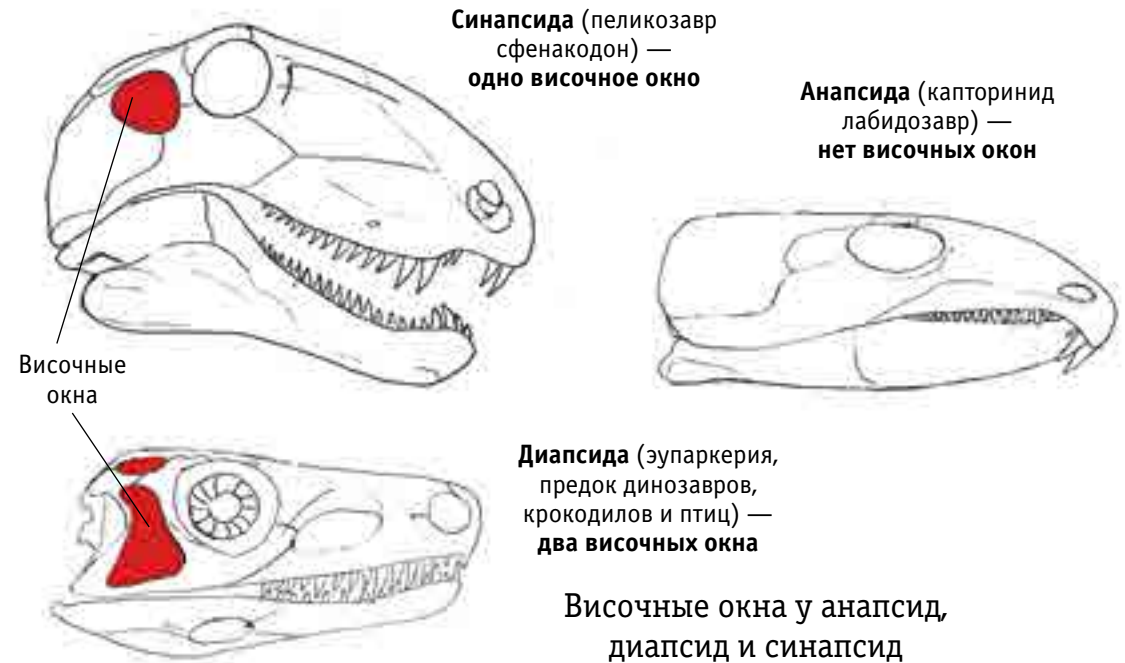
разделились на несколько ветвей. Одно из важных отличий между различными наземными четвероногими — окна, отверстия в височной части черепа. У части высших позвоночных окон так и не возникло — мы называем их **анапсидами**, то есть «лишёнными окон» (обычно современными их представителями считают черепахи, но в этом есть некоторые сомнения). Другая ветвь обладала двумя (верхним и нижним) окнами (это все известные нам современные **рептилии**, включая птиц) — **диапсиды** («двухоконные»). Наконец, у третьей группы окно было только одно (у человека и других млекопитающих такое окно образует скуловую дугу), нижнее. Их назвали **синапсидами**. Это и означает — «с одним окном». Впрочем, нет уверенности, что все синапсиды относятся к одной группе. Зачем нужны височные окна, до сих пор не очень понятно. Скорее всего, их появление связано с развитием жевательных мышц и облегчением черепа.

А ещё все рептилии либо откладывают яйца на суше (либо рожают живых детёнышей). И это — главное их отличие от амфибий (и рыб).

Некоторых анапсид иногда называют **парарептилиями**, то есть «околорептилиями», потому что они развивались как бы параллельно настоящим рептилиям-диапсидам. Но сейчас некоторые учёные считают их ближайшими родичами диапсид.



Родословная рептилий

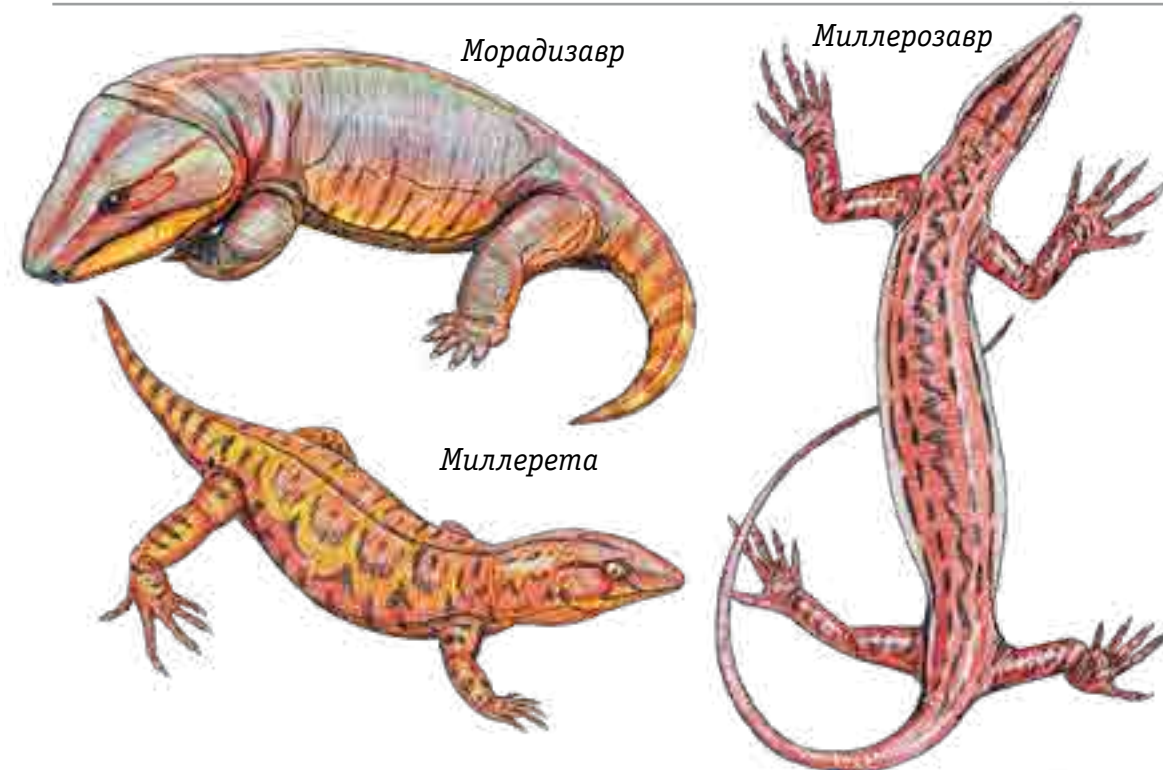
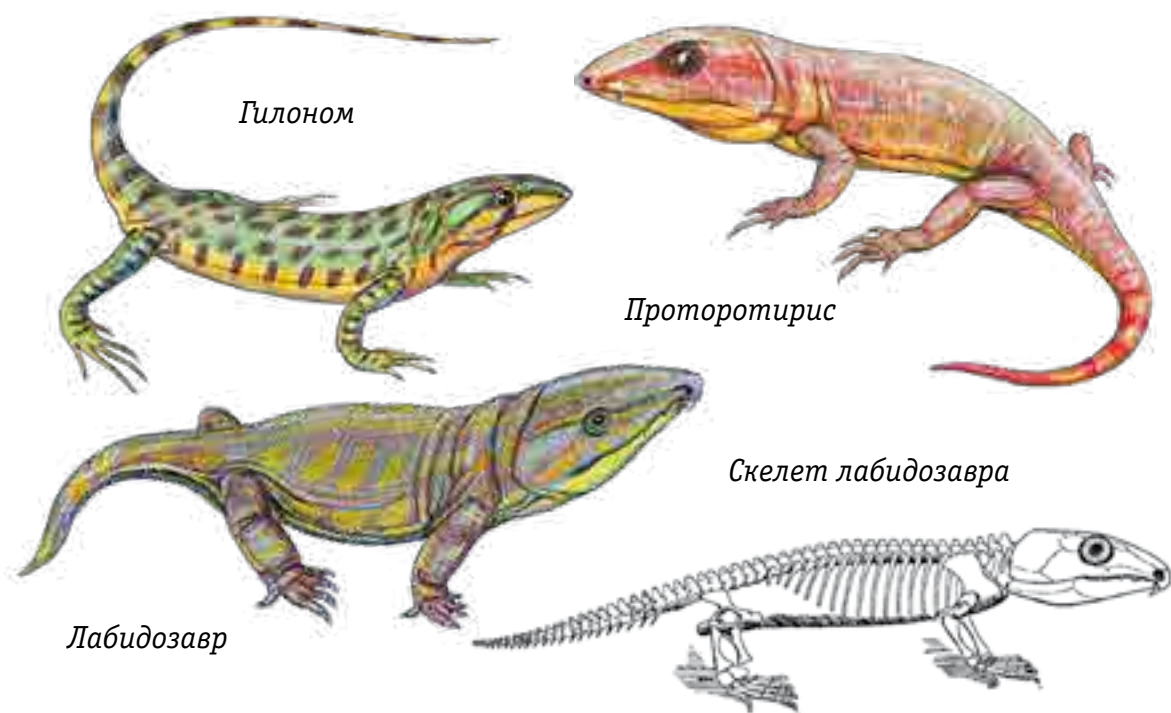


**Примитивные анапсиды (капториноморфы)**

Самой древней рептилией обычно считается живший в середине каменноугольного периода **гилоном** — создание, выглядевшее как небольшая ящерка, но со сплошным черепом. Гилоном — один из первых представителей группы **капториноморф** — так когда-то называли всех примитивных рептилий-анапсид. Сейчас это название оставили за одной группой анапсид, куда включили родичей гилонома и странных раннепермских **капторинид**, или «хватающих морд». Очень похожие на гилонома существа дожили почти до середины пермского периода. Они, как современные ящерицы, питались насекомыми и червями, мелкими четвероногими. Первые капториниды, такие как **проторотириис** или **тюринготириис**, не отличались от своих предков, только голова у них становилась крупнее да передняя часть верхней челюсти стала загибаться вниз. У настоящих капторинид верхняя челюсть на переднем конце резко загнута вниз, как клюв, и усажена крупными зубами. Отсюда и «хватающая морда». Кого они хватали — неясно, скорее всего крупных насекомых. Сам **капторин** — мелкое животное до 45 см длиной. **Лабидозавр** крупнее: почти метр. У лабидозавра очень крупная голова и короткий хвост. Самое примечательное в лабидозавре то, что его задние зубы (в виде тупых колышков) могли стоять в челюсти не в один, а в два ряда. Это позволя-

ет что-то раздавливать во рту, но что — неясно. Может быть, лабидозавр уже мог питаться растительностью? Известен кусок челюсти лабидозавра со следами кариеса на зубах. Несчастливая рептилия, видимо, страдала от зубной боли. Более крупные и поздние капториниды обладали множеством рядов (до 10–12) тупых зубов в задней части челюстей и, похоже, питались растительностью. Все капториниды, как современные ящерицы, могли отбрасывать хвост в случае, если их кто-то за хвост хватал. Скелет известных капторинид выглядит как скелет ящериц, но более массивный, с мощными лапами и недлинным хвостом. Животные явно наземные, но структура костей черепа не исключает отсутствия чешуи. Возможно, шкура была голая, но сухая и кожистая (как у терапсид). Капториниды найдены в ранней перми Северной Америки и Европы, в середине перми появились в России в Приуралье, жили они и в Китае, Южной Африке, а до конца перми дожили в Марокко.

**Гекатогомфий** («гвоздь богини Гекаты») — представитель капторинид из среднепермского местонахождения Горки в Кировской области. Его описали в 1957 году Б.П. Вьюшков и П.К. Чудинов, ученики И.А. Ефремова. Известны лишь челюсти. Это было животное мелких размеров (с черепом около 10–15 см длиной, общая длина до 40 см). Внешне гекатогомфий мало отличался от североамериканского лабидозавра, но был





мельче. Обычно капторинид с многорядными зубами считают растительными, но у гекатогомфия нет следов горизонтального истирания зубов — пищу он не жевал, а раздавливал. Такой пищей могли быть насекомые и другие беспозвоночные. Длинные, направленные вертикально вниз «резцы» верхней челюсти могли помогать вытаскивать добычу из нор. Гекатогомфий известен не только из Кировской области, но и из одновозрастного местонахождения Берёзовые Полянки в Татарстане. Самый последний из капторинид — громадный **морадизавр** из поздней перми Марокко. У него череп длиной больше 40 см, очень мощные ноги — чтобы держать вес тела. Зубы тупые, их не меньше 12 рядов. Такое создание явно питалось растениями.

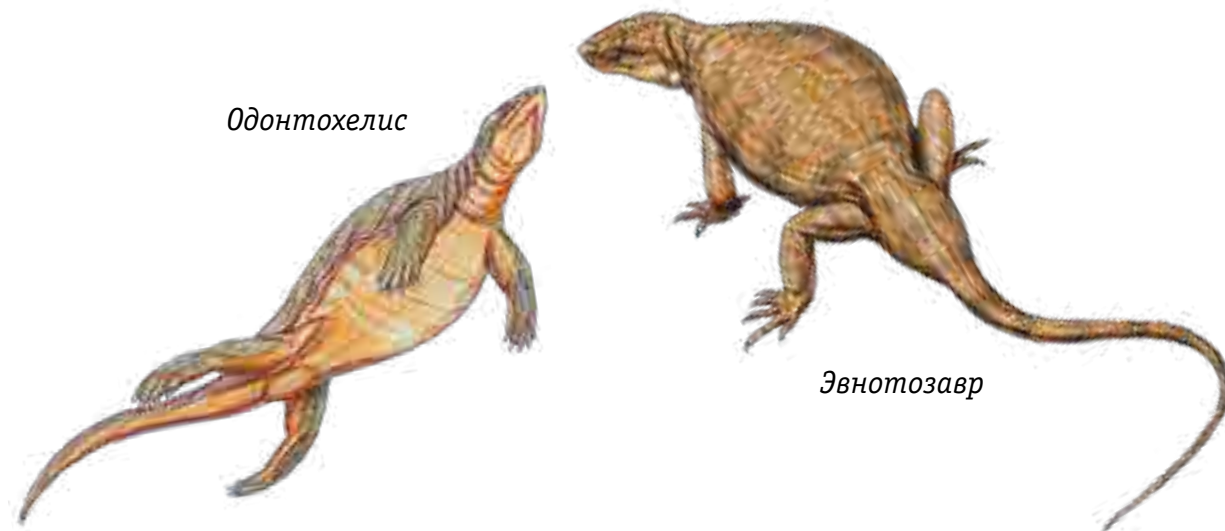
### Ящеры Миллера

В средней — поздней перми Южной Африки находят остатки мелких рептилий, похожих на ящериц. Черепа у них сплошные, но у некоторых есть небольшая вырезка внизу височной области, у некоторых — маленькое височное окно. Есть вырезка для барабанной перепонки. Этих ящеров называли **миллеретидами** — «ящерами Миллера» — в честь геолога Миллера. Раньше их считали предками ящериц, но это оказалось не так. Не исключено, что миллеретиды — дальние родичи черепах. У **миллереты** тело, как у ящерицы, но рёбра широкие, чтобы туловище было прочнее. Наверное, такие ящеры (до 50–60 см длиной) жили в норах и в каменистых осыпях. Питались они насекомыми. Интересно, что у **миллерозавра** тело стройное и рёбра обычные, тонкие — он вообще больше похож на ящерицу варана.

### Эвнотозавр

Происхождение черепах — одна из великих загадок природы. Первые черепахи жили в триасе и были уже одеты панцирем и лишены зубов. Недавно в раннем триасе Китая нашли очень примитивную водную черепаху **одонтохелиса** — с недоразвитым спинным панцирем и с зубами. Но от кого произошли черепахи — неясно. У черепах в черепе нет окон, поэтому их относят к анапсидам. Молекулярно-генетический анализ показал, что черепахи близки к настоящим рептилиям — крокодилам и ящерицам.

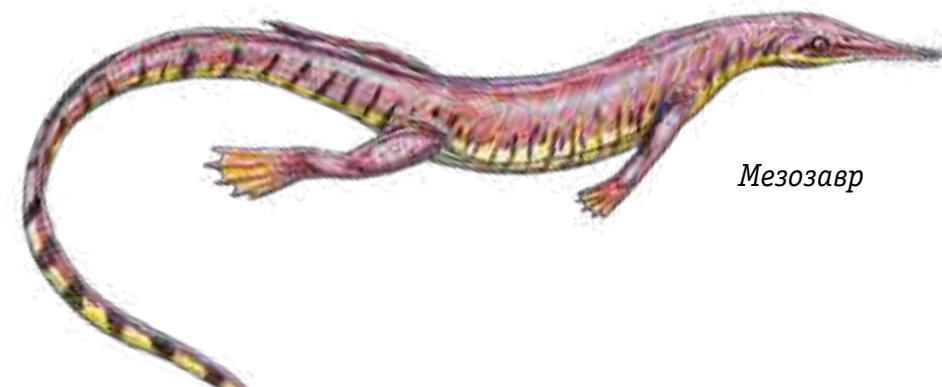
На роль предка черепах уже очень давно выдвигают странную рептилию — **эвнотозавра** («истинно южный ящер») из средней перми Юж-



ной Африки. У него очень широкие рёбра и короткое туловище — а ведь панцирь черепах возник из расширенных рёбер (сверху одетых костными щитками). Хвост длинный, лапки мощные — эвнотозавр жил в норах и рылся в земле. Голова у него угловатая, с короткой мордой, есть вырезка внизу щеки. Зубы тупые. Эвнотозавр — мелкий ящер длиной около 30 см. Наверное, он питался самой разной пищей: и червями, и растительностью. Его предками могли быть миллеретиды. Подтверждением родства эвнотозавра с черепахами может служить находка в раннем триасе Германии маленькой рептилии **паппохелиса**, промежуточной между эвнотозавром и одонтохелисом.

### Мезозавры

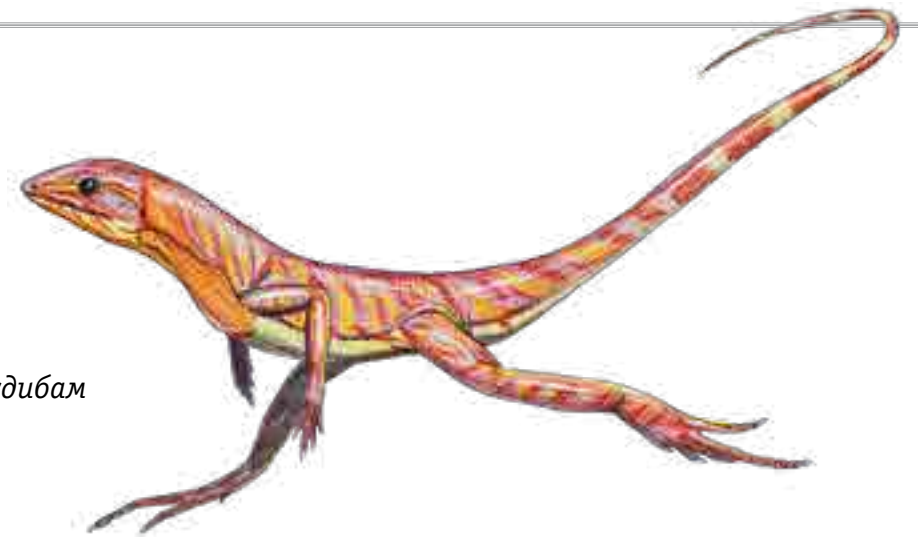
В начале — середине пермского периода Атлантического океана не было. Но между Южной Америкой и Южной Африкой плескалось неглубокое море-озеро Ирати. В море жили всякие ракообразные, какие-то черви. Рыб не было — море было очень солёным, безжизненным на



глубине. Вокруг моря-озера высились вулканы, росли леса из глоссоптерисов. Где-то далеко на юге ещё оставались ледники, вода в море-озере оставалась прохладной. Из позвоночных в солёной воде обитали только мелкие водные рептилии. Их назвали **мезозаврами**, «средними ящерами». В длину мезозавр не больше метра. Он похож на маленького крокодила. Но мордочка очень тонкая, а зубы длинные, как иголки, и торчат из пасти во все стороны. Череп у мезозавра с одной парой нижних височных окон. Рёбра утолщены — так увеличивается вес тела и удобнее нырять. Мезозавры питались беспозвоночными, например рачками, которых фильтровали длинными зубами. Могли глотать и собственных детёнышей. Мезозавры — первые водные рептилии, хотя у них лапки не превратились в ласты, а соединены перепонкой. Но жили они почти всё время в воде. Самое удивительное — мезозавры рождали живых детёнышей. Похоже, что на берегах моря-озера негде было откладывать яйца. Одинаковые мезозавры найдены и в Южной Америке, и в Южной Африке. Когда-то это стало одним из доказательств теории дрейфа континентов. Ведь переплыть большой океан мезозавры не могли — значит, Атлантического океана тогда не было.

### Болозавры

В 1878 году Э.Д. Коуп описал из ранней перми Техаса череп маленькой рептилии с одним нижним височным окном. Он назвал животное **болозавром**. Коуп считал болозавра пеликозавром. Сейчас болозавров относят к анапсидам, возможно, они родичи парейазавров. У североамериканского болозавра череп 3 см длиной. Он похож на небольшую ящерицу-игуану. У нас в Приуралье, возле города Белебей в Башкирии нашли остатки болозавров, которых так и назвали — **белебей**. Белебей



Зудибам

был описан М.Ф. Ивахненко в 1973 году. Известны несколько черепов и полные скелеты. К этому же роду может принадлежать гигантский (с черепом длиной до 18 см!) болозавр **давлеткулия** из местонахождения Яман-Юшатырь в Оренбургской области. Недавно особые виды белебея найдены в фауне Дашанкоу в Китае и в ранней перми Франции.

Длина черепа белебея до 7 см. Череп очень похож на череп растительных ящериц типа игуан, но имеет всего одно височное окно. Темной глаз и глазницы крупные. Зубы большие, своеобразной «уступчатой» формы, косо посаженные (ось зуба идет поперёк оси челюсти немного наискось). При закрытом рте верхние и нижние зубы соприкасались, как лезвия ножниц, и затачивались друг об друга. Передние зубы типа резцов позволяли отрывать кусочки растений, а задние настигали их. Животное питалось растениями, возможно, даже свежими. Остальной скелет удивительно похож на скелет современных крупных ящериц игуан. Длина белебея могла быть до 50 см (а давлеткулии — до 1,5 м!). Вероятно, эти болозавры жили целыми колониями в относительно удалённых от воды местах, настигая зубами разнообразную растительность.

Из ранней перми Тамбаха в Германии известен необычный маленький болозавр — **зудибам** («истинно двуногий»). У него очень длинные задние ноги. Вероятно, зудибам мог быстро бегать на задних ногах — впервые в истории Земли. Позже такой способ передвижения стал обычным для динозавров.



Болозавр

Белебей



«Ночные губители» и «щекастые ящеры»

В 1938 году из среднепермских отложений реки Мезень И.А. Ефремов описал небольшого ящера, которого назвал **никтеролетером** — «ночным губителем». Ефремов считал это животное котилозавром. Позже множество родичей никтеролетера нашли в средней — поздней перми Приуралья и Поволжья (**башкиролетер, макролетер, эмеролетер**). Сейчас эту группу сближают с предками **парейазавров**. А произошли они, может быть, от животных типа сеймурий.

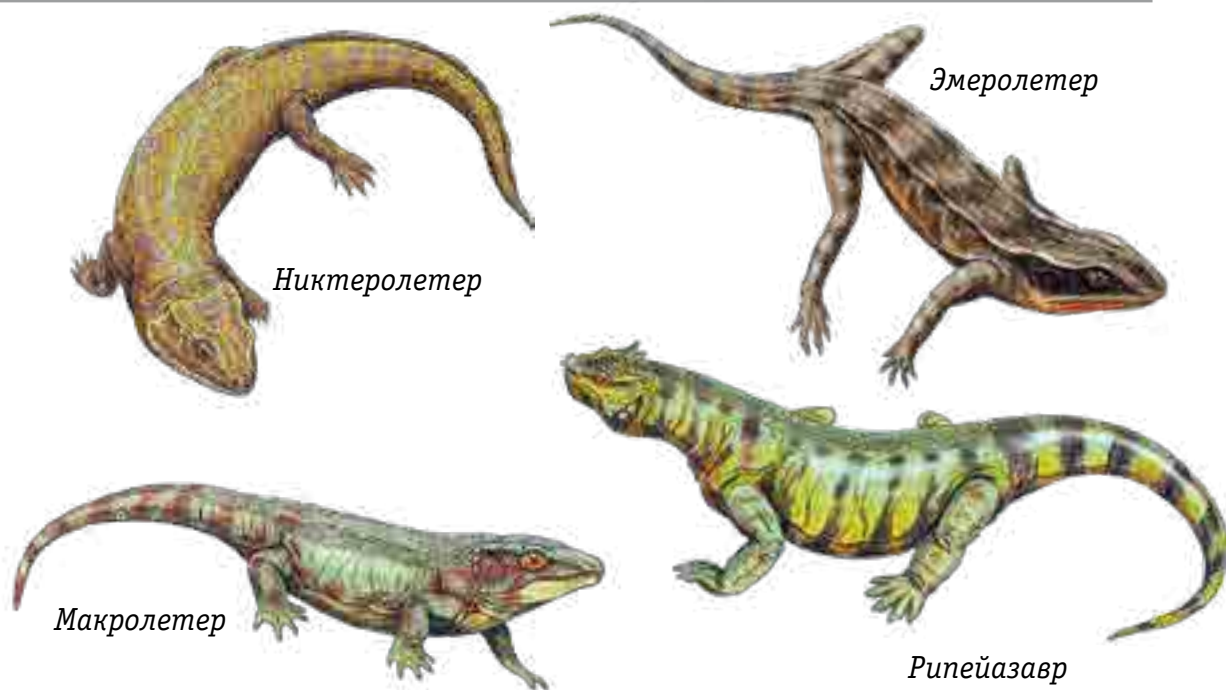
Никтеролетер — мелкое ящерицеобразное животное длиной до 30 см. У него огромные глазницы, глубокая ушная вырезка (вероятно, содержащая настоящую барабанную перепонку). Не исключено, что ящера покрывала пронизываемая железистая кожа. Обладал хорошим слухом и, вероятно, мог издавать звуки (иначе зачем ему барабанная перепонка). Из-за очень больших глаз Ефремов посчитал никтеролетера ночным животным, охотником за мелкой добычей — так и назвал.

Питался никтеролетер мелкими беспозвоночными и, возможно, водной растительностью (водорослями). Обитал на побережьях водоёмов среди каламитовых зарослей. По повадкам мог напоминать лягушек. В случае опасности никтеролетеры громко квакали и прятались в воду.

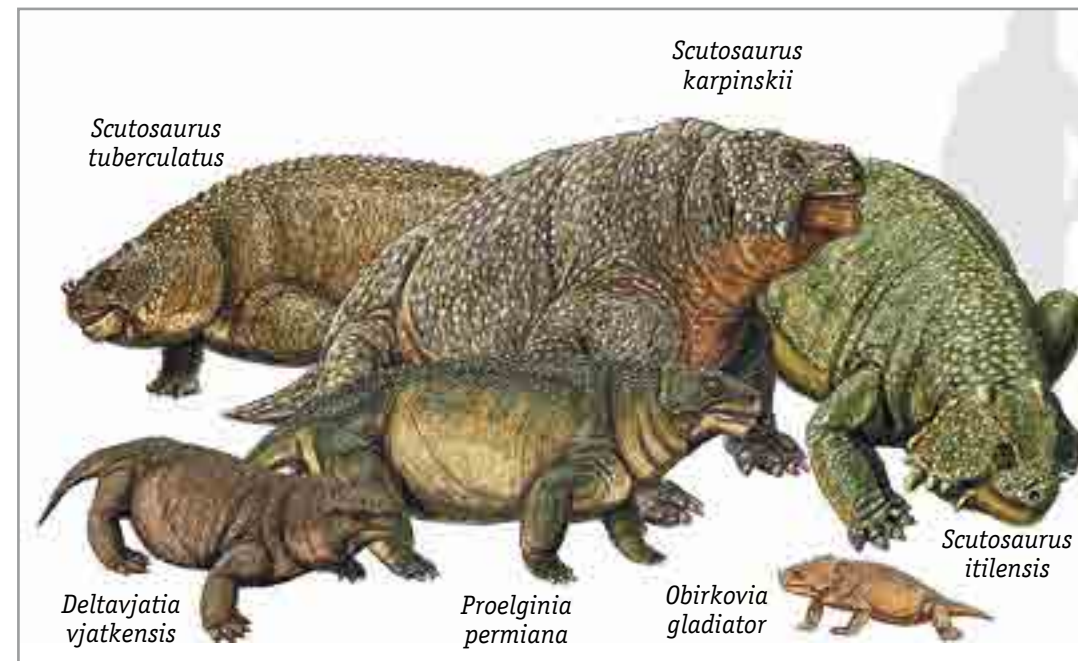
Башкиролетеры и эмеролетеры выглядели примерно также. Эмеролетеров в Котельниче (это возле города Киров) находили в виде свернувшихся калачиком скелетиков — похоже, они погибли в норках во время спячки.

**Макролетер**, или «большой губитель» описан Г.И. Твердохлебовой и М.Ф. Ивахненко в 1984 году. Череп макролетера около 10 см в длину, треугольный, бугристый, с торчащими «щеками», крупными удлинёнными глазницами (в их задней части могли располагаться участки челюстных мышц или железы), большим теменным глазом. Ушная вырезка глубокая, окружённая ямками для желёз. Зубы крупные и острые. Тело как у ящерицы, с недлинными ногами. Общая длина могла быть до 60 см. У макролетера была мягкая железистая кожа, острое зрение и слух (в ушных вырезках находились барабанные перепонки). Это страшный хищник, охотившийся за мелкой добычей — прежде всего, за молодью проколофонов **никтифруретов**, колонии которых населяли берега лагун. Остатки макролетера найдены и в средней перми Оклахомы в США — это доказывает связь северных континентов того времени друг с другом.

В Оренбургской области вместе с болозаврами белебеями жило странное животное, **рипейзавр**. Его тоже нашёл и описал Ефремов



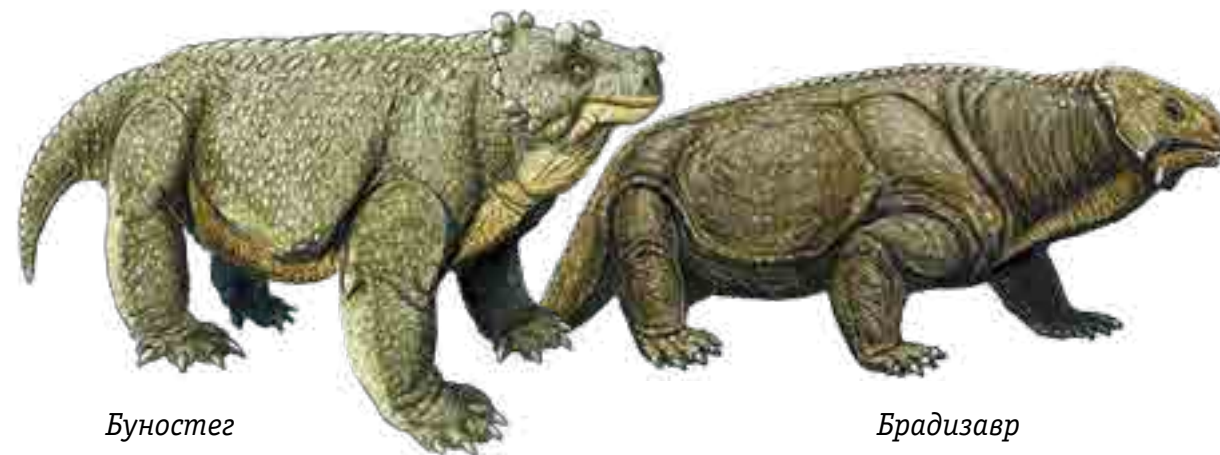
Парейазавры перми России



в 1940 году. Длина черепа рипейзавра около 12 см, общая длина до 120 см. Череп низкий, треугольный, с костными разрастаниями в области щёк. Зубы уплощённо-листовидные, с острыми боковыми зазубренными краями. Питался рипейзавр растительностью по берегам водоёмов. Конечности у него сильные, шея необычно длинная. Череп плохо сохранился, но по всем признакам рипейзавр — родич макролетеров и никролетеров. А ещё он может быть дальним предком парейзаавров, или «щекастых ящеров» поздней перми.

**Парейзаавры** — это группа примитивных пермских рептилий анапсид. Долгое время их считали родичами черепах, но новые молекулярные данные сближают черепах с диапсидами. Таким образом, у парейзаавров может и не быть живых родственников. Парейзаавр — «щекастый ящер». У всех парейзаавров щёки сильно разрослись в стороны (у кого больше, у кого — меньше) и покрыты торчащими наружу шипами. И из нижней челюсти вниз тоже торчит пара шипов. Тело парейзаавра толстое, округлое, ноги короткие и очень мощные, лапы с тупыми когтями. Хвосты у них обычно не очень длинные. У всех парейзаавров на теле есть защита в виде костных щитков-бляшек. Зубы у парейзаавров в виде небольших зазубренных листочков — такими зубами можно отдира́ть листья растений или водоросли. Парейзаавры были разными по образу жизни: некоторые, как **скутозаавры**, жили у воды, а вот южноафриканские парейзаавры, похоже, были более сухопутными. Находят их обычно целыми стадами — они жили вместе, обладали хорошим слухом и, наверное, могли издавать какие-то звуки. Неясно, как была устроена их кожа. Одни учёные считают, что у парейзаавров шкура мягкая, толстая, с кожными железами, как у жабы. Другие, наоборот, считают, что кожа была сухая и чешуйчатая, как у черепахи. На шипах сидели роговые колпачки. У парейзаавров не было разделения между ротовой и носовой полостью, пищу им приходилось глотать сразу, не разжевывая, так как пока пища была во рту, дыхание было невозможно. Многочисленные нёбные зубы служили, вероятно, для удержания пучков растений.

Самые древние парейзаавры — **брадизавры**, «медленные ящеры» из средней перми Южной Африки. У брадизавров «щёки» небольшие, а панцирь всего из одного ряда пластинок вдоль позвоночника. Брадизавр ростом больше коровы. У нас в Котельниче нашли родича брадизавра — **дельтавятию**. Дельтавятия — мелкий парейзаавр с крупную свинью



*Буностег*

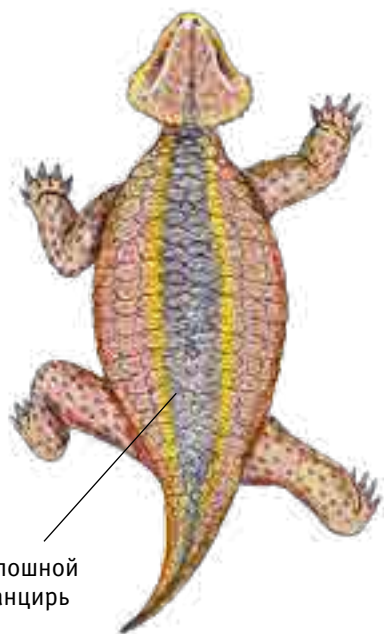
*Брадизавр*

размером. Череп у него весь в шипах и бугорках, причем у разных дельтавятий набор этих шипов и бугорков разный — наверное, они отличали друг друга «в лицо». В Котельниче скелетов этих парейзаавров очень много. Возможно, они тонули в жидкой грязи в сезон дождей и погибали. А может быть, умирали во время спячки — когда зарывались в сухой сезон в грязь, как крокодилы. Нашли и скелетики совсем мелких детёнышей. Дельтавятии жили по берегам водоёмов и, вероятно, могли далеко путешествовать пешком — нашли цепочки их окаменелых следов. Брадизавры жили в основном на суше — в водоёмах тогда обитали звероящеры диноцефалы.

В конце пермского периода в Нигере (в Африке) жил совсем необычный парейзаавр — **буностег**. У него на черепе сверху торчат округлые костные шишки, как рога. Самое необычное в буностеге — это его ноги. Они очень длинные для парейзаавра и, похоже, ящер мог ходить на прямых ногах — как млекопитающие. Буностеги обитали в оазисах среди пустыни и, если оазис высыхал, должны были идти к другому оазису. Наверное, поэтому ноги у них так устроены — приспособление к долгой ходьбе.

У более поздних парейзаавров «щёки» становятся очень широкими, а панцирь покрывает большую часть тела. Африканских парейзаавров когда-то описал ещё Ричард Оуэн. Они дожили почти до самого конца пермского периода. Их черепа находят от пустыни Карру до Танзании и Замбии. В России парейзаавров впервые нашёл В.П. Амалицкий. Русским парейзааврам дали название **скутозаавр** — «щитоящер». Скутозаавры найдены в знаменитом местонахождении Соколки на берегу Малой Се-





Сплошной панцирь

Антодон

верной Двины. Это крупные животные, длина их черепа от 20 до 40 см, общая длина до 3–3,5 м. Тело коренастое, позвонки с высокими остистыми отростками, особенно в плечевой области. Панцирь в виде шейного щита и отдельных туловищных бляшек (отсюда название — «щитоящер»). У самых крупных особей панцирь слабый — может быть, они жили в воде, или при таких размерах он им был уже не нужен? В отличие от африканских парейазавров, у скутозавров глазницы относительно крупные. Ноги у скутозавров мощные, задние, возможно, распрямлены, как у млекопитающих. Найдены скутозавры в поздней перми Архангельской области и Татарстана. Для скутозавра известны остатки очень крупных особей. Формально они не описаны, но могли быть раза в полтора-два крупнее обычных (речь идёт о костях конечностей). Мелкого скутозавра из более древних позднепермских отложений в Татарии часто называют **проэлгинией**. По-видимому, скутозавры населяли пресные водоёмы позднепермской эпохи, но вымерли до её окончания. Из пограничных пермо-триасовых слоёв в России они не известны. Родственные скутозавру парейазавры найдены и в поздней перми Китая.

В Южной Африке жили очень мелкие (до метра длиной), но сильно бронированные парейазавры — **антодоны** и **пумилопареи**. У антодона панцирь из звёздчатых бляшек покрывает всю спину и бока, бляшки срослись между собой. Раньше думали, что такие мелкие парейазавры — предки черепах. В средней перми Южной Америки тоже нашли мелкого (с телёнка ростом) сильно бронированного парейазавра — **провелозавра**.

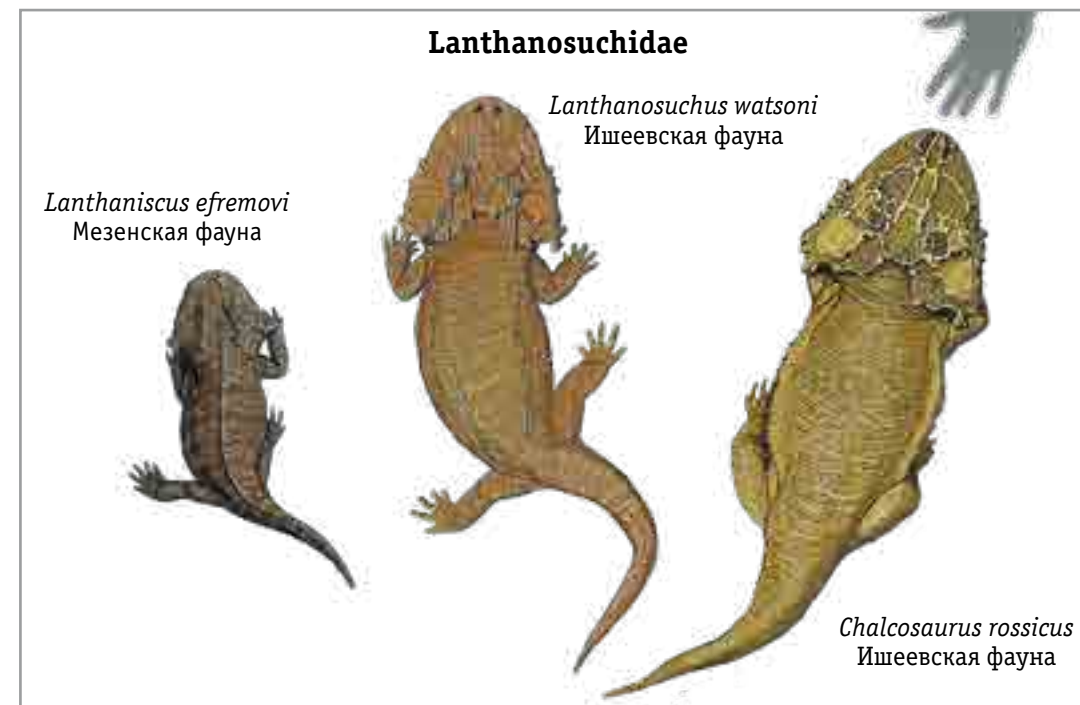
В Южной Африке жили очень мелкие (до метра длиной), но сильно бронированные парейазавры — **антодоны** и **пумилопареи**. У антодона панцирь из звёздчатых бляшек покрывает всю спину и бока, бляшки срослись между собой. Раньше думали, что такие мелкие парейазавры — предки черепах. В средней перми Южной Америки тоже нашли мелкого (с телёнка ростом) сильно бронированного парейазавра — **провелозавра**.

**Элгинии** — карликовые (меньше метра длиной) необычные парейазавры. Долгое время был известен только один представитель — сама элгиния из самых поздних слоёв поздней перми Шотландии. Нашли её ещё

в XIX веке. У неё очень «шипастый» череп, но при этом нет таких «щёк», как у других парейазавров. Особенно длинные шипы растут на заднем крае черепа, образуя своеобразные рога. Скелет плохо известен, панцирь был слабо развит. Элгинии жили в оазисах посреди пустыни. Наверное, по образу жизни они похожи на пустынных ящериц, но кормились, скорее всего, водорослями в воде. В 2005 году наши палеонтологи В. В. Буланов и О.В. Яшина описали родственника элгиний из местонахождения Обирково в Вологодской области. Длина черепа **обирковии** могла быть около 15 см. Неизвестно, были ли у неё длинные рога на затылке. Внешне это коренастое существо с шипастой головой могло напоминать жабовидных ящериц. Однако, как и другие парейазавры, обирковии должны были жить не в пустыне, а вблизи от мелких водоёмов, поскольку в их питание, вероятно, входили в основном водоросли.

В 1940 году И. А. Ефремов описал из ишеевской фауны череп очень необычного существа — **лантанозуха**. Название означает «загадочный крокодил» — непонятно, кому он приходится родственником, рептилия это или амфибия. Череп напоминал плоскую шипастую тарелку с дырка-

Лантанозухии



ми. Ефремов предположил, что такие существа — промежуточная между амфибиями и рептилиями группа, для которой он предложил название батрахозавры, то есть «лягушкоящеры». Сейчас их считают родственниками парейазавров и макролетеров. Череп очень плоский, весь покрыт ячеистой скульптурой, с костными шипами на щеках и на затылке. Есть височные отверстия и «дырки» впереди и ниже глазниц. Теменной глаз очень крупный. Полости среднего уха нет, возможно, животные были глухими. Зубы мелкие, острые, мелкие зубы покрывают нёбо. Скелет плоский, с коротким телом и недлинными ногами. Вероятно, кожа была мягкой и слизистой, а в подглазничных ямках могли находиться солевыводящие железы. Возможно, тело было покрыто кожной бахромой — для маскировки и дополнительного дыхания в воде. Внешне, вероятно, животное напоминало саламандру с уплощённым телом. Шкура голая, как у настоящих амфибий. Черепа у лантанозухов до 25 см длиной, общая длина могла быть больше метра. С учётом очень плоского черепа, глаза должны были торчать, как у лягушек.

Образ жизни лантанозуха неизвестен. Существует предположение, что лантанозухи жили в мелких, возможно, солёных озёрах и прудах. В таком случае, основу их питания могли составлять раковинные рачки и другие беспозвоночные. А может быть, лантанозухи обитали на суше в подлеске и питались наземными членистоногими.

Ближайшие родичи лантанозуха — мелкие мезенские **лантаниски** и огромный **халькозавр** из той же ишеевской и малокинельской фауны. Возможные предки лантанозухов жили в начале перми в Северной Америке.

Ещё одни родичи парейазавров — **проколофоны**. Проколофоны похожи на ящериц, но вместо височных окон у них челюстные мышцы помещались в задней части огромных глазниц. Больше всего проколофонов жило в триасе, но предки их появились уже в начале пермского периода в Северной Америке. Это были мелкие ящерицеподобные создания с зубами-колышками. В середине пермского периода проколофоны появились в Восточной Европе. Это **никтифрурет** — «ночной вор». Описан И. А. Ефремовым в 1938 году из среднепермских отложений реки Мезень. Никтифрурет — мелкое животное, длиной около 30–40 см, внешне похож на ящерицу. Глазницы огромные (глазница расширена назад для крепления челюстной мускулатуры, сам глаз был не очень большой), большое отверстие теменного глаза. Возможно, имелась солевая железа



*Никтифруреты*

возле ноздри. Ефремов считал никтифрурета ночным животным (отсюда название). Крыша черепа покрыта мелкими косточками-остеодермами — это предполагает наличие чешуи. Не исключено, что никтифрурет был растительноядным и питался водорослями. С другой стороны, он мог питаться и насекомыми. Обитал огромными стаями по берегам солёных водоёмов, по образу жизни мог напоминать современных морских игуан. Молодью никтифруретов питались макролетеры.

В Южной Африке проколофоны появились в конце пермского периода, но совсем другие — это **оуэнетты**. У оуэнетт круглая высокая голова, а тело — как у ящерицы. Глазницы огромные — опять же за счёт места для челюстных мышц. Была барабанная перепонка, значит, оуэнетты могли слышать и издавать звуки. Как и у других пермских проколофонов, зубы в виде колышков — то есть питались они насекомыми. Похожие на оуэнетт проколофоны у нас появились тоже в самом конце перми. Триасовые проколофоны стали растительноядными — у них зубы расширились и были пригодны для перетирания растений. Они вымерли в конце триаса, не выдержав конкуренции с «настоящими» рептилиями — диапсидами.

### Настоящие рептилии

У всех современных рептилий, кроме черепах, два височных окна. Все они происходят от какого-то общего предка, жившего в каменноугольном периоде. Предок мог быть похожим на представителя капторинид прототриаса. У некоторых древних рептилий нижнее окно исчезло — заросло, чтобы усилить место крепления нижней челюсти, или превратилось в открытую вниз вырезку, чтобы вместить челюстные мышцы. Такое бывает и у современных ящериц.





Скелет *ареосцелиса* (из книги С. Виллистона, 1925) и его реконструкция (без возможной летательной перепонки)

Один из самых древних подобных ящеров — **ареосцелис** из ранней перми Северной Америки. У него только одно височное окно — верхнее, зубы мощные, острые. Шея и ноги длинные, длинные пальцы на лапах. Похоже, *ареосцелис* жил на деревьях. Чем он питался — непонятно, может быть, крупными насекомыми. Раз у него такие длинные и тонкие лапы, то, может быть, между лапами и туловищем была натянута перепонка, и *ареосцелисы* планировали с дерева на дерево. Размеры у него средние — общая длина около 60 см. Родичи *ареосцелисов* найдены и в ранней перми Европы.

Одно височное окно было еще у одной группы пермских ящеров — у **вейгельтизавров**. У них затылок разросся в шипастый «воротник», отчего череп немного похож на череп хамелеона. Первым описали **целурозаврава** из поздней перми Мадагаскара. Вначале был

известен только череп, но чуть позже, в 1930 году, в поздней перми Германии нашли скелет небольшого ящера с похожим черепом. Его назвали **вейгельтизавром**. Возле скелета *вейгельтизавра* на камне отпечатались какие-то длинные тонкие косточки, похожие на плавник рыбы. Палеонтолог, изучавший находку, так и решил — это плавник крупной рыбы, случайно попавший в захоронение вместе со скелетиком ящера. И только в 1970-х годах обнаружили, что эти косточки — часть скелета *вейгельтизавров*! Эти косточки поддерживали летательную перепонку, как у современной ящерицы летучего дракона. Только у летучего дракона «крылья» — это рёбра, а у *вейгельтизавров* какие-то окостенения, возможно, кожные, но не рёбра. Они собраны в пучки в передней части спины. Сходство с летучим дракончиком и другими планирующими диапсидами — конвергентное. Сейчас считают, что *целурозаврава* и *вейгельтизавр* — один и тот же ящер, живший и на Мадагаскаре, и в Германии. Такие ящеры длиной до 40 см планировали с дерева на дерево в погоне за насекомыми. «Крылья», обтянутые перепонкой, были ярко окрашены, как у бабочек. У нас в поздней перми жили похожие ящеры, которых назвали **раутианиями** в честь известного нашего палеонтолога Александра Раутиана. *Раутиании* могли быть современниками *скутозавров* и *иностраницевий*, но жили где-то далеко от воды, наверное, в светлых хвойных лесах.

Из рептилий с двумя височными окнами одной из самых древних может быть **лантанолания**. Ещё во время первых раскопок в Морознице был обнаружен скелет мелкой рептилии, который посчитали скелетом «пеликозавра» мезенозавра. Череп скелета был скрыт в породе и отпрепарирован лишь недавно. Тогда выяснилось, что животное имело два височных окна и никак не может быть мезенозавром. Два височных окна обычно имеют «настоящие» рептилии — *диапсиды*. То есть незнакомец оказался родичем ящериц и, возможно, динозавров. Животное назвали



*Вейгельтизавр*

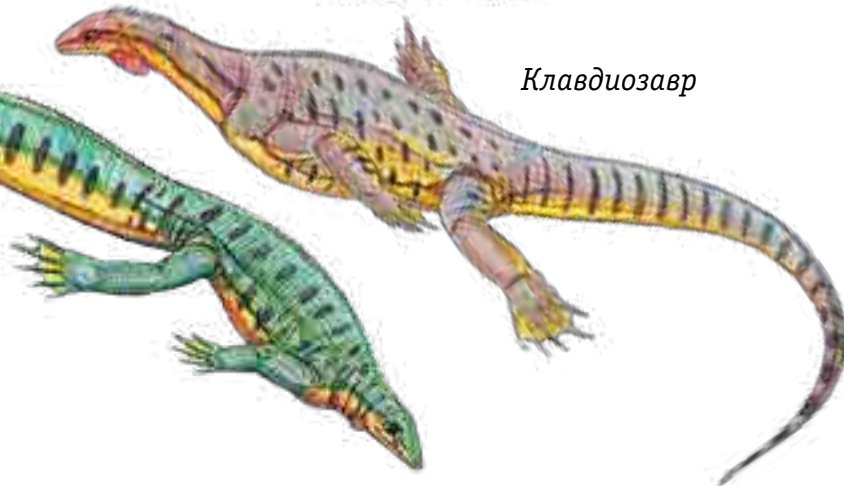


*Лантанолания*

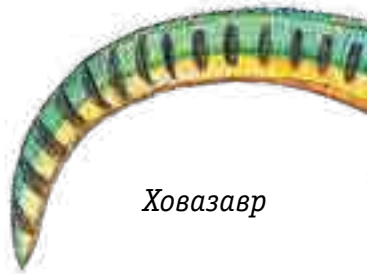
Юнгина



Клавдиозавр



Ховазавр

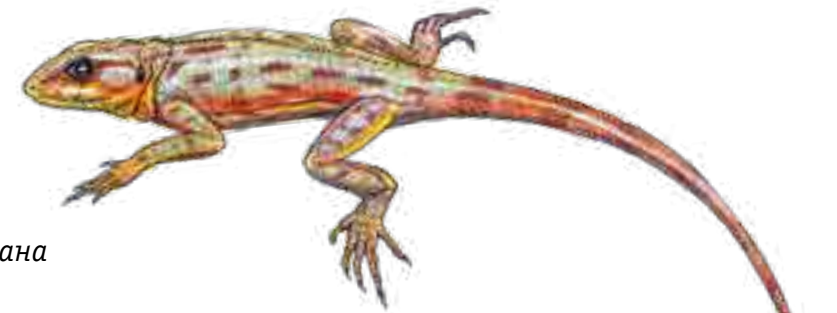


лантаноланией — в примерном переводе «скрытой ящерицей». Череп лантанолании не более 2 см длиной, а общий размер рептилии — около 25 см. Внешне, вероятно, лантанолания мало отличалась от современных ящериц. И образ жизни вела такой же: ловила насекомых.

Вместе с целурозавравами в поздней перми Мадагаскара нашли много других диапсид. Раньше всех пермских диапсид называли **эозухиями**, «первыми крокодилами». Самая известная эозухия — **юнгина** из поздней перми Южной Африки. Она похожа на маленького, в полметра длиной, крокодилчика с острой мордой. Такие же эозухии жили и на Мадагаскаре. Но, кроме них, там нашли и водных эозухий. Например, у метрового **ховазавра** тело как у ящерицы, а хвост очень длинный и высокий, точно весло. Жил ховазавр в воде и питался мелкой живностью. Чтобы нырять, он глотал мелкие камешки, как делают сейчас крокодилы. А вот полуметровый **клавдиозавр** в воде грёб конечностями: они у него широкие и с перепонками. Клавдиозавр может быть дальним предком знаменитых мезозойских морских ящеров **плезиозавров**.

Самые примитивные ящерицы найдены в поздней перми Южной Африки — например **палигуана** и **палеоагама**, обе до 30 см длиной. Эти ящерицы жили на деревьях и питались насекомыми.

Палигуана



### «Правящие ящеры»

Самые развитые из «настоящих» рептилий — это **архозавры**, или «правлящие ящеры». Сейчас из них уцелели только **крокодилы**, но в эту группу входят и **динозавры**, и летающие **птерозавры**, и некоторые другие ящеры. На самом деле **птицы** — это тоже архозавры, вернее их потомки (птицы ведь произошли от динозавров).

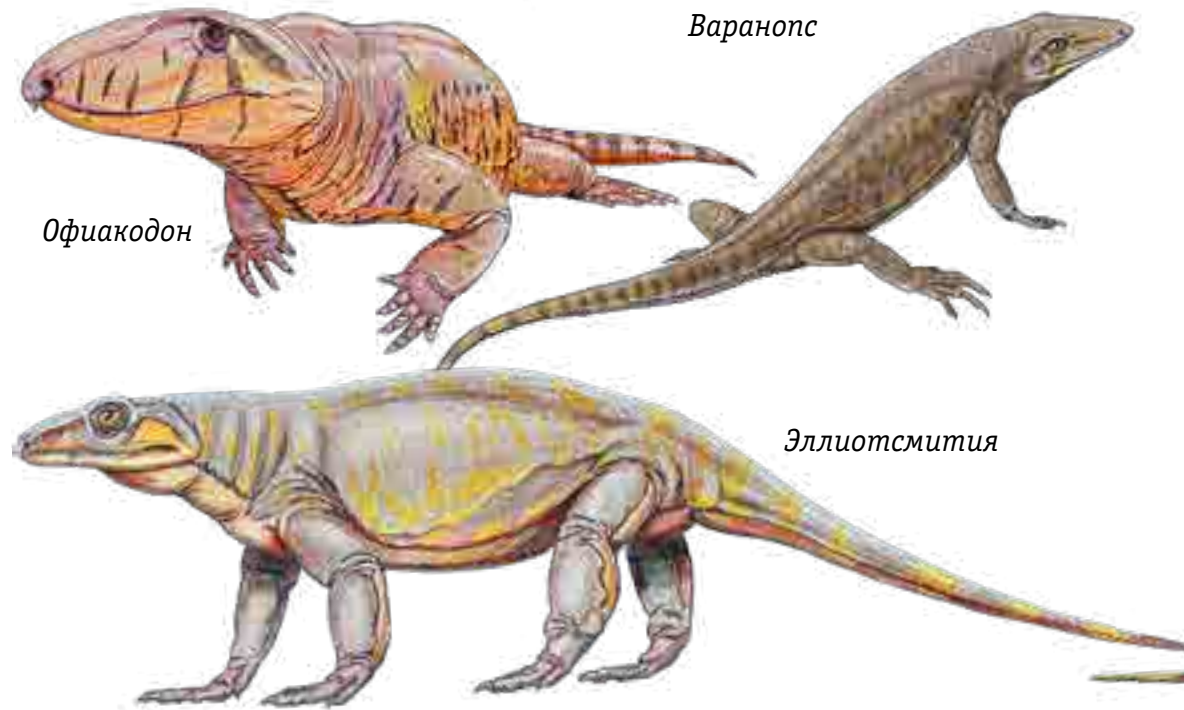
Предки архозавров впервые появились в пермском периоде. Они отличаются от других диапсид особенностями строения черепа и конечностей. Этих предков архозавров называют **проторозаврами**, «первоящерами». Они похожи на крупных (до 2 м длиной) длинношеих и длинноногих хищных или всеядных ящериц. **Проторозавр** жил в конце пермского периода на территории нынешней Западной Европы. Обитал он в пустынях и хвойных лесах, а по образу жизни был похож на ящериц варанов. Задние ноги у него длиннее передних, и ящер мог недолго бегать на двух ногах. Похожие на проторозавра мелкие ящеры найдены и в поздней перми Африки.

У нас в Татарстане нашли позвонки и кости ног какого-то ящера, похожего на проторозавра. Его назвали **эоразавром**. Долгое время думали, что это тоже проторозавр. Сейчас, изучив найденные кости заново, решили, что этот ящер ближе к более поздним архозаврам, которых раньше называли текодонтами, или «ячеистозубыми». У них все зубы сидят в лунках, а не крепятся к челюстям, как у ящериц. Как выглядел эоразавр, пока непонятно. Возможно, он был похож на ящерицу с крупной головой и длинными лапами. Питался он мелкой живностью.

Самые древние из настоящих текодонтов называются **протерозухиями** («первокрокодилами»). Они находятся в основании ветви, ведущей к истинным архозаврам (крокодилам, динозаврам). Череп у них длинный, низкий, с резко изогнутым вниз кончиком верхней челюсти. Так удобнее хватать добычу с толстой и мягкой шкурой — звероящеров и амфибий.





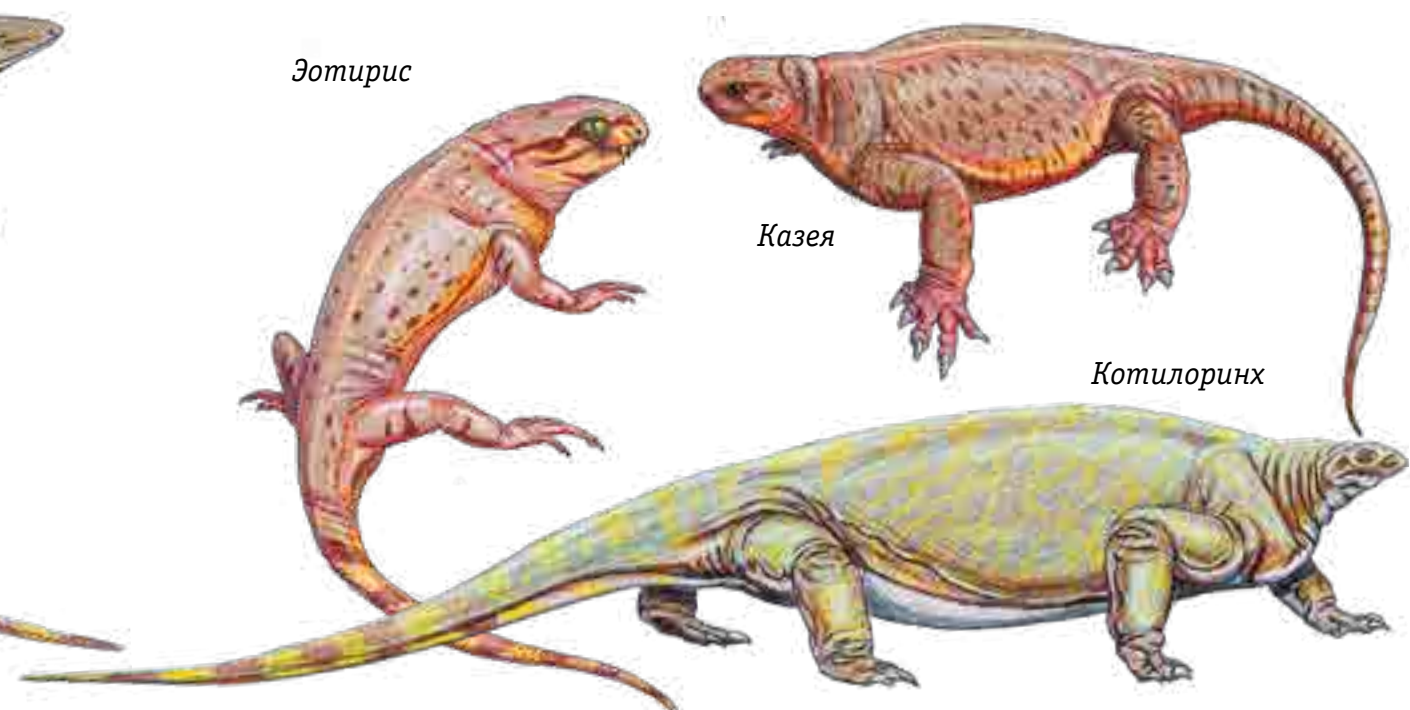


**Пеликозавры: офиакоморфы**

Самых первых синапсид назвали **пеликозаврами** — «шлемочерепными». Древнейшие из известных пеликозавров найдены в угольных отложениях среднего карбона Канады. На самом деле ясно, что в то время таких животных было много, но большинство из них обитало далеко от угольных болот, и их кости до сих пор не попали в руки учёных.

Первых пеликозавров выделяют в группу **офиакодонтов** («змеезубов»). Это длинномордые ящерицеобразные хищники, похожие на современных варанов. Такие ящеры могли охотиться на крупных насекомых и мелких позвоночных. Мы называем этих созданий «ящерами», потому что по облику они более всего походили на ящериц. Скорее всего, они были холоднокровными, то есть температура их тела не очень отличалась от температуры окружающей среды. Эта линия продолжалась и в начале следующего, пермского, периода, в финале превратившись в огромных четырёхметровых полуводных хищников или падальщиков. Интересно, что раннепермские офиакодонты могли быть относительно теплокровными.

Представители родственной офиакодонтам группы **варанопсеид** так и остались мелкими и средними наземными хищниками, которые дожили



до начала поздней перми. Варанопсеиды названы так из-за поверхностного сходства с теми же варанами — их название можно перевести как «вараномордые». Последние из варанопсеид — **эллиотсмития** из поздней перми Южной Африки и среднепермский **мезенозавр** из Архангельской области. У эллиотсмитии на спине были мелкие костные бляшки. Жили эллиотсмитии в норах семейными группами — так и погибали, если нору заливало наводнением. Через 260 миллионов лет их скелетики находят палеонтологи.

Ещё одна необычная ветвь примитивных пеликозавров — **казеиды**. Эти мелкоголовые тяжеловесные твари известны из ранней и средней перми. Они найдены в Северной Америке и Европе, в том числе и у нас в Архангельской области. Общее строение тела у них, как у толстой грузной ящерицы, но голова очень маленькая и на короткой шее, а лапы очень мощные. Зубы казеид листовидные. Такие животные, вероятно, питались живой или гниющей водной растительностью. Поздние казеиды (**коти-лоринхи**) достигали 6 м в длину и обитали на берегах и в воде солёных озёр. Последний представитель казеид — **эннатозавр**, живший в самом начале средней перми на берегу мелкого моря в нынешней Архангель-

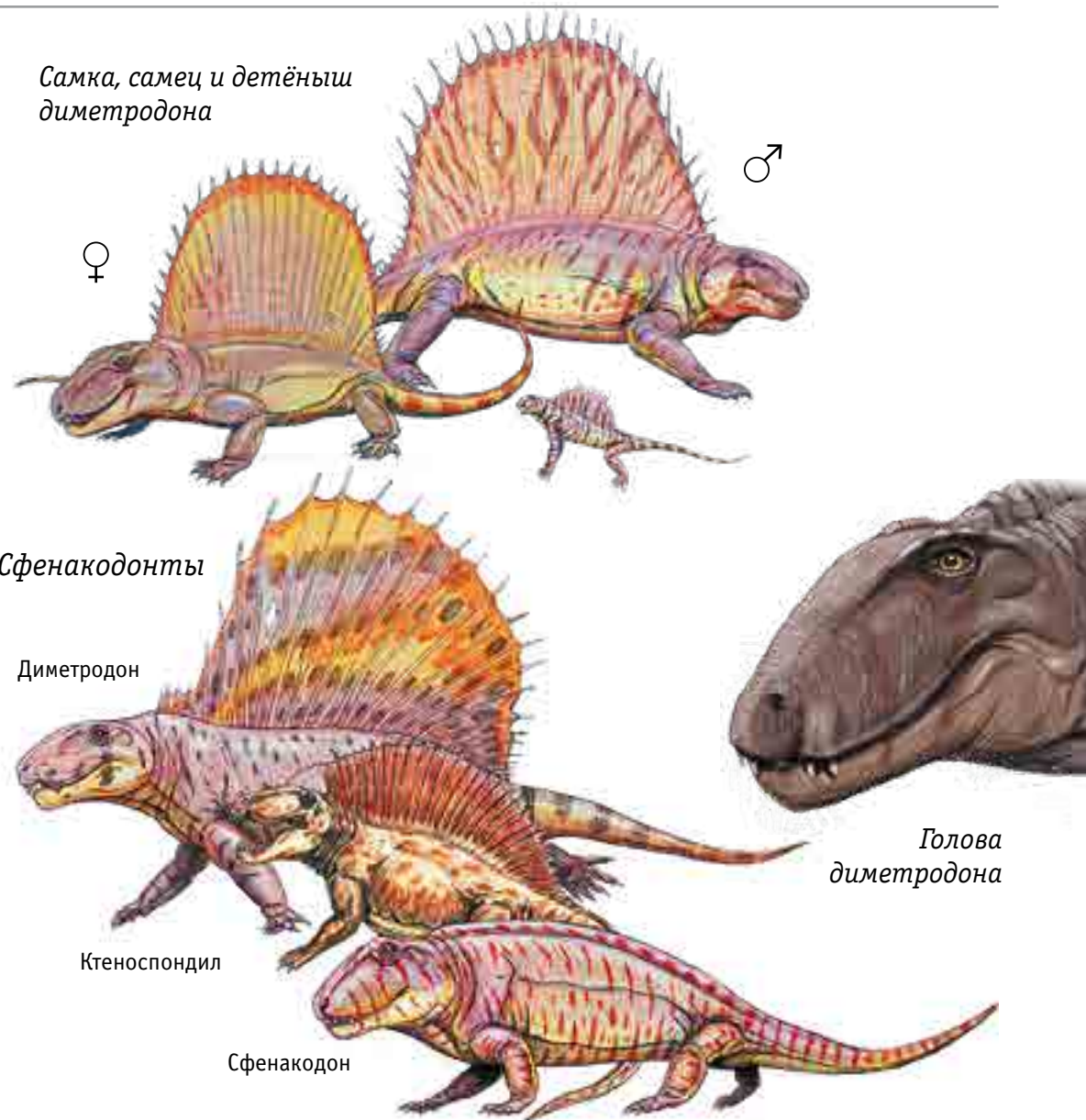


ской области. Самые первые казеиды были мелкими и всеядными или хищными. Это **эотириды**, жившие как в Северной Америке, так и на территории России. Причём в России они дожили почти до средней перми.

### Слух и обоняние под парусом

Все ранее рассмотренные удивительные животные могут и не принадлежать к нашей ветви развития. Наши несомненные предки появились в палеонтологической летописи тоже в конце карбона. Их называют **сфенакодонтами**.

Самка, самец и детёныш диметродона



Основное отличие сфенакодонтов от других пеликозавров – отогнутая пластинка в углу нижней челюсти. Пластинка, вероятно, имела какое-то отношение к восприятию звуков, поскольку у млекопитающих эти костные структуры образовали в итоге внутреннее ухо. У первых синапсид (да и у прочих примитивных наземных позвоночных) органы слуха были плохо развиты. Важнейшая из слуховых косточек, стремечко, у них входила в состав основания черепа. Эта массивная кость вряд ли хорошо проводила звук. Обычные четвероногие того времени воспринимали вибрации почвы, прижимаясь к земле головой и всем телом. Сфенакодонты были хищниками. Притом их голова была обычно приподнята над землёй, поскольку лапы у этих активных охотников стали относительно длинными. Именно поэтому у сфенакодонтов стал формироваться слуховой аппарат на нижней челюсти. Вероятно, они могли как-то воспринимать звуки (возможно, за счёт вибрации отогнутой пластины нижней челюсти).

У большинства сфенакодонтов высокие черепа. Это нужно для того, чтобы вместить корни довольно длинных верхних «клыков», но не только. Дело в том, что у сфенакодонтов, похоже, была крупная носовая полость и острое обоняние. Впоследствии это секретное оружие получило наивысшее развитие у терапсид и млекопитающих.

Поздние сфенакодонты достигали почти 5 м в длину. Самый известный из них — **диметродон** из ранней-средней перми Северной Америки и Германии. Диметродон обладал очень высокими остистыми (верхними) отростками туловищных позвонков. При жизни между ними была натянута перепонка-парус, позволявшая регулировать температуру тела. Верхушки позвонков торчали из перепонки и были покрыты роговыми чехлами. Сфенакодонты выглядели как огромные большеголовые ящерицы с парусом на спине. Интересно, что в палеонтологической летописи можно отследить развитие «паруса» от **сфенакодона** с высокими остистыми отростками до **ктеноспондила** с невысоким, но ясно выраженным «парусом». А диметродоны — это вершина развития парусных сфенакодонтов.

Кости большинства сфенакодонтов обнаружены в красноцветных толщах Юга Северной Америки, где богатая растительность окаймляла лагуны мелководного моря.

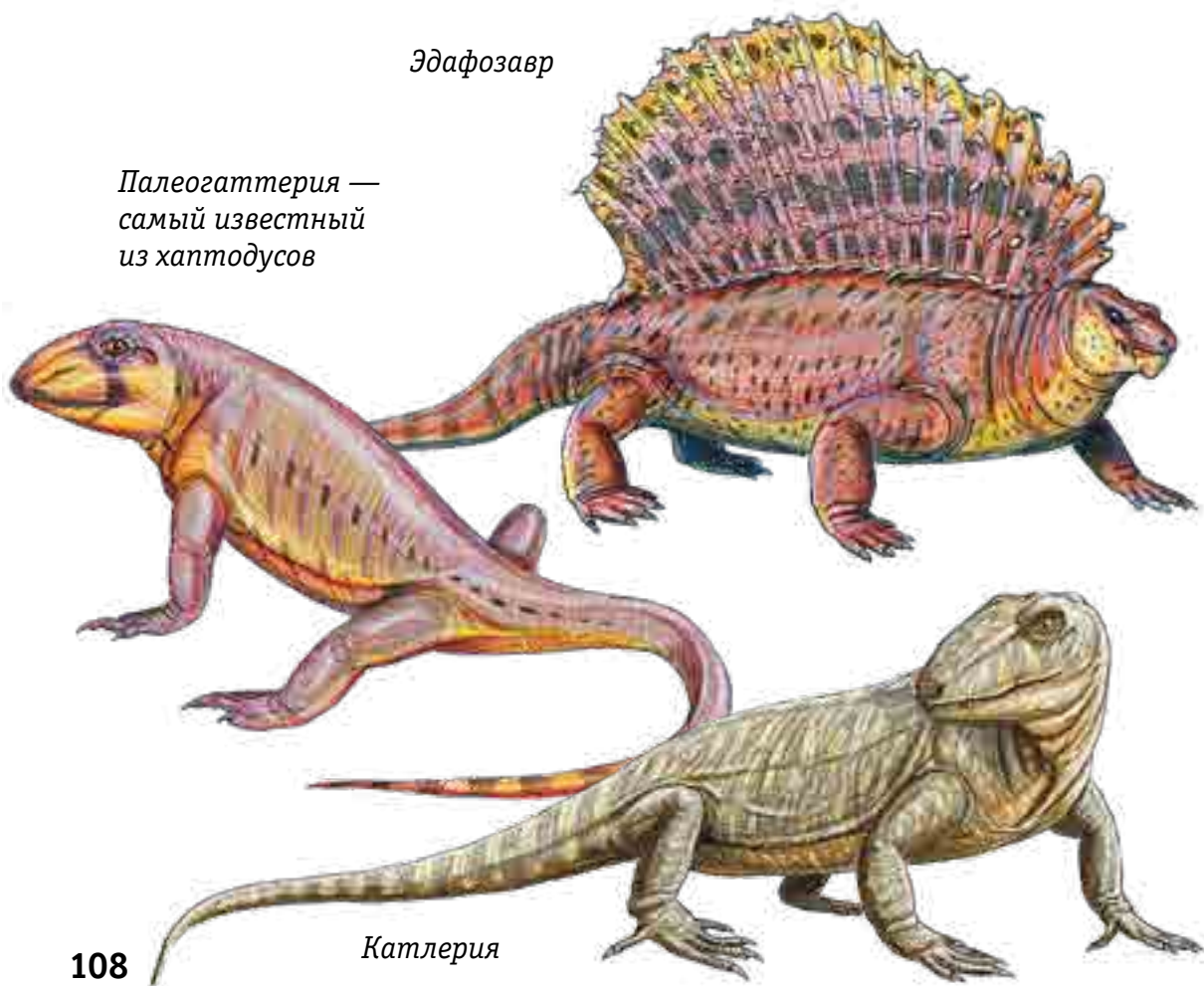
Особую группу составляли родственные сфенакодонтам **эдафозавры** — тоже «парусные» пеликозавры, но, по-видимому, растительнояд-

ные, с маленькой головой и перетирающими зубами. Их «парус» нес поперечные отростки, что увеличивало его площадь. У эдафозавров длинное туловище и короткие ноги. Они медленно ползали по берегам водоёмов.

Именно сфенакодонты дали начало **терапсидам** — группе, предковой для млекопитающих. Конечно, диметродон не мог быть предком терапсид. На эту роль претендуют **хаптодусы** — некрупные (до 2 м в длину) беспарусные сфенакодонты. Скелеты хаптодусов обнаружены в позднем карбоне — ранней перми Европы и Северной Америки. Они жили в камменноугольных болотистых лесах, где питались рыбой и наземными позвоночными. Не исключено, что терапсиды отделились от хаптодусов ещё в карбоне. И сразу же отправились осваивать сушу за пределами болот, «выпав» из палеонтологической летописи. Один из самых близких родичей терапсид — хаптодус **катлерия** из ранней перми Северной Америки.

Эдафозавр

Палеогаттерия — самый известный из хаптодусов



Катлерия

**Лабиринтодонт или современный крокодил**

*Низкоходное животное, у которого верхняя челюсть поднята при открытой пасти*

**Примитивные пеликозавры, парарептилии**

*Низкоходное животное, которое поднимает вверх и череп, и нижнюю челюсть*

**Сфенакодонты**

*Нижняя челюсть открывается вниз, но затылок скошен вперёд, передние ноги слегка расставлены в стороны, шея приподнята*

**Горгонопсы**

*Нижняя челюсть очень широко открывается вниз, шея прямая, затылок скошен назад, передние ноги могут выпрямляться*

**Диноцефалы**

*Шея поднята вверх, морда резко опущена вниз, затылок сильно скошен назад*



Схема, показывающая, как расположен затылок и как открывается пасть у разных четвероногих



Интересно, что у сфенакодонтосов затылок наклонён вперёд, то есть им приходилось поднимать голову вверх из положения с растопыренными ногами. А вот у ранних терапсидов затылок наклонён назад — голова была направлена мордой чуть вниз. Значит, терапсиды обычно ходили на полувыпрямленных ногах.

### Терапсиды и провал Олсона

Непосредственные предки терапсидов до сих пор не найдены. В середине пермского периода выделяют так называемый провал Олсона, получивший своё название в честь американского палеонтолога Эверетта К. Олсона (друга И.А. Ефремова). Из этого промежутка времени, длившегося пару миллионов лет, практически не известны фауны наземных позвоночных, хотя именно в это время должны были появиться первые терапсиды. Сам Олсон пытался заполнить этот провал. В 1950–1960-х годах в «среднепермских» песчаниках Оклахомы он обнаружил разрозненные остатки довольно богатой фауны наземных позвоночных. Самыми заметными её представителями были огромные казеиды, но часть находок Олсон описал как древнейших представителей терапсидов, притом весьма разнообразных. К сожалению, позднейшие исследователи переизучили находки Олсона и не обнаружили среди них никаких терапсидов — все остатки принадлежали казеидам и (возможно) другим пеликозаврам. Хотя сомнения всё же остаются.

Первым представителем терапсидов часто называют **тетрацератопса** («морда с четырьмя рогами»). Он жил в ранней перми Техаса вместе с диетродонами и прочими пеликозаврами. Известен только один череп длиной 10 см. Это короткомордое большеглазое хищное животное обладало шестью «рогами» (выростами черепа) — на носу, над глазами и в углах нижней челюсти. Поскольку найден только один череп, споры о родстве тетрацератопса с терапсидами продолжаются.

Все прочие находки терапсидов происходят из слоев выше провала Олсона. Это середина пермского периода, около 270 миллионов лет назад. Вообще пермский период, несмотря на его небольшую (примерно 50 миллионов



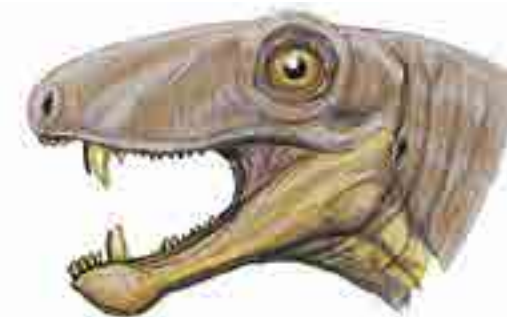
*Тетрацератопс*

лет) продолжительность, чрезвычайно богат событиями. Похоже, темпы эволюции тогда были очень высоки. Суша была разделена на два континента (северную Лавразию и южную Гондвану), центр Гондваны покрывали пустыни, окраины континентов занимали мелководные моря. С гор к морям текли многочисленные реки. В отсутствие настоящих трав (которые закрепляют почву корнями) они разливались на многие километры в ширину, образуя совершенно необычные ландшафты. В мелкой воде росли хвощи каламиты, их упавшие стволы гнили целыми пластами. На возвышенностях поднимались леса из голосеменных и плаунов. Тогдашние голосеменные Лавразии и Гондваны имели очень сходное внешнее строение листьев, хотя и принадлежали к совершенно разным отрядам. В лагунах мелкого моря, покрывавшего Европу и доходившего на востоке почти до Уральских гор, откладывались медистые песчаники. Реки приносили туда кости обитателей болотистой суши, и кости сами становились медной рудой. В таких условиях и обитали самые ранние (из известных нам!) терапсиды. Их остатки обнаружены в Южной Африке, Западном Приуралье и Китае, а недавно ещё и в Южной Америке, где существовали похожие ландшафты.

Самый примитивный представитель терапсидов недавно был описан из средней перми Китая. Его назвали **паранимом**, «редким животным». Известна только передняя половина черепа, общая длина которого могла достигать 17–18 см. Череп очень напоминал череп сфенакодонтосов, но обнаружены и существенные отличия. Впрочем, этот некрупный хищник предком терапсидов быть не мог. В фауне Дашанкоу, из которой он происходит, рядом с ним жили и настоящие, хотя весьма примитивные терапсиды.

### Эотерапсиды

Первые остатки той группы животных, которых позднее называли терапсидами, были добыты из медных рудников Приуралья. Собственно, о находках костей упоминали уже исследователи XVIII века. Впервые научное описание таких находок сделал профессор Степан Куторга в 1838 году. Удивительно, но он приписал найден-



*Параним*

ные кости конечностей млекопитающим. Несколько позднее остатки необычных рептилий нашлись в пермских слоях плато Карру в Южной Африке. Описавший их Ричард Оуэн предположил, что это родственники крокодилов. Как мы знаем теперь, Куторга был ближе к истине.

Первых терапсид часто выделяют в особую группу эотерапсид. В неё входят хищные и растительноядные **диноморфы** (**диноцефалы** или **дейноцефалы** и **горгодонты**) и растительноядные **аномодонты**. Для них характерно развитие разных типов зубного аппарата с первыми попытками создать вторичное мягкое нёбо, позволяющее одновременно есть и дышать. Так, у диноцефалов формировался высокий носоглоточный жёлоб и очень мощные птеригоидные отростки на нёбе, отсекавшие закрытую пасть от дыхательных путей.

## УДИВИТЕЛЬНАЯ ИСТОРИЯ ЗВЕРОЯЩЕРОВ

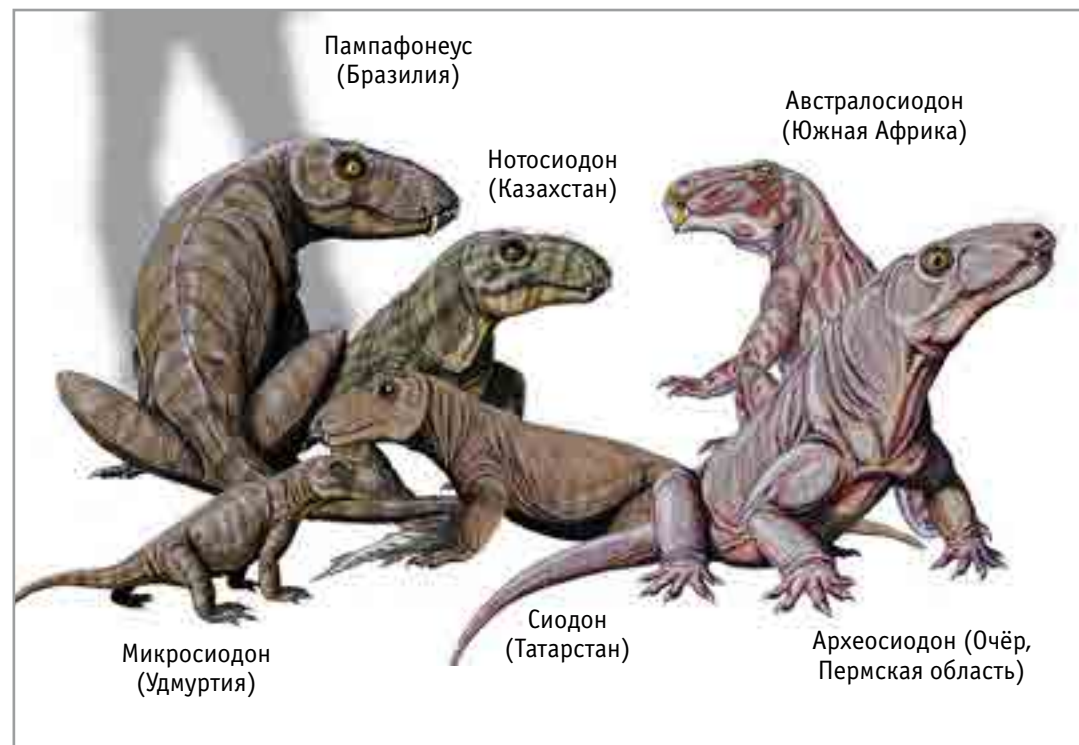
### Диноцефалы — от Перми до Претории и обратно

Первые найденные остатки терапсид принадлежали **диноцефалам**, или **дейноцефалам**, то есть «страшноголовым». Такое название этим животным дал Оуэн, поражённый толщиной костей черепа найденных образцов. Самыми примитивными диноцефалами считают хищных **биармозухий**. Они были открыты в 1960 году в пермских отложениях вблизи города Очёр в Пермской области. Обнаруженная там фауна до появления китайских находок была самой древней из известных терапсидных фаун. Описание очёрской фауны сделал П.К. Чудинов, ученик И.А. Ефремова. Он выделил три очёрских рода очень примитивных хищных терапсид: **биармозуха**, **эотитанозуха** и **ивантозавра**. У последнего, описанного в 1980 году, длина черепа достигала 70 см! Сам биармозух был размером с крупную собаку. Сейчас преобладает мнение, что все три рода — стадии развития одного вида, собственно биармозуха. У биармозухов длинные конечности, стройное телосложение, крупные верхние клыки, животное сходно одновременно и с крупной кошкой, и с ящерицей. Череп очень напоминает череп сфенакодонтов (Ефремов, увидав череп эотитанозуха, воскликнул: «Это настоящий пеликозавр!»). Они охотились в болотах, много времени проводили в воде. Причём молодь была более сухопутной, чем взрослые. Добычей им служили растительноядные эстемменозухи, о которых расскажем чуть позже. Биармозухии пока известны только из средней перми Приуралья.



Другие группы диноцефалов, вероятно, имеют южное происхождение. Примитивнее прочих всеядные **титанозухии** с длинной мордой и крупными клыками. Титанозух — «титанический крокодил», так его назвал Ричард Оуэн. Из Карру известны три рода этих необычных животных (из них **джонкерия** достигала размеров небольшого носорога), а из Приуралья — тоже три, но принадлежащих к двум семействам.





Сиодоны

Уральские **сиодоны** и **археосиодоны** — некрупные (с черепом до 30 см длиной) всеядные и рыбадные животные с низким черепом и крюкообразными клыками. Недавно из «средней» перми Южной Америки описан хорошо сохранившийся череп сиодона **пампафонеуса**, очень сходного с нашими приуральскими сиодонами. Южноафриканская джонкерия при длине черепа около 55–70 см могла быть всеядной, хотя внешне напоминала бегемота. У неё очень массивные конечности, длинное тело и очень короткий хвост, для прочих титанозухов скелет неизвестен вообще.

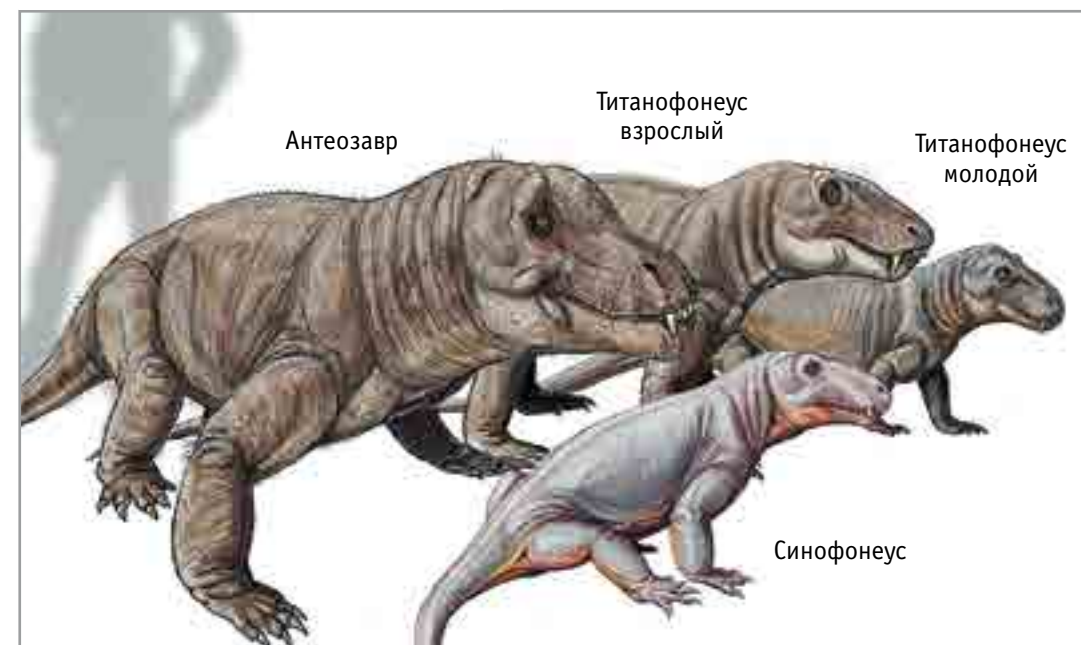
Диноцефалы составляли основу более поздних среднепермских фаун. **Антеозавры** — хищные диноцефалы и одни из самых крупных терапсид вообще. Длина черепа африканского **антеозавра** достигала 80 см! У него мощное утолщение на лбу, высокий череп и чудовищные резцы и клыки. Из Приуралья известны три вида **титанофонеусов**, сходных с антеозавром, но более мелких, с черепом до 60 см в длину, хотя Ефремов находил в Ишеево обломки от черепов длиной до 80 см. Они относятся к следу-

Молодой титанофонеус

Скульптурная реконструкция скелета титанофонеуса (Палеонтологический музей, Москва)



Антеозавры



ющей стадии развития терапсидных фаун — так называемой ишеевской фауне. Эта фауна была описана из Татарии И. А. Ефремовым и Ю. А. Орловым в 1930-х годах. Академик Юрий Александрович Орлов долгое время был директором Палеонтологического института в Москве. Он занимался в основном древними млекопитающими, но изучал и звероящеров. Первоначально из Ишеева описали два скелета титанофонеусов — один некрупный, метра три длиной (он в Палеонтологическом музее лежит на песчаниковой плите в том виде, как его нашли), а второй — огромный, с черепом около 60 см. Орлов назвал крупного ящера **долиозавром**, позднее его переименовали в **долиозавриска**. М. Ф. Ивахненко показал, что это молодой и старый титанофонеусы, что сразу и предполагал Ефремов. Ишеевская фауна на юг доходила до Оренбуржья и Северного Казахстана. Близкий к титанофонеусу **синофонеус** обнаружен в Китае в более древней фауне Дашанкоу. Антеозавры были довольно легко сложены и по образу жизни могли напоминать крокодилов (хотя этому как будто противоречит высокий узкий череп).

Растительоядные диноцефалы — так называемые **тапиноцефалы**. У большинства из них короткий высокий череп с утолщённой крышей, мощные резцы с «пяткой» (ступенькой на задней поверхности), которыми, вероятно, животные могли пережёвывать пищу. Больше всего тапиноцефалов обнаружено в Южной Африке. У нас известен лишь один род — **улемозавр** из Ишеево, довольно примитивный представитель группы, мигрант с юга. Описал его в 1938 году выдающийся русский палеонтолог Анатолий Николаевич Рябинин. Существует гипотеза, что тапиноцефалы могли питаться гниющими стволами каламитов, которые накапливались в лагунах и заводях.

Толстые кости крыши черепа диноцефалов остаются загадкой. Некоторые авторы считают, что такие разрастания, до 30 см в толщину, могли служить для внутривидовой борьбы — то есть, тапиноцефалы «бодались», как бараны. Недавно исследовали мозговую полость тапиноцефала **мосхопса**: при жизни, судя по расположению мозга и внутреннего уха, он держал голову мордой вниз. Из этого, а также из очень прочного строения всех внутренних образований черепа, сделали вывод, что мосхопсы всё-таки «бодались» лбами. Но, вероятно, такие утолщения черепа, пронизанные сосудами, покрытые относительно мягкой кожей служили и для отвода лишнего тепла. У тапиноцефалов мощные расставленные в

*Мосхопсы  
«бодаются»*



*Мормозавр  
и струтиоцефал*

стороны ноги, округлое тело и короткий хвост. Они не похожи ни на одно из современных животных. Возможно, такое телосложение способствовало уменьшению потерь тепла. Некрупная голова высоко приподнята на толстой, но подвижной шее. При этом морда опущена вниз — они поедали что-то, что лежало на земле. Самые крупные тапиноцефалы имели череп до 50 см и более в длину, с общей длиной до 3 м. **Струтиоцефал**, с черепом до 80 см длиной, был похож на бегемота с длинным телом и короткими толстыми ногами. Череп у него длинный, как клюв у утки. На лбу — костный вырост. Такие звероящеры, скорее всего, не бодались, а толкались лбами.





Дейтерозавр



Тапиноканин



Няфтазух

Особняком среди диноцефалов стоят **дейтерозавры**. Эти родичи тапиноцефалов имели крупные клыки и вполне могли быть всеядными. Череп дейтерозавра из медистых песчаников Приуралья — один из первых описанных черепов уральских терапсид. Именно его заново изучал в начале 1950-х годов И.А. Ефремов. Недавно в Карру был найден близкий к дейтерозавру **тапиноканин**, тоже тапиноцефал с крупными клыками. У дейтерозавров черепа почти квадратные в профиль, то есть челюсти очень мощные. Такими челюстями можно рвать мясо, а можно и отрывать куски от гниющих каламитовых стволов. К сожалению, эти животные очень плохо известны.

В Приуралье недавно обнаружены совсем уж необычные родичи тапиноцефалов — карликовые **микроурамии** и **няфтазухи** размером меньше кошки. Микроурамии могли питаться насекомыми. А вот у няфтазуха листовидные зубы с мощными резцами позволяли поедать растительность. Для няфтазухов описана детская копрофагия — во рту черепа детёныша обнаружены зубы взрослой особи: по-видимому, детёныш поедал экскременты взрослых, чтобы пополнить запас кишечных бактерий. А зубы у взрослых особей выпадали и проглатывались, как это бывает у современных рептилий.

Царство диноцефалов внезапно окончилось около 260 миллионов лет назад, когда климат стал более сухим. Их сменили другие терапсиды.

**Горгодонты — бегемоты и саблезубые тигры палеозоя**

Другая группа эотерапсид — **горгодонты** — может быть древнее диноцефалов. Разрозненные остатки этих животных обнаружены в слоях медистых песчаников Приуралья, предшествующих очёрскому времени. Самые известные из примитивных горгодонтов — очёрские **эстемменозухи**, «венценосные крокодилы». Длина черепа крупных особей достигала 70 см, общая длина — 4 м. Самое заметное в эстемменозухе — разрастания в виде рогов над глазами и в области скул. Животное выглядело как рогатый бегемот с длинным хвостом и расставленными в стороны ногами. Исследуя остатки окаменевшей кожи на черепах, П. К. Чудинов доказал, что «рога» никаких роговых образований не несли — их покрыва-



Эстемменозух удивительный



Скелеты эстемменозухов (Палентологический музей)



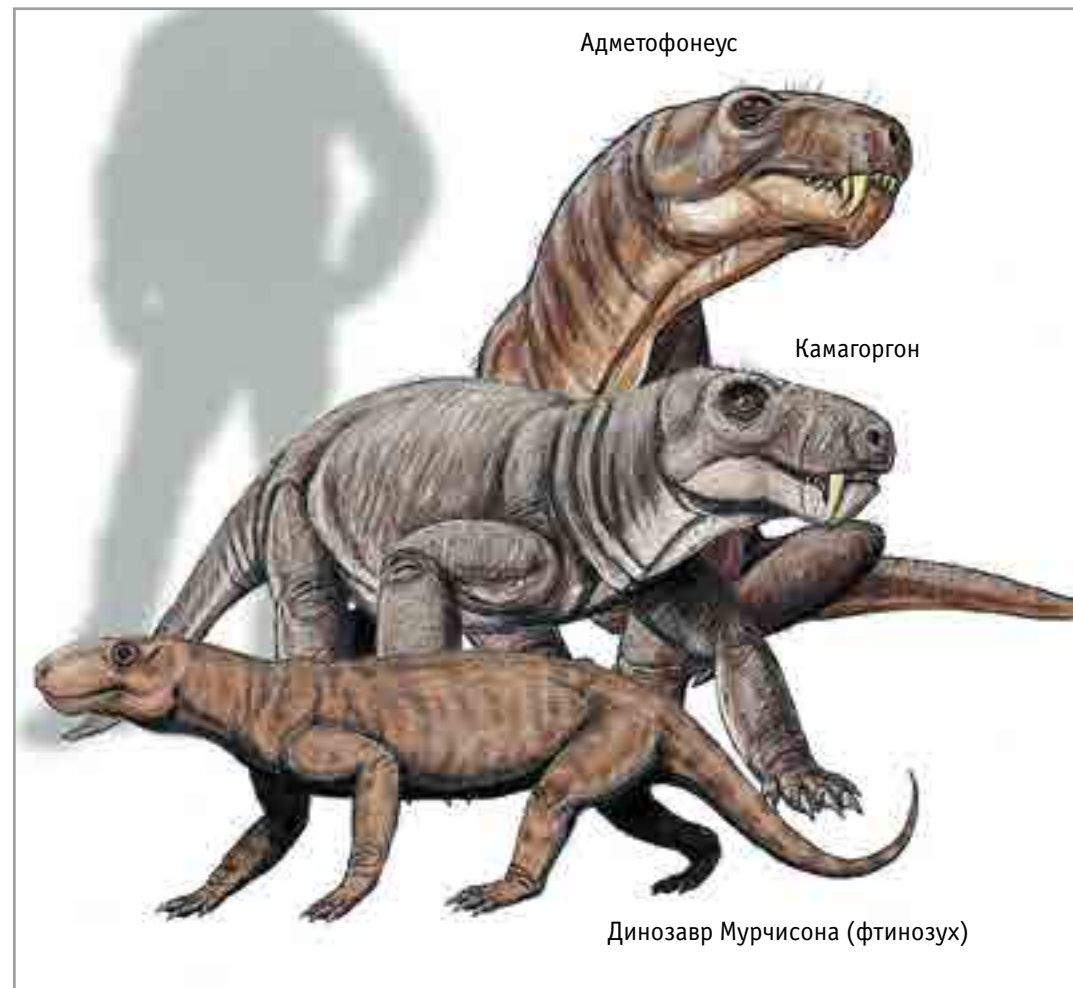
*Пробурнетия*

к примитивным диноцефалам, хотя М.Ф. Ивахненко настаивал, что это родичи горгонопсов.

Название группе горгодонтов дали **горгонопсы**. Впервые их описал Оуэн (примечательно, что из-за неполноты первого черепа горгонопса их долгое время считали анапсидами). В основном это были хищники, часто весьма крупные, сменившие в этой роли хищных диноцефалов. Впрочем, к горгонопсам могут быть близки насекомоядные **никказавры** размером с крысу, жившие в Приуралье в эпоху Мезенской фауны. Всеядными были некрупные «рогатые» **бурнетиаморфы**, дожившие до самого конца перми как на юге, так и на севере. У нас найдена **пробурнетия** — с реки Вятки. Самое заметное в настоящих горгонопсах — это саблевидные верхние клыки. Животные могли очень широко открывать пасть и вонзать клыки в жертву. При этом заклыковые зубы острые, но немногочисленные (часто их нет вовсе) — жевать пищу они не могли. Дело в том, что внутренние ноздри у горгонопса открываются в пасти между верхними клыками. Когда горгонопс разрывал добычу передними зубами, то задняя часть внутренних ноздрей оставалась открытой и дышать ещё было можно. Но когда хищник начинал проглатывать кусок мяса, то пища закрывала внутренние ноздри и дыхание становилось невозможным. Значит, надо быстро проглотить кусок — а жевать нельзя. Так питались все примитивные терапсиды, и поэтому у всех них передние зубы развиты сильнее.

Первые настоящие горгонопсы — **фтинозухи** — появились ещё до очёрской фауны, но они очень плохо известны. Один из фтинозухов, **камагор-**

ла мягкая кожа. У эстемменозухов крупные клыки и резцы, но остальные зубы очень мелкие, листовидные. Чем они питались — не ясно, но предполагают, что гниющими растениями. Жили эстемменозухи в воде и у воды. Эстемменозух стал символом очёрской фауны, нигде в мире ничего подобного до сих пор не находили. Более древние **ропалодонты** известны лишь по обломкам нижних челюстей из медистых песчаников, очень похожих на челюсти мелких эстемменозухов. Эстемменозухов обычно относят



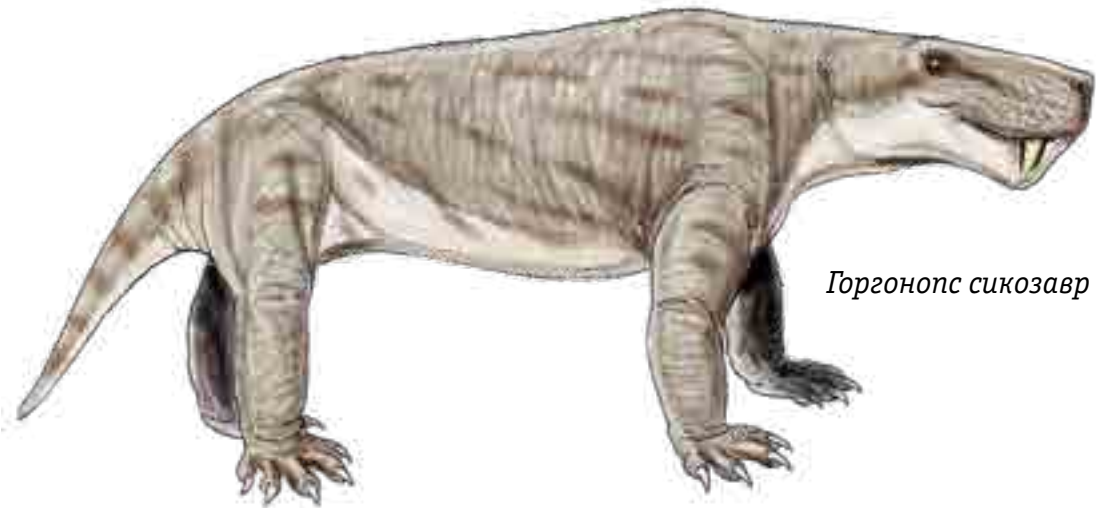
*Фтинозухии*

**гон**, имел череп до 45 см в длину и питался предками эстемменозухов — ропалодонтами. Интересно, что род, давший название семейству фтинозухий, сейчас предлагают называть **динозавром Мурчисона**. Дело в том, что череп животного из медистых песчаников был описан Фишером фон Вальдгеймом в 1847 году именно как *Dinosaurus* («животное было, несомненно, хищным и прожорливым», как писал про него фон Вальдгейм). Потом его отнесли к роду ропалодон — так в XIX веке называли почти всех малоизвестных некрупных звероящеров из медистых песчаников. Кроме того, название «динозавр» не хотели использовать во избежание путаницы с настоящими динозаврами. Фтинозухом его назвал И. А. Ефремов.



М. Ф. Ивахненко отстаивал приоритет самого первого названия (так как название рода животных нельзя спутать с названием целой группы).

Настоящие горгонопсы во множестве известны из слоёв Карру, где дожили до самого конца пермской эпохи. Самые крупные из них — **рубиджеиды** — достигали трёх метров в длину, с черепом более 50 см. В целом горгонопсы — очень примитивные терапсиды. Их мозг мал, самой заметной его частью был мозжечок, что говорит о большой подвижности животного. У горгонопсов полувыпрямленные задние ноги и растопыренные передние, притом передние они могли распрямлять при быстром передвижении, а также для того, чтобы широко открыть пасть — иначе нижняя челюсть заденет землю. До этого все терапсиды (да и прочие наземные позвоночные) передвигались только медленным шагом. Горгонопсы,



*Горгонопс сикозавр*



*Слепок черепа иностранцевии в музее в Казани*



*Рубиджея*

по-видимому, могли бегать, хотя и не очень быстро и недалеко. Большие когти на лапах помогали при охоте. В целом горгонопсы очень похожи на хищных млекопитающих типа саблезубых тигров. У некоторых горгонопсов на крыше черепа известны мелкие ямки — возможно, отпечатки каких-то рецепторов (например, электрических, как у утконоса, что предполагает водный образ жизни). Череп очень высокий, в профиль напоминает топор. Высота черепа, опять же, связана с наличием огромных верхних клыков (надо же куда-то девать их корни). Помимо этого, в носовой полости горгонопсов были небольшие костные «полочки» — турбинали. Эти полочки служат основой хрящевых обонятельных раковин. Главным чувством горгонопсий могло быть обоняние. Впрочем, не исключено, что и слух у них мог быть острым, поскольку сложное строение угла нижней челюсти указывает на какой-то своеобразный аппарат восприятия звуков. Есть предположение, что горгонопсы с возрастом утрачивали слух — кости становились слишком толстыми для проведения звуков. Горгонопсы охотились по ночам и в сумерках — это учёные установили по строению их глазных косточек.

В Приуралье найдены пять родов поздних горгонопсий, но до конца перми они не доживают. Самый знаменитый горгонопс (он же и самый крупный) — **иностранцевия** с черепом больше 60 см длиной. По одной из гипотез, это водные хищники, которые питались крупной добычей, преимущественно парейазаврами. Иностранцевия была описана В.П. Амалицким из позднепермских линз — отложений древних рек вблизи города Котлас в Архангельской области. Обнаруженная у деревни Соколки в 1897 году фауна стала мировой сенсацией. Название самый крупный горгонопс получил в честь профессора А. А. Иностранцева, учителя Амалицкого.

### **Аномодонты — удачливые консерваторы**

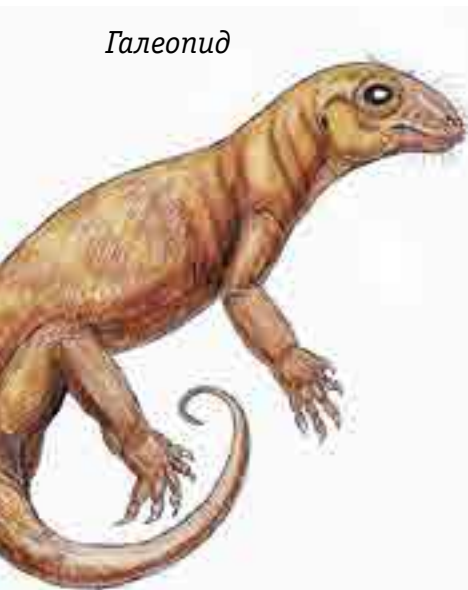
Особая группа эотерапсид — **аномодонты**, или «страннозубые». Вероятно, первоначально они были насекомоядными, но потом перешли к настоящей растительноядности. Примитивные аномодонты (аномоцефалы) обладали многочисленными зубами (и как недавно выяснилось, некоторые из них имели и пару очень длинных клыков, как **тиараюденс** из Бразилии). В Приуралье такие существа (**очёррия**, **венюковия** и **улемика**) известны из очёрской и ишеевской фаун, но найдены они и в Китае, и в Карру, и в Южной Америке. Самый древний аномодонт — **бисери-**



Аномоцефал



Улемика



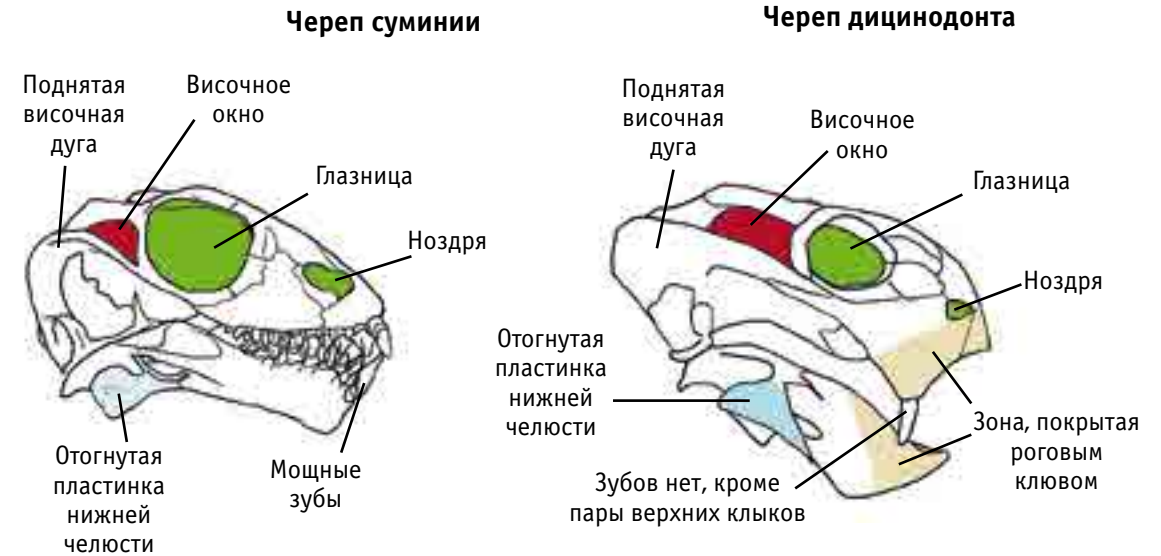
Галеопид

**денс** из китайской фауны Дашанкоу. Зубы у всех этих созданий давящие или даже перетирающие.

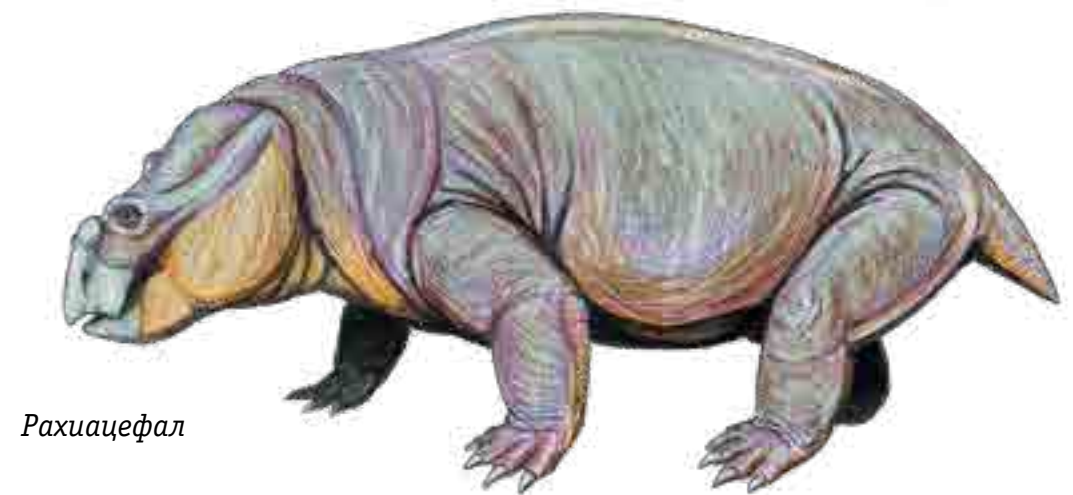
Мелкие аномодонты **галеопиды** первыми из терапсид научились жевать пищу с помощью расширенных зубов. Некоторые из них жили на деревьях (например, найденная в Кировской области **суминия** размером меньше кошки). Все эти существа напоминали ящериц с тупой мордой и большими глазами, а также с торчащими, как у грызунов, передними зубами. Суминия, наверное, первое животное, которое могло жевать по-настоящему.

Венец развития аномодонтов — **дицинодонты** («двуклыкозубые»). Большинство из них утратили все зубы, кроме двух верхних клыков. Их нижняя челюсть могла двигаться взад-вперёд, и роговые пластины нёба перетирали пищу. Эта конструкция оказалась крайне удачной. Дицинодонты пережили пермское вымирание и даже, возможно, дотянули в Гондване до начала мелового периода! При однообразном строении черепа строение тела у них оказалось довольно разнообразным, хотя у большинства пермских форм длинное туловище и короткие ноги с крупными когтями. Многие пермские дицинодонты жили в норах, а **кистецефалы** вообще стали роющими, наподобие современных африканских голых землекопов. У дицинодонтов появилось неполное мягкое вторичное нёбо, позволявшее одновременно дышать и жевать. Возможно, они были покрыты шерстью и имели вибриссы. Они очень похожи на роющих млекопитающих вроде барсука, за вычетом необычной головы с роговым клювом. В конце пермско-

Сравнение черепов суминии и дицинодонта



Дицинодонт



Рахицефал





*Листрозавр*

го периода среди дицинодонтов появились гиганты ростом с корову (и иногда с рогами на морде), например **авлацефалодон** или **рахицефал**. Конечно, это не настоящие рога, а костные шишки, которые, как и у носорогов, могли быть основой рога. Подобные образования известны и у триасовых **каннемейерид**. У нас пермские дицинодонты найдены в Кировской и Архангельской областях, самые крупные имели череп до 40 см в длину. Встречались и дицинодонты помельче, например **кингория** (длина черепа до 15 см, общая длина около 60 см) и **робертия** (чуть крупнее крысы). Они, возможно, питались насекомыми.

Когда Великое пермское вымирание 251 миллион лет назад смело с Земли почти всех терапсид, среди дицинодонтов остались два-три рода. Один из них, **листрозавр**, в начале триаса населял все материки (кроме обеих Америк). Он дал начало триасовым дицинодонтам-каннемейеридам. Эти дицинодонты достигали размеров носорога и внешне напоминали травоядных млекопитающих. Они дожили до самого конца триаса и могли быть объектом охоты первых хищных динозавров. Очень многочисленны каннемейериды в ранне-среднетриасовых фаунах Поволжья, в Южной Америке и Китае. Не исключено, что кусок челюсти с клыком из раннего мела Австралии принадлежит последнему из каннемейерид.

#### Тероцефалы — неудачная альтернатива

Наиболее близкие к млекопитающим терапсиды — терозавры (что переводится именно как «звероящеры») появились, вероятно, одновре-

менно с эотерапсидами. Но поскольку они обитали изначально вдали от воды, в палеонтологическую летопись попали несколько позже. Их разделяют на тероцефалов и цинодонтов, которые (иногда вместе с горгонопсами) объединяются в группу, известную под названием териодонты, или зверозубые. Зубы териодонтов разделяются на клыки, резцы и коренные. Строение их черепа, позвоночника и конечностей сходно с млекопитающими.

**Тероцефалы** — очень разнообразная группа, во многом параллельная цинодонтам. Возникли они, вероятно, в Гондване, где известны уже из са-



*Пристерогнат*



*Мелкий  
тероцефал  
иктидозухоид*

*Вяткозух*

мых ранних фаун. Первоначально это были крупные саблезубые хищники сцилакозавриды (например, **гланозух** с волка размером), похожие на волков крупные **пристерогнаты** и мелкие насекомоядные, часто условно называемые **иктидозаврами** или **иктидозухами**. Из числа последних выделяют в особую группу **скалопозавров** (хотя, надо отметить, классификация тероцефалов крайне запутана). Скалопозавры примитивны по своему строению, в некоторых своих особенностях даже примитивнее эотерапсид. Интересно, что тероцефалы отличались от цинодонтов и млекопитающих развитием крупных впадин в задней части нёба. Эти отверстия, наверное, были связаны с обонятельной системой, но они же не позволили тероцефалам развить настоящее вторичное нёбо и как следует жевать пищу (а также развить ушную систему по типу млекопитающих). В то же время, отпечатки сосудов на черепах показывают, что эти животные имели вибриссы, хотя мягкие губы не были достаточно развиты. То есть сосать молоко в младенчестве они не могли. Тем не менее, почти наверняка тероцефалы имели шёрстный покров, а их детёныши могли слизывать молоко с железистых полей на брюхе матери. Вероятно, у тероцефалов была влажная мочка носа, позволявшая определять направление ветра. Многие крупные тероцефалы (например **вяткозух**) отличались довольно массивным телосложением и «растопыренным» положением ног и выглядели как короткохвостые волосатые крокодилы.

Со второй половины поздней перми тероцефалы появляются и в Лавразии. Известен полный скелет относительно крупного **сцилакозуха** из поздней перми Оренбуржья. Это странное большеголовое и длинноногое животное размером с волка, с очень коротким хвостом. Передние ноги, вероятно, были слегка расставлены в стороны, но задние — почти прямые. Череп высокий и длинный, с крупными клыками и резцами. На морде найдены ямки, которые могли быть следами оснований вибрисс.

Скелеты скалопозавров показывают такие же особенности: длинные лапы и короткий хвост при относительно крупной голове. Эти насекомоядные создания имели очень большие глаза и вполне могли охотиться ночью. Их остатки найдены не только в Южной Африке, но и в Антарктиде. Несмотря на свою примитивность, скалопозавры дотянули до начала триаса.

Некоторые мелкие тероцефалы из поздней перми Приуралья были крайне необычными. **Наниктидопиды** питались, вероятно, корневищами растений (судя по износу клыков и давящим коренным зубам). А вот

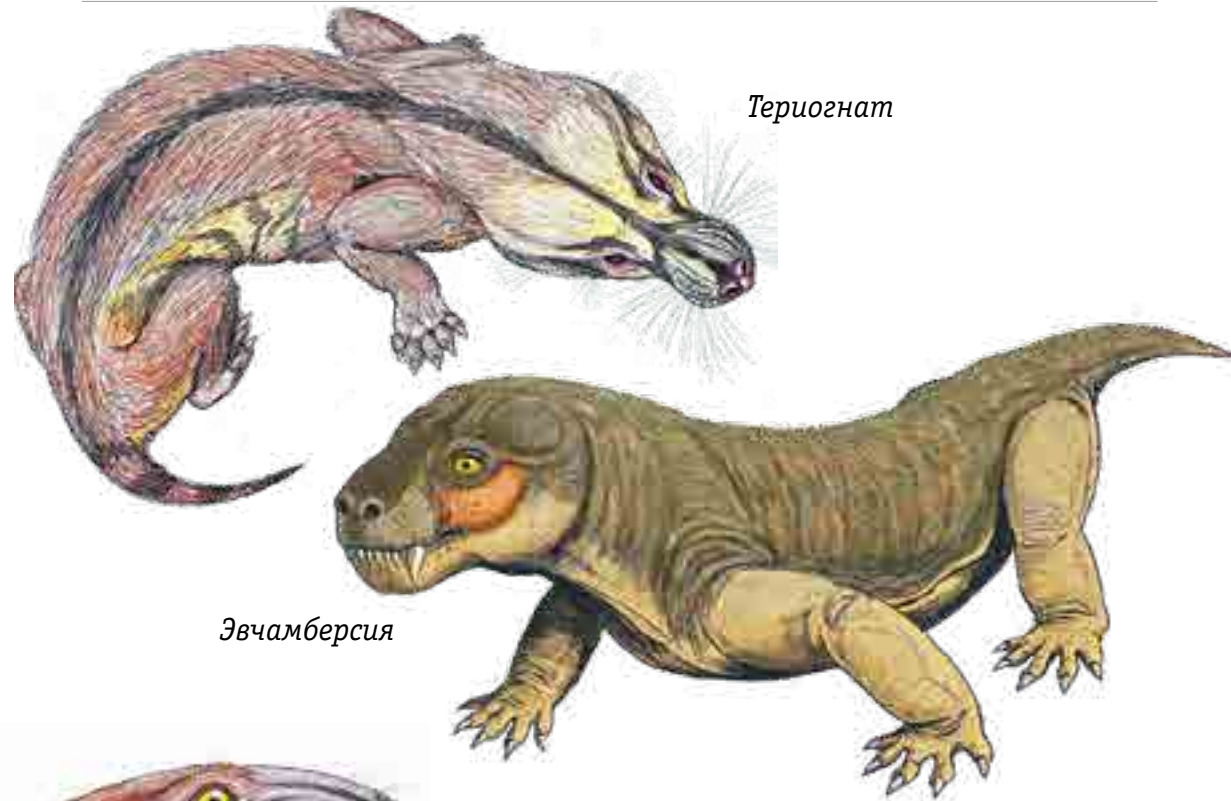
**перплексизавры** напоминали по образу жизни выхололей, на их морде обнаружены крупные ямки — возможные следы от электрорецепторов. Крупные **аннатерапсиды** и вяткозухи также могли питаться рыбой, у них длинные морды и крюковидные клыки. У аннатерапсида из фауны Соколов могли быть щёчные мешки, в которых он приносил детёнышам пищу. Все эти создания внешне выглядели как млекопитающие, могли быть покрыты шерстью, но, вероятно, не имели наружных ушей. Недавно в Вязниках нашли и изучили окаменевшие экскременты (копролиты) каких-то терапсид — скорее всего, тероцефалов. В копролитах обнаружили шер-

Скелет сцилакозуха в Палеонтологическом музее



Перплексизавр





Териогнат

Эвчамберсия



Мегавайтсия



Мосхорин

стинки — то ли тероцефалы себя вылизывали и глотали шерсть, то ли ели кого-то покрытого шерстью.

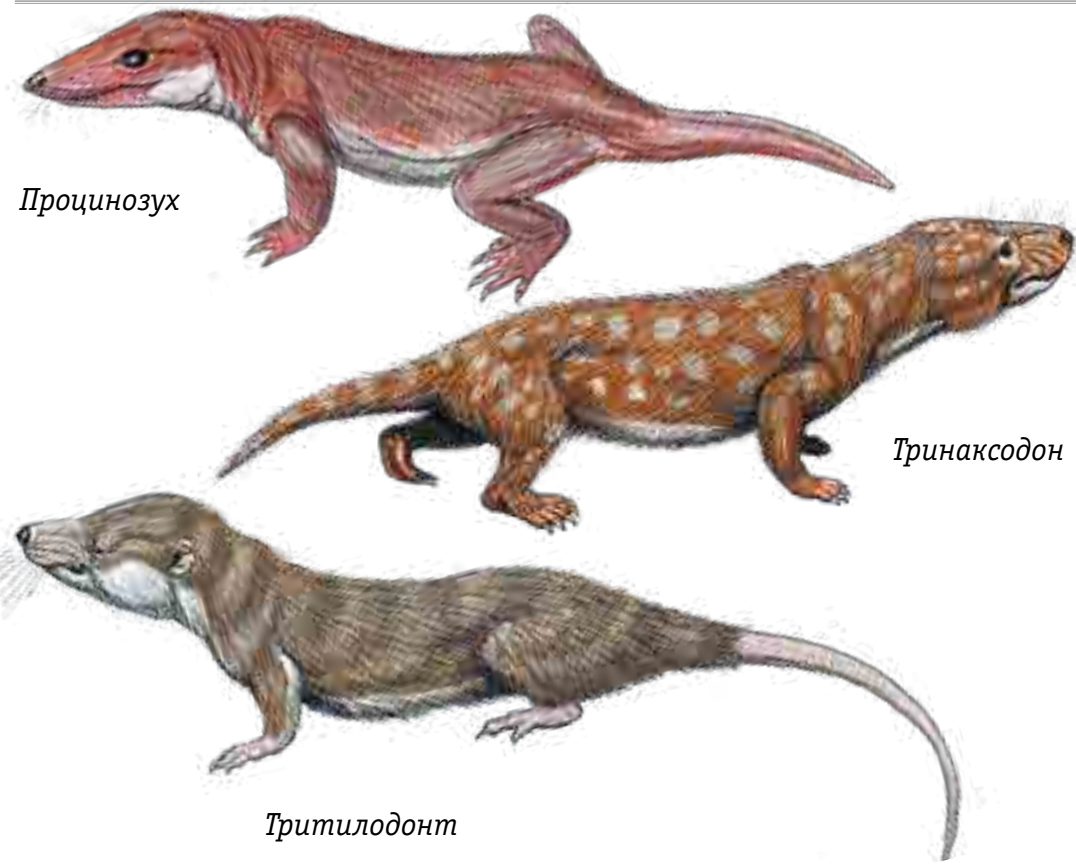
Тероцефалы стали многочисленными в конце перми, после вымирания большинства хищных и всеядных эотерапсид. В Приуралье в самом конце перми, в эпоху так называемой вязниковской фауны, они полностью заменили горгонопсов, заняв ниши крупных хищников. Это была группа тероцефалов **вайтсиид** из Южной Африки. У них довольно высокие и короткие черепа, крупные резцы и клыки, а вот заклыковые зубы часто вообще отсутствуют. Среди них были хищные и всеядные животные. Известен череп южноафриканского вайтсиида **териогната**, в ротовой полости ко-

торого застрял череп мелкого дицинодонта. Вероятно, хищник подавился и умер. Среди вайтсиид были необычные ядовитые (вероятно) животные. У южноафриканской **эвчамберсии** из зубов остались только резцы и пара длинных желобчатых верхних клыков, позади которых находилась пара крупных впадин (собственно, это расширенные нёбные окна). В эти впадины открывались крупные отверстия для сосудов и нервов. Как предполагают, впадины вмещали ядовитые железы. Эвчамберсия была с терьера размером, а вот в терминальной перми Владимирской области нашли фрагменты черепа гигантского тероцефала — **мегавайтсии**. У мегавайтсии три пары верхних клыков сообщались с полостями в челюстной кости. Возможно, и мегавайтсия имела ядовитые железы (и это при длине черепа до 50 см!). Последние тероцефалы жили в начале — середине триаса, это крупные и мелкие саблезубые хищники (**мосхорины** и **нотогомфодоны**), насекомоядные **эрициолацерты** и растительноядные **баурии** с крысу размером. Однако, после среднего триаса тероцефалы неизвестны. Они вымерли, не выдержав конкуренции с цинодонтами с одной стороны и с настоящими рептилиями с другой.

### Цинодонты — наши прапрадедушки

История наших прямых предков — **цинодонтов** — началась в средней перми. Вернее, мы знаем их с этого времени. Группа по происхождению гондванская, хотя уже к концу перми цинодонты расселились повсюду. **Новоцинодон** найден у нас в эпоху ишеевской фауны. В отличие от тероцефалов, у цинодонтов сформировалось полное вторичное нёбо. Кости задней части нижней челюсти стали постепенно уменьшаться, превращаясь в детали слухового аппарата, а за жевание отвечала только нижнечелюстная кость. Все пермские цинодонты — мелкие животные размером не более кошки, внешне напоминавшие мелких млекопитающих. **Процинозук** с удлинённым телом и низкой головой был похож на помесь выдры с крокодилом и мог питаться рыбой и водными беспозвоночными, а вот **двиния** обладала давящими коренными зубами и питалась либо крупными насекомыми, либо растениями. Эта линия дожила до конца триаса — в местонахождении Мадыген в Фергане обнаружен скелет мелкого примитивного цинодонта мадизавра.

Когда случилось Великое вымирание, на суше среди немногих выживших оказались и цинодонты. Самый известный из раннетриасовых цино-



донтов — **тринаксодон** из Южной Африки, Индии и Антарктиды. Размером с куницу, этот длиннотелый и коротконогий хищник жил в норах. У него уже выделился поясничный отдел позвоночника (с короткими рёбрами), что может указывать на наличие диафрагмы. Это свидетельствует о прогрессивном типе дыхания и явной теплокровности. Известны находки скелетов крупных и мелких особей вместе — возможно, остатки матери с детёнышами. Неизвестно, могли ли маленькие тринаксодоны сосать молоко. У взрослых особей коренные зубы трёхбугорчатые, хотя и без точного смыкания (у млекопитающих смыкание зубов позволяет жевать пищу). Больше всего цинодонтов жило в триасе — среди них были как страшные хищники, иногда с тигра размером, так и крупные растительноядные, похожие на свиней. Последними из растительноядных цинодонтов стали **тритилодонты**. Оуэн описал череп тритилодона как череп многобугорчатого млекопитающего. У тритилодонтов две пары резцов, как у грызунов, и сложные коренные зубы.

Все эти животные вполне звериного облика не были предками млекопитающих. Наши предки оставались в тени, хотя появились, вероятно, ещё в начале триаса. Лишь в конце триаса многочисленные мелкие и очень мелкие цинодонты из группы трителеодонтов появляются в палеонтологической летописи, причём почти на всех континентах. Самые мелкие были с мышь размером, а по образу жизни напоминали землероек. Всё новые и новые находки приносят раскопки в позднем триасе — ранней юре Южной Америки и Африки, отдельные находки известны и с северных материков. Таким образом, к тому времени предки зверей заселили весь мир. Некоторые вообще мало отличимы от млекопитающих, и где проходит между ними граница, часто не вполне ясно.

Интересно, что недавние исследования показали своеобразное разделение жизненных зон цинодонтов и «настоящих» рептилий (прежде всего архозавров) в конце триаса. Зверообразные населяли зоны влажного климата, а архозавры обитали в засушливых областях. Именно там возникли динозавры, на 150 миллионов лет оттеснившие синапсид с главных ролей.

Так или иначе, уже в конце триаса млекопитающие стали вытеснять своих предков терапсид. Сперва они заняли нишу мелких насекомоядных, а уже в юрском периоде дали ошеломительное разнообразие форм, хотя и оставались в тени истинных владык земли — динозавров. Но это уже другая история.

### Смена фаун — этапы большого пути

Живой мир постоянно развивается, меняются условия в природе, одни животные вымирают, им на смену приходят другие, более привычные к новому образу жизни.

В пермском периоде страницы каменной книги сохранили этапы развития наземной жизни. Учёные называют эти этапы империями — как и человеческие империи, они существовали во времени и пространстве.

Самое начало пермской эпохи — это империя **пеликозавров**. Пеликозавры появились в каменноугольную эпоху и уже к её окончанию стали и хищниками, и растительноядными. Жили они в густых тенистых лесах, поэтому, когда в пермском периоде климат стал более сухим, перешли к ночной жизни. Найдены они только на северном континенте Лавразия. Кто жил на суше в Гондване в то время — неизвестно. Первые крупные хищные пеликозавры — это **офиякодонты**, а растительноядные —



**эдафозавры.** Вместе с ними обитали разнообразные **парарептилии** и **батрахозавры**, наземные темноспондилы **диссорофы**, первые **диапсиды**. Чуть позже офиакодонт сменили **сфенакодонты**, из них самые известные — **диметродоны**. Растительоядные эдафозавры и парарептилии **диадекты** увеличились в размерах. В ответ увеличились и диметродоны. Но климат становился более сухим, континенты поднимались. Прежние лагуны превратились в солёные озёра, заросшие водорослями. Здесь могли выжить только очень необычные создания — **казеиды**. Они питались водорослями в воде солёных озёр. Такие условия жизни сохранились кое-где до середины пермской эпохи. Крупные казеиды были до 6 м длиной. На них охотились громадные пятиметровые диметродоны. В начале средней перми что-то случилось, и пеликозавры практически вымерли. Недолго в солёных озёрах жили казеиды да мелкие варанопсиды повсюду охотились за насекомыми. Тропические леса исчезли почти везде. Их сменили леса из голосеменных растений. Климат стал сухим и прохладным. Он не подходил для пеликозавров, но оказался благоприятным для их потомков — **терапсид**.

С середины пермского периода и до самого триаса миром правили терапсиды.

Первая империя терапсид — это империя **диноцефалов**. Она соответствует средней перми. Первые фауны с терапсидами — это наша Голушерма и китайская Дашанкоу. Здесь главные хищники — примитивные диноцефалы и горгодонты, а растительоядные — вероятно, горгодонты. Эти фауны очень плохо известны.

Настоящая диноцефаловая империя — это фауны Южной Африки, в которых главенствовали растительоядные тапиноцефалы, а также наши очёрская и ишеевская фауны. Растительоядны здесь тапиноцефалы (в Очёре — эстемменозухи), а хищники — тоже диноцефалы (или биармозухи, или антеозавры). Такая фауна была привязана к водоёмам. Растительоядные диноцефалы и эстемменозухи могли питаться гнилой растительностью. При этом мелкие соседи диноцефалов частью сохранились с прошлых времён (парарептилии, диссорофы), а частью развивались в «тени» диноцефалов — это парейазавры, хищные терапсиды (дицинодонты, горгонопсы, тероцефалы и наши предки — цинодонты). Так бывает всегда — новое возникает рядом со старым и поначалу незаметно, а когда старое отмирает — новое выходит на первые роли.

В конце средней перми мир опять изменился — опять поменялся климат. Он стал ещё более сухим, более жарким. Возможно, это было связано с распадом суперконтинентов. И диноцефалы вымерли. Настало время последней империи пермских четвероногих — **горгонопсо-дицинодонтовой**. Эта империя лучше всего известна из поздней перми Африки и России. Хищники здесь — **горгонопсы**, иногда огромные, больше тигра. Растительоядные — полуводные **парейазавры** и сухопутные **дицинодонты**. Из мелких терапсид остались разные тероцефалы и цинодонты. Амфибии диссорофы исчезли, но остались водные темноспондилы. Мелкие парарептилии уцелели, но их немного. Зато появилось много настоящих рептилий диапсид. В Южной Африке такая картина была почти до самого конца перми. Незадолго до конца периода исчезли все горгонопсы и крупные парейазавры. Уцелели тероцефалы и дицинодонты, на севере появился новый хищник — **архозавр**. Всё это сухопутные животные, от воды они не зависят. Климат тогда стал совсем сухим и жарким.

## НА ПУТИ К МЛЕКОПИТАЮЩИМ

### Ночью и днём

Вымерших животных обычно рисуют дневными — так их проще рассмотреть. Но как оно было на самом деле? Размер глазниц не всегда даёт подсказку — у птиц глазницы огромные независимо от того, дневная птица или ночная. Можно предположить, какое время суток предпочитало вымершее животное, посмотрев на его ныне живущих родственников. Но не у всех ископаемых остались живые родичи.

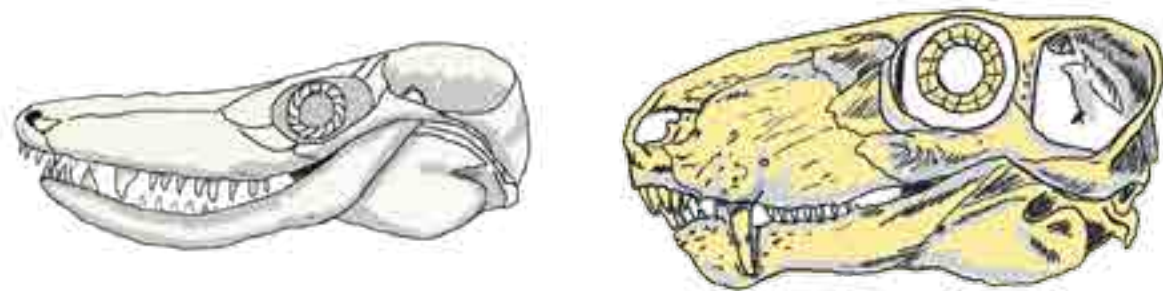
Недавно американские палеонтологи исследовали так называемые склеральные косточки вымерших звероящеров. Эти косточки мелкие, прямоугольные и расположены в стенке глаза колечком. Сейчас они есть у птиц и ящериц. В палеозое такие косточки находят у всех четвероногих. Считается, что они увеличивают остроту зрения, поскольку держат стенку глазного яблока, сохраняя нужный диаметр глаза. Палеонтологи сравнили размер кольца склеральных косточек у звероящеров и у современных дневных и ночных ящериц и птиц. Древние хищные пеликозавры — варанопсиды и сфенакодонт (в том числе знаменитый диметродон) охоти-



*Лемурозавр — примитивный горгонопс*

лись ночью. Поэтому не очень понятно, как «парус» диметродона мог служить ему для разогрева перед охотой. Впрочем, диметродоны могли весь день греться на солнце, чтобы ночью активно охотиться. Примитивные горгонопсы (гиппозавры, лемурозавры, бурнетии) с огромными глазами оказались ночными и сумеречными. Наш хищный диноцефал титанофонеус тоже предпочитал сумерки (хотя он вообще-то мог быть водным охотником и его зрение приспособилось к полумраку болотных зарослей). Настоящие горгонопсы (например, африканский завроктон) — сумеречные охотники. Тeroцефалы тоже предпочитали сумерки, но вот мелкий раннетриасовый скалопозавр оказался дневным, а пермский иктидозухоид — ночным. Надо заметить, что мелкие тeroцефалы жили в норах — поэтому их зрение могло быть приспособлено к подземному сумраку. А вот раннеюрский цинодонт тритилодон, очень похожий на млекопитающих, оказался строго ночным. Это неудивительно — в те времена на суше царили динозавры. Примитивные аномодонты — клыкастый тиараюдeнс и мелкий представитель галеопид галепус были ночными животными. А вот дицинодонты — все дневные, хотя они и обитали в норах.

Справедливости ради надо сказать, что ещё Иван Антонович Ефремов предполагал для пеликозавров ночной образ жизни — они, как он писал,

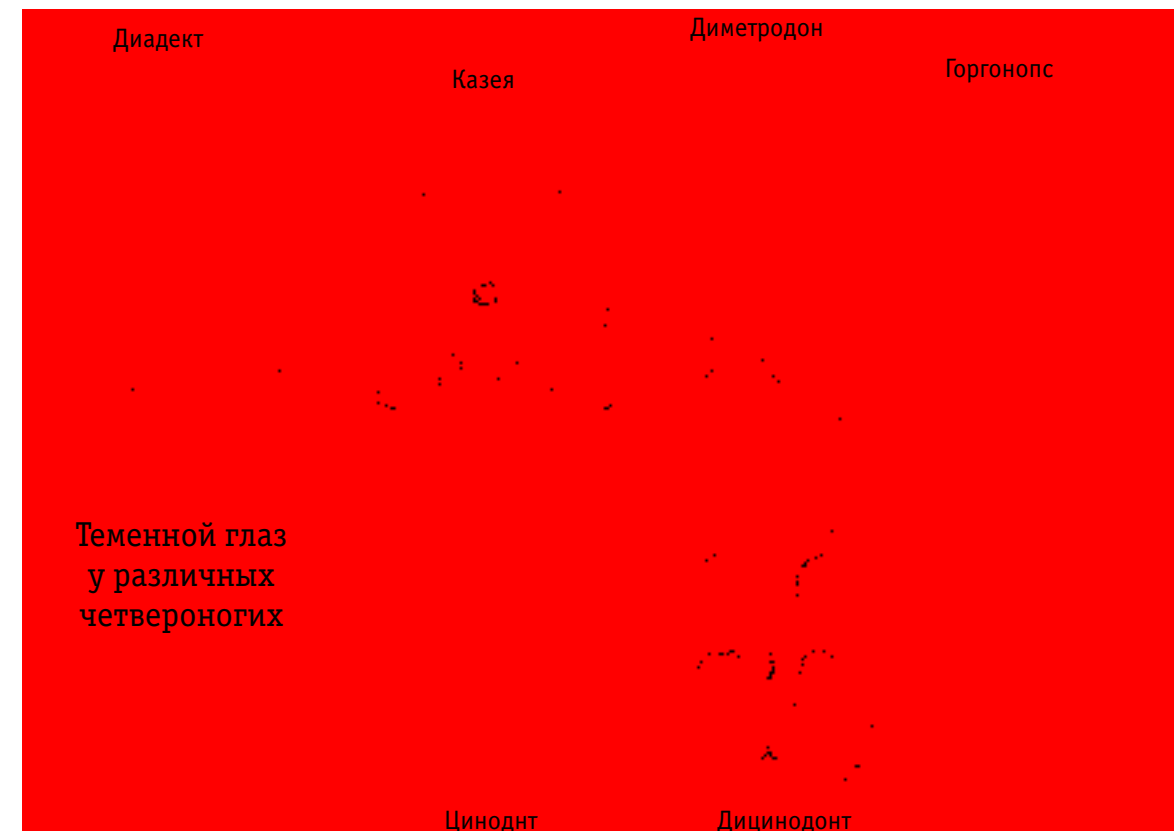


*Черепы мелкого тeroцефала блаттоидеалеста и горгонопса вяткогоргона — в глазницах видны склеральные кольца*

вначале появились в тёмных лесах и потом продолжали предпочитать сумерки. Да и опасность перегреться ночью меньше.

**Третий глаз**

У древних четвероногих всегда есть третий, теменной глаз. Он расположен на макушке, между двумя обычными глазами. Сейчас он есть у ящериц (хотя и не всегда заметен), у гаттерии (у неё он неплохо виден), у лягушек (особенно заметен у молодых). Третий глаз никогда не был похож на обычные глаза — это пятнышко, покрытое кожей или специальной прозрачной чешуйкой. Зачем он нужен, не вполне ясно. У человека и других млекопитающих он превратился в часть мозга — эпифиз, это эндокринная железа. У ящериц и гаттерии теменной глаз видит свет и, похоже, помогает ориентироваться в пространстве. А ещё он может быть связан с суточным циклом день–ночь. Может быть, теменной глаз отвечает за борьбу с перегревом и переохлаждением. Глаз регулирует выбросы активных веществ







Теменной глаз диноцефала эстемменозуха

в кровь, эти вещества меняют поведение ящера: приказывают спрятаться в тень или выползти на солнце. Во всяком случае, у холоднокровных ящеров он развит сильнее. У некоторых пермских четвероногих он просто огромный, например у диадектов и у пеликозавров-казеид. Большой теменной глаз и у диноцефалов — он ещё и сидит в высокой костной трубке, которая выводила его сквозь мягкие ткани головы на поверхность. Может быть, такой глаз мог различать не только свет, но и движение — растительноядному существу это важно для защиты от хищников. Например, если голова опущена к еде, то ты не видишь ничего впереди и выше себя, а те-

менной глаз «сторожит», не мелькнёт ли чья-то тень. Может быть, поэтому теменной глаз оставался крупным у диноцефалов, которые обычно держали голову наклонённой вниз. Все это существа холоднокровные.

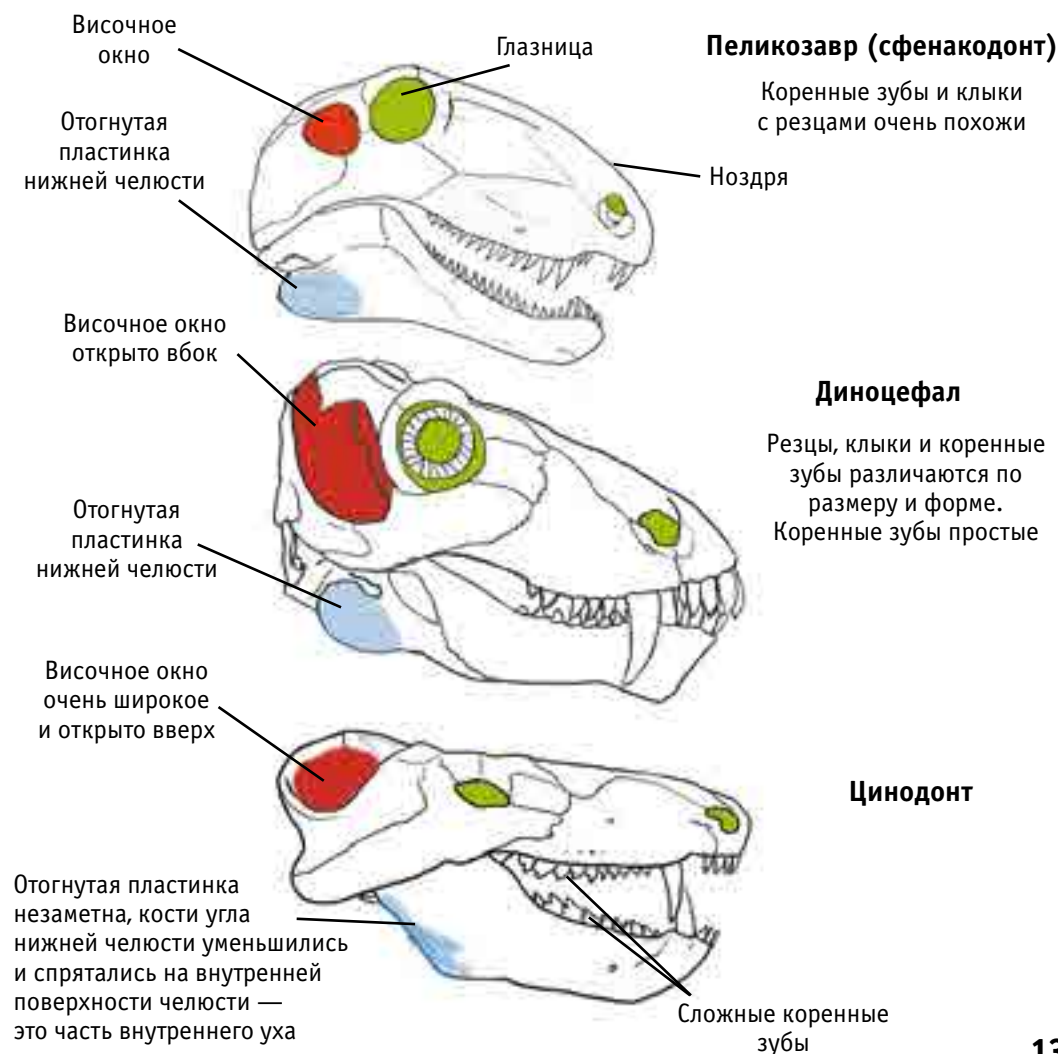
С дицинодонтами не вполне ясно: у большинства из них теменной глаз крупный, притом и у тех, у кого кровь могла быть тёплой (например, у листрозавра и триасовых гигантских дицинодонтов). Но вот, с другой стороны, у роющего кистецефала теменной глаз исчез. У горгонопсов теменной глаз есть всегда. У тероцефалов и цинодонтов он исчезает. Причём у примитивных тероцефалов и цинодонтов он ещё есть, а у более поздних постепенно исчезает. У тероцефала аннатерапсида теменной глаз зарастает с возрастом. У всех этих животных теменной глаз превращается в эндокринную железу. Может быть, это как раз отражает появление теплокровности.

### Абсолютный слух

Современные наземные четвероногие обычно неплохо слышат звуки в воздухе. Без слуха, в абсолютной тишине жить трудно — попробуйте заткнуть себе уши. Но можно «слышать» и через кости черепа. Так «слышат» змеи — причём им лучше слышно, когда голова прижата к земле: через грунт передаются вибрации шагов предполагаемой жертвы или врага. Многие пермские ящеры так и воспринимали звуки — у них слуховые ко-

сточки очень толстые и поддерживают мозговую коробку. Поэтому через них проводились только громкие и низкие звуки. Настоящая барабанная перепонка была у темноспондилов диссорофид, у диадектов, у парарептилий — карпинскиозавров, у никтеролетеров и их родичей. Была она и у парейазавров. А если ты хорошо слышишь — то можешь и сам что-нибудь сообщить окружающим. Поэтому ящеры с острым слухом, наверное, могли квакать или кричать. Острый слух изначально нужен для охоты за насекомыми — их гудение высокочастотное и через толстые кости его не услышать. У диапсид первоначально барабанной перепонки не было, но у проторозавров она, похоже, появилась.

### Сравнение черепов различных синапсид

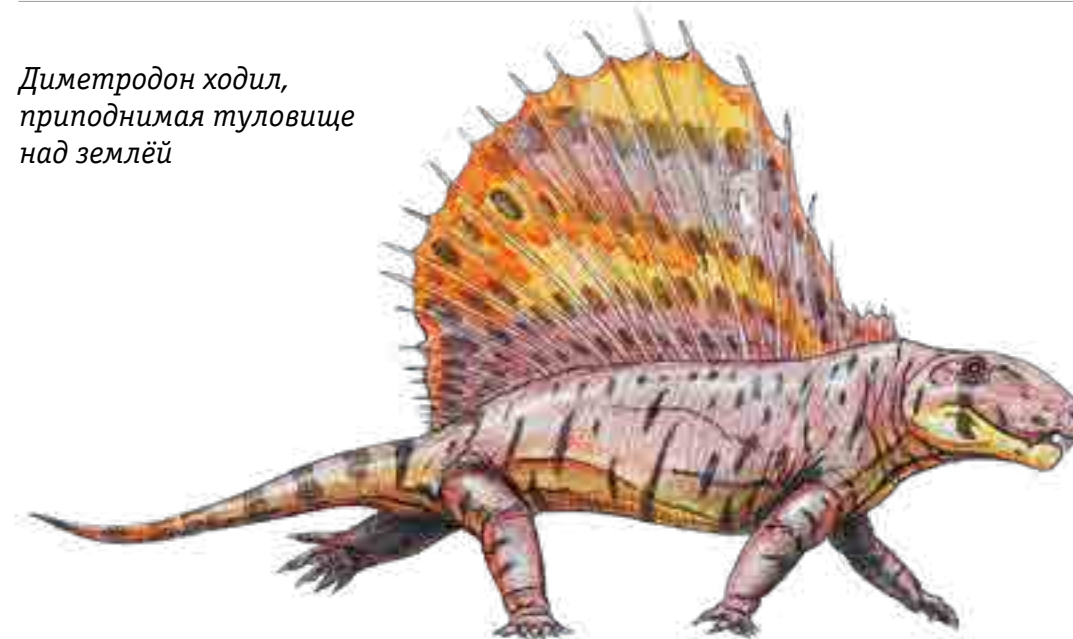


Со звероящерами непонятно. У пеликозавров сфенакодонт в углу нижней челюсти появилась округлая пластинка отогнутой кости — ангулярный лепесток. К ней могли крепиться мышцы, закрывающие пасть. Но когда изучили кости, составляющие нижнюю челюсть у звероящеров, оказалось, что это те кости, которые у млекопитающих вошли в состав внутреннего уха! У эмбрионов млекопитающих (и человека) в процессе развития эти косточки от нижней челюсти прирастают к черепу снизу. Поэтому сейчас думают, что такой ангулярный лепесток — это зачаток уха. Возможно, он вибрировал и проводил звуки через угол нижней челюсти к толстой кости-стремени и ко внутреннему уху. Может быть, был и какой-то наружный слуховой проход позади задней стенки черепа. У настоящих звероящеров система примерно такая же. У горгонопсов в углу нижней челюсти, позади ангулярного лепестка есть изогнутая косточка, которая могла держать настоящую барабанную перепонку. Слуховой проход шёл от нижней челюсти вверх-назад к выемке в задней части черепа, где могло быть наружное ухо. Думают, что горгонопсы слышали звуки в воздухе только тогда, когда открывали рот — тогда кости задней части нижней челюсти касались черепа. Примерно так же устроен слуховой аппарат и тероцефалов и их предков — цинодонт. В триасе у цинодонт кости задней части нижней челюсти стали уменьшаться, превращаясь в настоящие слуховые косточки. Ещё у первых млекопитающих они оставались такими же (и примерно такие же они у утконосов и ехидн) и лишь в юрском периоде появилось настоящее ухо млекопитающих.

### Ходьба!

У всех крупных пермских четвероногих кости ног толстые, неуклюжие. Особенно это заметно на скелетах крупных диноцефалов и парейазавров. Кроме того, у большинства из них передние ноги растопырены в стороны. Задние ноги — обычно тоже, но у звероящеров и парейазавров задние конечности могли быть более-менее прямыми. Так ходить не очень удобно. Передвигаться такие ящеры могли только медленно — они не спеша ходили. Погоня примитивного хищника за жертвой выглядела как замедленная съёмка. Горгонопсы могли на время распрямлять и передние лапы — они уже могли трусить рысцой, что делало из них суперхищников. Если с растопыренными лапами ногами стать слишком большим — не сможешь ходить. Поэтому звероящеры и парейазавры не были

*Диметродон ходил, приподнимая туловище над землёй*



слишком крупными, не больше носорога. Только динозавры, у которых ноги прямые, а в теле была система воздушных мешков, стали гигантами. Мелкие ящеры могли неплохо бегать на короткие дистанции, однако как и все рептилии, они быстро уставали и ложились. Известно много следов пермских четвероногих — из Северной Америки, Европы, Африки и Южной Америки. По следам ясно, что в перми наземные животные передвигались очень медленно, но брюхо по земле не волочили — приподнимались на ногах. Когда отдыхали — ложились на землю всем телом (есть и такие отпечатки). Никто из них не ползал — даже следы темноспондиллов динозавров без борозды от волочащегося брюха. Но все передвигались медленно и степенно.

### Развитие шерсти и теплокровности

У предков терапсид — пеликозавров — шерсти, скорее всего, не было. Предполагают, что их кожа была гладкая, с немногочисленными кожными железами. Правда, недавно в нижней перми Германии нашли отпечаток брюха отдохавшего в грязи пеликозавра, брюхо и основания лап были покрыты чешуями разного размера. Но этот отпечаток может принадлежать офиакодонт — а они не были предками млекопитающих. А может быть, «чешуи» — это просто отпечатки, оставшиеся, когда тело животного отле-



РАЗВИТИЕ ШЕРСТИ И ТЕПЛОКРОВНОСТИ

**Пеликозавры**

Нет шерсти, кожа без чешуи, но часто есть брюшные чешуи

**Диноцефалы и примитивные горгодонты**

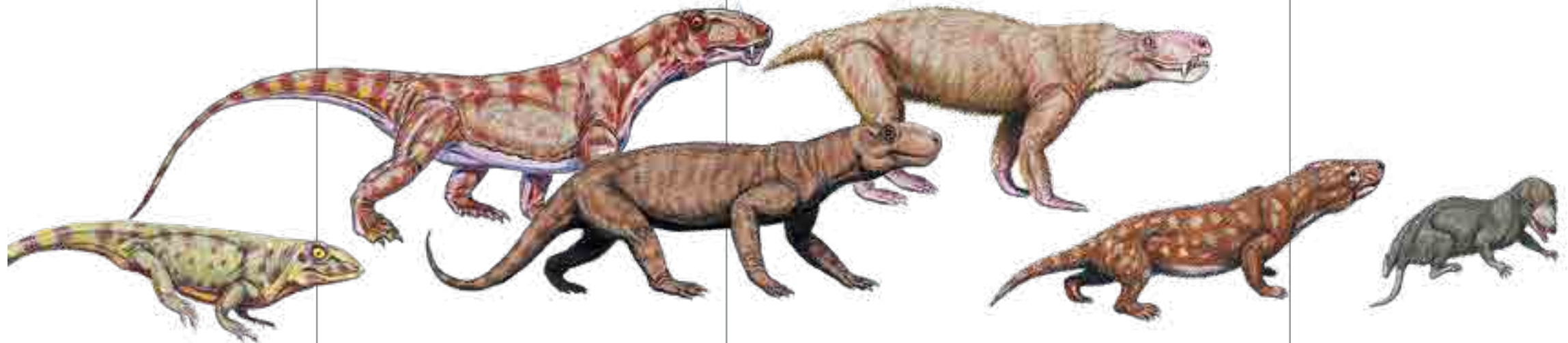
Кожа гладкая, возможно, с железами. Шерсти может не быть, только её зачатки, особенно у сухопутных обитателей. Температуру тела поддерживали за счёт крупных размеров и поведения

**Тероцефалы и цинодонты**

Могла быть шерсть, поздние цинодонты — почти теплокровные (как современные утконосы)

**Млекопитающие**

Шерсть и теплокровность!



пилося от вязкой грязи. Естественно, ни о какой теплокровности у пеликозавров и речи быть не могло — в жару они прятались в тень, а по утрам грелись на солнце. У сфенакодонтот и эдафозавров для этого развился даже специальный спинной «парус», который помогал быстрее согреться по утрам и охлаждаться днём: ящер поворачивался боком к солнцу и кровь прогревалась, проходя через сосуды в «парусе». У хаптодусов «паруса» не было, и их привычки были вполне как у ящериц. Вообще, скорее всего, пеликозавры были ночными животными.

У терапсид, вероятно, кожные железы выделяли вязкий секрет вроде ушной серы, который мог образовывать мелкие чешуйки. Волосы — это

производное кожных желёз, к чешуе рептилий они имеют отдалённое отношение. Чешуи на хвостах крыс и бобров — вторичное приобретение, хотя у терапсид могло быть что-то похожее. Кожа диноцефалов (биармозух и археосиодон) и горгодонтов (эстемменозух) известна по отпечаткам на ископаемых черепах. Она была гладкой, с какими-то очень мелкими кальцитными линзочками в толще кожи. Интересно, что такая кожа у эстемменозуха найдена и на самих рогах. Возможно, линзочки — остатки кожных желёз. Так или иначе, кожа этих созданий могла напоминать кожу голых млекопитающих типа носорогов. У более наземных горгодонтов могли появляться и зачатки шерсти. Когда возникла шерсть, неизвестно.

Позднепермские тероцефалы из Вязников оставили после себя окаменевший помёт, содержащий шерстинки.

Вибриссы на морде могли быть более ранним приобретением, чем шерсть на теле. Шерсть бывает разная. Грубая, длинная шерсть могла появиться очень рано, а вот мягкий подшёрсток — только у теплокровных. Первоначально шерсть нужна была, чтобы кожа не так быстро высыхала.

Крупные диноцефалы и горгодонты могли сохранять тепло за счёт больших размеров тела, а охлаждались в воде и отводили лишнее тепло через мягкую кожу на голове. Именно для этого могли быть предназначены всякие рога и выросты на черепах диноцефалов и эстемменозухов. Они «потели» выростами черепа. Хотя главное их назначение — всё-таки привлечение самок (они больше развиты у самцов).

Надо сказать несколько слов о так называемом вторичном нёбе. У ящериц гортань и глотка открываются в рот, пища не отделена от дыхания. То есть когда они едят, то не могут дышать. Значит, жевать еду нельзя, надо быстро проглотить. Следовательно, переваривать такую пищу придётся долго — она плохо обработана. Надо иметь очень мощный желудок (как у крокодилов сейчас). У диноцефалов и горгонопсов на нёбе появились костные выросты крыловидных костей — они поперёк перекрывали рото-

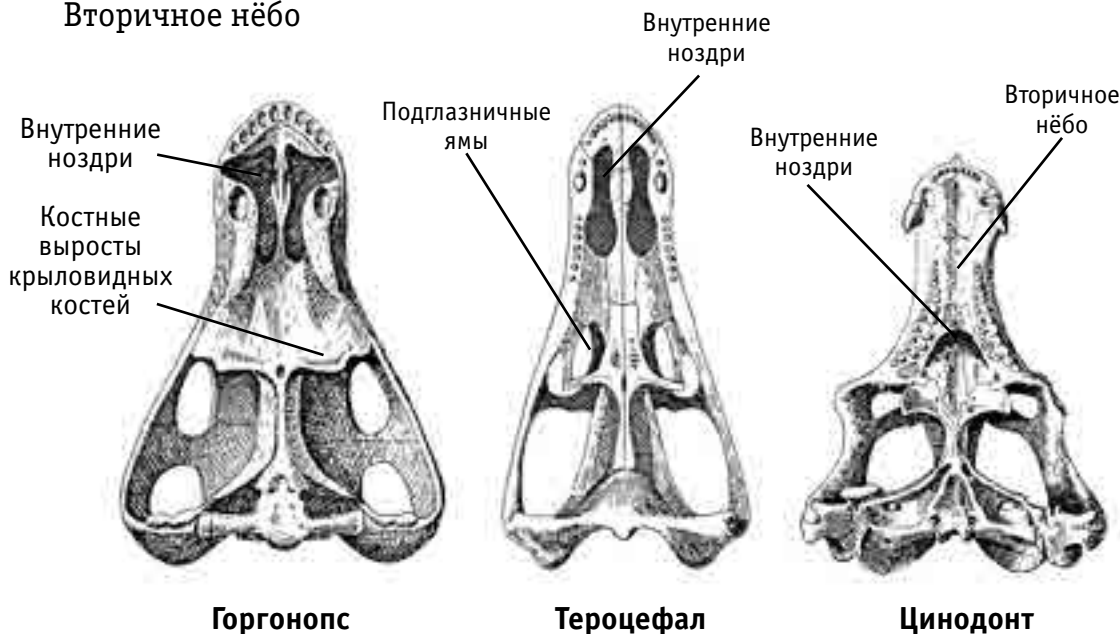
вую полость при закрытой пасти. Растительоядные диноцефалы благодаря этому приспособились пережёвывать пищу передними зубами. Но уже у горгонопсов и у тероцефалов мягкие ткани разрослись на нёбе, отделив ротовую полость от дыхательных путей, а твёрдое нёбо очень высокое. У цинодонтов, дицинодонтов и высших тероцефалов есть костное вторичное нёбо, почти как у млекопитающих. Обычно это связывают с теплокровностью — но вот у диадекта (который вообще почти амфибия) тоже есть вторичное нёбо!

Ещё в носовой полости у звероящеров находят так называемые турбины — это костные полочки, к которым крепились обонятельные раковины. У млекопитающих они очень сложные, извитые — и обоняние очень острое. Но турбины ещё и способствуют прогреванию того воздуха, который животные вдыхают. Впервые турбины появились у горгонопсов и тероцефалов — можно было бы думать, что они были теплокровными, но на самом деле у них просто было хорошее обоняние.

У более продвинутых звероящеров — аномодонтов, тероцефалов и тем более цинодонтов могла быть примитивная шерсть. Для этих звероящеров известны разнообразные ямки на морде, которые могли быть отпечатками мягких тканей, а мелкие ямки — отпечатками оснований вибрисс. Но такие отпечатки есть и некоторых горгонопсов. Интересно, что у поздних тероцефалов и практически всех цинодонтов исчезает теменной глаз! А ведь этот орган играет большую роль в регуляции температуры тела (он как бы всегда смотрит на солнце). У аномодонтов, тем не менее, он сохраняется всегда. При этом знаменитый пермотриасовый дицинодонт листрозавр мог быть покрыт шерстью — у него глазницы выступают в стороны как костные трубки, такое сейчас бывает у быков — чтобы вынести глаза за пределы шерсти.

Поздние звероящеры могли быть относительно теплокровными. Интересно, что у триасового цинодонта циногната рост костей по мере взросления шёл без замедлений (как у млекопитающих), а его ближайшего родича, растительоядного цинодонта диадемодона — с остановками, как у рептилий, у которых рост сильно замедляется в неблагоприятные сезоны. Интереснее то, что быстрый рост недавно выявили и в костях самых примитивных пеликозавров — они росли, скорее, как млекопитающие, чем как ящерицы, хотя и с перерывами. Конечно, даже у утконоса и ехидны температура тела не вполне постоянна и колеблется вслед за температу-

Вторичное нёбо





**Раранимус**

Вибрисс нет, могли быть чувствительные зоны на морде



**Горгонопс**

Точно не установлено, имелись ли вибриссы. Известны отпечатки каких-то чувствительных органов между глазами (возможно, это электрорецепторы)



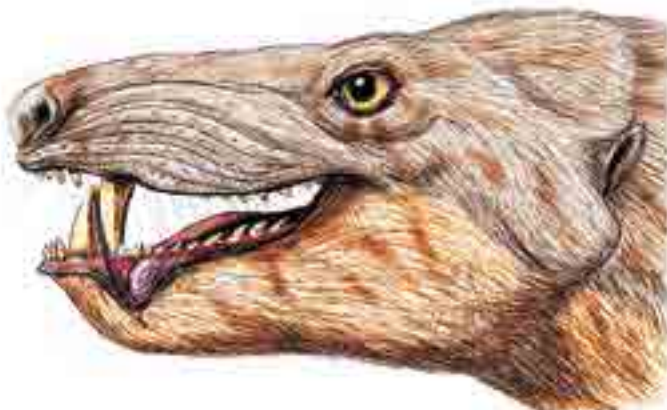
**Тероцефал**

Вибриссы и мягкая мокрая мочка носа



**Цинодонт**

Вибриссы и мочка носа, как у млекопитающих



**Вибриссы**

рой воздуха — но гораздо меньше, чем у рептилий. Мелкие звероящеры, включая предков млекопитающих, должны были иметь шерсть для поддержания не только баланса тепла, но и баланса воды — в отличие от ящериц, их кожа была мягкой и проницаемой. А в жарком климате это опасно. Пустынные жабы решают проблему выделением восковидного секрета кожных желёз, а в самую жару вообще впадают в спячку. Для мелких активных звероящеров такие привычки сомнительны. Хотя, конечно, норы играли большую роль в становлении млекопитающих. Норы рыли триасовые цинодонты и пермские мелкие дицинодонты, а также листрозавры. По-видимому, они откладывали там яйца и там же выхаживали потомство. У цинодонтов появились мягкие губы, и их детёныши могли сосать молоко. Для дицинодонтов с их клювом это маловероятно, хотя они могли слизывать молоко с железистых полей на брюхе матери. Так же поступали и маленькие тероцефалы. У тероцефалов могла быть влажная мочка носа — такое приспособление обостряет обоняние. Но мочка носа, как будто бы, говорит о теплокровности и есть только у млекопитающих. Все знают, что у кошек и собак нос всегда мокрый — это как раз работают железы носовой мочки. У тероцефалов на черепе есть отпечатки желёз возле ноздрей.

Недавно учёные просчитали содержание особых изотопов кислорода в костях пермских и триасовых терапсид из Южной Африки. Оказалось, что теплокровными (на уровне утконосов и ехидн) могли быть только дицинодонты и цинодонты, да и то триасовые.

Но только у млекопитающих появилась настоящая теплокровность (хотя, вероятно, не с самого начала), кормление детёнышей молоком и шерстный покров.

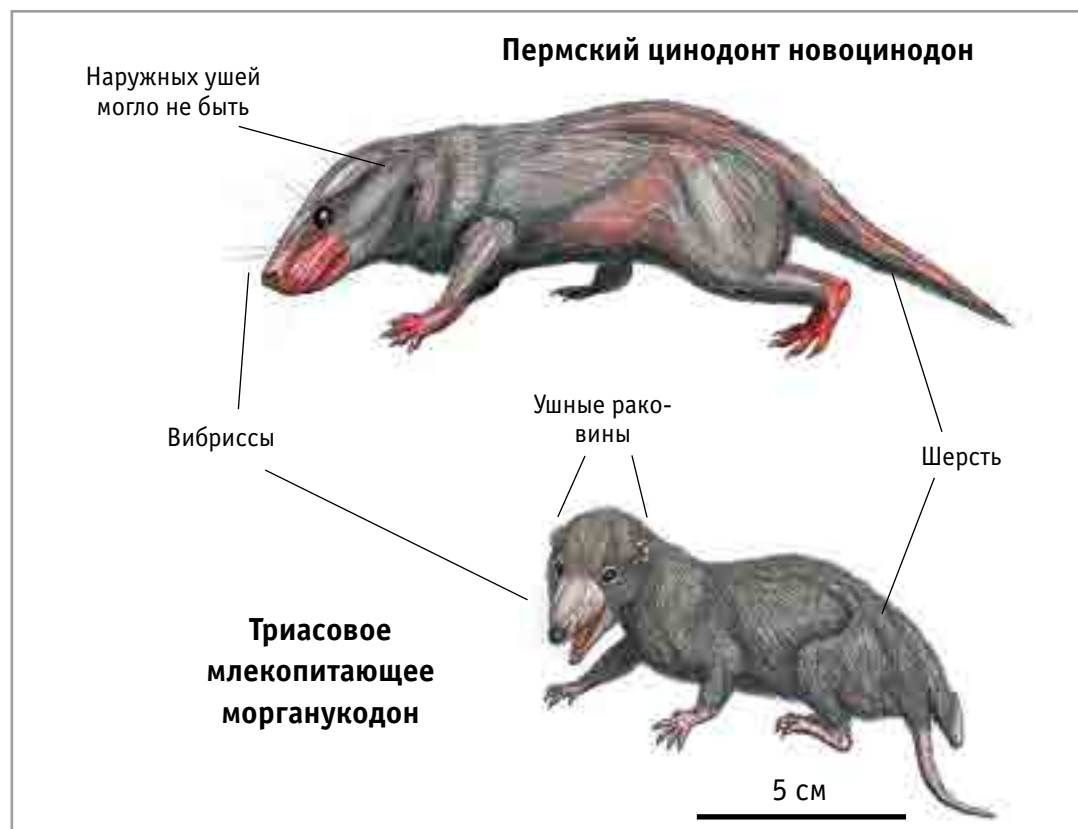
**Предки млекопитающих**

Цинодонты — прямые предки млекопитающих. Их история начинается от среднепермских находок в ишеевской фауне, с **новоцинодона**. Это древнейший из известных в мире цинодонтов, из всей фауны того времени — самый близкий родич млекопитающих. Примерно в эту же эпоху в Южной Африке жил примитивный цинодонт **харассогнат**, но наш новоцинодон может быть древнее. Затем в истории русских цинодонтов наступает перерыв. В Котельниче они неизвестны, хотя, вероятнее, пока просто не найдены. В ильинском комплексе недавно из местонахожде-

ния Марьюшкина Слуда в Вологодской области были описаны зубы мелкого цинодонта — **слудики**. Слудика была размером с крысу и питалась беспозвоночными, наподобие современной землеройки. Больше всего пермских цинодентов найдено в Соколковской фауне. Знаменитая **дви-ния** питалась насекомыми, а владимирский **процинозук** был некрупным хищником. Очень мелкие цинодонты **наноцинодон** и **уралоцинодон** напоминали землероек. В Вязниках цинодонты пока не найдены, но известны из более поздних триасовых отложений.

Из них к предкам млекопитающих ближе всего новоцинодон — мелкий звероящер-цинодонт из средней перми Приуралья. Один из древнейших цинодентов. Описан М.Ф. Ивахненко в 2012 году на основании куска нижней челюсти. Найден в местонахождении Ново-Никольское в Оренбургской области. Обломок нижней челюсти около 15 мм длиной, это может соответствовать черепу примерно 4–5 см в длину. Сохранились

Сравнение цинодонта и одного из первых млекопитающих



зубы с дополнительными бугорками, очень похожие на зубы триасовых цинодентов. Поэтому новоцинодона считают дальним предком самого известного триасового цинодонта — тринаксодона.

Если судить по тринаксодону, то новоцинодон должен был быть покрыт примитивной шерстью и внешне мог напоминать млекопитающее. У тринаксодона пропорции тела как у ласки или горностая, только голова гораздо крупнее. Новоцинодон был размером с крысу. Вероятно, он питался насекомыми и жил в норах в лесах вдалеке от озёр и рек. Возможно, он откладывал яйца в норах, но потом заботился о детёнышах. Правда, яйца звероящеров не найдены, и говорить о них можно только по аналогии с яйцекладущими млекопитающими. Были ли у самок цинодентов молочные железы (вернее, железистые поля, как у утконосов), неизвестно. Интересно, что у цинодентов, возможно, не было наружных ушей, по крайней мере, у примитивных цинодентов. Их слуховой аппарат располагался преимущественно в области угла нижней челюсти, но слуховой проход шел вверх и мог открываться у заднего края черепа или даже позади глаз.

Интересно, что цинодонты неизвестны в России в более позднюю эпоху Котельнича. Однако это может быть связано с тем, что мы их пока просто не нашли. Позднее они вновь обнаруживаются среди ископаемых остатков, хотя и очень редко.

### Взаимодействие между животными

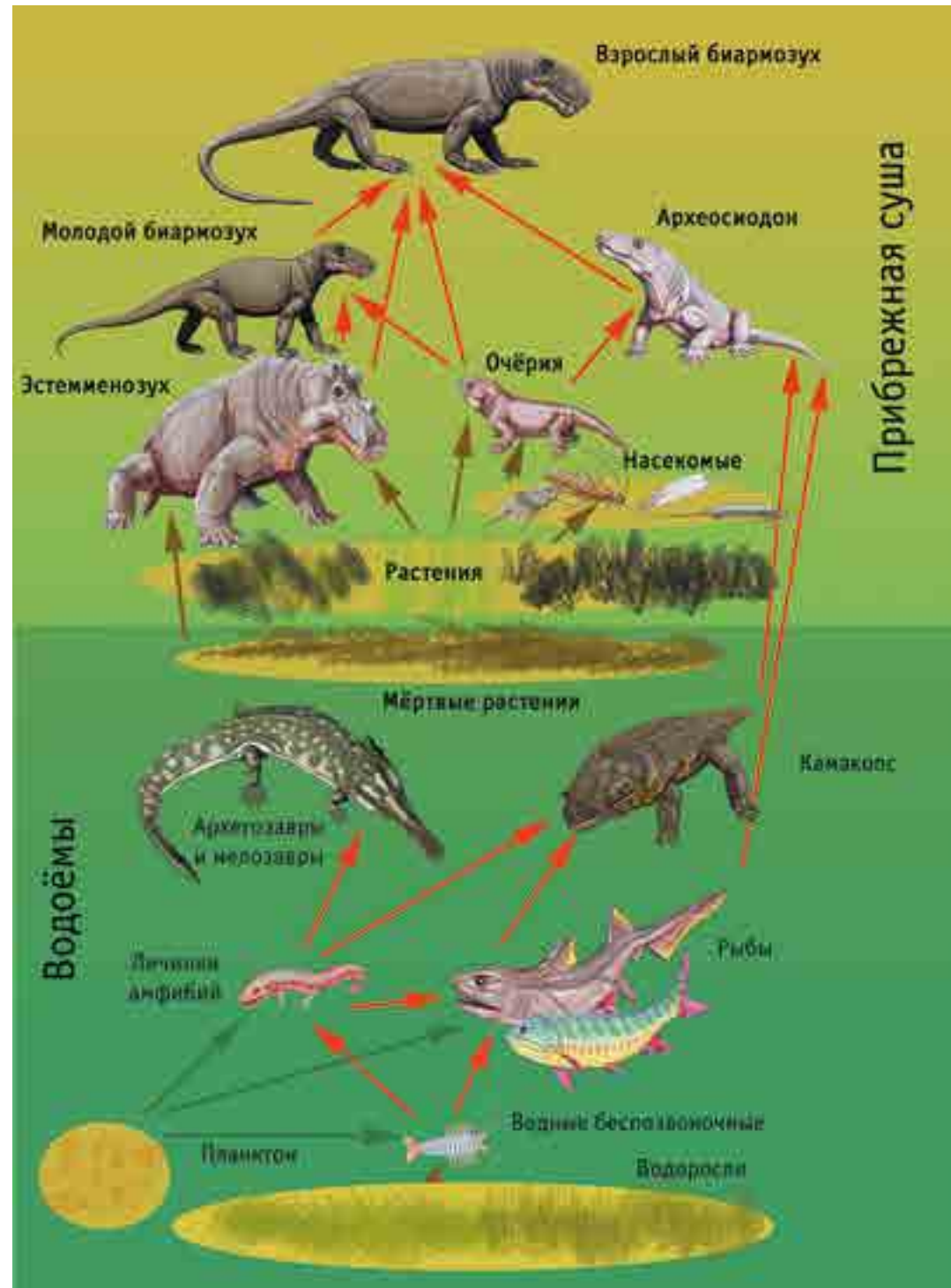
Пермские четвероногие образуют набор так называемых экобиоморф — то есть каждый звероящер (или ящер) занимал определённую нишу в природе, обладал своей природной «профессией». Века менялись, но ниши оставались теми же, впрочем, часть из них исчезала, а взамен появлялись новые. Эта система сохранилась до сегодняшнего времени — правда, ниши сейчас совсем другие. Лучше всего «профессии» изучены у пермских ящеров нашего Приуралья.

Удобно рассматривать «профессии» пермских обитателей, начиная с водных четвероногих.

Рыбоядные охотники — вначале это были лабиринтоденты. В эпоху Инты — интазухи и кламорозавры, а также антракозавр аверсор. В эпоху Голюшермы, Очёра и Ишеево — мелозавры, трифозухи и конжуковии а также длинномордые платиопозавры. Последние могли жить вдали от берега. Начиная с Сундыря и до самого конца перми — это хронизухии и



Пример пищевых цепей (очёрская фауна)



двинозавры. Карпинскиозавры могли тоже питаться рыбой и личинками других «амфибий». Кстати, все эти животные должны были иметь водных личинок. Хрониозухии очень необычны и могли бродить «по колено» в мелкой воде, хватая как живую добычу, так и падаль. Крупные хрониозухии, подобно крокодилам, нападали на пришедших к воде звероящеров.

Особую группу составляют крупные водные хищники. Это звероящеры, которые охотились в основном на лабиринтодонтос и на своих родичей, кормившихся в воде. Исходно это биармозухи, затем — диноцефалы титанофонеусы. Из поздних звероящеров такими были иностранцевии.

Мелкие водные охотники — это перплекси-завр из Котельнича. Он напоминал по образу жизни выхухоль и много времени проводил в воде и у воды, ловил мелкую рыбу, личинок амфибий и беспозвоночных.

Дискозавриски (и возможные личинки карпинскиозавров) жили в воде и питались всякой беспозвоночной мелочью. При этом они могли быть жертвами лабиринтодонтос и перплекси-завров.

Лантанозухи, лантаниски и халькозавры жили в очень мелких водоёмах (в лужах на побережье более крупных рек и озёр) и питались рачками эстериями. На них могли охотиться диноцефалы.

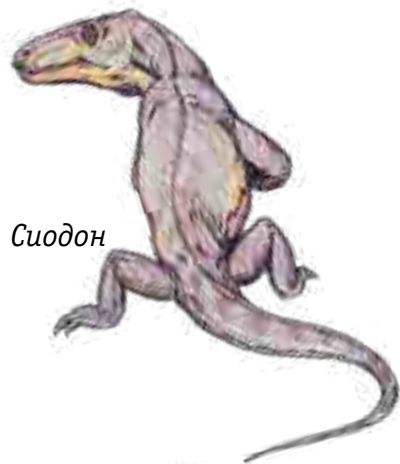
Водорослями питались похожие на саламандр лепторофы и, возможно, котлассии. Впрочем, котлассии могли быть и хищниками. Они обитали там же, где и лабиринтодонтосы.

Вся эта публика могла обитать как в пресных, так и в солёных водах.





Скутозавр



Сиодон



Сухогоргон



Аннатерапсид

Только парейзавры с их мягкой кожей могли жить лишь в пресной воде. Их образ жизни — это «бегемот наоборот»: бегемот кормится на суше, а парейзавр — в воде, а вот отдыхает на берегу (или в воде, если он очень большой). По гипотезе М.Ф. Ивахненко, питались парейзавры водорослями. На скутозавров охотились иностранцевии.

Полуводные животные населяли берега водоёмов, кормились в воде или на суше, могли и размножаться здесь же.

Крупные хищники этой зоны — прежде всего сиодоны, затем длинномордые горгонопсы, затем тероцефалы (вяткозух, позже — аннатерапсид и хтонозавр). У них часто очень необычные крюковидные клыки, позволявшие ловить скользкую добычу. Питались они как своими полуводными соседями, так и рыбой. Особняком стоит архозавр — он мог быть полуводным охотником, но мог и обитать вдали от воды.

Мелкие хищники — это энозухиды (никтибоэт, затем энозух), диссорофиды, существовавшие с ранней перми до эпохи Очёр, макролетер и быстровианы. Впрочем, диссорофиды были разными — например, зигозавр мог быть более сухопутным, а камакопс и иратузавр — более водными. Макролетер питался в основном молодью никтифруретов. Быстровианы условно могут считаться мелкими — их длина доходила до двух метров. Они охотились из засады, как крокодилы. Впрочем, диссорофиды тоже могли быть засадчиками — как жабы. Энозухи похожи на полуводных саламандр. Все эти существа могли стать добычей сиодона или (позднее) горгонопса. В свою очередь, они нападали на молодёжь любых своих

соседей. Именно поэтому у пермских ящеров молодёжь могла вести другой образ жизни, чем взрослые (пример — молодые биармозухи более сухопутны, чем взрослые). Представители этой группы в основном пресноводные.

Мелкими беспозвоночными питались никтеролетеры. Они почти не отличаются по образу жизни от современных лягушек. Жили они по берегам водоёмов и были желанной добычей для любого хищника. Возможно, для защиты они держались ближе к парейзаврам и казеидам.

Казеиды — особая группа. Наши эннатозавры при небольших размерах были всё-таки полуводными. Питались они водорослями, нараставшими на берегах и поверхности воды, кормились в воде. Как предполагал М.Ф. Ивахненко, домом казеид и никтеролетеров были плавающие по лагунам водорослевые острова. Самые крупные казеиды, котилоринхи, могли практически всю жизнь проводить в воде.

Ропалодонты могли тоже обитать по берегам водоёмов, питались они живой растительностью, но могли поедать и мелких животных, и падаль. Из растительности они могли осилить только что-то мягкое вроде тех же водорослей или папоротников. Примерно такой же образ жизни вели рипейзавры и элгинии, а также примитивные парейзавры дельтаветии. Хотя для этих групп более вероятно питание водорослями.

Никтифруреты обитали колониями на берегах солёных водоёмов и на плавающих островах, а кормились водорослями в воде. Вели себя они как морские игуаны, только были гораздо мельче.

Иратузавр



Никтеролетер



Казеид



Ропалодонт



*Эстемменозух*



*Поростеогнат*



*Завроктон*



По берегам водоёмов скапливались слои гниющих каламитовых стволов. В них прорастали грибы. Этим компостом питались вначале эстемменозухи, затем — улемозавры. Дейтерозавры могли есть как гниющие растения, так и мясо. Возможно, они предпочитали падаль. Позднее сундырской фауны эти своеобразные пожиратели гниющей растительности неизвестны — возможно, каламиты стали мельче из-за сухого климата.

**Наземные обитатели**

В лесах из птеридоспермов, голосеменных и примитивных хвойных кипела мало известная нам жизнь. Верховными хищниками здесь были вначале фтинозухии (камагоргон, затем динозавр Мурчисона, позже — адметофонеус), потом — рубиджеиды (например, вяткогоргон). Впрочем, вяткогоргон мог быть полуводным охотником. Завроктон, судя по строению скелета, также мог быть сухопутным охотником (в отличие от полуводного сухогоргона). Эти хищники были способны убить добычу крупнее себя.

В эпоху Вязников самым главным наземным хищником стала ядовитая мегавайтсия.

Фтинозухии охотились на примитивных рептилий, а рубиджеиды и тероцефалы питались дицинодонтами.

Мелкие хищники тоже не отставали. Вначале это был ишеевский поростеогнат, затем — сцилакозух, а в Вязниках — мосховайтсия. Эти охотники напоминали хищных млекопитающих. Их добычей могло быть любое животное мельче их или близкое по размерам.

Очень много среди наземных животных было пожирателей насекомых и прочих бес-

позвоночных. Вначале насекомыми питались мелкие капториниды, но они не пережили эпоху Голюшермы. Мезенские никказавры и мезенозавр тоже охотились за насекомыми. В Котельниче все мелкие тероцефалы (каренит, скалоподонтес) были насекомоядными. Малазавр из Вязников продолжил эту традицию. Цинодонты — предки млекопитающих — изначально, с появления в ишеевскую эпоху, питались насекомыми (процинозухи, уралоцинодон, двиния, новоцинодон). По образу жизни они напоминали землероек или ежей. Насекомыми питались и крохотные проколофоны спондилолесты.

Любой пожиратель насекомых мог стать жертвой наземного хищника. Поэтому многие из них жили в норах под корнями деревьев.

Основу любого сообщества составляют растительноядные. Наземные вегетарианцы, вероятно, были первыми позвоночными, которые смогли есть живые растения. Первыми стали болозавры. Они не пережили ишеевскую эпоху. Капториниды с многорядными зубами тоже могли быть растительноядами. Их сменили примитивные тапиноцефалы — няфтазухи и микроурамии. Затем пришла эпоха аномодонтов. Очёрские и ишеевские венюковии, очёрии и улемики — первые зубастые аномодонты. Они ещё не умели жевать. Первым жующим звероящером стала суминия. Суминии жили колониями на деревьях. Это отличает их от всех прочих аномодонтов. Суминии жили одновременно с первыми дицинодонтами. К концу перми из аномодонтов остались только дицинодонты. Они рыли норы в лесах, а питаться ходили во влажные низины, где можно



*Никказавр*



*Хтонозавр*



*Улемика*



*Дицинодон*



*Суминия*

было выкопать съедобные корни. Мелкие дицинодонты могли питаться насекомыми. Среди горгонопсов пробурнетии и иктидориниды (устии) были всеядными, обитавшими рядом с дицинодонтами. В эпоху Вязников их сменили тероцефалы пурловии. Безобидные пурловии рыли землю клыками и добывали растительную пищу.

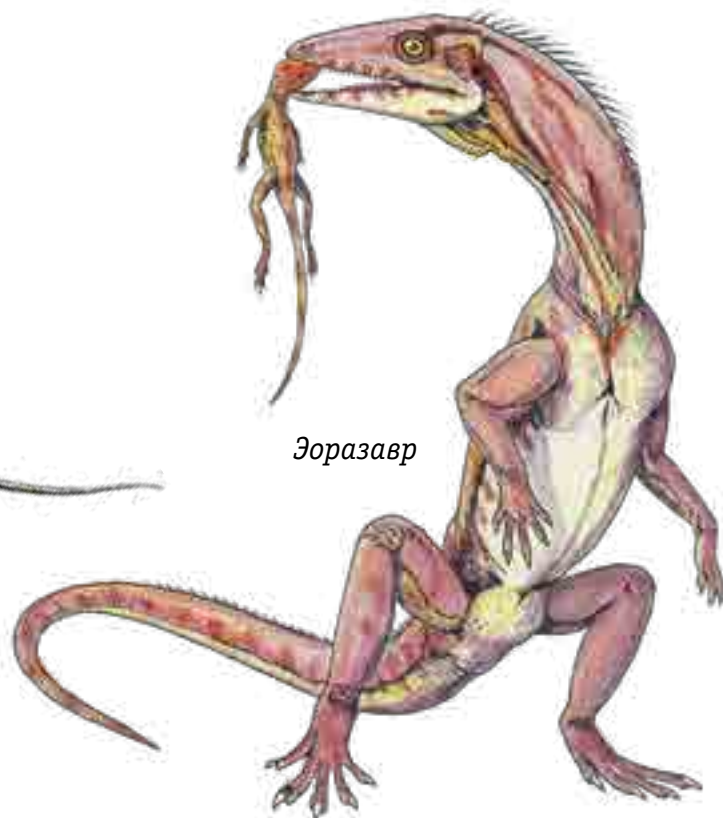
Эоразавры жили где-то на возвышенностях. Они были очень подвижны и напоминали варанов. Их добыча — мелкие проколофоны и крупные насекомые. Особую нишу занимают раутиании — планирующие с дерева на дерево охотники за насекомыми. Обитатели деревьев почти не пересекались с теми, кто жил внизу. И обитатели сухих возвышенностей редко сталкивались с жителями воды. Всё шло своим чередом, у каждого было своё место в природе.



*Мегавайтсия*



*Раутиания*



*Эоразавр*

## ПО КОНТИНЕНТАМ В ПОИСКАХ УТРАЧЕННОГО ВРЕМЕНИ

### СЕВЕРНАЯ АМЕРИКА

Мы начнём наше путешествие с северных материков и именно с Северной Америки — здесь лучше всего известны отложения самого начала пермской эпохи. На западе Северной Америки — в Техасе, Нью-Мексико, Оклахоме, Канзасе — простираются так называемые «дурные земли» или бедленды. Здесь в пустынях выходят на дневную поверхность «красные слои». Это отложения речных дельт и лагун пермского периода. Красный цвет — окислы железа, то есть ржавчина. Огромные реки текли с возвышенностей в центре континента и впадали в море, окаймлённое барьерными рифами. Рифы не пускали принесённые реками красные глины и песок дальше лагун. В лагунах откладывались красные слои. Морские отложения дали Америке её нефтяные запасы. Уже с XIX века там находили остатки удивительных древних четвероногих.

Их изучал великий американский палеонтолог Эдвард Дринкер Коуп. Именно он описал первых американских пеликозавров и темноспондилов — **диметродона, эдафозавра, эриопса, диссорофу**. Изучив присланный из Южной Африки череп дицинодонта **листрозавра**, Коуп сделал вывод, что южноафриканские звероящеры близки к млекопитающим

*Череп и панцирь диссорофы (по Коупу)*

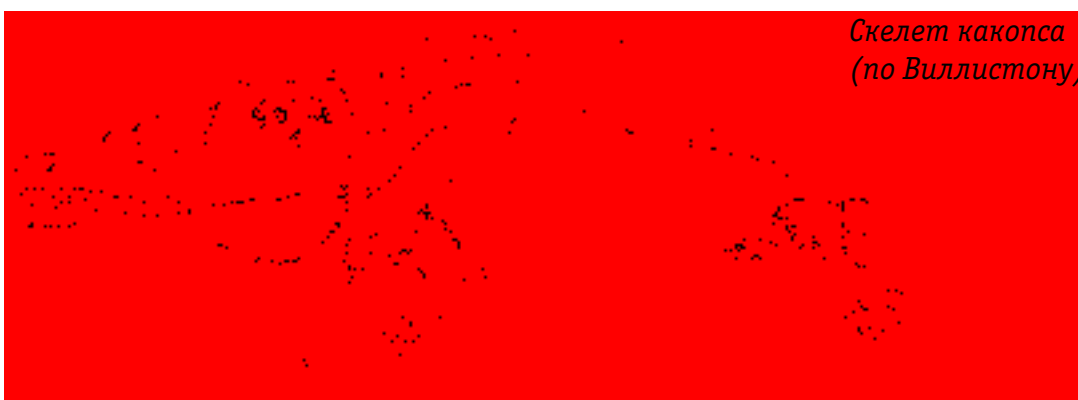




(до того их считали тупиком эволюции). Сам Коуп работал в Филадельфии, в молодости лично ездил в экспедиции, но позднее пользовался услугами сборщиков костей. Самым знаменитым из них был Чарльз Хазелиус Штернберг, долгие годы — компаньон Коупа. Штернберг всю жизнь собирал ископаемые в бедлендах Дикого Запада. Он оставил замечательную книгу воспоминаний — «Жизнь охотника за ископаемыми». На русский язык перевели только первый том. В нём есть упоминания о работе Штернберга на пермских слоях. Во втором томе пермскому периоду уделено куда больше внимания — Штернберг был так очарован пермской эпохой, что вставил в книгу фантастический рассказ о пребывании своём и своей семьи в раннепермских джунглях. Надо сказать, что и сыновья Штернберга тоже стали палеонтологами.

Смертельным врагом Коупа был другой великий американский палеонтолог — Гофоноил Чарльз Марш. Марш и Коуп постоянно стремились обогнать друг друга — найти больше и больше невероятных ископаемых, написать про них статьи и прославиться. Марш в основном занимался динозаврами. Им названы пеликозавры **офиакодон** и **сфенакодон**. Его ученик Самуэль Венделл Виллистон много изучал пермские ископаемые, он описал, например, **какопса** и **лимносцелиса**, а также пеликозавра **казею**.

Вражда двух титанов американской палеонтологии не привела к расколу среди американских палеонтологов. Многие из них считали себя последователями как Коупа, так и Марша. Среди них — Эрмин Каулес Кейз, составивший обзор всех известных на тот момент (1913 год) пеликозавров. Кейз впервые описал **варанопса**, сделал первые правильные

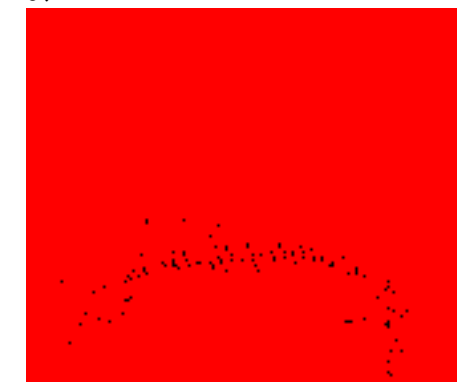


Скелет какопса  
(по Виллистону)

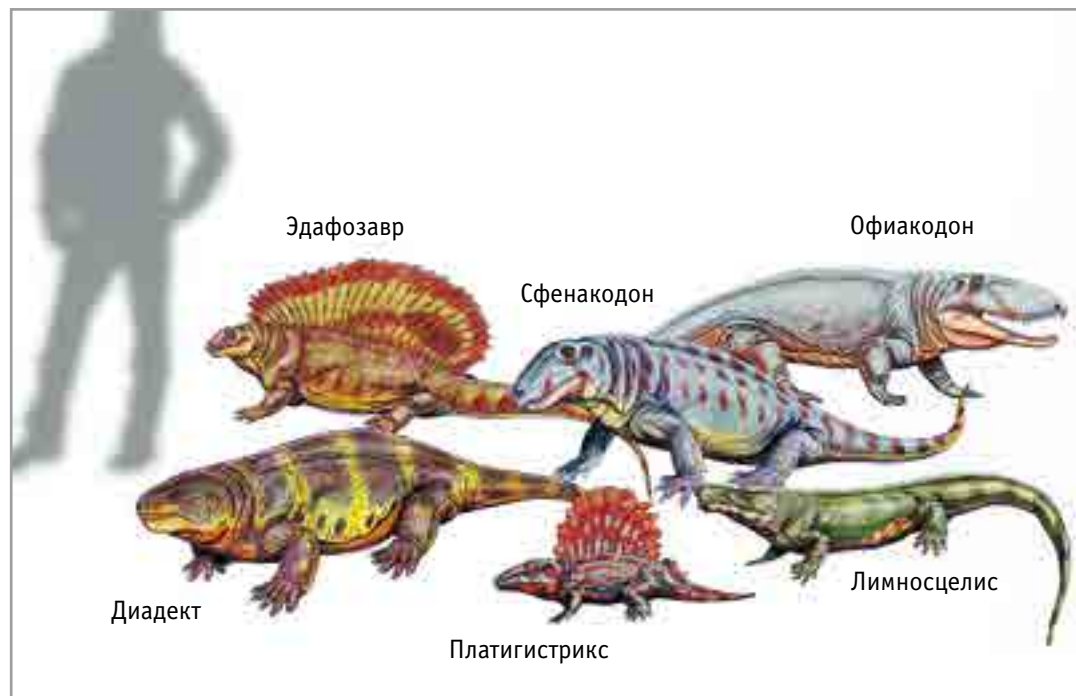


Позвонки эдафозавра и череп диметродона (по Кейзу)

реконструкции **диметродона** и **эдафозавра**. Ему наследовал Альфред Шервуд Ромер — глава американских палеонтологов XX века. В 1940 году он вместе с Левеллином Прайсом издал новое полное описание всех пеликозавров. Ромер занимался и терапсидами. Он состоял в переписке с советскими учёными, изучавшими пермский период. Другой специалист по перми — Эверетт Клэр Олсон — был другом Ивана Антоновича Ефремова. Олсон приезжал в Советский Союз изучать наши пермские коллекции, после чего они с Ефремовым долгие годы переписывались (в те годы не было Интернета и письма писали на бумаге). Олсон изучал пермь Оклахомы — это



Скелет диметродона



Фауна каньона Эль-Кобре в Нью-Мексико — поздний карбон или самая ранняя пермь (298–300 млн лет назад)

самые поздние пермские отложения в США. В честь него назвали «провал Олсона» — эпоху перехода от пеликозавров к терапсидам, из которой не сохранилось ископаемых остатков.

В начале пермской эпохи, 299 миллионов лет назад, в Северной Америке ещё росли тропические леса из гигантских плаунов, хвощей и папоротников, кое-где отлагался каменный уголь. Самые древние пермские ящеры Северной Америки найдены в Нью-Мексико.

Главными обитателями болотных лесов были **пеликозавры** и **диадекты**. Хищные **офиакодонты** охотились за рыбой и мелкими позвоночными. Диадекты питались какой-то растительностью у воды, может быть, они рылись в мягкой влажной земле в поисках пищи. Уже появились **эдафозавры** и **сфенакодонты** — но пока ещё некрупные. Сфенакодонты не «отрастили» ещё высокого «паруса» — в лесу с ним жить неудобно. Среди сфенакодонтов была и **катлерия** — возможно, древний предок звероящеров. В болотах водилось бесчисленное множество «амфибий» — как огромных, вроде **эдопса**, так и мелких. В это время



Офиакодон поймал антракозавра арчерию  
Сфенакодонты







*Платигистрикс и катлерия*

жил необычный парусный диссорофид **платигистрикс**, наземный охотник. **Лимноцелисы** ловили рыбу и молодь других ящеров по берегам водоёмов.

Затем, примерно 285 миллионов лет назад, континент стал подниматься, климат становился более засушливым. Скорее всего, лето было жарким и очень сухим, а зимой шли дожди. Угленосные болота исчезли, на их месте появились леса из хвойных, родичей гинкго и семенных папоротников, редких плаунов, в воде «по колено» стояли гигантские хвощи-каламиты. Леса кишели крупными насекомыми. Уже тогда насекомые могли повреждать листья, но основной их пищей были семена и почки растений. Реки разбредались по равнине, не сдерживаемые корнями растений, оставляя после себя мелкие озёра и пруды. Иногда происходили катастрофы — штормовые волны с заливов внутреннего моря захлёстывали сушу и губили всех животных. Соли различных минералов превращали озёра в солёные или щелочные. В озёрах обитали рыбы и мелкие панцирные рачки. По поверхности озёр плавали слои мелких водорослей, образуя острова, населённые мелкими рачками, личинка-



*Диметродон на закате*

*Ахелома подстерегает сеймурию*

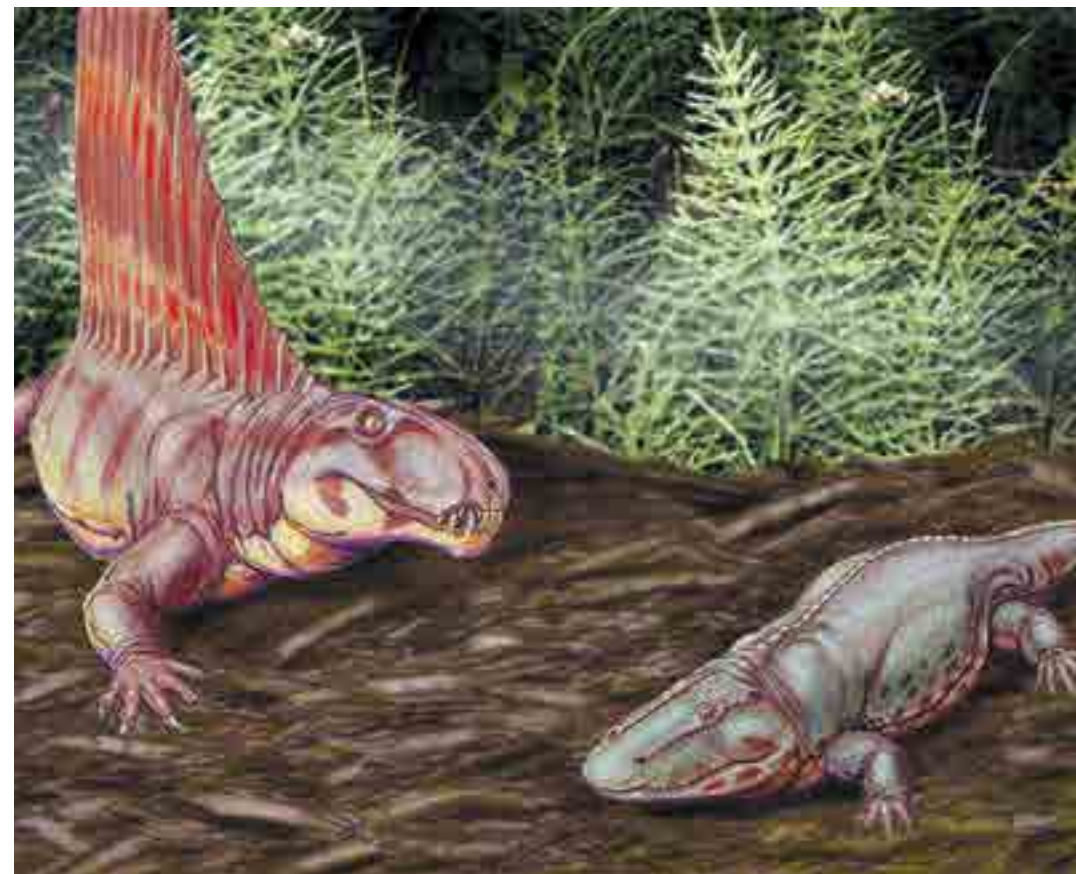






Самка диметродона возле кучи гниющих листьев — своего гнезда

ми насекомых и другими членистоногими. Здесь же, наверное, откладывали икру тогдашние земноводные. Гниющие стволы растений мало кто мог поедать, они медленно разлагались в воде, прорастая грибком. Озёра часто высыхали и тем губили всех своих обитателей. Двоякодышащие рыбы и разные амфибии вроде **диплокаулусов** и **тримерорахисов** в сухой сезон закапывались в ил и так переживали бедствие. **Диметродоны** раскапывали норы и поедали их обитателей, кормились и рыбой, которая скапливалась в уцелевших лужах и омутах после того, как озеро пересыхало. Один родич диметродона — **секодонтозавр** — имел очень длинную морду, наверное, чтобы вытаскивать добычу из нор. По берегам рек подстерегали добычу огромные **эриопсы**. Они либо бросались на жертву в воду с берега, либо наоборот, из воды на берег. Добычу глотали целиком. Личинки эриопсов жили в болотах. **Диссорофиды**, за-

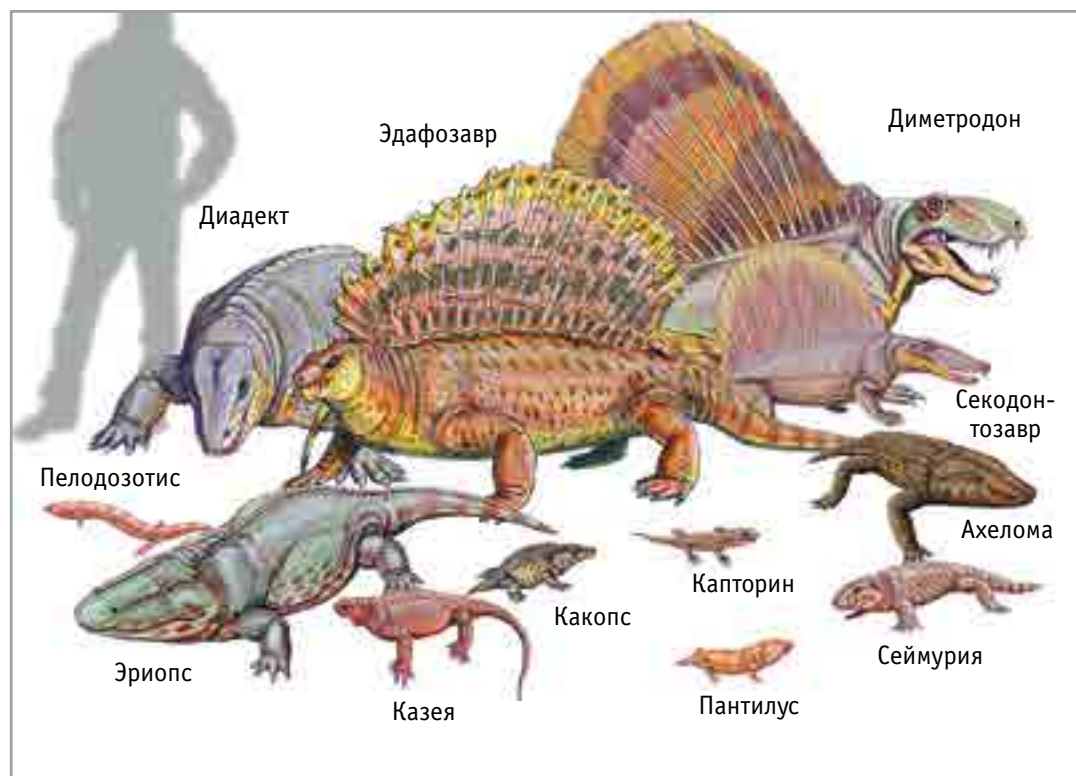


Диметродон и эриопс



Секодонтозавр





Классическая раннепермская фауна Техаса, 280 млн лет назад

щищённые панцирем, закапывались в опавшие листья и тоже подстерегали жертв — мелких **микрозавров** и насекомых. **Ахеломы** охотились из засады, но были связаны с побережьями солёных водоёмов. В солёных мелких прудах питались рачками плоскоголовые шипастые **затрахиды**. **Сеймурии** к водоёмам возвращались, только чтобы отложить икру. Обычно они жили в лесах и ловили мелкую живность и насекомых. Все крупные «амфибии» могли питаться ещё и падалью, то есть поедали умерших животных.

Парусные **эдафозавры** могли есть только мягкую растительность, которую перетирали многочисленными зубами. Может быть, они кормились плавающими водорослями или гниющими растениями. Мелкие **капториниды** питались насекомыми, а крупные — какими-то растениями. Диадекты стали огромными, но в остальном не отличались от своих мелких предков. Вообще, ящеров, поедавших растительность, было мало. Всегда, если где-то живут только холоднокровные ящеры, то количество хищ-



Эдафозавры и какопс  
Диметродон и лабидозавр (из капторинид) из ранней перми Техаса



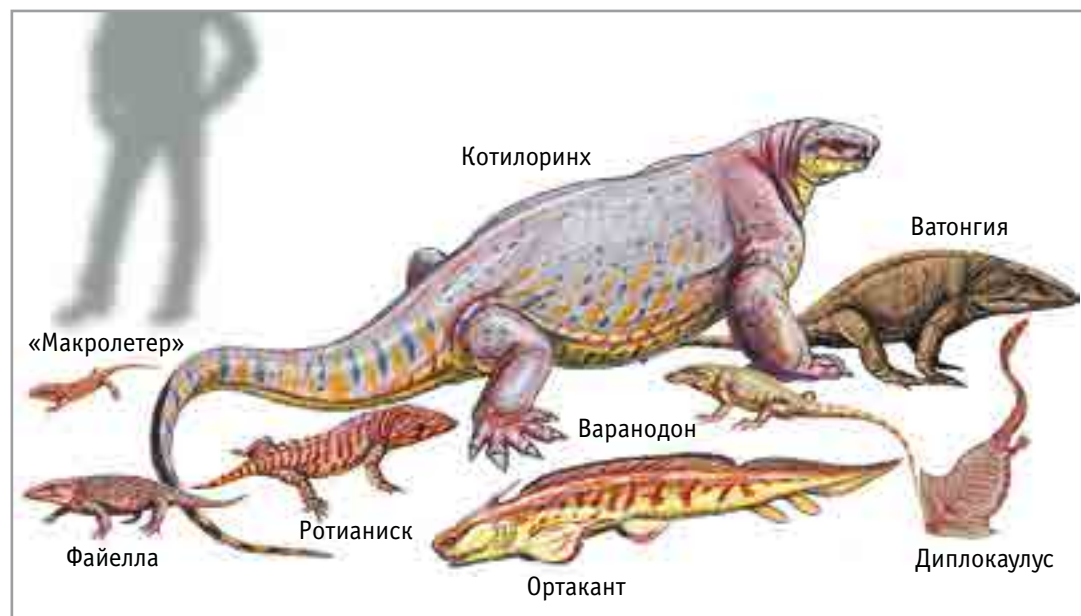
ников и растительноядных примерно одинаково (а если животные теплокровные — то хищников всегда меньше). Основной добычей хищников была рыба и молодь других ящеров.

Вся эта живность, скорее всего, выходила из укрытий ночью, когда спадала жара. Животные этого времени лучше всего известны из красных слоёв Техаса.

Где-то за пределами лесов в полупустынях обитали рептилии-диапсиды, из них в захоронения попадали только **ареосцелисы** и их родичи. Вдали от водоёмов, по берегам солёных озёр появились первые пеликозавры **казеиды**. Здесь же обитали похожие на ящериц хищные пеликозавры **варанопсы**.

Континент становился всё выше, климат — всё суше. Леса тоже высыхали, стала исчезать богатая прибрежная растительность. Появились заросли первых предков хвойных растений, наверное, они вначале росли в горах. Эдафозавры вымерли примерно 276 миллионов лет назад. В солёных лагунах расселились **казеиды** — они стали очень большими, до 6 м в длину. Такие гиганты, как **котилоринхи**, проводили жизнь в воде и питались плавающими водорослями. **Диметродоны** выросли до пяти метров в длину, чтобы охотиться на этих гигантов. Остались диссорофиды —

*Фауна самого конца ранней перми (271 млн лет назад), Оклахома, США*



и среди них необычная длинноногая **файелла**, скорее всего, она почти всю жизнь проводила на суше. Среди варанопсеид появилась огромная, больше двух метров длиной, **ватонгия**. К тому времени диметродоны вымерли и такие хищники заняли их место. Капториниды питались растениями на суше и тоже стали большими — например, **ротианиск** в длину был больше метра. Продолжали ползать в опавшей листве **микрозавры**. Все эти ящеры найдены в средней перми штата Оклахома.

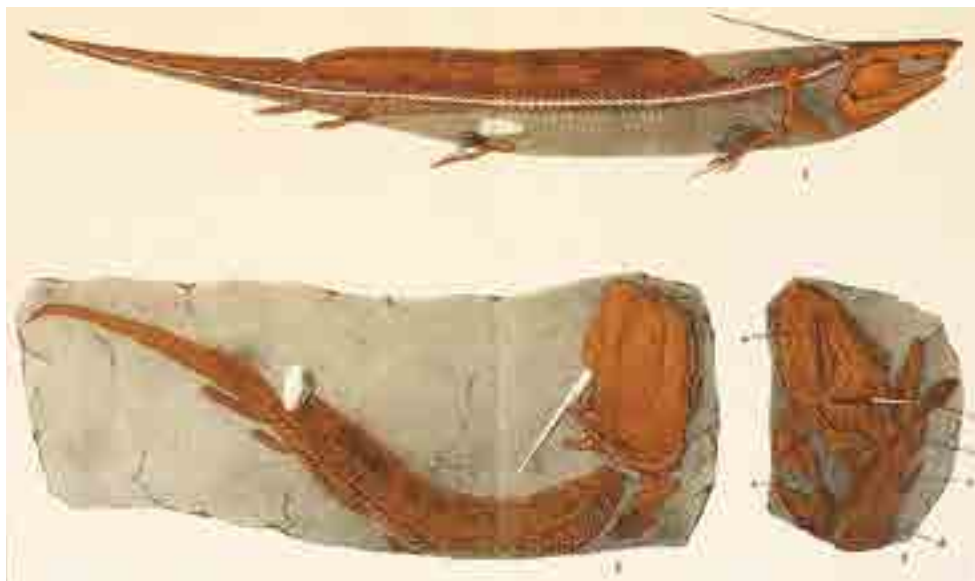
Что было дальше? А это неизвестно. Примерно 273 миллиона лет назад Североамериканский континент поднялся, и быстрые реки с гор размывали отложения лагун. Поэтому костей позднепермских обитателей континента мы не знаем. Может быть, здесь тоже появились терапсиды звероящеры, как и на других континентах. Но до сих пор их не нашли. Единственное подтверждение связи с другими областями Земли — это найденный в Оклахоме **макролетер**, похожий на тех, что жили в Архангельской области.

## ЗАПАДНАЯ ЕВРОПА

Первые исследования по геологии и палеонтологии, как мы знаем, проводили как раз в Западной Европе, первые палеонтологи были европейцами. Издавна учёным Европы был известен мёртвый красный лежень — слои красного цвета, лежавшие поверх каменного угля, а иногда и между угольными слоями. Громадные залежи соли в Германии — остатки моря, которое существовало после каменноугольной эпохи, но ещё до мезозоя. Выше красного лежня как раз и находили отложения, которые называли Цехштейном — «рудным камнем». Это залежи соли, медистые песчаники, гипс — остатки высохшего когда-то моря. Ещё до того, как Мурчисон выделил пермский период, европейские геологи знали об этих отложениях и иногда называли их «диасом» — «двойным», состоящим из двух этажей.

Пермь Европы бедна ископаемыми остатками четвероногих. Герман фон Майер, основатель европейской палеонтологии, в 1830 году описал проторозавра, пермского ящера из Германии, чьи кости позже нашли и в других местах Западной Европы. Но Майер больше прославился первым описанием пера юрской птицы археоптерикса. В 1886 году знаменитый французский палеонтолог Альбер Годри описал первого пеликозавра





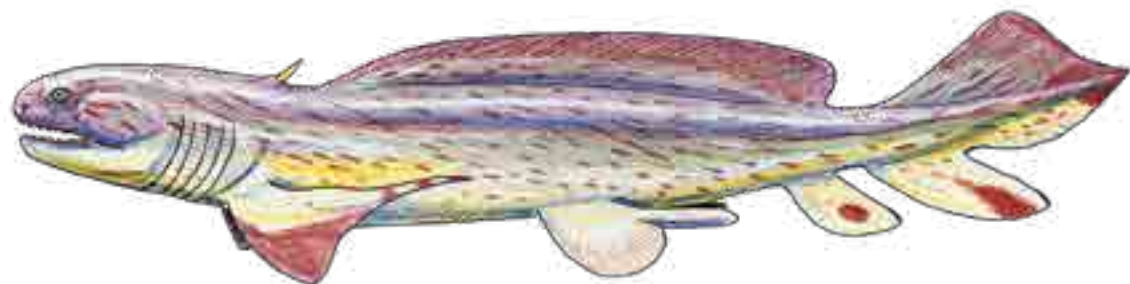
Таблицы из книги  
А. Фрича — ксенакант  
и древняя многоножка



из Европы — раннепермского **хаптодуса**. А в 1888 году Карл Фридрих Креднер, изучавший пермские отложения Тюрингии, описал ещё одного пеликозавра — **палеогаттерию**. В те годы родство пеликозавров с млекопитающими никто и не предполагал — палеогаттерию приняли за предка современной гаттерии, или туатары. Из европейских палеонтологов, изучавших пермский период, конечно, надо вспомнить Антонина Фрича. Он работал в Праге, тогда Чехия (Богемия) входила в Австро-Венгерскую империю. Фрич исследовал позднекаменноугольные-раннепермские отложения Богемии, в особенности в Ниржанах. Там в начале перми рос влажный тропический лес и отлагался каменный уголь, сохранились тысячи остатков древних растений, многоножек, скорпионов, рыб палеонисков и пресноводных акул ксенакантов, разнообразных амфибий. Находили и отдельные кости пеликозавров. Итогом исследований Фрича стал много томный труд о фауне газовых углей пермской формации в Чехии. Он выделил в особую группу акул **ксенакантов** (и первым описал их полные отпечатки — до этого знали только зубы и шипы), амфибий **хелидерпедона** и **кохлеозавра** и многих других. Пермских позвоночных изучали знаменитые европейские палеонтологи конца XIX — середины XX века: Фридрих фон Хюне, Отенио Абель, Франц Нопча. Часто они исследовали образцы, привезённые из других мест — так, Нопча заново описал череп русского дейтерозавра.

Сейчас одними из самых известных специалистов по пермскому периоду в Европе стали Райнер Шох (он занимается вымершими амфибиями), Кристиан Каммерер (специалист по звероящерам) из Германии и другие учёные.

Во времена пермского периода большая часть Западной Европы была покрыта мелким морем. Его называли Цехштейновым морем. Море было мелкое и очень солёное — на мелководьях соль выпаривалась в полузамкнутых заливах. Сейчас так происходит в заливе Кара-Богаз-Гол на Каспии. От моря остались грандиозные залежи соли и гипса. Море несколько раз наступало и отступало. Образовывались громадные озёра, больше 80 километров в поперечнике. Озёра существовали несколько тысяч лет — затем пересыхали или в них прорывалось море. Наземная жизнь распространилась по берегам и островам. Вокруг моря поднимались невысокие горы — их называют Герцинскими или Варисскими, сейчас от них остались горы Чехии и Центральной Германии, а также Испании, Англии,



*Лебакахант — ксенакант до 3 м длиной*

Ирландии. Горные цепи шли поперёк материка, параллельно нынешнему берегу Средиземного моря (тогда на его месте был океан Тетис). Горы Европы, судя по всему, продолжались и на Североамериканский континент. Красные слои Европы образовались примерно так же, как и красные слои в США — реки несли песок с гор, песок содержал соли железа, они окислялись («ржавели»), и так получались красные отложения.

В самом начале пермской эпохи, 299 миллионов лет назад, жизнь на суше в этих местах мало отличалась от той, что была в предыдущем, каменноугольном периоде. Европа располагалась близко к экватору, и здесь росли влажные тропические леса. В этих лесах самыми заметными деревьями были гигантские плауны — сигиллярии, похожие на ёршики для бутылок высотой 20 м. Кора у них была зеленоватая и время от времени опадала. Ниже сплошной полог образовывали деревья, похожие на пальмы — на самом деле семенные папоротники. Были здесь и настоящие древовидные папоротники. Кое-где возвышались родственники гинкго — кордаиты с длинными узкими листьями. В лагунах и озёрах «по колено» в воде стояли громадные хвощи-каламиты, похожие не на современный хвощ-метёлочку, а на настоящие деревья — только листва и членистый ствол выдавали в них хвощи. В воде росли родичи хвощей — сфенофиллы, плавающие растения, прикреплённые ко дну. Всё, что опадало с деревьев, да и сами упавшие деревья, образовывали толстый слой «валежника», сквозь который прорастали всё новые и новые растения. Время от времени лес затопливалось, и он долго стоял примерно на полметра-метр в воде. В лагунах и озёрах отлагался каменный уголь. Иногда в озёрах массово размножались сине-зелёные водоросли (сейчас в таких случаях говорят, что озеро «зацвело»), и все водные жители погибали от недо-

статка кислорода и отравления. Здесь жили самые разные рыбы — больше всего было **палеонисков** (хищные **акролепы** были больше метра длиной, прочие гораздо мельче), а также **акантоды**. На них охотились пресноводные **ксенаканы**, иногда длиной до 3 м.



*Триод и его добыча*





*Акантостоматопс — европейский родич затрахиса (темноспондилы)*

*Палеогаттерия на стволе сигиллярии*



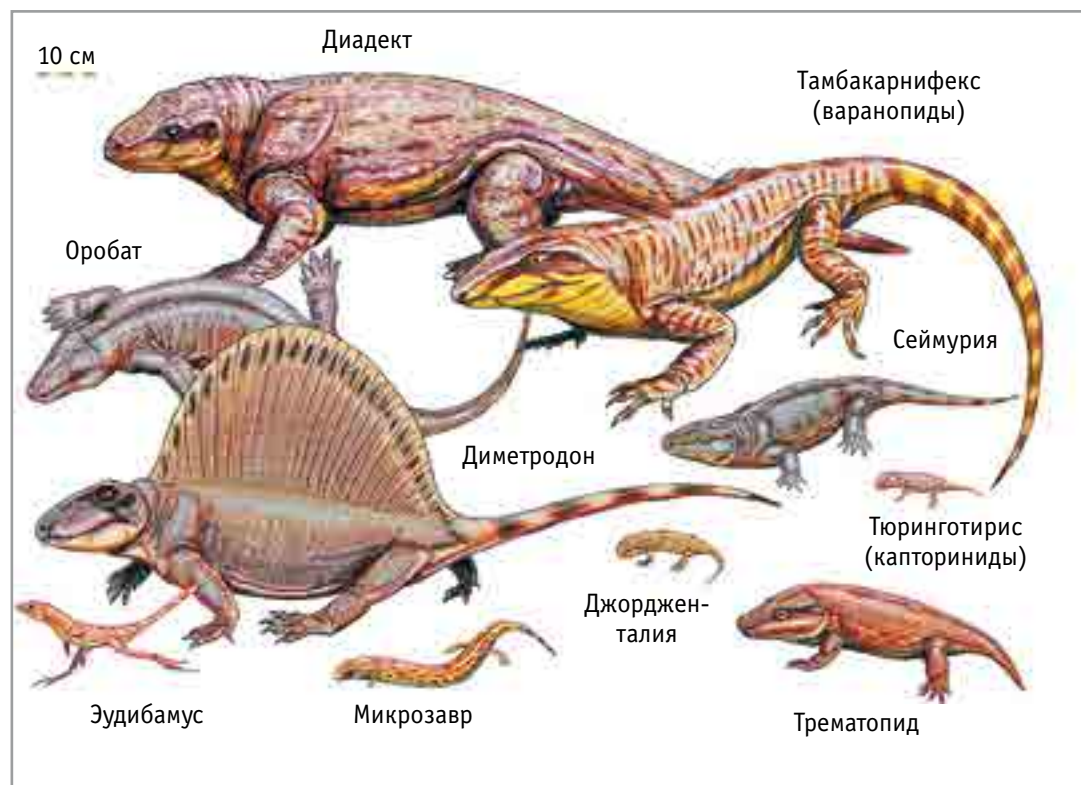
*Крупный хантодус  
пантелозавр*



Здесь же плавали крупные темноспондилы — **склероцефалы** и **архегозавры**. Однажды, 298 миллионов лет назад, молодой архегозавр (у него ещё оставались наружные жабры) проглотил маленькую акантоду. Но тут же был сам проглочен полуметровым ксенакантом **триодом**. Акула погибла и вместе со своими жертвами сохранилась в озёрных отложениях в Германии.

Бранхиозавры питались планктоном, как и мелкие палеониски. Мелкими бранхиозаврами питались более крупные, а рыбой — молодые склероцефалы. В другом озере как раз жили архегозавры и акантоды, а также разные палеониски. Главными хищниками где-то были акулы, где-то — крупные амфибии. Личинки склероцефалов обитали не в самих озёрах, а в бочагах и лужах в лесах. Там же могли жить разные мелкие амфибии — вроде некоторых **бранхиозавров**, **дискозаврисков**, водные **микрозавры**. Лес кишел насекомыми, панцирными пауками и скорпионами. Многие из них прятались в слоях валежника (здесь жили тараканы и личинки разнообразных крупных крылатых насекомых). Змееподобные амфибии **аистоподы** как раз охотились в таких местах. В лесу жили **сеймурии**, **трематопсиды** и пеликозавры **сфенакодонты**. Из них **хантодусы** близки к предкам терапсид. Но найдены там и настоящие крупные сфенакодонты, пока ещё без высоких «парусов» на спине. А в Англии и Франции нашли **офиакодонтов**, почти таких же, как в Америке. Появились и растительноядные ящеры — **эдафозавры** (их позвонки найдены в Чехии) и **диадекты**. Выше по склонам гор тропические леса сменялись сухими зарослями древних хвойных и семенных папоротников. Здесь могли обитать какие-то настоящие диапсидные рептилии, но мы их почти не знаем.

Позднее, примерно 280 миллионов лет назад, море пересохло, его остатки сильно сократились в размерах, превратившись в цепь озёр среди пустынь. Сюда переселились животные такие же, как те, что обитали тогда в Северной Америке. В Тамбахе, в Центральной Германии нашли удивительное сообщество мелких ящеров, живших ближе к концу раннепермской эпохи. Здесь нашли **диметродона** — такого же, как в Техасе, но очень мелкого, с кошку ростом. А самым главным хищником, похоже, был пеликозавр **варанопсид**, метра полтора длиной. Из «амфибий» в Тамбахе обнаружены некрупные **диссорофиды** и **трематопсиды**, а также **сеймурии** (такие же, как в Техасе). Растительноядные Тамбаха — это небольшие, около метра длиной, **диадекты** и **оробаты**. Нашли и их сле-



Фауна Тамбаха, 290,1–279,5 млн лет назад (Тюрингия, Германия)

ды, точно подходящие под строение скелета лап. Там же жил мелкий двуногий болозавр — **эудибамус**. Какие-то ящеры рыли норы, которые тоже нашли в отложениях Тамбаха. Вся эта живность обитала в оазисе, далеко от моря, в долине между горами. Поэтому они стали мелкими — когда еды мало, быть крупным невыгодно. В долине росли леса из хвойных и семенных папоротников. Они кормили диадектов. В Тамбахе вообще нет водных животных — рыб, водяных амфибий. Водоёмы возникали только в сезон дождей, а потом пересыхали. «Амфибии» успевали отложить икру в воду, личинки быстро развивались и переходили к сухопутной жизни.

Примерно в это время в Европу пришли и пеликозавры **казеиды**. Они найдены и в Тамбахе, и во Франции. Значит, тогда в тех местах была подходящая для них обстановка — солёные озёра, заросшие водорослями. В Италии на острове Сардиния нашли кости гигантского, метров шести длиной, представителя казеид, похожего на американских **котилоринхов**. Эти места в то время — побережье океана Тетис, цепи лагун и озёр.

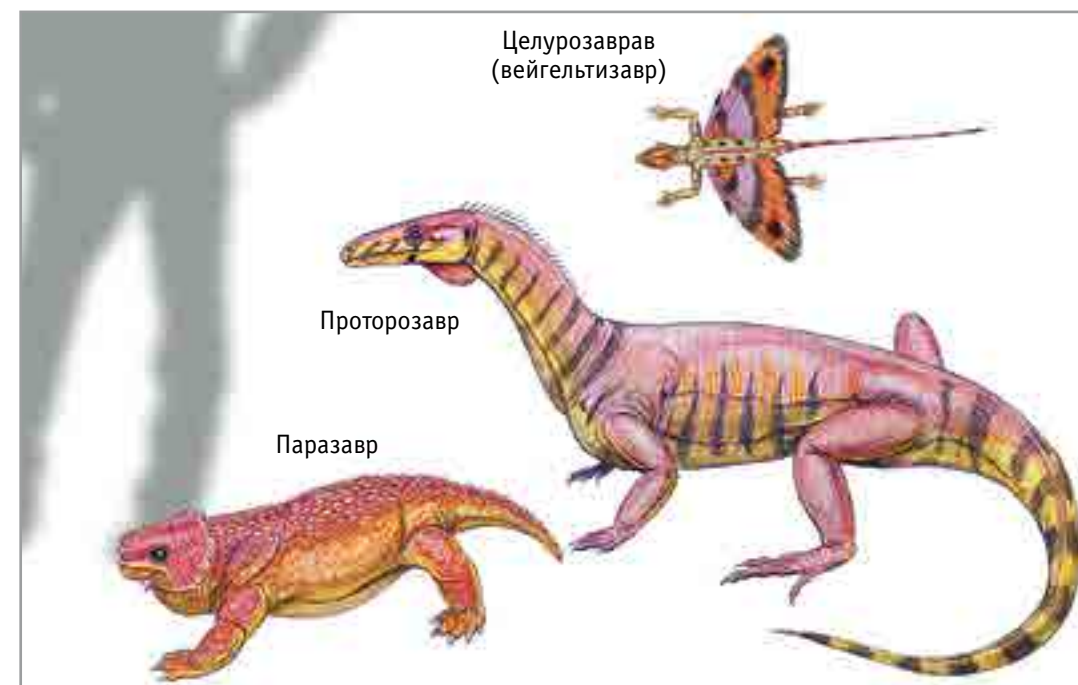
В это же время там же в пресных озёрах жили брахиозавры — на той же Сардинии их отпечатки сохранились с прижизненной пятнистой окраской.

Климат становился более сухим и жарким. Примерно 260–270 миллионов лет назад разрослись леса из хвойных деревьев. Из поздней перми мы знаем множество следов разных звероящеров — их нашли в Италии. Но кости здесь не найдены — в пустынях не всегда сохраняются ископаемые остатки. Поэтому кто там жил, не вполне ясно. По следам можно предполагать, что это были парейзавры, а также древнейшие архозавры!

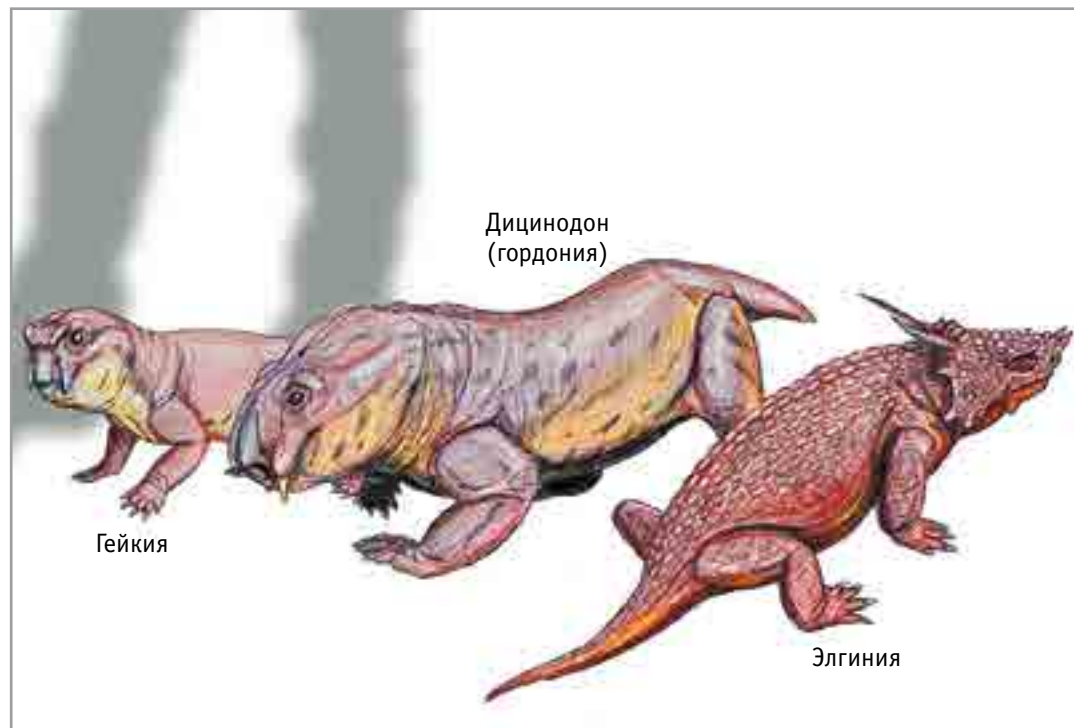
В Цехштейновом море стояли мшанковые рифы, плавали небольшие акулы **хоплеоканты** и **водники**. Самая обычная костная рыба — это **палеониск** 20–30 см длиной. Крупные рыбы — хищные **акролепы** и **пигоптеры** — попадались реже. У поверхности встречались стайки мелких треугольных **доллоптеров**. На рифах плавали высокотелые **платисомы**. На них охотились метровые **целаканты** — далёкие предки современной латимерии.

Кости пермских ящеров находят в Европе в бывших ущельях и карстовых пещерах — когда море отступало, потоки воды с гор размывали рых-

Фауна средней-поздней перми Германии







Фауна Элгина, 260–255 лет назад (Северо-Западная Германия)

лые породы и создавали пещеры и трещины. Туда заносило кости мелких животных, обитавших на поверхности в предгорной полупустыне. Благодаря этому мы кое-что знаем о позднепермских обитателях Германии и Чехии. В конце перми, примерно 255 миллионов лет назад, до Европы добрались примитивные цинодонты — **процинозухи** (их нашли в Германии). В то же время они обитали и у нас, в России, и в Карру. Здесь же жили мелкие, с кошку ростом, парейзавры — **паразавры**. Паразавр ел веточки древних хвойных — их остатки нашли в одном из скелетов. Может быть, он подбирал опавшие веточки с земли. Здесь же жили **проторозавры** — хищники или всеядные, похожие на современных варанов. Остатки проторозавров находят в позднепермских слоях по всей Западной Европе. С дерева на дерево в погоне за насекомыми планировали **вейгельтизавры**. Здесь же могли жить какие-то **дицинодонты**, может быть и другие звероящеры.

В самом конце пермского периода, 252 миллиона лет назад, в Шотландии, там, где сейчас город Элгин, была песчаная пустыня. У мелких озёр

в оазисах жили карликовые шипастые парейзавры **элгинии** и два вида дицинодонтов. Дицинодонт **гордония** был размером с некрупную собаку, с узким черепом и небольшими клыками. А вот **гейкия** — очень необычный дицинодонт, с коротким высоким черепом и торчащими в стороны глазницами, совсем беззубый. Череп в ширину куда больше, чем в длину. Гейкия похожа на мопса и размером такая же. Два дицинодонта ели разные растения и потому не мешали друг другу. Может быть, гейкии жили вдали от водоёма — их костей нашли меньше, чем костей гордоний. Кто был хищником в Элгине — неизвестно, может быть, цинодонты или тероцефалы. По времени это самый конец перми, как наша фауна Вязников.

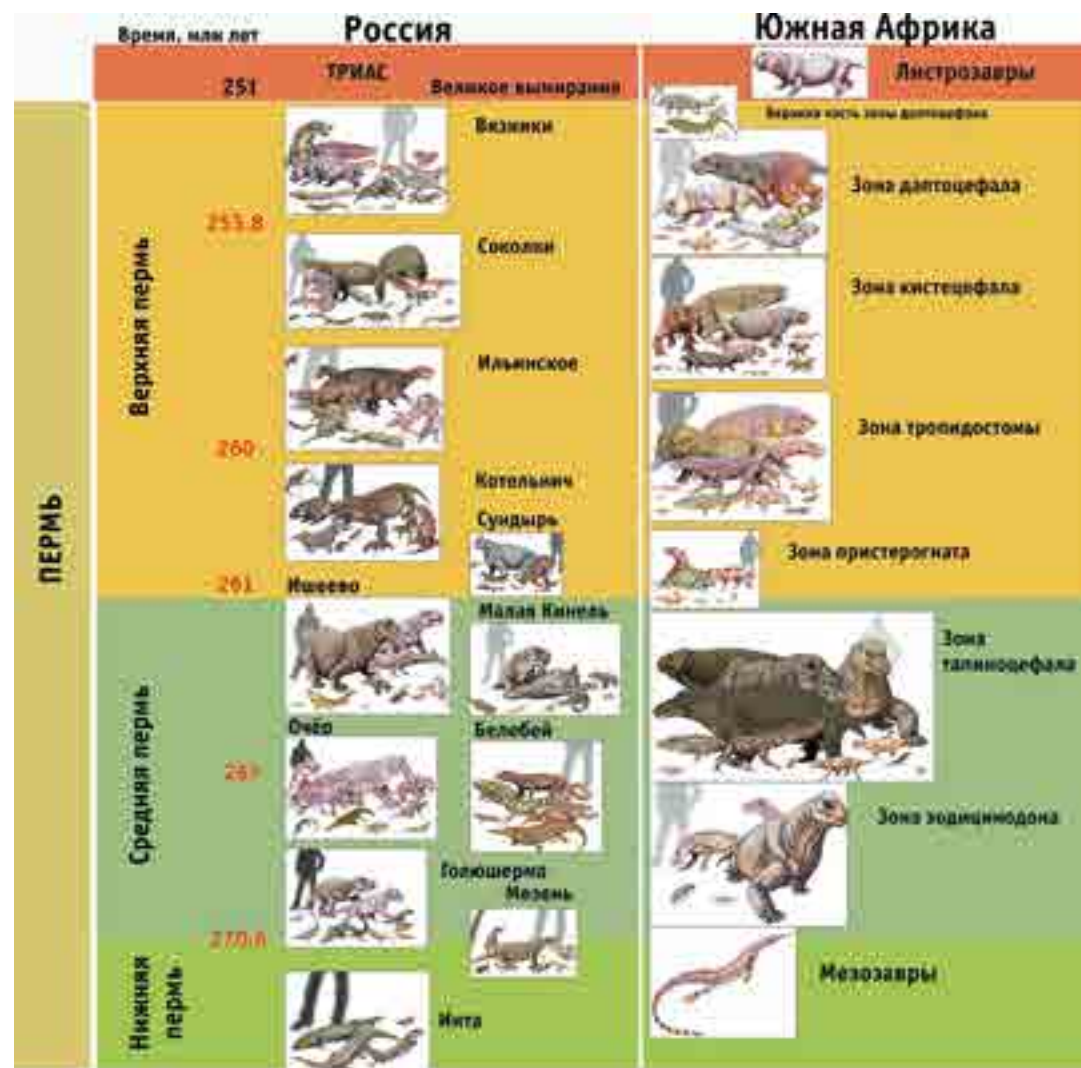
Пермское вымирание постигло всю Землю, и Европа не была исключением.

## БЫВШИЙ СОВЕТСКИЙ СОЮЗ

Раннепермские наземные позвоночные на территории бывшего Советского Союза почти не известны. С Северного Кавказа описаны следы в песчаниках раннепермского возраста, которые могли принадлежать пеликозаврам типа **диметродона**. Из угольных шахт Джебказгана в Ка-

*Стетакант охотится за палеонисками в Казанском море*





Сопоставление пермских фаун России и Южной Африки

захстане известны многочисленные следы, которые могут быть раннепермскими по возрасту. Следы принадлежат либо амфибиям, либо примитивным рептилиям типа **капторинид** (а также, возможно, гигантским **артроплеврам** — многоножкам).

В ранней перми, 284–276 миллионов лет назад, в Казанском море возле Красноуфимска в Свердловской области жили разнообразные морские лилии, плеченогие, головоногие моллюски. Вдоль берега шли гряды мшанковых рифов. Здесь же нашли зубные спирали удивительных



Мелкие (около 20 см длиной) хрящевые рыбы из раннепермского моря в окрестностях нынешней Юрюзани: наверху — представитель симмориид, внизу на дне — гибодонт. Там же на дне — мелкие морские лилии



хрящевых рыб — **геликоприонов** и зубные дуги их родичей **парагеликоприонов**. Плавали здесь и акулы **ктенаканы** и **гибодонты**, а также **симморииды** и **петалодонты**. Нашли и костных рыб палеонисков, например **акролепов**. На берегу росли леса из хвощей, а выше по склонам гор — из голосеменных. Зубы очень мелких раннепермских акул нашли в Башкирии (Мечетлино на реке Юрюзань), на западе Челябинской области, в Казахстане.

Из пограничных пермокарбонатовых отложений Казахстана и из ранней перми Ферганы в Узбекистане известны массовые захоронения мелких тритоноподобных **дискозаврисков**, примитивных родичей рептилий. Эти создания вели водный образ жизни и захоронены в отложениях крупных водоёмов. В начале перми Казахстан и Узбекистан располагались на отдельном континенте к югу от Сибири-Ангарида. В ту же эпоху в Средней Азии в озёрах обитали самые разные рыбы палеониски, некоторые больше метра в длину. Странно, но палеониски и дискозавриски почти никогда не встречаются вместе — они жили в разных озёрах. Может быть, дискозавриски обитали во временных водоёмах (ведь взрослые особи, в принципе, могли ползать по суше из одного озера в другое), а рыбы — в более крупных и постоянных?

Из Чекарды в Татарстане известна очень богатая фауна раннепермских насекомых — пожалуй, самая известная в мире. Насекомые Чекарды жили в болотистых лесах у подножья Уральских гор.

Первая русская наземная фауна пермской эпохи происходит из угольных шахт Инты в республике Коми. Её возраст примерно 270 миллионов лет. Отсюда в 1956 году Е.Д. Конжукова описала два вида лабиринтодонтов — **интазуха** и **синдиодозуха**. Позднее из местонахождений Инта, Мыльва, Печора были описаны и другие лабиринтодонты (**кларморозавры**), а также разрозненные куски челюстей и зубы болозавров и капторинорморф. Возраст интинской фауны не вполне ясен, но это либо конец ранней перми, либо самое начало средней перми.

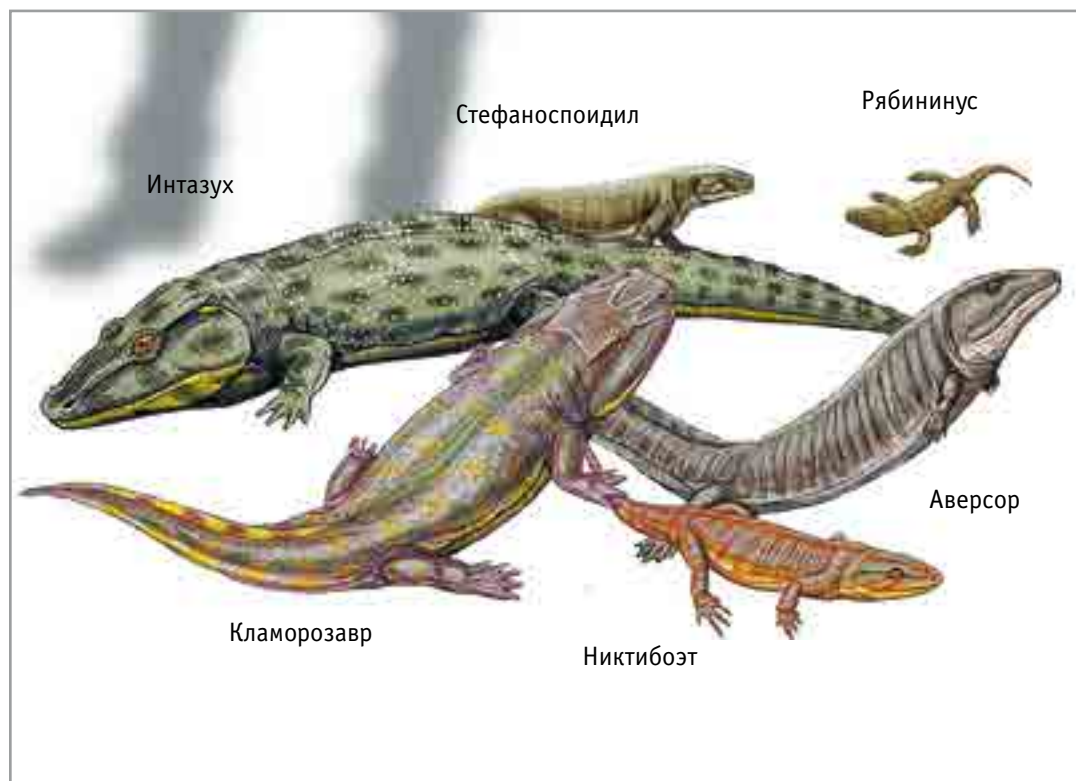
Интинская фауна — отложения угольных болот, где «по колению» в воде росли плауновидные вяхеслави и хвощи каламиты, а также сибирские кордаиты — примитивные голосеменные. У подножия деревьев всё росло мхом — интией.

В водоёмах должны были обитать костные рыбы **палеониски** и многочисленные беспозвоночные. На них охотились крокодилоподобные ла-



*Синдиодозух ползёт по суше мимо поваленного ствола вяхеслави*

биринтодонты интазухиды (интазух и синдиодозух) до полутора метров длиной. Короткоголовые лабиринтодонты кларморозавры (родичи знаменитого эриопса из ранней перми Северной Америки) жили в каких-то других условиях. Во всяком случае там, где преобладают интазухи, кларморозавров мало и наоборот. Может быть, кларморозавры были более сухопутными или обитали в прудах вдали от крупных озёр. Они тоже мелкие, до 80 см длиной. В Инте найден последний из антракозавров

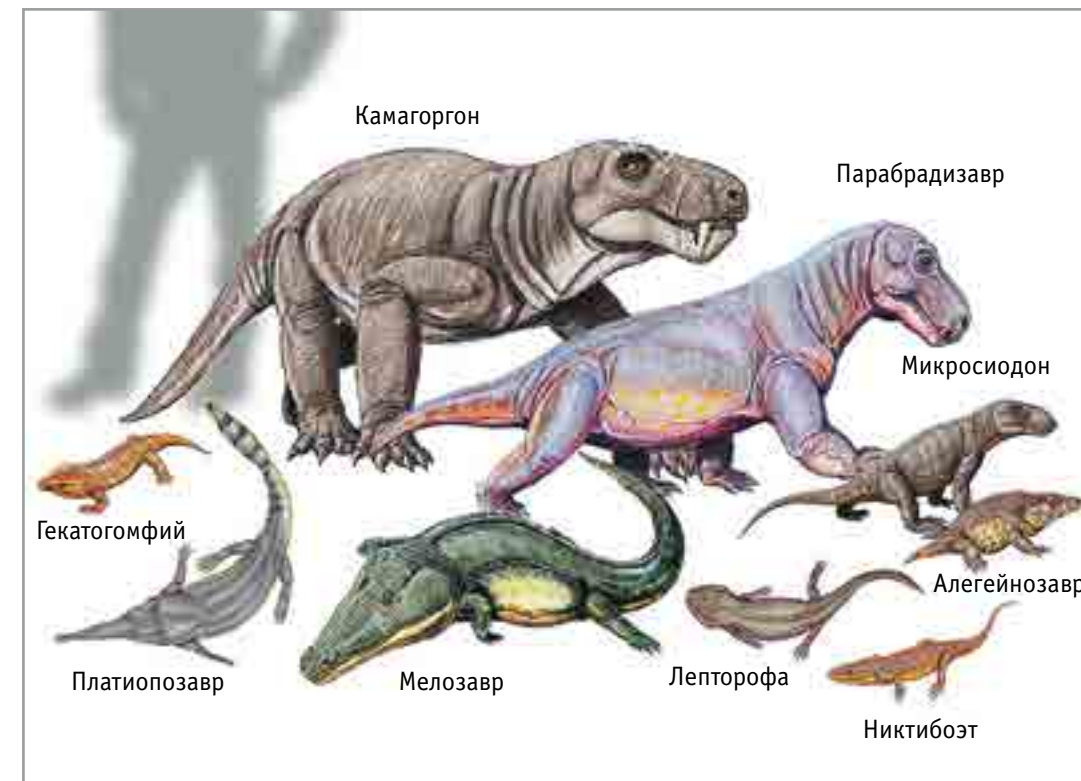


Фауна Инты, 270–269 млн лет назад (Печора, север Европейской России)

зогиринов — **аверсор**. Он напоминает рыбу, но близок к предкам рептилий. Из сухопутных рептилий известны необычные ящерицеподобные болозавры **стефаноспидилы** и мелкие капториниды **рябининусы**. Эти создания могли быть насекомоядными или даже растительноядными. В местонахождении Печора найден **никтибоэт** — представитель энозухид, примитивных полуамфибий-полурептилий. Он связывает Инту с более поздними пермскими фаунами Приуралья. Никтибоэты известны из фауны Голюшермы, самой древней из среднепермских русских фаун.

В Инте должны быть найдены пеликозавры (они в это время жили в Европе и Северной Америке), а также другие амфибии и рептилии того времени. Но пока их обнаружить не удалось.

Древнейшие русские звероящеры обнаружены в песчаниках Северного Приуралья и Удмуртии возрастом около 270–268 миллионов лет. Это так называемая голюшерминская фауна, названная так по селу Голюшерма (Голюшурма) в Удмуртии. К этой же эпохе относятся местонахождения



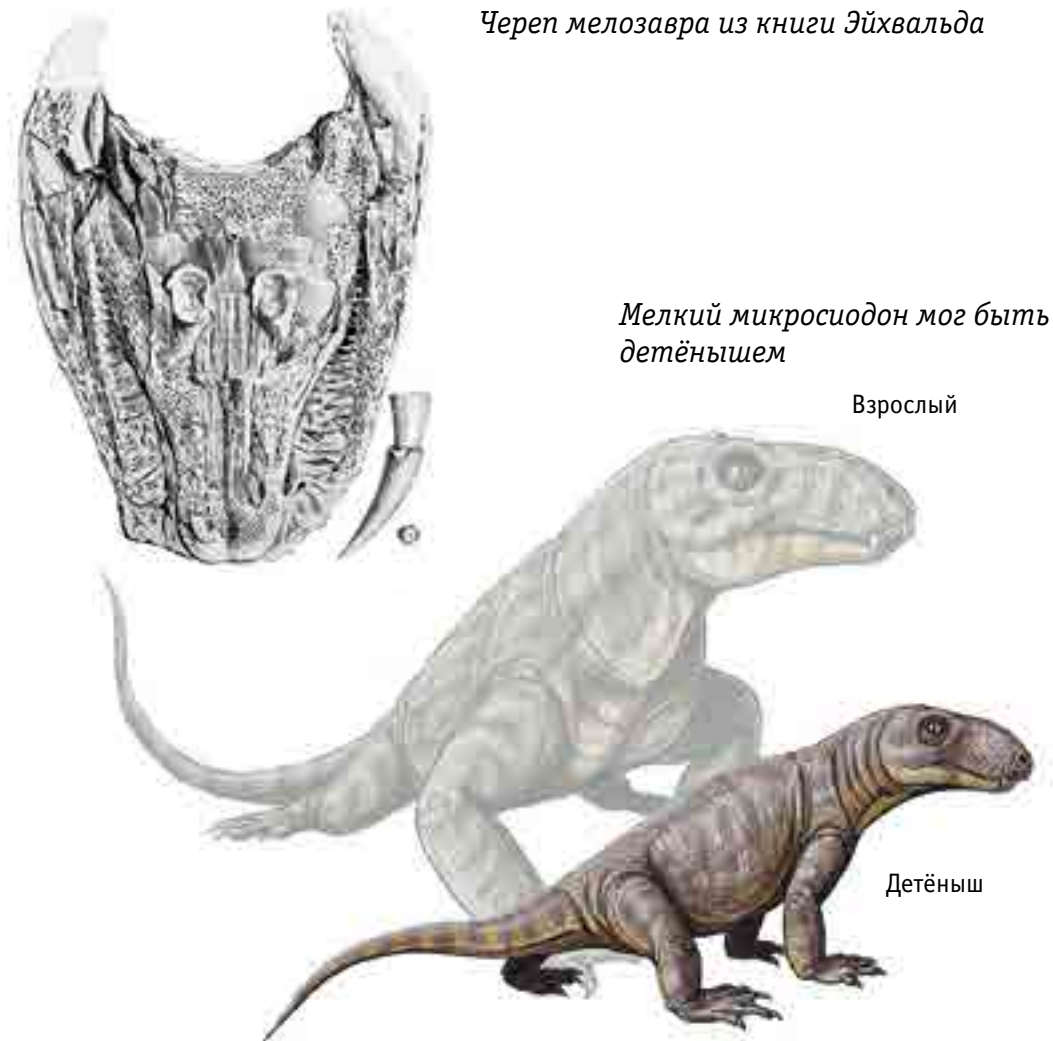
Фауна Голюшермы, 268 млн лет назад (Удмуртия, Россия)

Усть-Коин (республика Коми), Сидоровы Горы (Удмуртия) и ряд других, включая знаменитое кладбище лабиринтодонт платиопозавров в Шихово-Чирки (Кировская область).

Фауна была известна уже давно, о находках в Голюшерме упоминал ещё И.А. Ефремов, а Шихово-Чирковское местонахождение он анализировал в своей «Тафономии». Однако как особая эпоха развития пермских фаун голюшерминская фауна была выделена лишь к началу 2000-х годов. По возрасту она сопоставима с фауной Дашанкоу из Китая и последними из североамериканских пермских фаун.

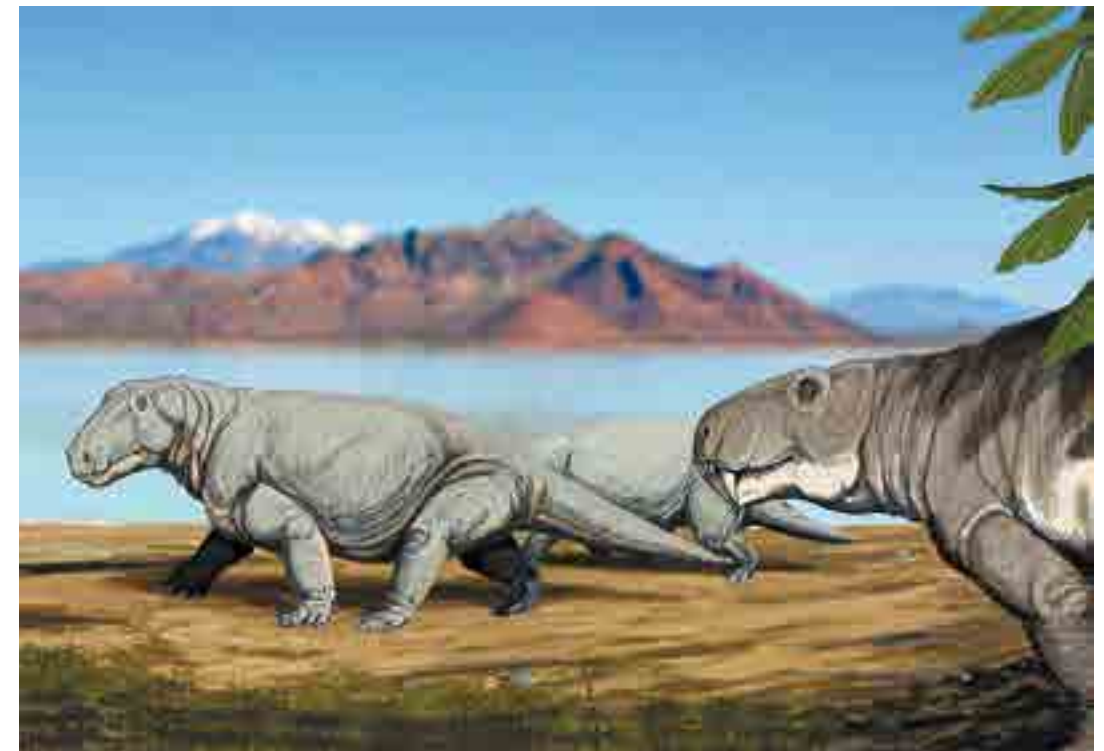
Как и большинство позднепермских сообществ, эта фауна объединяет животных, живших в различных зонах на побережье моря. После смерти их остатки сносило водой в лагуны, где из осадков образовался песчаник. Все звероящеры голюшерминской фауны очень плохо известны, лишь от лабиринтодонт (обитавших в воде) остались полные черепа и даже скелеты.





В солоноватых лагунах и устьях рек жили крупные лабиринтодонты **мелозавры**, здесь же охотились на рыбу и прочую живность мелкие звероящеры **микросиодоны**. В зарослях каламитов по берегам лагун обитали некрупные всеядные ропалодонты **парабрадизавры**, предки знаменитых эстемменозухов очёрской фауны. На них могли охотиться эотитанозухии **биармозухи**, недостоверные остатки которых также известны из этой фауны.

Выше по течению рек на равнинах образовывались речные разливы, своеобразные мелкие озёра огромной площади. Там обитали длинномордые рыбаодные лабиринтодонты **платиопозавры**. Если озеро пере-



Камагоргон наблюдает за парабрадизаврами

Платиопозавр в озере



*Лепторофы*

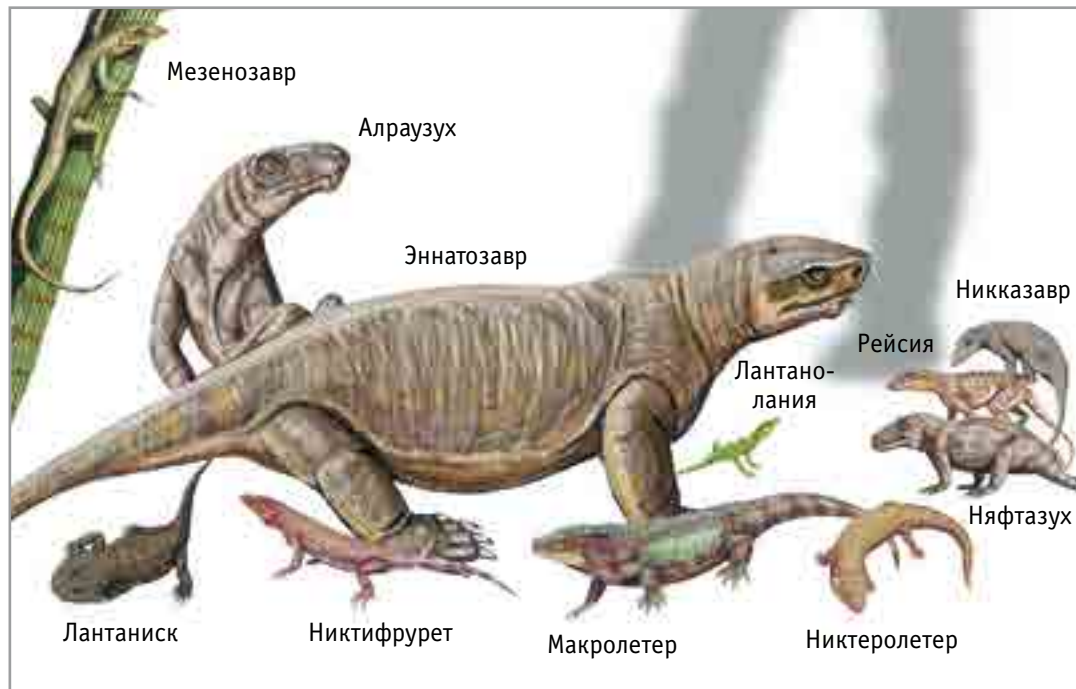
сыхало, то амфибии погибали, образуя многотысячные кладбища. По берегам озёр жили похожие на саламандр **энозухи**, родственные предкам рептилий. Они питались беспозвоночными. Там же могли обитать хищные наземные лабиринтодонты **диссорофиды**, мигранты из Северной Америки. Не найдены, но могли жить в тех местах мелкие «парарептилии» типа **никтеролетеров** и **никтифруретов**, известные из мезенской фауны.

Как в солёных, так и в пресных водоёмах обитали своеобразные **лепторофы**, также родственные предкам рептилий («батрахозавры» по Ефремову). Сходные по облику с саламандрами, эти существа питались водорослями.

*Камагоргон*

Дальше от водоёмов, среди зарослей голосеменных могли жить рептилии капториниды, тоже американские или европейские иммигранты. **Гекатогомфий** с давящими зубами мог питаться крупными насекомыми или растительностью. В фауне известны также позвонки мелких растительноядных рептилий болозавров (тиманозавр из Усть-Коина). В местонахождении Сидоровы Горы обнаружен череп и части скелета гигантского (с черепом до 45 см длиной) хищного звероящера **камагоргона**. Это может быть примитивная горгонопсия, близкий родич знаменитого динозавра Мурчисона или фтинозуха из более поздних фаун. Согласно М.Ф. Ивахненко, камагоргон входит в сухопутное сообщество, но неясно, кем мог питаться такой огромный хищник — мелкие капториниды и бо-





Мезенская фауна, 257—240 млн лет назад (Архангельская область, Россия)

лозавры не смогли бы его прокормить. Таким образом, либо в фауне существовали какие-то крупные наземные растительноядные (может быть, диадекты или пеликозавры), либо основной добычей камагоргона были сопоставимые с ним по размерам ропалодонты.

В середине пермского периода восточная Европа была отделена от Приуралья Казанским морем, протянувшимся от Кавказа до нынешнего Ледовитого океана. Большинство известных нам пермских фаун — обитатели восточного берега этого моря. А на западном берегу простирались обширные заболоченные равнины, поросшие каламитами, по берегам моря они переходили в солёные лагуны, покрытые водорослевыми матами вроде тех, что летом можно видеть на дне мелких долго существующих луж. Маты образовывали плавучие острова, которые могли даже прорасти другими, более крупными растениями. Морские приливы затапливали побережье, и в итоге твёрдой почвы здесь практически не было — поля жидкой грязи, поросшие каламитами. Здесь существовала странная, непохожая ни на что жизнь: сохранились реликты раннепермской эпохи, не найденные или очень редкие на восточном берегу моря. В 1940 году И. А. Ефремов описал



Эннатозавр

необычную пермскую фауну из местонахождения Мезень в Архангельской области. В неё входили мелкие ящерицеподобные существа — **никтеролетеры** и **никтифруреты**, а также небольшой хищный ящер **мезенозавр**. Возраст фауны был неясен, но по примитивности входивших в неё животных Ефремов предположил, что она древнее уже известной ишеевской.

В 1955 году на реке Пинеге у деревни Морозница в Архангельской области был найден череп пеликозавра, относящегося к казеидам, первый на территории СССР. До этого казеиды были известны исключительно из Северной Америки. История этой находки, которая получила имя **эннато-завр**, подробно описана в замечательной книге А. Нелихова «Ящеры Пинеге». Вместе с эннатозаврами обнаружили остатки уже известных мезенских ящеров. Стало ясно, что речь идет об особой фауне, жившей в совершенно других условиях, нежели фауна медистых песчаников. В 1990 году М.Ф. Ивахненко описал из мезенского местонахождения Пёза-1 череп **биармозуха**. Предположили, что мезенская фауна жила одновременно с очёрской. Находки продолжают и сейчас, из этого комплекса известны не менее 13–14 родов совершенно необычных созданий.



*Мезенозавр на  
стволе каламита*

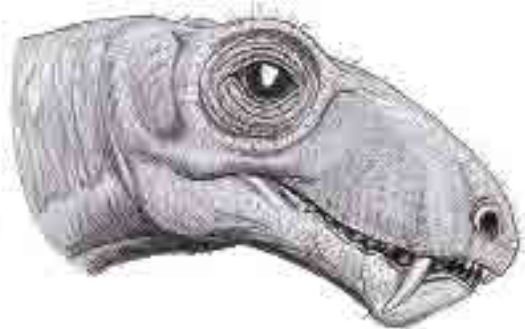
Недавно М.Ф. Ивахненко пришел к выводу, что мезенская фауна — самая древняя, древнее Голюшермы. Это потому, что в ней найдены казеиды и примитивные парарептилии. мезенский «биармозух» оказался представителем особого семейства, впрочем, родственного очёрским звероящерам. Возраст Мезенской фауны — около 270 миллионов лет, но она существовала и позднее, до эпохи примерно 265 миллионов лет назад.

*Никказавр*



Представители мезенской фауны, как уже было сказано, обитали на берегах мелководного моря, в приливной зоне. Возможно, её домом были плавающие острова из мха и водорослей. На островах жило множество беспозвоночных, а вот рыбы в воде не было — не хватало кислорода, его «сжигали» сине-зелёные водоросли. Да и в мелкой тёплой воде кислорода вообще всегда мало.





*Алраузух (раньше его относили к роду Биармозух)*

Беспозвоночными питались никтеролетеры, напоминавшие по образу жизни лягушек. Тут же, вблизи воды, жили огромные колонии никтифруретов — они питались водорослями. На этих мелких созданий охотился хищный **макролетер**, до 60 см в длину. Пеликозавры варанопсеиды (**мезенозавр** и **пёзия**) были хищниками помельче, они ели как крупных насекомых, так и молодёжь других ящеров. Насекомыми питалась и крохотная **лантанолания**, родич настоящих ящериц. Странные мелкие звероящеры **никказавр** и **рейция** могли охотиться на насекомых и мелких позвоночных. А вот **няфтазухи** питались мягкой растительностью, в том числе и гниющей.

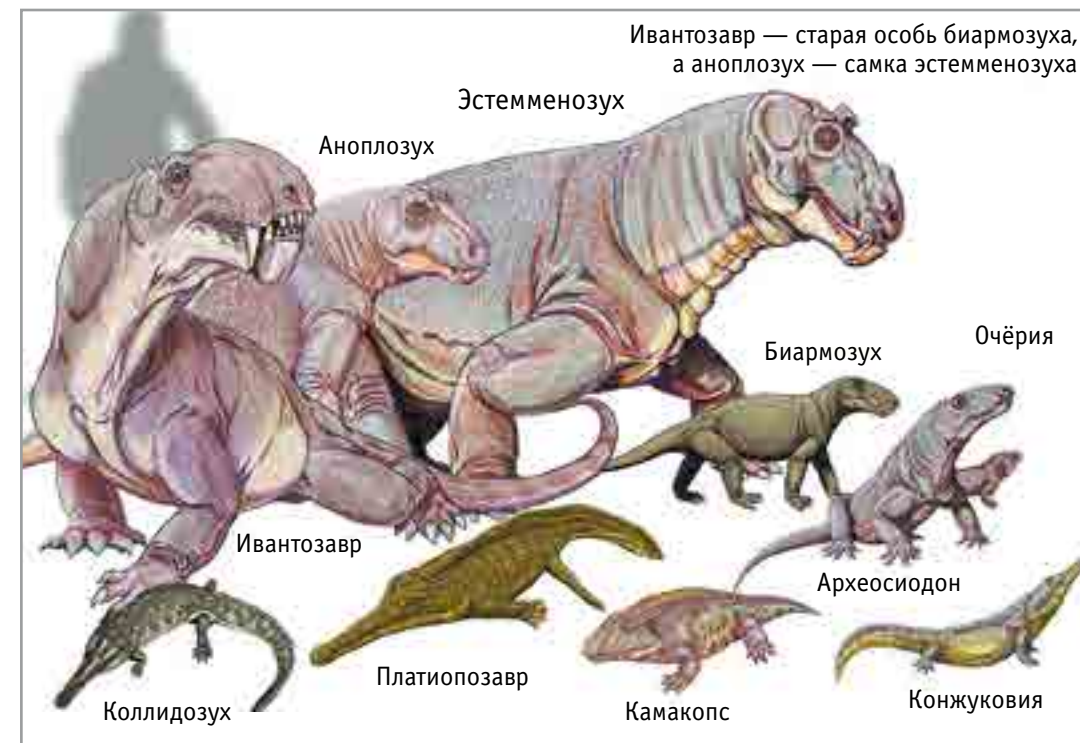
Самые крупные обитатели болот — эннатозавры — приспособились кормиться водорослевыми матами в солёной воде. У них могли быть даже солевыводящие железы. На молодёжь эннатозавров охотился **алраузух**, карликовый родич биармозухов очёрской фауны.

Неясно, какой образ жизни вели **лантаниски** — у этих существ необычайно плоская полукруглая шипастая голова. Их зубы мелкие и очень много тупых зубов на нёбе. Они могли питаться насекомыми на суше или рачками в воде. Но для рачков тоже нужен кислород, а его в воде было мало.

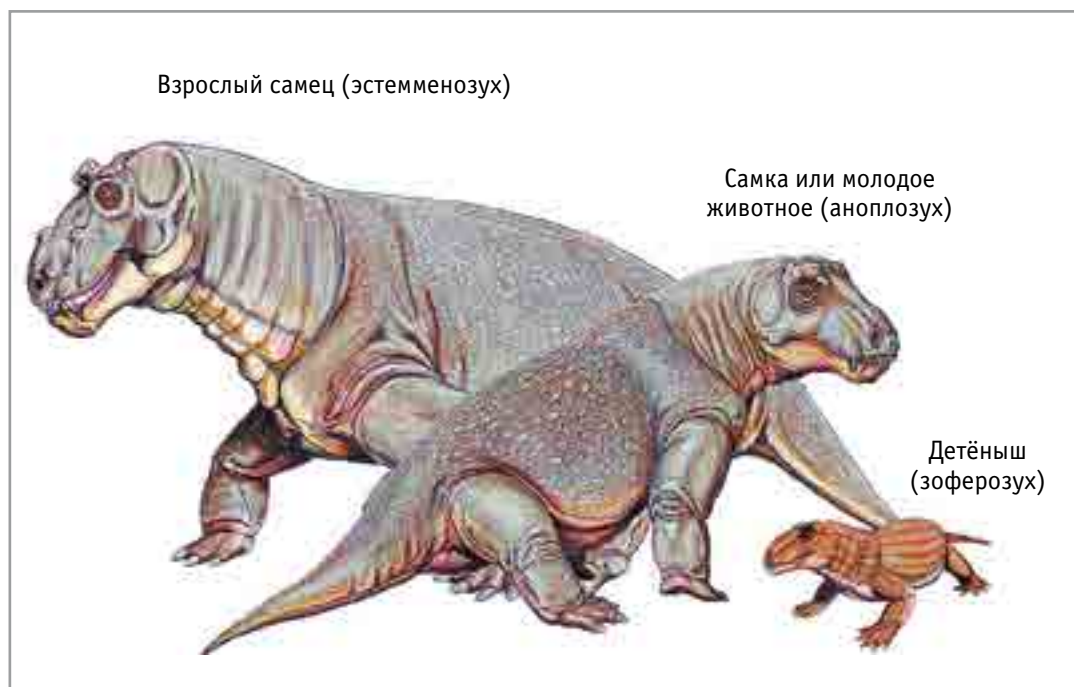
Долгое время самыми древними звероящерами считались представители так называемой фауны медистых песчаников, чьи остатки рассеяны в отвалах старинных медных рудников, протянувшихся вдоль западного склона Уральских гор. Однако от них осталось слишком мало костей и зачастую они были совершенно неопределимы — фрагменты черепов и нижних челюстей, обломки костей конечностей. Иван Антонович Ефремов, написавший в 1954 году книгу о фауне медистых песчаников, предполагал наличие в её составе нескольких фаун, различных по возрасту. На тот момент была полно известна лишь ишеевская фауна, но можно было предполагать, что есть минимум две ещё более древних фауны (так называемые первая и вторая зона). От них остались в основном черепа лабиринтодонтов и обломки костей каких-то звероящеров. В 1949 году в пермских отложениях у деревни Ежово на берегу реки Камы, вблизи города Очёр геологи обнаружили

кости каких-то крупных ящеров. П.К. Чудинов, тогда работавший простым геологом, в 1951 году специально приехал в Москву и рассказал о находке профессору Ефремову, который оценил её значимость. Осенью 1951 года Чудинов стал аспирантом Ефремова и в 1952 году возглавил первую палеонтологическую экспедицию в Очёр. Первая разведка показала, что местонахождение огромно и требует масштабной экспедиции. Она состоялась в 1957 году, при раскопках использовали бульдозеры (ими «сняли» вершину холма чтобы обнажить костеносный слой). Экспедиция продолжалась несколько лет и первые результаты, опубликованные в 1960 году, оказались фантастическими. Ничего подобного нигде ранее не находили (к слову, и до сих пор **эстемменозухи** остаются уникальными и нигде в мире не найдены). Очёрская фауна — самая древняя из полно известных пермских фаун со звероящерами. До находок в Китае и открытия голюшерминской фауны она оставалась самой древней терапсидной фауной в мире, сразу же за провалом Олсона. Возраст её примерно 266–267 миллионов лет.

*Фауна Очёра, средняя пермь, примерно 265 млн лет назад (Пермская область, Россия)*



Ивантозавр — старая особь биармозуха, а анопложух — самка эстемменозуха



*Эстемменозухи разного пола и возраста  
Эстемменозух уральский и конжуковия*



*Археосиодон*

Очёрские отложения — преимущественно осадки крупных рек, выносивших остатки животных в солоноватые лагуны. Кое-где в более глубоких местах скелеты накапливались, перекрытые донным илом, через миллионы лет там образовались песчаниковые «линзы», переполненные костями. К этой эпохе относятся местонахождения Ежово, Лужково, Союз и Ерзовка в Пермской области. Животные этого же времени известны и из Башкирии (Белебей и другие местонахождения), а также из Оренбургской области. Однако эти отложения («белебеевская группировка») отличаются по составу фауны и их можно рассмотреть особо.

Животные из местонахождения Ежово обитали, по-видимому, по берегам солоноватых лагун или озёр, поросших каламитами и семенными папоротниками. Здесь жили огромные, почти с носорога ростом, рогатые **эстемменозухи**. Они питались в воде гниющими остатками каламитов, образующими завалы и слои в прибрежных зонах. В то время было мало насекомых, способных утилизировать древесину, и она долго гнила в воде. Эстемменозухи преобладают в захоронениях, известны особи разного размера и возраста (долгое время их считали разными родами зве-

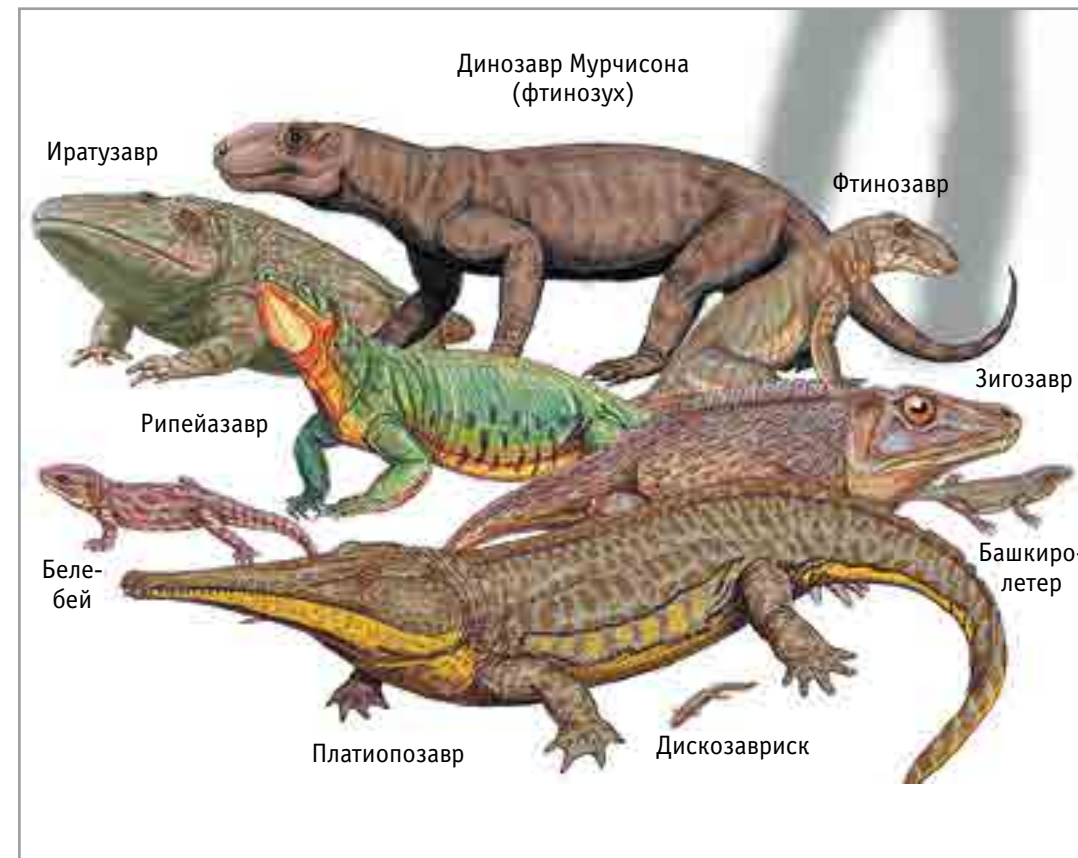




Очёря

роящеров). На них охотились огромные хищные **биармозухи**. Собственно биармозух был описан как мелкий хищник, а крупные особи отнесены к особым родам эотитанозух и ивантозавр. Сейчас многие учёные считают их просто животными разного возраста. Молодые биармозухи питались более мелкой добычей. В воде обитали лабиринтодонты **конжуковии**, похожие на крокодилов. Они ловили рыбу. На рыбу и на конжуковий охотились звероящеры **археосиодоны**. Где-то по берегам водоёмов могли жить и крупные диссорофиды **камакопсы**, тоже охотники за мелкой добычей. В лагунах обитали также **платиопозавры** и близкий к ним **коллидозух**, длинномордые лабиринтодонты-рыбояды.

В Башкирии и Оренбургской области известны несколько местонахождений (Белебей, Большой Китяк и другие), относящихся по возрасту



Фауна Белебея, современная очёрской фауне, 267 млн лет назад (Башкиртостан, Россия)

к очёрской фауне, но отличающиеся от неё по составу. Здесь преобладают пресноводные лабиринтодонты **платиопозавры** и наземные рептилии **болозавры**. Помимо этого обнаружены **ропалодонты** и хищные примитивные горгонопсы **фтинозухии**, разнообразные «парарептилии» и **диссорофиды**. Известны отсюда и фрагменты костей эстемменозухов, что подтверждает возраст этого так называемого белебеевского субкомплекса.

Интересно, что первые находки этой фауны были сделаны ещё в XIX веке, по сути дела это и есть так называемая фауна медистых песчаников, которую обнаруживали шахтёры при добыче меди и позднее — геологи, изучавшие отвалы старинных шахт.

Считается, что животные этой фауны обитали преимущественно в пресных водоёмах и вблизи них. Болозавры были наземными живот-





*Динозавр Мурчисона  
и болозавр  
давлеткулия*

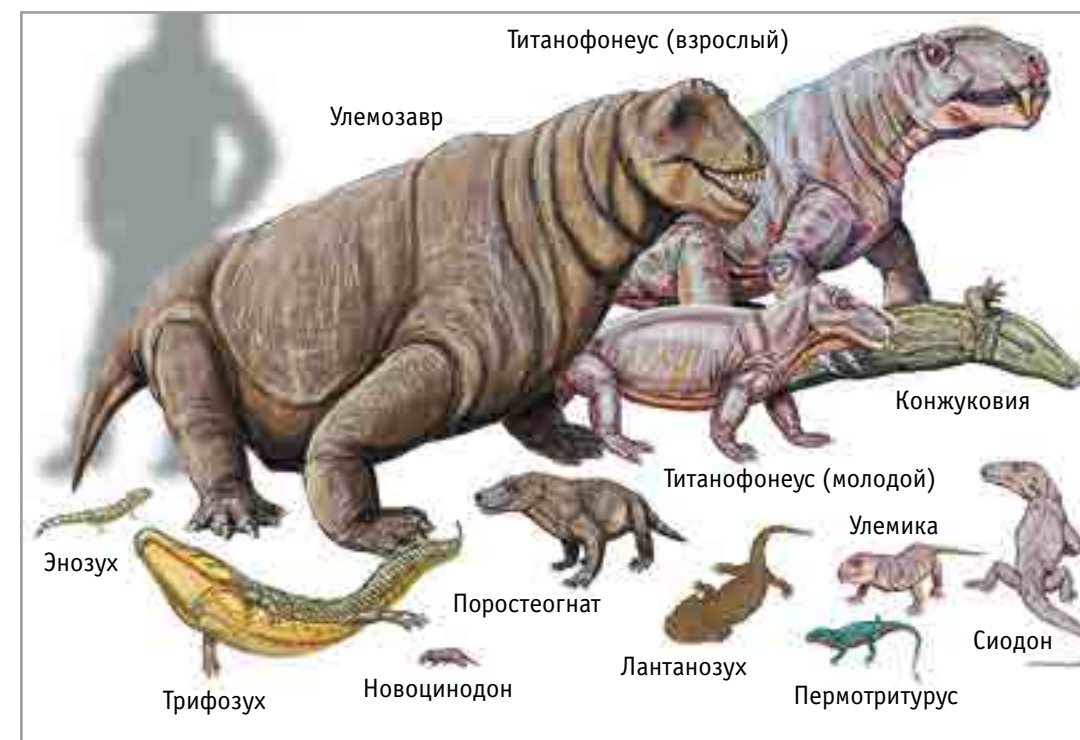


*Зигозавр охотится  
на детёныша макролетера*

ными, сходными с ящерицами игуанами. Мелкие ропалодонты могли питаться гниющей растительностью или быть всеядными. Многочисленные «парарептилии», родичи парейазавров, питались как насекомыми, так и растительной пищей. На них охотились некрупные хищные фтинозухи.

В 1929 году во время летней практики вблизи села Ишеева в Татарстане студент-геолог Носов нашёл скелет вымершего ящера. Скелет лежал в стенке оврага, называемого Каменным. Овраг выходит в речку Сухую Улему, приток реки Свияги. Стенки оврага сложены верхнепермскими отложениями. Кости ящера оказались очень хрупкими и рассыпались при попытке их добыть. Осталась лишь фотография, но по ней ленинградские палеонтологи (из Центрального геологоразведочного института) установили, что кости принадлежали хищному звероящеру. Раскопки велись с перерывами с 1930 по 1939 годы. Первые описания фауны в 1937–1940 годах сделал И.А. Ефремов. Ишеевская фауна для того времени была уникальной находкой — диноцефалы южноафриканского типа,

*Фауна Ишеево, 260 млн лет назад (Республика Татарстан, Россия)*







*Малокинельская фауна, современная ишеевской, 260 млн лет назад (Оренбургская область и Казахстан)*

найденные вне Южной Африки, да ещё и в виде довольно полных скелетов! Раскопки продолжаются и в наше время.

Ещё до находок в Ишеево из Башкирии, Татарии и Оренбуржья были известны разрозненные остатки крупных звероящеров. Поскольку их находили в медных рудниках, то они получили название фауны медистых песчаников. До открытий в Ишеево даже возраст этих находок был мало понятен. В ходе изучения ишеевской фауны стало ясно, что звероящеры медистых песчаников в общем-то принадлежат к этой же или очень близкой по возрасту эпохе. Сейчас считается, что это примерно 265 миллионов лет. В 1954 году тот же профессор И. А. Ефремов написал монографию о фауне медистых песчаников. Позднее многие находки из медистых песчаников выделили в так называемый Малокинельский комплекс — эти звероящеры жили южнее основной ишеевской фауны, дальше от моря.

### Как жили звероящеры Ишеево

Территория Татарстана в те времена представляла морское побережье, где были барьерные рифы (в основном не из кораллов, а из мшанок). Вдали возвышались Уральские горы — тогда они были как Гималаи.

Между горами и морем простиралась равнина, пересечённая многочисленными крупными реками. Реки легко разливались, создавая огромные мелководные озёра-моря (виэссы). Часть из них сливалась с морскими лагунами и становилась солёной, часть оставалась пресной. Чётких берегов у рек и лагун не было — тогдашняя растительность не могла удерживать почву, и при разливах рек возникали моря жидкой грязи. Вся равнина была покрыта богатой растительностью — в основном **каламитами**, а также **хвойными деревьями** и **семенными папоротниками**. Каламиты стояли «по колено» в воде, другие растения могли образовывать леса на возвышенностях. В воде озёр и лагун кишела рыба — в основном покрытые твёрдой чешуёй **палеониски**, некоторые до 2 м в длину. Среди рыб были и такие, что питались водорослями, наподобие современных толстолобиков. Найденны в Ишеево и остатки акул **ксеносинеходов**. Акулы вполне могли быть пресноводными, а могли и подниматься по рекам из моря. В длину такие акулы доходили до 3,5 м, их пасть несла ряды притуплённых зубов — возможно, они питались рыбой с твёрдой чешуёй или даже двустворчатыми моллюсками (их раковины находят в тех же отложениях). Реки и временные весенние потоки несли трупы и кости умерших и погибших звероящеров и прочей живности и погребали в глубоких местах, в омутах, а также на дне морских лагун. Те, кто жил вдали от воды, на такие кладбища или не попадали вообще или достигали их в виде отдельных кусочков костей, ещё и окатанных водой. Климат был жаркий и влажный (тогда Татарстан был ближе к экватору), с резко различными сезонами — сухим и дождливым. В районах обитания малокинельской фауны картина была примерно такая же, но море находилось дальше и жизнь сосредотачивалась вокруг рек и озёр. Озёра были в основном солёными — остатки отступившего Казанского моря.

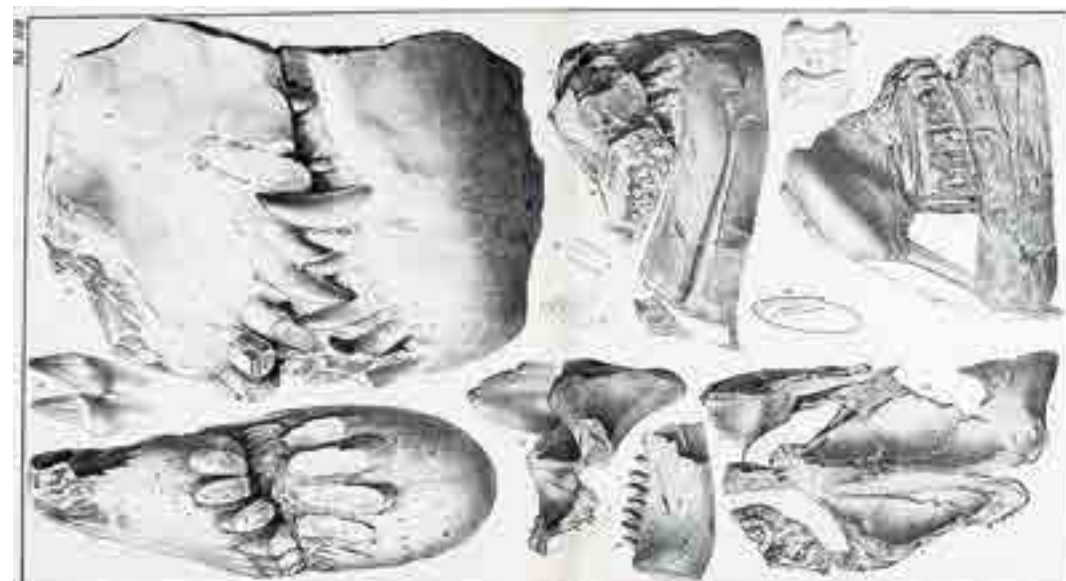
В водах солёных водоёмов, как и раньше, жили лабиринтодонты. Теперь это были потомки мелозавров — **трифозухи** и **конжуковии** с широкой, как у аллигатора, головой. Конжуковии остались ещё со времён очёрской фауны. Лабиринтодонты питались рыбой. Рыбой могли питаться и мелкие длинномордые диноцефалы **сиодоны**. Здесь же, в мелких «лужах» и лагунах, вероятно, жили загадочные **лантанозухи** и **халкозавры** — плоскоголовые охотники за рачками, потомки лантанисков Мезени. Гнилыми стволами каламитов питались огромные диноцефалы **улемозавры**. Эти потомки мигрантов с юга вытеснили очёрских эстемме-



Сиодон

Лантанозух

Халькозавр



Челюсти дейтерозавра и динозавра Мурчисона («ропалодона») из книги Эйхвальда

Скульптурная реконструкция скелета взрослого титанофонеуса в Казанском музее







*Улемозавр и титанофонеус*

нозухов. Главным четвероногим охотником был **титанофонеус** — хищный диноцефал размером крупнее тигра, тоже пришелец, возможно, с юга или с востока. Впрочем, он мог питаться в основном мелкой добычей, включая молодь улемозавров. В малокинельской фауне известен и другой диноцефал — **дейтерозавр** с квадратным в профиль черепом и очень мощными челюстями. Он мог есть всё что угодно — от падали до гниющей растительности.

По берегам пресных водоёмов охотились на насекомых мягкокожие **энозухи**, похожие на саламандр. Вдали от воды жили аномодонты **улёмики**. Чем они питались, неясно, но могли быть растительноядными или кормились насекомыми и другими членистоногими. Известны из Ишеево и растительноядные рептилии болозавры — **пермотритурусы**, последние представители своей группы. На них охотился довольно крупный тероцефал **поростеогнат**, тоже иммигрант из Африки. Это первый тероцефал,



Улемика

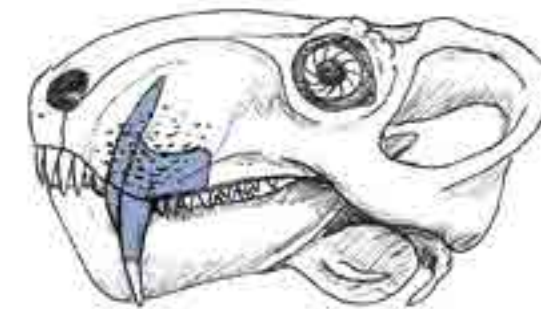


Микроуралия



Поростеогнат

появившийся на территории России, позднее они станут здесь очень многочисленными. Недавно из этой фауны описана челюсть крохотного (с крысу размером) цинодонта. Его назвали **новоцинодомом**. Это древнейший из известных в мире цинодонтов, из всей фауны того времени — самый близкий родич млекопитающих. В местонахождениях малокинельской фауны описано ещё одно необычное животное — карликовый диноцефал **микроуралия** размером тоже примерно с крупную крысу. Вероятно, это был охотник за беспозвоночными, который мог поедать и растительную пищу, как это делают современные ежи. Вообще надо заметить, что наземная фауна того времени очень плохо известна. Не исключено, что в неё могли входить мелкие **ропалодонты**, сохранившиеся с очёрских времён. И.А. Ефремов описал из отложений примерно этого же возраста (Каргалинские рудники в Оренбургской области) остатки челюсти очень крупного хищного звероящера, которого назвал **адметофонеусом**. Долгое время его считали родичем ишеевского титанофонеуса (и даже включали в этот род). Но М.Ф. Ивахненко, заново изучив остатки, предположил, что адметофонеус — гигантский (с черепом более 50 см длиной) представитель фтинозухид, родич мурчисоновского «динозавра» и камагоргона. Так что изучение отвалов старых медных рудников Оренбуржья может принести ещё немало удивительных открытий!



Возможная реконструкция черепа адметофонеуса, выделен единственный известный настоящий кусок черепа

\* \* \*

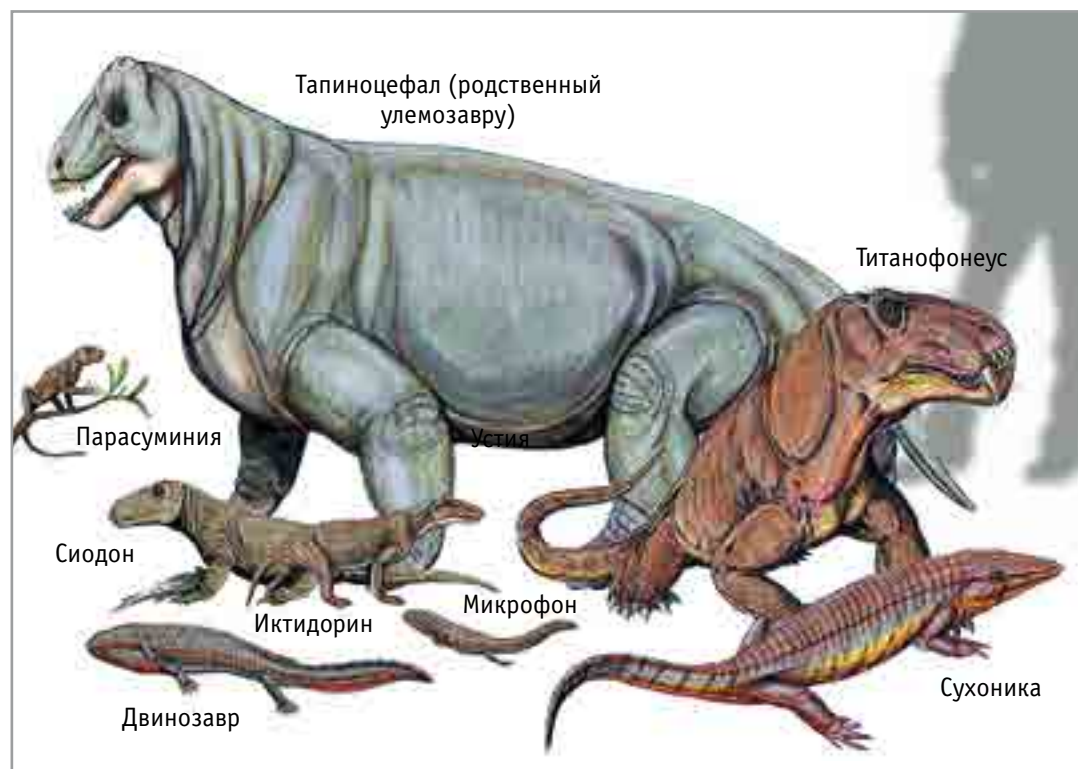
Долгое время между ишеевской фауной и более поздними пермскими фаунами в Приуралье и Поволжье не были известны промежуточные стадии развития. Создавалось впечатление, что диноцефалы внезапно вымерли — и вот уже появилась фауна Котельнича, где преобладают парейазавры и горгонопсы, а также тероцефалы. Вероятно, к гибели диноцефалов привело иссушение климата — эти твари предпочитали жить в воде или у воды. Их место заняли пришельцы с юга — парейазавры и, возможно, горгонопсы. Хотя наши горгонопсы могут быть потомками фтинозу-



хий, среди них есть и настоящие африканские мигранты. Ещё одна группа пришельцев — дицинодонты. Все примитивные аномодонты вымирают вместе с диноцефалами, остаются лишь мелкие дромазавры **суминии**. Так считалось до последнего времени.

Около десяти лет назад в местонахождении Сундырь в Республике Марий Эл была открыта новая пермская фауна, и её изучение только начинается. В результате раскопок последних лет найдены лишь фрагменты костей, но по ним можно определить, кому они принадлежали. На основании предварительных определений предположили, что здесь могли жить хищные диноцефалы — **титанофонеусы** и **сиодоны**, а также какие-то крупные растительноядные тапиноцефалы, похожие на **улемозавров**. Пока подтверждается последнее. Это те же звероящеры, что обитали в Ишеево. Но вместе с ними обнаружены остатки **парасуминий** — близких к суминиям аномодонтов. Это уже ближе к фауне Котельнича. Здесь найдены также кости, возможно, принадлежащие мелким «рогатым»

*Фауна Сундыря, 258–257 млн лет назад (средняя пермь Республики Марий Эл)*



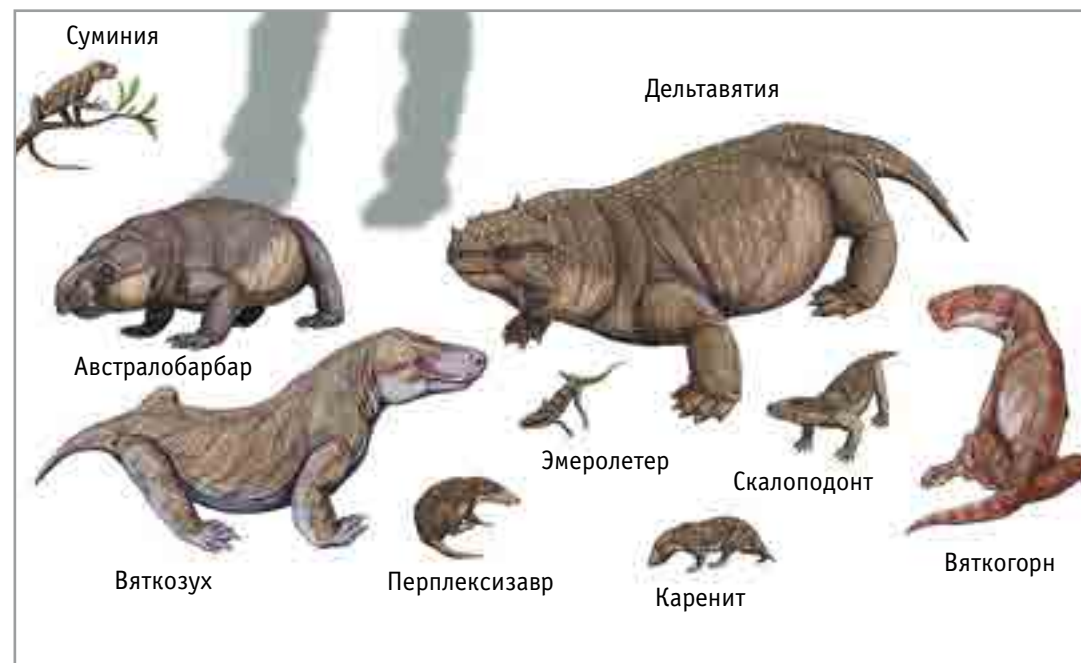
всеядным горгонопсам **иктидоринидам**. Жили здесь и хищные тероцефалы, но они пока не определены точно.

Самое главное отличие сундырской фауны — в её водных обитателях. В озёрах и реках нет ни одного мелозавра или трифозуха, нет лантанозухов и халькозавров. Зато здесь появляются **хрониозухии** — удивительные панцирные создания, амфибии, близкие к предкам рептилий. Хрониозух **сухоника** — древнейшая из русских хрониозухий. Сухоника была известна уже давно (из местонахождения Полдарса в Вологодской области, которое считали близким по возрасту к Котельничу). Помимо сухоники, в Сундыре найдены остатки короткоголовых лабиринтодонтов **двинозавров**. Эти существа сохраняли внутренние жабры на всю жизнь. Впервые их описал В.П. Амалицкий из позднепермской соколковской фауны. А ещё здесь найдено странное создание, названное **микрофоном**, то есть «маленьким проколофоном». Он напоминал саламандру, но питался водорослями. Микрофон — потомок лептороф и родич позднепермских котлассий и карпинскиозавров. Его остатки известны и из более поздних фаун.

Итак, все обитатели воды в Сундыре — уже новые, позднепермские. Откуда они пришли — неизвестно (впрочем, хрониозухии найдены в гораздо более древней фауне Дашанкоу в Китае, а микрофон — потомок лептороф). Но по побережьям ещё доживали свой век последние диноцефалы. Скоро их время закончится.

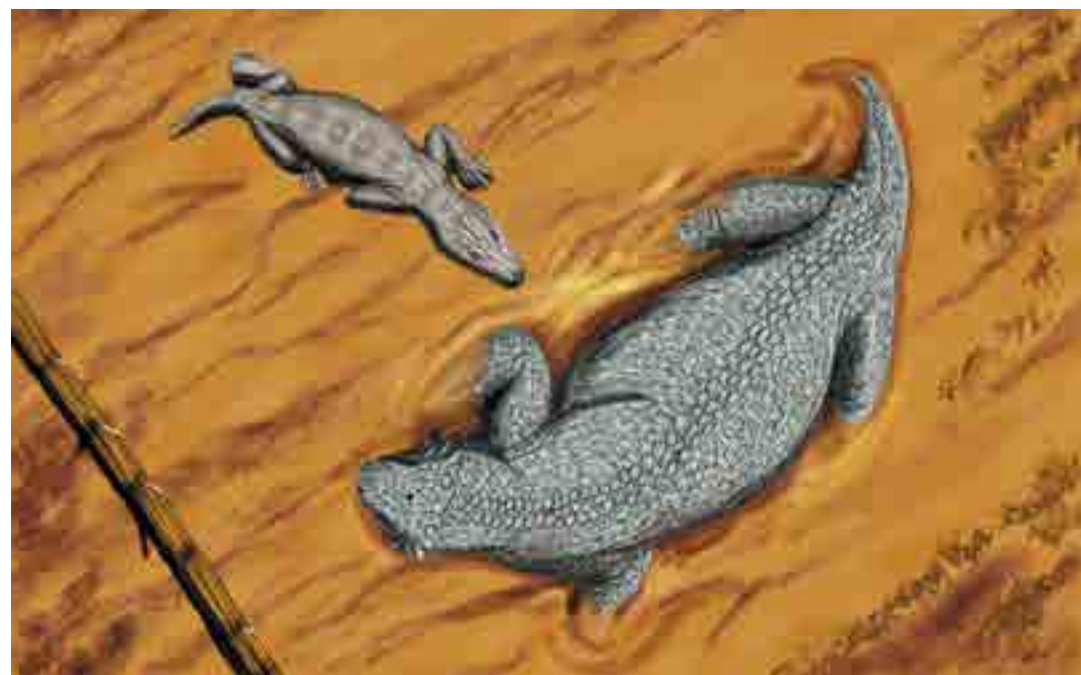
### Фауна Котельнича

Мир изменился — 260 миллионов лет назад климат стал более сухим, море к западу от Урала стало пересыхать, превращаясь в цепи лагун. Реки по-прежнему текли с гор, широко разливаясь по равнине полями грязи. С юга пришли новые путешественники — **дицинодонты** и **парейзавры**. Их остатки во множестве найдены на берегах реки Вятки, примерно в 80 км от города Кирова, возле городка Котельнич. Впервые остатки парейзавров там нашли ещё в начале XX века, их изучал Ефремов и известная советская исследовательница-палеонтолог А.П. Гартман-Вейнберг. Но лишь в 1980-х годах котельническую фауну стали раскапывать и изучать подробно. Животные эпохи Котельнича — практически те же, что и южноафриканские того же времени. Но их скелеты сохранились гораздо лучше, чем любые находки из Южной Африки. Больше всего в Котельниче наш-



Фауна Котельнича, 256 млн лет назад (Кировская область, Россия)

Мёртвая дельтаватия и тероцефал котельцефалон — один из многих тероцефалов фауны Котельнича



ли примитивных некрупных парейазавров — **дельтаватий**. В Котельниче найдено множество скелетов дельтаватий, до 40% всех находок. Иногда они лежат в прижизненной позе — спиной вверх, подогнув ноги под себя. Их гибель, вероятно, связана с увязанием в топком илистом грунте, когда после проливных дождей уровень воды резко поднимался, а топкий субстрат превращался в заиленное болото. Они увязали в таких местах при попытке освободиться от липкого глинистого ила. Некоторые из них были обнаружены как бы стоящими на ногах в глинистом грунте, причём таз и задние конечности погружены в осадок глубже, нежели череп и пояс передних конечностей. В таких случаях череп слегка приподнят, передние конечности расставлены в стороны (очевидно, животное пыталось разгрести топкий ил при попытке выбраться из естественной ловушки), а задние, как правило, прочно стоят в грунте с упором на обе ступни, либо вытянуты вперёд; хвост изогнут вправо или влево. Такое положение отделов скелета с наглядностью демонстрирует захоронение животного непосредственно на месте гибели, без каких бы то ни было признаков переноса водным потоком.

Получается, что животные, хорошо приспособленные к плаванию и к передвижению по суше, попадали в естественные ловушки, когда уровень воды не позволял ещё плыть, а грунт становился слишком топким, чтобы ходить. В дальнейшем останки уже погибших животных замывались вновь принесённым осадком. Однако есть предположение, что некоторые из находок относятся к парейазаврам, погибшим во время спячки, когда они пережидали засуху, зарывшись в ил (так делают сейчас крокодилы). Наводнение же утопило спящих животных. Недавно выдвинуто предположение, что дельтаватии погибали от жажды и высыхания в мелких ямках в ложе высохшего водоёма. Помимо взрослых, известны разрозненные остатки очень мелких (новорождённых или недавно вылупившихся) дельтаватий.

Дицинодонты Котельнича — **австралобарбары** («южные варвары»), некрупные, с черепом около 20 см длиной, размером со среднюю собаку. У них короткая морда и широкий затылок. Вероятно, мышцы шеи были достаточно мощными. У большинства дицинодонтов утрачены все зубы, кроме пары верхних клыков. У австралобарбаров иногда сохраняются немногочисленные заклыковые зубы, а вот сами клыки могут отсутствовать (может быть, у самок). Кончик морды покрыт роговым клювом, а небо, вероятно, оставалось неороговевающим. Это признаки приспособления





*Панорама Котельнича — суминия, вяткогоргон, эмеролетер, дельтавятии и перплексизавр*

к питанию мягкой растительностью. Тело животного коренастое, бочкообразное, лапы сильные и когтистые, расставленные в стороны. Вероятно, австралобарбары могли рыть влажную землю когтями и добывать корни растений. Хвост очень короткий. При жизни, вероятно, тело было покрыто мягкой кожей, может быть, с зачатками шерсти. Жили австралобарбары по берегам водоёмов, возможно, мигрировали от водоёма к водоёму по окружающей засушливой местности. Размножались, откладывая яйца.

Неизвестно, могли ли они рыть норы (это умели делать южноафриканские дицинодонты) или откладывали яйца в кучи гниющей растительности. Основным врагом австралобарбара был мелкий горгонопс **вяткогоргон**. Вяткогоргон очень похож на южноафриканских горгонопсов. Ростом он тоже со среднюю собаку. Возможно, вяткогоргон охотился и на **суминий** в зарослях каламитов. Л.П. Татаринцов указывал, что вяткогоргон мог быть хорошим пловцом, поскольку его хвост довольно высокий у основания и





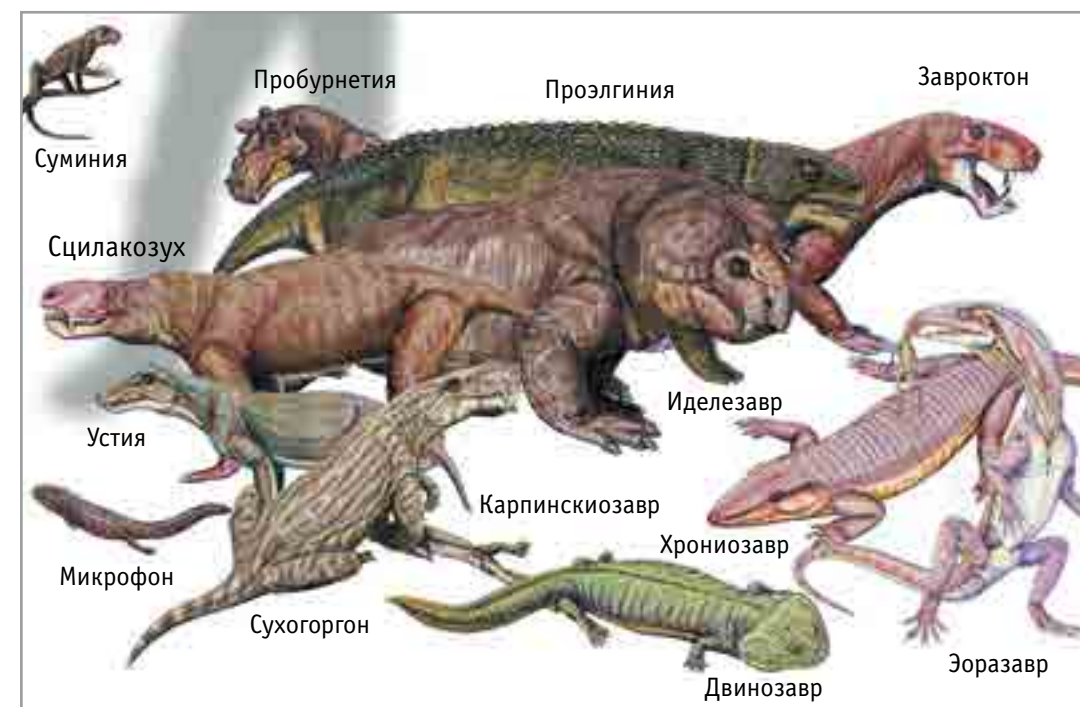
Австралобарбар

сжат с боков. Суминии — мелкие, с белку размером, очень примитивные аномодонты. Они могли прибыть с юга, а могли произойти от каких-то местных предков. У суминии огромные глаза, короткая морда и листовидные зубы. Передними зубами она могла жевать листья пурсонгий. Судя по скелету, суминии могли жить на деревьях. Их скелетики находят группами — может быть, они жили стаями. В Котельниче нашли очень много самых разных тероцефалов. Крупные **вяткозухи** жили в воде и питались самой разной водной живностью. В воде мог обитать и **перплексизавр**, по образу жизни он мог быть похож на выхухоль. Сухопутные тероцефалы — **карениты, котельцефалоны, скалоподонты** — охотились как за насекомыми, так и за мелкими пресмыкающимися. В Котельниче жили родичи никтеролетеров — **эмеролетеры**. Они были похожи на ящериц, но вели такой же образ жизни, как лягушки или жабы.

Следующая по времени за Котельничем пермская фауна была обнаружена в обрывах правого берега Волги у села Ильинского вблизи города Тетюши в Татарии. Ещё в 1930-х годах отсюда были описаны остатки мелкого горгонопса (позже названного **завроктоном**) и небольших парейзавров. Раскопки продолжились во второй половине XX века. Сейчас к этой фауне относят местонахождения Агафоново, Семин Овраг, Устье



Ильинская фауна, 255 млн лет назад (Приуралье)





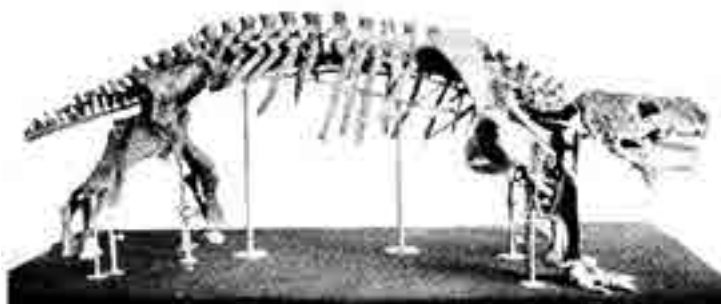
*Сухогоргон*

Стрельны и другие, расположенные по берегам Волги и Сухоны. К этому же времени принадлежат местонахождения в Оренбургской области: Донгуз-6, Бабинцево и другие. Это примерно 255 миллионов лет назад.

Наибольшее число остатков принадлежит **хрониозухиям**. Эти панцирные крокодилоподобные создания обитали в солёных озёрах и лагунах, где питались рыбой. После смерти их скелеты распадались, оставляя множество спинных щитков (их у одного хрониозавра было около 30), которые часто попадают палеонтологам. Иногда, если водоём пересыхал, хрониозавры погибали, оставляя огромные кладбища. Помимо хрониозавров по берегам солёных водоёмов обитали карпинскиозавры. Это родичи более древних сеймурий и лептороф, ставшие полуназемными хищниками. Они могли ловить мелкую живность как в воде, так и на суше.

Как в пресных, так и в солёных водоёмах обитали растительноядные **микрoфоны**, известные из более древних фаун. Эти саламандроподобные существа питались водорослями. В воде любой солёности могли жить

*Завроктон**Пробурнетия*



*Скелеты скутозавра и иностранцевии — одни из первых их изображений, сфотографированные в лаборатории В.П. Амалицкого*



и лабиринтодонты двинозавры, никогда не выходившие на сушу. Они тоже были рыбоядными. По-видимому, на всех этих водных и полуводных жителей охотились низкоголовые мелкие горгонопсы **сухогоргоны**, своеобразные «крокодилы» среди звероящеров.

В пресных водах паслись стада парейазавров **проэлгиний**. Они тоже питались водорослями, но в отличие от микрофонов могли выходить на сушу и не выносили солёной воды. На них тоже охотились горгонопсы — как сухогоргоны, так и завроктоны.

Вдали от водоёмов охотились на мелких животных архозавроморфы **эоразавры**, похожие на больших длинношеих ящериц. Это одни из древнейших из найденных у нас «настоящих», диапсидных рептилий. Здесь же в лесах на деревьях жили **суминии**, сохранившиеся со времён Котельнича. Под деревьями паслись крупные дицинодонты **иделезавры**, потомки австралобарбаров Котельнича. На них охотился крупный тероцефал **сцилакозух**. Удивительные «рогатые» горгонопсы — знаменитая **пробурнетия** и менее известные **нюксенития** и **устия** могли быть всеядными, как свиньи и медведи. Недавно из местонахождения Марьюшкина Слуда в

Вологодской области были описаны зубы мелкого цинодонта — **слудики**. Слудика была размером с крысу и питалась беспозвоночными, наподобие современной землеройки. На суше должны были водиться и другие мелкие создания вроде примитивных рептилий **проколофонов**.

Самая знаменитая из русских пермских фаун была обнаружена В.П. Амалицким на реке Малая Северная Двина. В 1895 году он и его жена во время экспедиции, предпринятой на собственные средства, обнаружили остатки пермских ящеров, в том числе челюсть парейазавра, которая была продемонстрирована участникам Международного геологического конгресса в Санкт-Петербурге в 1897 году. С 1899 года В.П. Амалицкий проводил масштабные раскопки в районе деревни Ефимовская, в месте под названием Соколки на правом берегу Малой Северной Двины, вблизи от Котласа. Из казны ему на работы выделяли 10 тысяч рублей ежегодно (большие по тем временам деньги).

Раскопки велись силами местных крестьян. По объёму работ они не превзойдены до сих пор (даже с учётом масштаба раскопок в Очёре). Захоронение звероящеров находилось в песчаной линзе — остатке древнего потока. Одних парейазавров там найдено более десяти скелетов! Раскопки, с перерывами, продолжались 15 лет. Амалицкий работал в Варшаве и материал вывозили туда. Но находок было так много, что с 1903 года ящики с конкрециями, которые содержали кости, оставляли на месте раскопок.

Песчаник был очень плотным, и очистка костей в Варшаве шла медленно. Незадолго до начала Первой мировой войны часть коллекции перевезли в Санкт-Петербург, часть пришлось эвакуировать в Москву и Нижний Новгород. В 1917 году В.П. Амалицкий умер в возрасте 57 лет. Он подготовил описания многих своих находок, но опубликовать их не успел. Эти описания вышли в печать лишь после революции, в 1920-х годах. В те же годы удалось вывезти оставленные на раскопе коллекции. Общий вес вывезенных ящиков превышал 80 тонн.

Подробнее об истории раскопок можно прочесть в замечательной книге В.В. Буланова «Северодвинские сокровища палеонтологии».

Долгое время эту фауну считали самой поздней из пермских фаун. Она была распространена не только в Архангельской, но и в Вологодской, Владимирской и Оренбургской областях, а также в Татарстане — то есть по всему Приуралью. Возраст её примерно 252–253 миллиона лет.



**Как жили представители фауны Соколков**

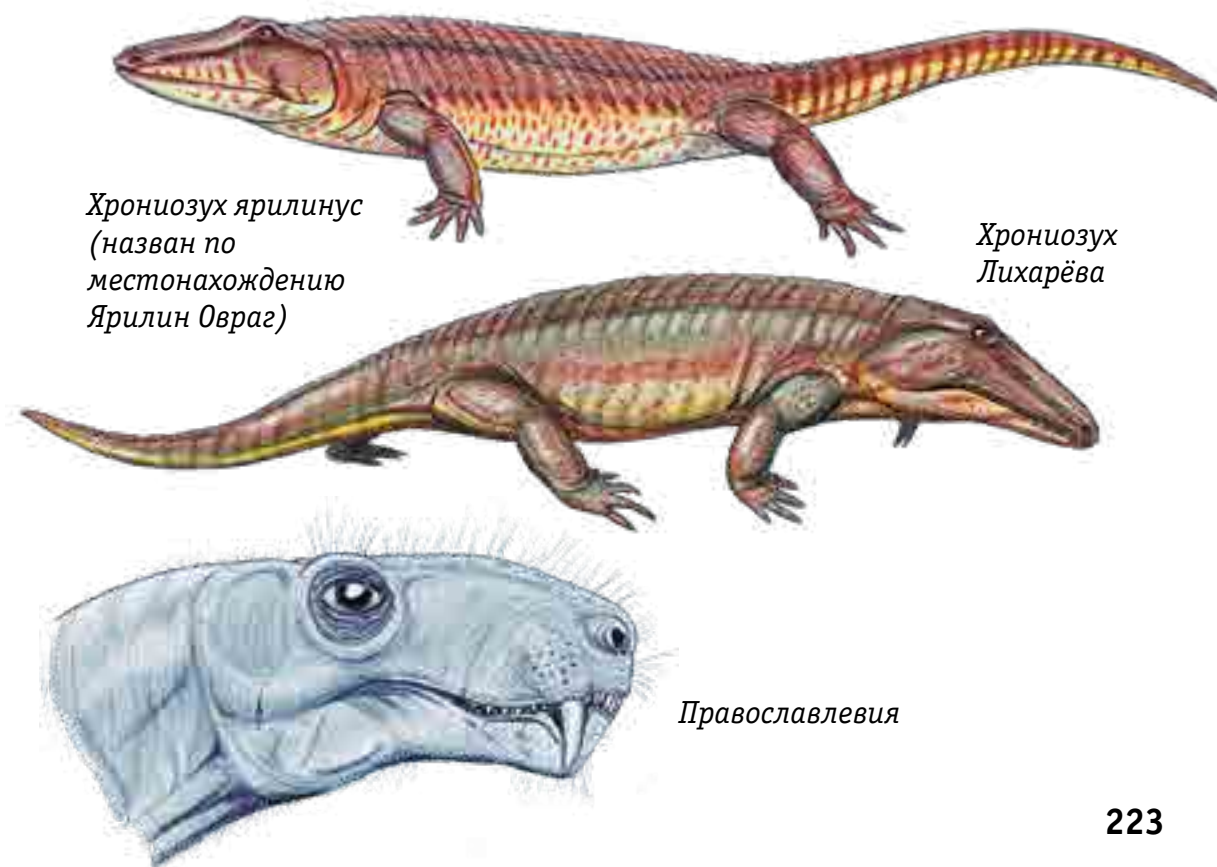
В то время, по-видимому с Уральских гор текли многочисленные реки, навстречу им, с запада — другие реки. Но они не впадали в море. Они сливались в громадную реку, больше Волги размером. Суперрека несла свои воды на север и впадала в относительно тёплый полярный океан. Как всегда в палеозое (и мезозое), берега рек были очень низкими, реки часто разливались и жизнь на берегу проходила «по колено» в воде.

Помимо пресных водоёмов, могли быть и солёные озёра, в которые иногда прорывались разливы рек. Растительность состояла преимущественно из голосеменных с языковидными листьями (Амалицкий принял их за африканские глоссоптерисы, но это **пурсонгии**, совершенно

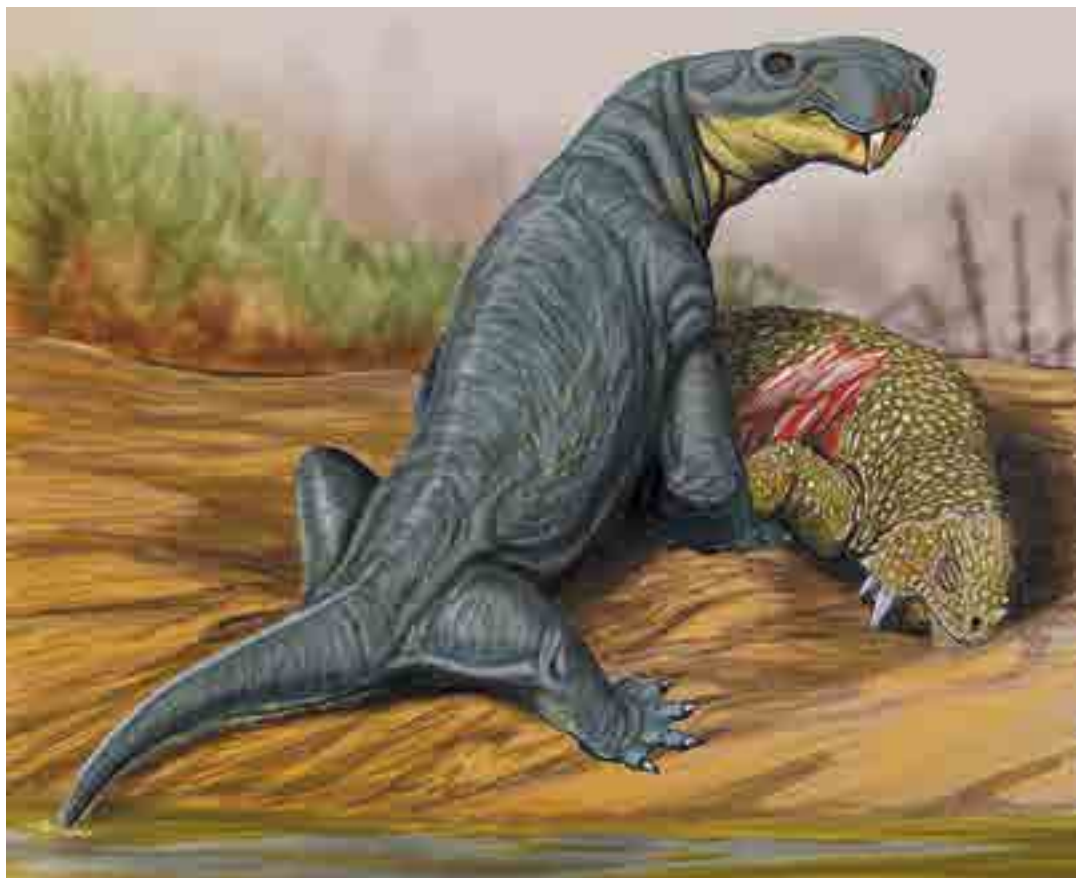


Фауна Соколков, 253 млн лет назад (Архангельская область, Россия)

Аннатерапсид







Иностранцевия и скутозавр



Иностранцевия

другая группа растений), а также хвойных и некрупных хвощей **неокаламитов**.

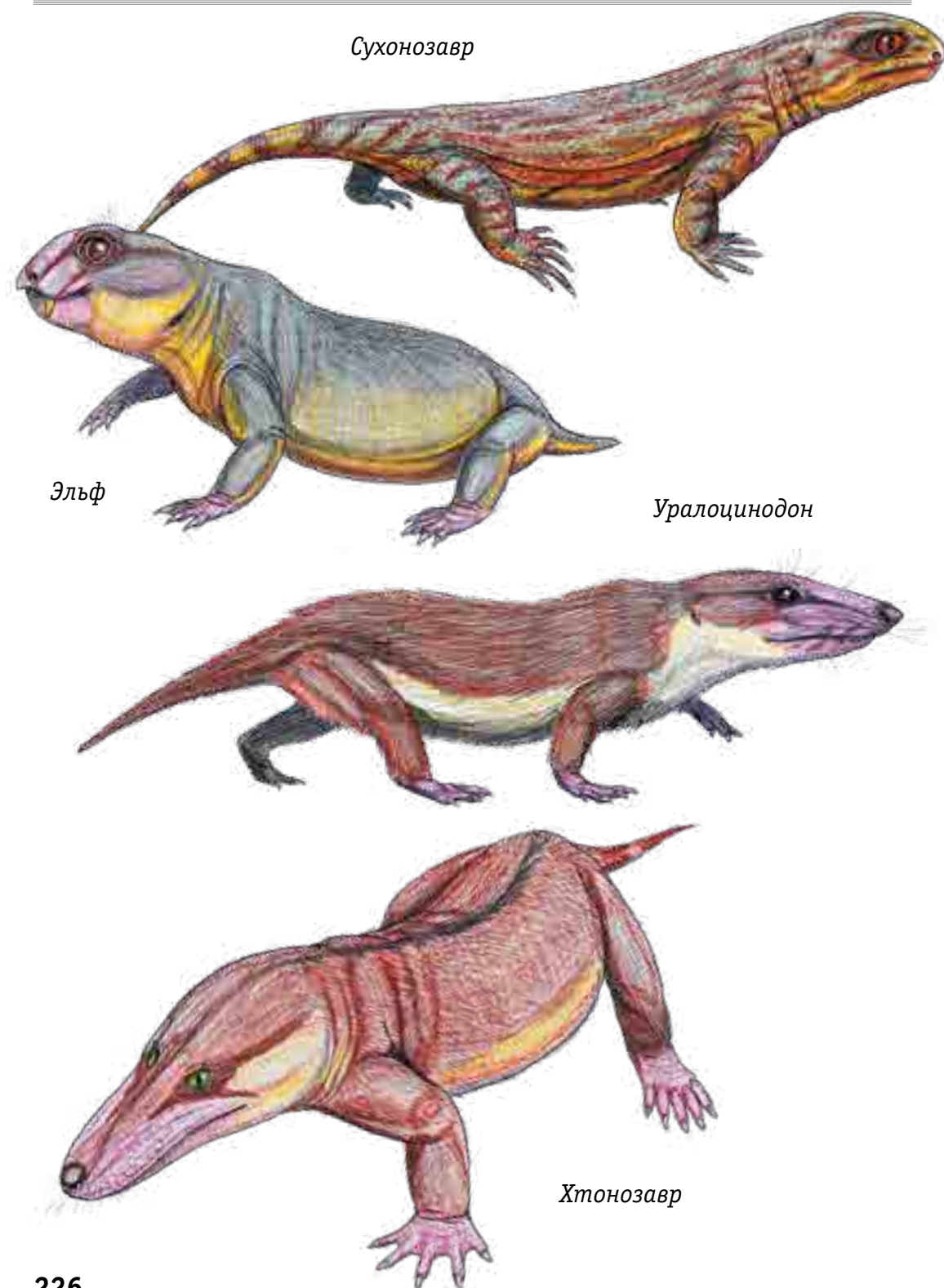
Реки населяли многочисленные рыбы **палеониски**, иногда до 2 м длиной. Часть из них питалась водорослями. Основными водными хищниками были крупные **хрониозухии** и лабиринтодонты **двинозавры**. Хрониозухии по образу жизни напоминали крокодилов — они могли охотиться и на суше и в очень мелкой воде. А вот двинозавры практически не покидали воду, сохраняя внутренние жабры. Рыбой питались и полуводные **карпинскиозавры**. Более крупные родичи карпинскиозавров — **котласии** — могли быть всеядными, не исключено, что они могли питаться и мелкой живностью, и водорослями. Из звероящеров с водой мог быть связан крупный тероцефал **аннотерапсид**, отдалённо напоминавший выдру. Мелкий горгонопс **православлевия**, известный по единственному черепу, также мог кормиться околотовной живностью.

Самыми заметными обитателями водоёмов были парейзавры **скутозавры**. По одной из гипотез, эти огромные создания кормились водорослями и почти не покидали воду. Они могли жить только в пресной воде — из-за мягкой кожи. На них охотились **иностраницевии** — самые знаменитые из русских звероящеров. Это самые крупные из горгонопсий.

Дицинодонт Траутшольда (виваксозавр) и двиния







Дицинодонты Амалицкого (они же перамодоны, или фортунодоны — разные палеонтологи называют их по-разному)

Сухопутная фауна соколковского времени также очень разнообразна. Её основа — многочисленные **дицинодонты**, их описано уже шесть видов. Крупные дицинодонты могли, подобно свиньям, кормиться подземными частями растений во влажных местах вблизи рек. А вот карликовый дицинодонт **северный эльф** мог быть роющим, как современные сурки. Насекомыми питались крохотные проколофоны **сухонозавры**, примитивные рептилии, похожие на ящериц. В соколковской фауне известны и цинодонты. Знаменитая **двиния** питалась насекомыми, а владимирский **процинозух** был некрупным хищником. Очень мелкие цинодонты **наноцинодон** и **уралоцинодон** напоминали землероек. Некрупный длинномордый тероцефал **хтонозавр** мог питаться водной живностью. Другие мелкие тероцефалы в соколковской фауне пока не найдены. Недавно из этой фауны стали известны необычные карликовые парейзав-



Раутиания

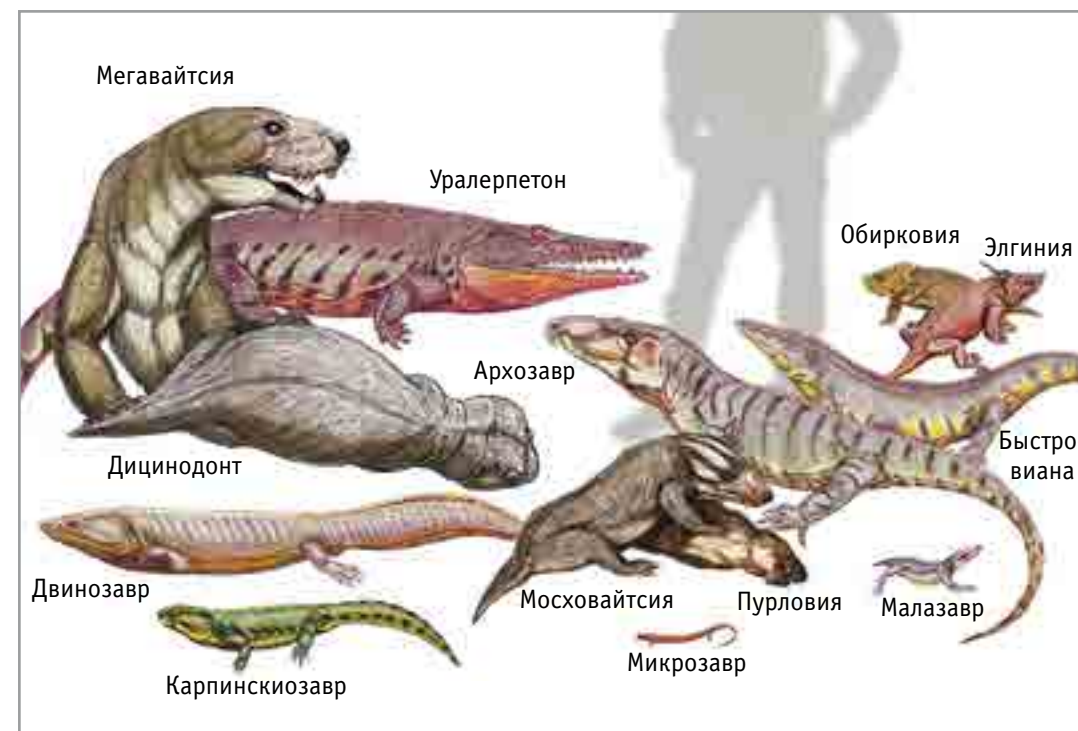
ры — **обирковии**, родичи шотландской позднепермской элджинии. Они должны были обитать в мелких водоёмах или по их берегам. Большинство находок сухопутных обитателей относится к так называемой Пронькинской группировке — по названию местонахождения Пронькино в Оренбургской области.

\* \* \*

Недавно в Оренбургской области в позднепермских отложениях обнаружены черепа, позвонки и кости конечностей мелких необычных рептилий — **раутианий**. Их возраст неясен, это может быть сундырский комплекс. Раутиании очень похожи на живших в Западной Европе и на Мадагаскаре «летающих» рептилий — **целурозаврахов**. Это отдалённые родичи плезиозавров, с одним верхним височным окном и шипастым воротником вдоль задней поверхности черепа. Брюшные рёбра у целурозаврахов превратились в длинные тонкие спицы, которые соединялись перепонкой и могли складываться вдоль туловища. А в расправленном состоянии они превращались в пару широких и длинных крыльев. Раутиании могли планировать с дерева на дерево. Обитали они в хвойных лесах и питались насекомыми.

\* \* \*

Когда сэр Родерик Импи Мурчисон выделил новый период в истории Земли, названный им пермским, среди прочих мест, которые он посетил в России, были Вязники и Гороховец. Оба этих местечка (а теперь — города



Фауна Вязников, 252 млн лет назад (Владимирская область, Россия)

во Владимирской области) располагаются на большой дороге из Москвы в Нижний Новгород. 18 мая 1841 года Мурчисон и его спутники исследовали, вероятно, овраг в районе Толмачёво на окраине Вязников. Мурчисон обратил внимание на красные и жёлтые осадочные породы в стенах оврага. Осенью того же года Мурчисон опубликовал статью, где предложил название для нового геологического периода, отделявшего палеозой от мезозоя. Он основывался на наблюдениях в Вязниках, а также на исследовании морских отложений Приуралья, которые он сравнил с такими же слоями Германии (Цехштейн).

Долгое время вязниковские слои считали одновозрастными со слоями Соколов. Находки позвоночных здесь редки, а всюду в мире фауна самого конца перми считалась одинаковой — парейазавры, горгонопсы, дицинодонты и редкие тероцефалы. Такой, например, была фауна Южной Африки почти до нижней границы триаса.

В 1960 году Л.П. Татаринцев описал из Вязников части черепа довольно крупной рептилии. Это не был звероящер. Кости принадлежали родичу



крокодилов, птиц и динозавров — протерозухии. Ящера назвали **архозавром** (такое название носит и вся группа крокодило-динозавровых родичей). Это был самый древний представитель своей группы — настоящие архозавры стали многочисленными лишь в триасе. Последующее изучение отложений Вязников, Гороховца, Пурлов и других показало странную вещь — там не было парейазавров и горгонопсов. Зато удалось обнаружить многочисленные остатки дицинодонтов и тероцефалов. Красные слои песчаника указывали на сухой климат, отличавшийся от эпохи великих рек соколковского времени. Постепенно стало понятным, что фауна самого конца перми в России отличалась от такой же фауны Южной Африки. Возраст фауны Вязников — примерно 252 миллиона лет.

В 80-е годы XX века М.Ф. Ивахненко выделил вязниковскую фауну, переходную к триасу. В этой фауне нет парейазавров и горгонопсов, широко распространённых в более древних фаунах, здесь появляются первые архозавры и родичи хрioniозухов — **быстровианы**, широко распространённые в триасе. В настоящее время известно немного местонахождений с достоверно вязниковской фауной, в том числе: Вязники (Владимирская область), Пурлы (Нижегородская область) и Самбуллак (Оренбургская область).

Из перечисленных местонахождений самое богатое — Вязники. Это местонахождение в 1952, 1956 и 1957 гг. изучал Б. П. Вьюшков, который в трёх разных костеносных точках собрал большую коллекцию костей.

### Как выглядела вязниковская фауна

Большие реки продолжали течь с Уральских гор, но теперь они впадали в Цехштейновое море на западе. Климат стал более сухим, и пышная растительность сохранялась вдоль речных берегов, а дальше от водоёмов высились редкие леса из примитивных хвойных деревьев. Зима была дождливой, а лето — сухим и жарким. На востоке, за Уралом, извергались бесчисленные вулканы и растекалась лава. Возможно, то и дело облака пепла приносило к Вязникам и они губили животных и растения.

В реках жили многочисленные рыбы. Вновь появились крупные акулы **ксеносинеходы**, возможно, заходившие сюда из моря. А среди костных рыб впервые появились длиннотелые стреловидные **заврихты**. Эти отдалённые родичи осетров широко распространились в триасе. Их находка в Вязниках показывает, что пермский период подходил к концу.



*Уралерпетон*



*Мосховайтсия и растительноядный тероцефал пурловия*

За рыбой охотились крупные **двипозавры**, почти такие же, как в Соколках. А вот из хрioniозухий найден только **уралерпетон**. У него от панциря остались только узкие щитки над каждым позвонком. Это обеспечивало подвижность туловища. Уралерпетон — самый крупный хрioniозух, с черепом до 55 см длиной, общая длина могла быть больше 3 м! Как крокодилы, уралерпетон охотился в воде и из воды.

В Вязниках впервые появляется другая группа хрioniозухий — **быстровианы**. Они плохо известны, в основном по панцирным щиткам. Щитки у них узкие, но другого строения, чем у уралерпетона. Длина черепа быстровианы — до 30–40 см. Это крокодилообразное создание считается полуназемным хищником. Быстровианы дожили до середины триаса. Вблизи от водоёмов могли обитать загадочные **микрозавры**. Все микрозавры вымерли ещё в середине перми (последние из них найдены в Северной Америке), но их позвонки недавно обнаружили в Вязни-

ках. Судя по всему, они не попадали в палеонтологическую летопись, поскольку жили вдали от больших водоёмов. Если судить по американским видам, вязниковские микроравры могли быть мелкими длиннотелыми созданиями, роющимися в опавшей листве в поисках насекомых и червей. Вязниковские микроравры известны только по позвонкам, поэтому ни род, ни вид пока не выделены.

В пресных и солёных водоёмах продолжали жить **карпинскиозавры** — такие же, как и в Соколках. Парейазавры исчезли. Остались лишь карликовые **элгинии**, возможно, те же самые обирковины, известные из более древней фауны. Они кормились мягкой растительностью в мелких водоёмах.

Среди сухопутных хищников царили тероцефалы. Недавно описанная из Вязников **мегавайтсия** имела череп до 40–50 см длиной и была размером с небольшого медведя. При этом три пары её верхних клыков, по-видимому, были связаны с протоками ядовитых желёз! Гораздо более скромная по размерам **мосховайтсия** была всеядной, наподобие барсучка или росомахи.

В водоёмах продолжали охотиться за мелкой живностью очень крупные **аннатерапсиды**. Из растительноядных тероцефалов известна странная **пурловия** с коротким высоким черепом. Найден в вязниковской фауне и мелкий тероцефал — **малазавр**, насекомоядное создание с крысу размером. Главными растительноядными звероящерами продолжали оставаться дицинодонты, такие же, как в Соколках. У самых крупных из них череп был до 40 см в длину.

Но самым необычным хищником был всё-таки **архозавр**. При длине черепа до 40 см он мог достигать более 2 м в длину. Его зубы образуют мощную «пилу» на верхней челюсти, а кончик морды загнут вниз. Вероятно, исходно это было приспособление к удержанию мелкой добычи. Но архозавр — крупное животное и охотился он на дицинодонтов. Внешне он выглядел как помесь варана и крокодила. Вероятно, такие ящеры жили вдали от воды, поскольку чешуя позволяла сохранять влагу в организме. Все эти разнообразные хищники — тероцефалы и архозавр — появились только после вымирания гигантских горгонопсов.

Вязниковская эпоха показывает, что мир перед началом триаса постепенно изменялся. Кто-то вымирал, но появлялись и новые группы животных.

Однако примерно 252 миллиона лет назад всё закончилось.

Кое-кто пережил катастрофу. Остались некрупные тероцефалы и цинодонты. Из дицинодонтов уцелели один-два вида, но они очень быстро дали вспышку численности. Уцелели хронизухи и быстровианы, проколофоны, архозавровые рептилии и предки ящеров. Полностью вымерли карпинскиозавры и котласии, ветвь батрахозавров пресеклась. Вымерли двинозавры — новые триасовые лабиринтодонты стали потомками немногих выживших из Южной Африки. По сути, эпоха звероящеров закончилась с Великим вымиранием. В начале триаса они ещё какое-то время были на первых ролях, но очень быстро уступили место настоящим рептилиям. Однако именно в триасе возникли млекопитающие — достойные потомки звероящеров, которым суждено было унаследовать Землю после очередного великого вымирания 64 миллиона лет назад.

## КИТАЙ

В пермском периоде Китай лежал в районе экватора, на берегу тёплого океана Тетис, протянувшегося вдоль экватора между Лавразией и Гондваной. По правде говоря, единого Китая тогда не было — те куски континентов, которые сейчас лежат вместе и образуют Китай, тогда были разбросаны на большом расстоянии друг от друга, какие-то — к югу от экватора, какие-то — к северу. Южнее экватора в этой же зоне находился Индокитай — нынешние Вьетнам, Бирма, Таиланд.

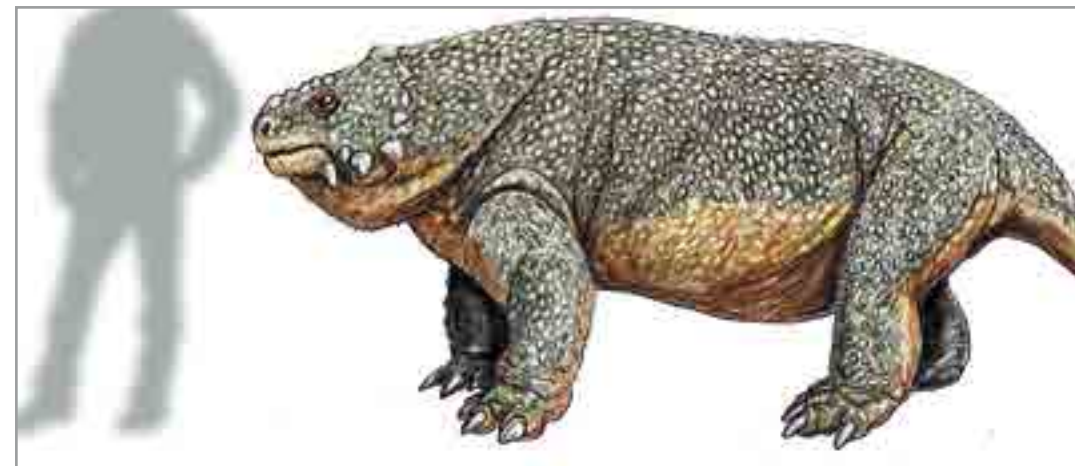
В ранней перми здесь были морские заливы, где, как и по всем морям Земли, жили **геликоприоны**. На севере Китая и в Монголии росли тропические леса из гигантских плаунов, хвощей, гинкго и семенных папоротников. Листья семенного папоротника **гигантоптериса**, похожие на лопухи, были больше полуметра в поперечнике. Во внутренней Монголии недавно нашли даже засыпанный вулканическим пеплом 298 миллионов лет назад древний лес. Лес этот рос «по колено» в воде. Никаких наземных позвоночных того времени из Китая мы не знаем.

В середине и в конце перми на севере Китая жили самые разнообразные пермские четвероногие. В мелких, вероятно, солёных озёрах плавали небольшого размера **дискозавриски** — почти такие же, как в Казахстане. Тогда это была одна материковая плита. Из средней перми известна фауна Дашанкоу — наверное, самая примитивная из пермских фаун с терапсидами. Здесь жили антеозавр **синофонеус**, похожий на наших титанофонеусов, аномо-





*Бисериденс  
Синофонеус*

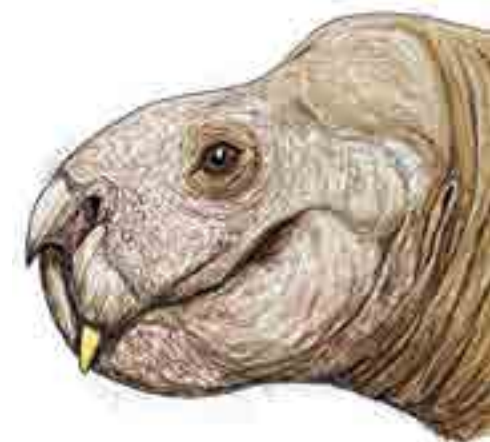


*Шинтефения — один из самых крупных парейазавров*

донт **бисериденс** и очень примитивный представитель терапсид **рараним**. Вместе с ними нашли **диссорофид** типа нашего камакопса, **антракозавров**, **капторинид** и болозавра — **белебея**. Наверное, там должны быть найдены и какие-то растительноядные диноцефалы либо горгодонты, но пока о них ничего не известно. Дашанкоу находилась на северной китайской материковой плите, ближе к Лавразии. Поэтому там жили ящеры, похожие на тех, которых нашли в России. Они могли по перешейкам суши дойти до Приуралья и в обратном направлении, от Приуралья кое-кто добрался до Китая.

В конце перми в Северном Китае, в Шанси, жили парейазавры **шинтефении**, родичи скutoзавров. От прочих обитателей болот области Шанси нашли только осколки зубов — может быть, там жили **горгонопсы** и примитивные **цинодонты**, **быстровианы**. А ещё здесь нашли самого последнего из **диадектов**.

Самые последние пермские жители Китая найдены в Джунгарском бассейне. Это многочисленные дицинодонты, похожие на южноафриканских. Они обитали в норах в пермской саванне, поросшей семенными папоротниками. У некоторых череп был сантиметров шестьдесят длиной!



*Гигантский дицинодонт кумпаня из поздней перми Китая*



## ЗЕМЛИ ГОНДВАНЫ

В нашем путешествии по Земле пермской эпохи мы спускаемся к югу. Здесь лежат земли великого южного континента Гондваны.

### АФРИКА

На самом юге африканского континента, к югу от пустыни Калахари, лежит огромное плато Карру — засушливое плоскогорье площадью почти 400 тысяч квадратных километров — чуть больше площади Польши. Название Карру в переводе с языка местных жителей-койсанов означает «бесплодная пустыня». Это тоже бэдленды, примерно такие же, как в Северной Америке. Здесь мало растительности и много размытых обрывов и ущелий, открывающих взгляду исследователя кости прежних обитателей этих земель. Европейцы открыли Карру в конце XVII века, сюда проникли голландские поселенцы — буры. Поэтому названия многих местонахождений в Карру звучат необычно — это бурский язык, разновидность голландского. В XIX веке и позже эти земли достались англичанам, которые несколько раз воевали с бурами за золото и другие богатства Карру. Поэтому большинство геологов и палеонтологов — исследователей Карру были английскими подданными.

В пермском периоде Африка была частью огромного континента — Гондваны, объединявшего также Южную Америку, Австралию, Антарктиду, Индию и Фолклендские острова. К югу от Карру из-за столкновения частей континента в конце каменноугольной эпохи выросли горы. Горы были очень высокими и протяжёнными с востока на запад, поперёк континента. А если где-то континент поднялся, то рядом он должен опуститься — и к северу от гор возникло мелкое море. Его называют морем Ирати, на запад оно доходило до нынешней Южной Америки. На вершинах гор и к югу от них сформировались ледники. Море было холодным, с айсбергами. Затем климат потеплел, ледники таяли, горы разрушались, заполняя ложе бывшего моря — и у подножия гор раскинулась огромная долина с богатым растительным и животным миром. Первоначально здесь даже отлагался каменный уголь, но позже, к середине перми, климат стал суше и растительность беднее. Здесь жили разнообразные звероящеры. Поначалу климат Карру был весьма прохладным, и лишь к концу пермского периода стал жарким.



*Фауна эпохи кистецефала: на скале рубиджея, внизу — парейзавр, кистецефал у входа в нору, вдали — дицинодонт авлацефалодон*



Первые находки пермских ящеров в Карру сделал шотландец Эндрю Геддес Байн в конце 1830-х годов. Байн служил в Южной Африке военным инженером. Буры сперва не могли понять, зачем инженер Байн собирает ископаемые кости, но когда узнали, что он продаёт их в музеи Англии — отнеслись с пониманием: каждый имеет право зарабатывать на жизнь, как умеет. Тем не менее фактически Байн был первым южноафриканским геологом и палеонтологом. Он описал найденных им дицинодонтов как *Bidentalia*. Свои находки, собранные в районе форта Бофорт, Байн отправил в Англию великому анатому и палеонтологу Ричарду Оуэну. Оуэн описал **парейазавра** и нескольких звероящеров, включая **дицинодонта**. Друг Байна, врач и натуралист Уильям Гибон Атерстон, также собирал ископаемые кости и посылал их Оуэну. Атерстон известен как первооткрыватель знаменитых южноафриканских алмазов в 1867 году. Алмазная лихорадка подстегнула геологические исследования в Карру. Находок было очень много и в 1876 году Оуэн издал каталог ископаемых рептилий Южной Африки. Оуэн не признал в звероящерах родичей млекопитающих. Млекопитающих он выводил напрямую от амфибий. Дицинодонтов Оуэн считал роднёй черепах — и в 1851 году в парке Хрустального дворца в Лондоне среди прочих скульптур вымерших чудовищ появились скульптуры панцирных дицинодонтов. Скульптуры делал Бенджамин Уотерхауз Хокинз под руководством Оуэна, они стоят там и по сей день. Оуэн всех звероящеров называл аномодонтами — «страннозубыми», сейчас это название оставили только за дицинодонтами и их роднёй. Когда американец Коуп показал, что звероящеры действительно близки к млекопитающим, поиски костей в Карру развернулись с новой силой — ведь здесь можно было ожидать находки настоящих предков млекопитающих, той ветви, что привела к человеку.

Огромные коллекции из Южной Африки изучал другой знаменитый палеонтолог — Гарри Говер Сили. Он был первым, кто описал полный скелет парейазавра, предположил, как могли выглядеть тапиноцефалы. Сили описал и находки из Приуралья, попавшие в Британский музей — «ропалодона» и дейтерозавра.

Самым известным из южноафриканских палеонтологов рубежа XIX и XX веков был Роберт Брум. Брум работал врачом в Карру и занимался палеонтологией как любитель. Он достиг в этом таких успехов, что к концу жизни стал профессором палеонтологии и хранителем коллекции ископа-

емых позвоночных в музее Кейптауна. Он был знаком с учеником Коупа — великим американским палеонтологом Генри Файрфильдом Осборном и в 1913 году передал коллекции окаменелостей музея Кейптауна в Американский музей естественной истории. Брум подробно исследовал, как анатом, происхождение млекопитающих от звероящеров, показал родство североамериканских пеликозавров и южноафриканских звероящеров терапсид. Интересно, что он некоторое время работал в Австралии, где смог исследовать сумчатых и однопроходных млекопитающих — самых древних из ныне живущих млекопитающих. Это позже помогло ему в изучении терапсид. Он всю жизнь искал кости прямых предков млекопитающих, но их обнаружили в триасовых отложениях Карру уже после его смерти. Однако больше всего он прославился изучением древних предков человека — австралопитеков, которых обнаружили в Карру в 1920-х годах.

Другим знаменитым южноафриканским палеонтологом был Лева Дирк Бунстра: он прославился работами по среднепермским диноцефалам и парейазаврам. Под его руководством в музее Кейптауна создали диорамы, в которых показаны статуи многих из пермских звероящеров Карру — диорамы можно видеть и сейчас. По тогдашней традиции, Бунстра представлял звероящеров как чешуйчатых рептильных созданий, поэтому диорамы немного устарели, но очень живо смотрятся.

Работа палеонтологов невозможна без полевых сборов, и в Южной Африке прославились полевые исследователи-собиратели — Сидней Генри Рубидж (в его честь назвали несколько видов звероящеров, в том числе горгонопса рубиджею) и Джон Генри Вайтс (он собирал преимущественно остатки тероцефалов, тероцефалы вайтсии названы в его честь).

Сейчас один из самых известных южноафриканских палеонтологов — профессор Брюс Рубидж, родственник Сиднея Рубиджа.

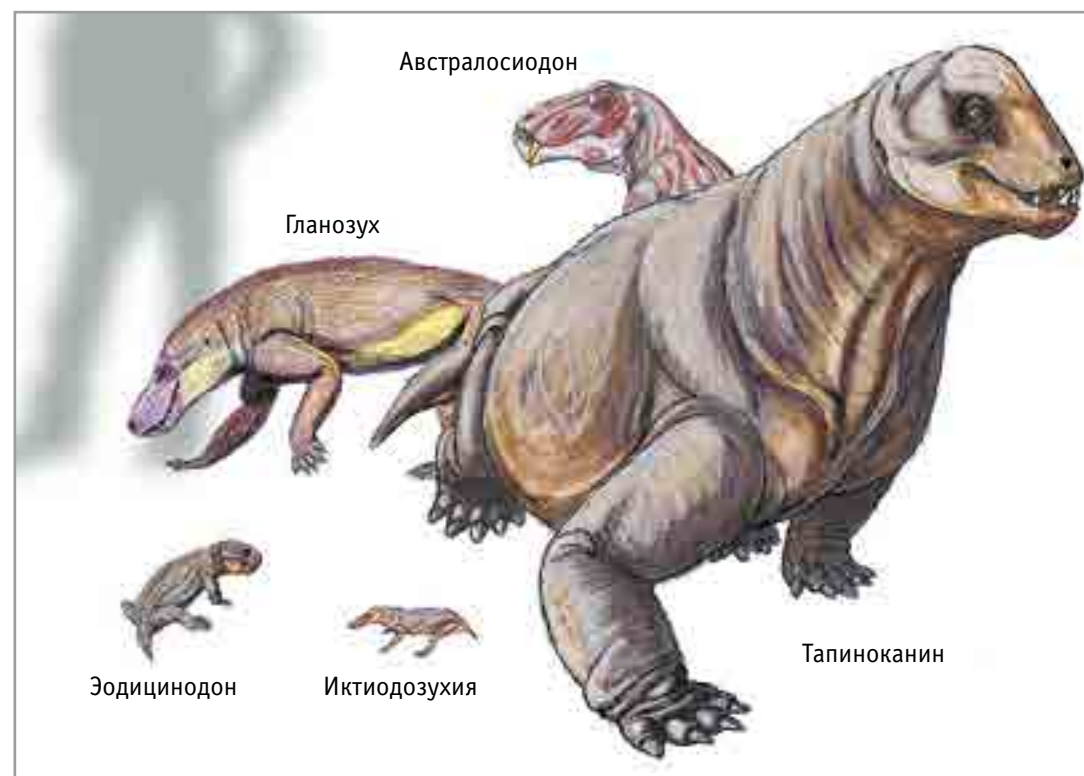
В Южной Африке в течение пермского периода жили разные звероящеры. В каждый отрезок времени в Карру обитали какие-то особые ящеры и звероящеры, не такие, как до и после этого времени. Каждую такую страницу каменной книги называли по имени того животного, которое было в то время самым важным или самым заметным.

В ранней перми в Южной Африке было мелкое холодное море-озеро Иррати, в котором жили мезозавры. Их остатки нашли в Намибии. Других четвероногих в то время в Южной Африке не было. Мезозавры, похоже, питались ракообразными. Рыба в том море не жила.

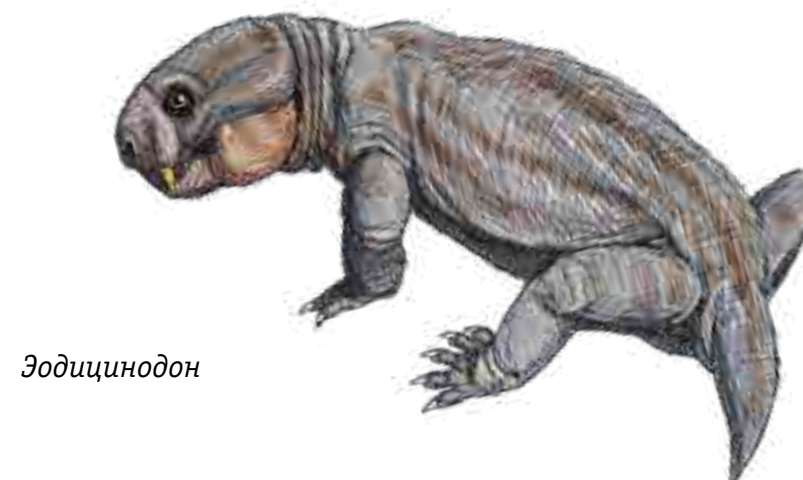
Чуть позже, к началу средней перми, примерно 268 миллионов лет назад, море почти высохло и в долинах откладывался каменный уголь. И позвоночных отсюда мы не знаем. Если они тут жили, то в болотах кости могли не сохраняться (кислоты, которые образовывались при гниении растений, растворяли кости).

Примерно 267 миллионов лет назад в Карру появились первые звероящеры. Откуда они взялись — непонятно, в это время в России и Китае, похоже, звероящеры уже обитали. Но могли они жить и в Африке, где-то за пределами Карру. Пришли звероящеры на южный берег внутреннего моря, жили среди зарослей хвощей и глоссоптерисов вдоль рек. Больше всего в то время было мелких примитивных дицинодонтов — **эодицинодонов**. В их честь эту эпоху так и назвали — зона эодицинодона. Эодицинодоны жили в норах и питались наземной растительностью. Рядом с ними обитали примитивные тапиноцефалы — **тапиноканины**. У та-

Фауна зоны эодицинодона, 267 млн лет назад, средняя пермь (Карру, Южная Африка)



Австралосиодон



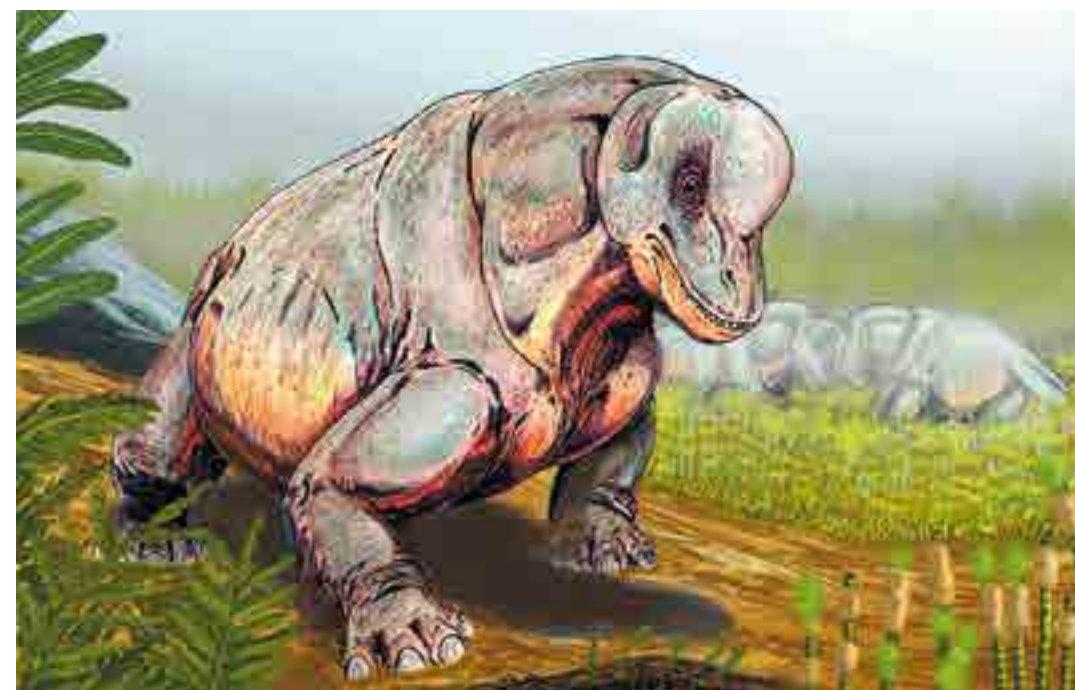
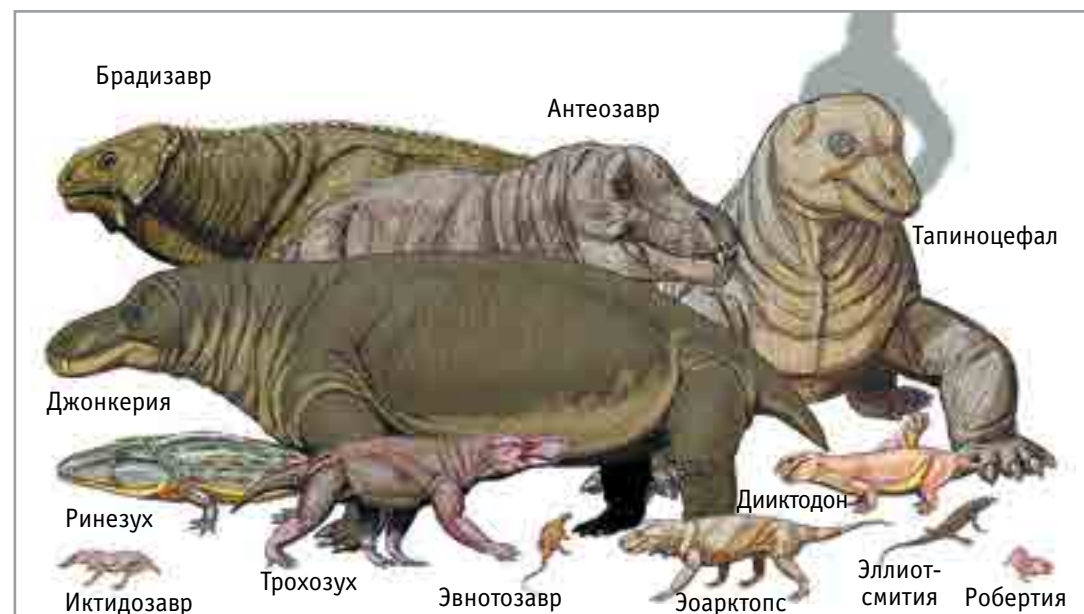
Эодицинодон



пиноканина сохранялись крупные клыки, он похож на нашего дейтерозавра. Такие крупные, с быка размером, звероящеры могли есть всё, что нашли — и растения, и падаль. Хищный диноцефал в то время известен только один — **австралосиодон**. Сиодоны, скорее всего, ловили рыбу в мелких водоёмах. Настоящим наземным хищником мог быть первый тероцефал — гланозук размером с волка. Как была устроена эта фауна, пока непонятно, мы знаем не всех, кто жил в то время. Например, неясно, были ли уже тогда парейзавры или нет.

В середине перми, 265 миллионов лет назад, реки нарастили сушу вдоль южного и западного берегов внутреннего моря, речные наносы, прорезанные сильно извитыми потоками, простирались почти на 2000 километров. Реки разливались зимой и высыхали летом. Тогда существовала фауна, в которой главными были растительноядные диноцефалы **тапиноцефалы**. Жили они по берегам водоёмов, поедали гниющую растительность. Здесь же обитали огромные хищные диноцефалы **антеозавры**. У молодых антеозавров морды длинные и низкие, они могли ловить рыбу. Взрослые антеозавры скорее всего охотились на молодых тапиноцефалов и поедали падаль. Где-то здесь жили и длинно-

Фауна зоны тапиноцефала, 265 млн лет назад, средняя пермь Гондваны (Карру, Южная Африка)



Тапиноцефалы

Антеозавр следит за тапиноцефалами кератоцефалами

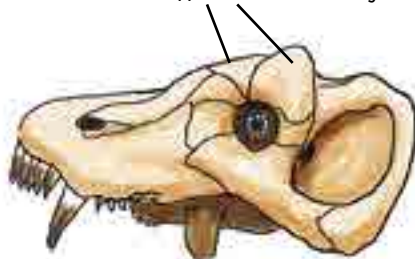




Молодой, череп длиной 28 см



Шишки над глазами и на лбу



Взрослый, череп длиной 80 см

*Череп молодого и  
взрослого антеозавров*

*Титанозух*



мордые **титанозухи** — хищные и всеядные. Титанозух **джонкерия** похож на бегемота, а по образу жизни — на свинью или медведя, такой же всеядный. Вся эта живность была привязана к воде, к цепочке питания, которая начиналась от водных и околоводных растений — к беспозвоночным и рыбе, к водным амфибиям **ринезухиям**. Растительноядные использовали водную растительность, хищники ловили рыбу, амфибий и молодь растительноядных.

Вдали от воды росли леса глоссоптерисов с подлеском из папоротников и мелких хвощей. Здесь главными растительноядными были парейзавры **брадизавры**. Они не могли жевать и, похоже, просто обдирали листья, проглатывали их и потом долго переваривали. Мелкие растительноядные — это **дици-**



*Ринезух в озере среди опавшей листвы глоссоптерисов*

**нодонты**, например **робертии** и **дииктодоны**. Размером с сурка, они и жили в норах, как сурки. Норы можно рыть только в плотной земле, а не в полужидкой грязи речных равнин. Дицинодонты могли перетирать растения своим роговым клювом. От воды они мало зависели, поскольку могли есть жёсткие растения и прятаться в норе, достигающей до водоносных слоёв. Особая группа дицинодонтов — **эндотиодоны** — сохранили множество мелких зубов позади клюва. Они питались мягкой растительностью и кормились вблизи водоёмов. Вдали от воды обитали дальние предки дицинодонтов — **галеопиды** и **аномоцефалы**. Галеопиды жили в подлеске и могли питаться насекомыми, а крупные аномоцефалы, похоже, были растительноядными.

Насекомыми и мелкими позвоночными (например, молодью дицинодонтов) могли питаться и последние пеликозавры — **эллиотсмитии**. Они тоже жили в норах. В норах обитал и возможный родич черепов — странный **эвнотозавр**.

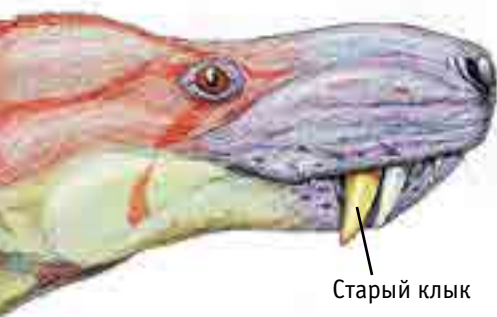




Аномоцефал

Поскольку дицинодонтов тогда было немного, то и охотников за ними — горгонопсов — мы знаем только один род. Это **эврифистома**, или **зоарктопс** ростом с собаку. Крупные горгонопсы появились позже. Поэтому, когда изображают, как горгонопсы атакуют мосхопса — то это фантазия.

На суше основными хищниками были **тероцефалы** типа гланозуха. Например, у **трохозавра** и **ликозуха** с волка размером было по две пары верхних клыков. Впрочем, «рабочей» была только одна пара, вторая — запасная. Мелкие тероцефалы размером с крысу питались насекомыми. Одного мелкого длинномордого тероцефала так и называли — **блаттойдеалест** («тараканоед»). У всех тероцефалов короткие хвосты и длинные лапы, как у млекопитающих. Может быть, их тела покрывала шерсть, но они оставались холоднокровными и прятались в норах в жару или в холод.

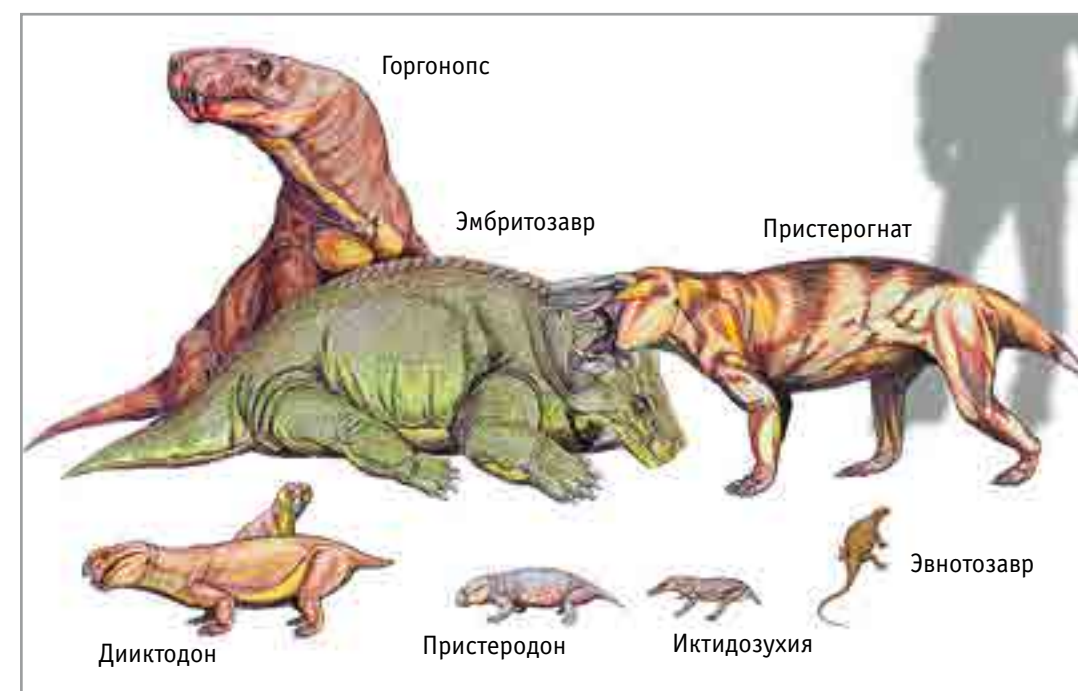


Ликозух — тероцефал с двумя парами клыков

Примерно 261 миллион лет назад климат стал более жарким и сухим. Реки, которые раньше извивались по равнинам и создавали обширные заросшие растительностью низкие поймы, стали течь более прямо среди песчаных дюн. Море превратилось в огромное озеро. Выросли вулканы, изредка засыпавшие долины пеплом. Гниющих стволов каламитов стало мало. Диноцефалы вымерли. А вот мелкие растения не пострадали, и мелкие растительноядные животные процветали.

Наступила новая эпоха — теперь главными растительноядными стали дицинодонты и примитивные парейазавры. Стало много разных дицинодонтов — размножились хищные тероцефалы. Чаще всего в это время встречался крупный тероцефал **пристерогнат**. По его имени эту эпоху и назвали. В воде основными хищниками так и оставались темноспондилы ринезухи, которые поедали рыбу. Из звероящеров рыбой могли питаться некоторые тероцефалы и длинномордые горгонопсы. Брадизавры почти вымерли, а вот их потомков — настоящих парейазавров — ещё не было. Может быть, они пришли с севера чуть позже.

*Фауна зоны пристерогната, 261 млн лет назад, юг Гондваны (Южно-Африканская Республика, Карру)*

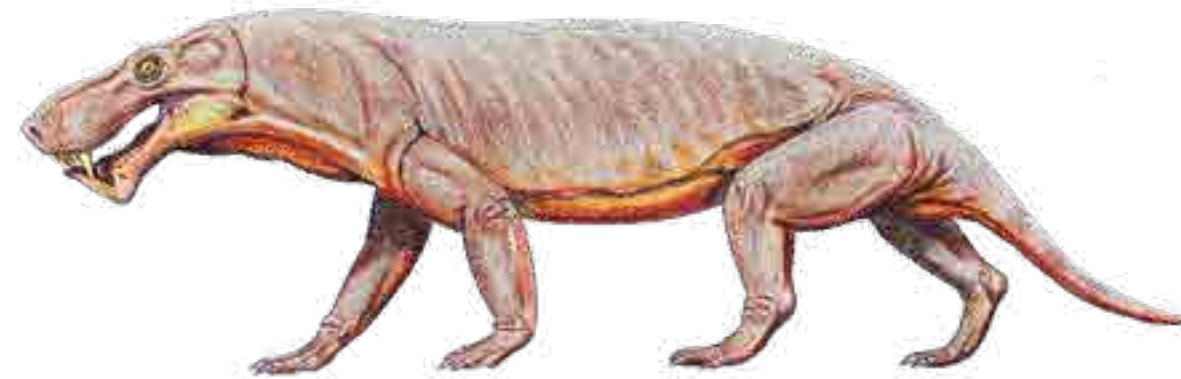


*Пристерогнаты*

В лесах и на сухих равнинах обитали самые разные дицинодонты — в основном все мелкие, с кошку размером, например **эмидопсы** и знаменитые **дииктодоны**. Дииктодонов было много до самого конца перми. Дииктодон жил в норах. У самцов дииктодона есть два верхних клыка, а у самки — нет. Возможно, самцы дрались друг с другом, для того и нужны были клыки. Дицинодонты поедали мелкие растения, даже жёсткие — они могли перетирать их клювом. Появился и первый крупный **горгонопс**, пока только один.

Эпоха пристерогната была очень короткая, это смена действующих лиц после вымирания.

Наконец, около 260 миллионов лет назад обстановка в Карру стала более стабильной. Долина шириной 500 километров была ровной, как стол, за исключением гряд низких холмов. Вдоль холмов текли крупные реки. Раз в несколько десятков тысяч лет реки меняли русла, старые русла превращались в цепи прудов. Животный мир восстановился. В водоёмах,

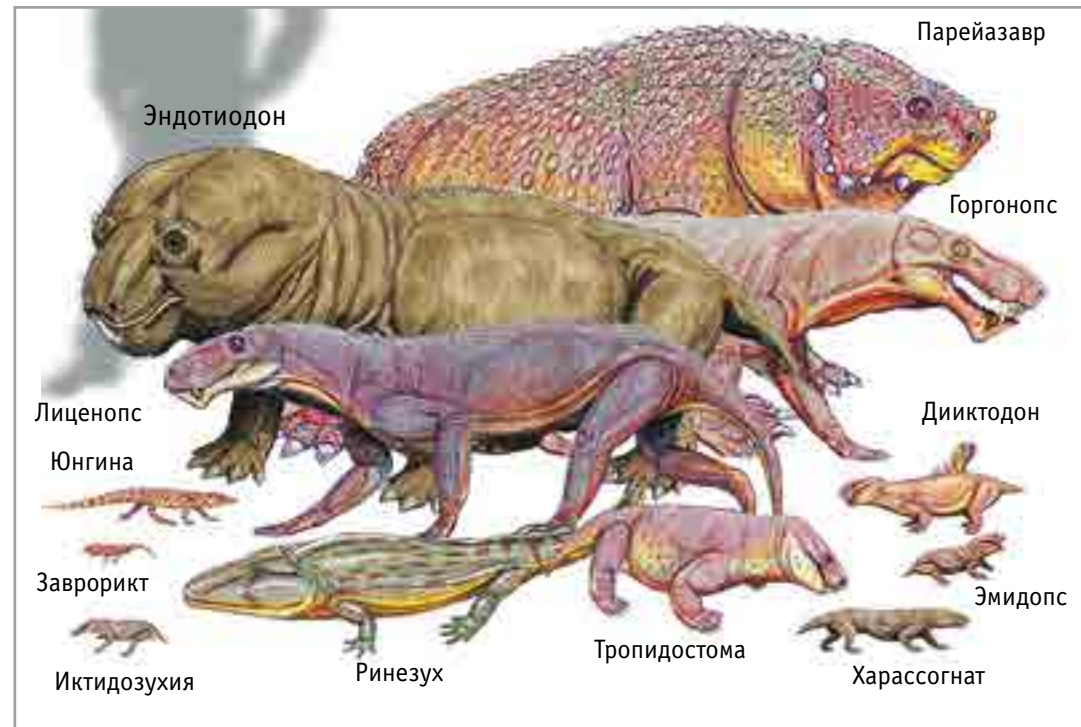
*Горгонопс*

кстати, ничего не изменилось — за многочисленными рыбами палеонисками охотились ринезухии. Но в это время у водоёмов поселились первые настоящие **парейазавры**. Наверное, там разрослись какие-то мягкие водоросли, которые парейазавры могли обрывать своими слабыми зубами. На парейазавров могли охотиться длинномордые **горгонопсы** с крупного волка размером. Горгонопсы могли не только нападать на молодёжь парейазавров, но и ловить рыбу в воде.

В это время главными растительноядными животными стали крупные зубастые дицинодонты — **эндотиодоны**. У эндотиодона длинные узкие челюсти, клыков обычно нет, но есть много мелких зубов. Рот у него маленький. Эндотиодон мог поедать мягкие растения, но вряд ли умел грызть гниющие стволы. Размером крупные эндотиодоны были с корову. Жили они тоже у воды. На равнинах поселилось множество некрупных (размером со свинью) дицинодонтов **тропидостом**. Поэтому эту эпоху называли эпохой тропидостомы. У тропидостомы очень большая голова, маленькие клыки, остались небольшие зубы на нёбе. У нас в это же время жил родич тропидостомы —

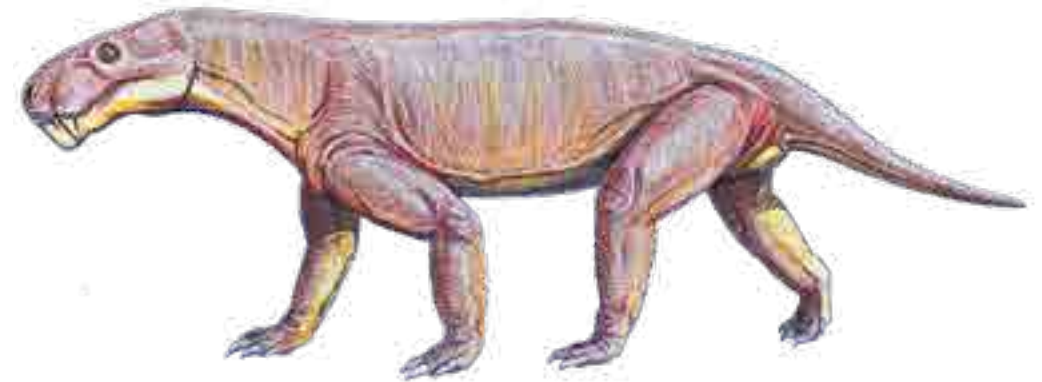
*Эндотиодон*





Фауна зоны тропидостомы, 260 млн лет назад, юг Гондваны (Южно-Африканская Республика, Карру)

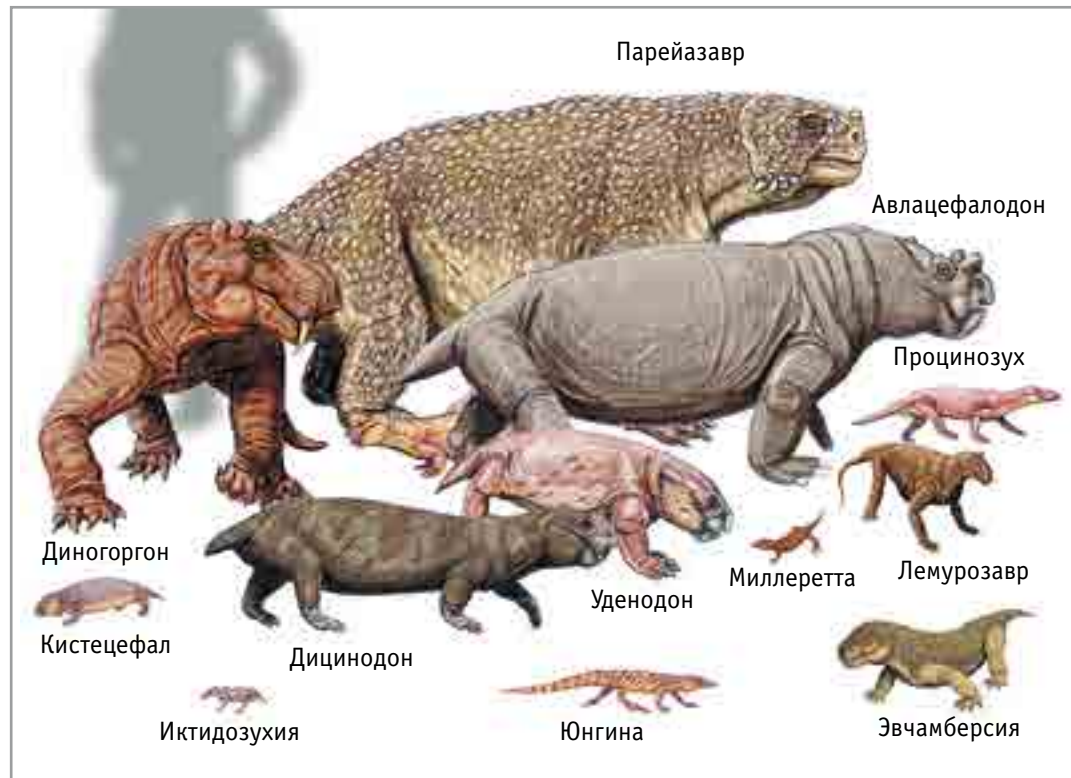
дицинодонт **австралобарбар**. То есть по времени эпоха тропидостомы совпадает с нашей фауной Котельнича. Тропидостомы могли питаться тоже только мягкими растениями. Наверное, они жили на заливаемых водой равнинах, поросших мелкими хвощами. Множество мелких дицинодонтов жили в норах, на них охотились разные небольшие тероцефалы. Были и всеядные тероцефалы, которые выкапывали клыками корни растений. Длинноногий горгонопс **лиценопс** с волка ростом охотился на тропидостом и эндотиодонов. Всеядные «рогатые» горгонопсы бурнетии могли есть и падаль, и всякие растения. Здесь же обитал первый южно-африканский цинодонт — маленький **харассогнат**. У нас цинодонты появились раньше, может быть, они пришли в Карру с севера. Первые цинодонты могли питаться насекомыми и прочей мелкой живностью. Они конкурировали с диапсидами **юнгиниями** и мелкими тероцефалами. Здесь же жил последний из мелких капторинид — **заврорикт**, который тоже питался насекомыми.



Африканский завроктон

В это время примерно такие же звероящеры (тропидостомы, эндотиодоны, лиценопсы), обитали на севере от Карру — на территории Танзании. В Танзании же найден удивительный панцирный темноспондил — **пельтобатрах**. Небольшой горгонопс **завроктон** («убийца ящериц») охотился в Танзании за мелкой добычей, в брюхе у него нашли челюсть мелкого дицинодонта. В это же самое время завроктоны жили и у нас, это эпоха нашей ильинской фауны.

Следующую эпоху, которая началась примерно 257 миллионов лет назад, называют эпохой кистецефала. Кистецефал — мелкий длиннотелый и коротконогий беззубый дицинодонт. Глаза у него очень маленькие. Похоже, кистецефалы всю жизнь проводили под землёй, в норах. Питались они червями, насекомыми и корнями растений. Жили кистецефалы на сухих равнинах. В это время вместо нескольких крупных рек по равнине текло множество мелких быстрых потоков — наверное, сама равнина стала выше, и вода с гор текла быстрее. Другие мелкие дицинодонты оставались примерно такими же, как и раньше, например дииктодоны, но их стало меньше. А вот крупные дицинодонты стали ещё крупнее и размножились в больших количествах — вероятно, для них появилось много пищи в виде жёстких растений. Например, **авлацефалодоны** и **рахиоцефалы** были больше коровы. У них на морде появились толстые шишки, как рога. Наверное, самцы толкали друг друга мордами, когда боролись за самку. Они выкапывали корни растений и пережёвывали их перетирающими движениями «клюва», морды у них широкие. На огромных дицинодонтах охотились короткомордые горгонопсы — например, **элуругнаты** («кошкочелюстные») и **смилезавры** («ножеящеры»), **ру-**



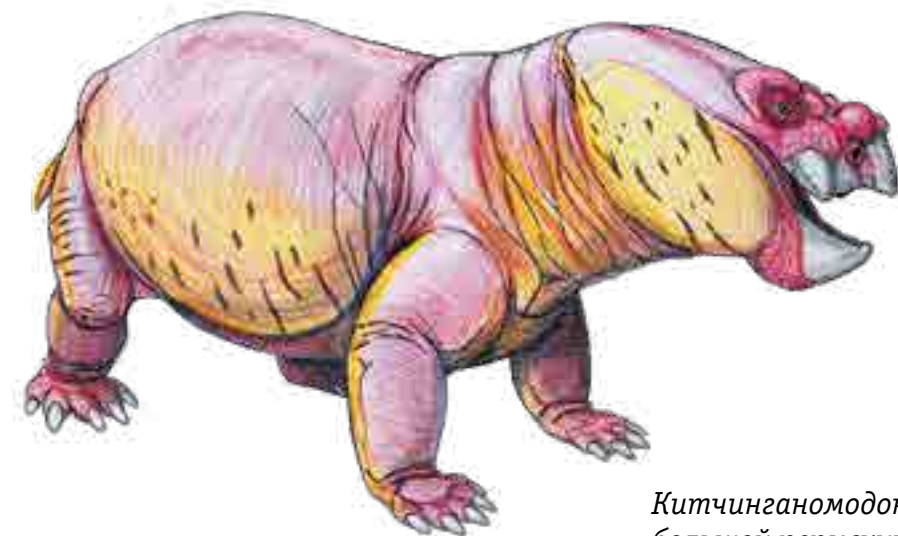
Фауна зоны кистецефала, 257 млн лет назад, юг Гондваны (Южно-Африканская Республика, Карру)

**биджей**, похожие на саблезубых тигров. Тeroцефалы оставались некрупными, появились первые **вайтсииды** — длиннотелые и коротконогие обитатели нор, которые могли в норах ловить мелких дицинодонтов. Как раз в это время здесь жил ядовитый тeroцефал **эвчамберсия**. Здесь же жили разные **миллеретиды**, они тоже питались насекомыми. Появились первые проколофоны — **оуэнетты**, похожие по образу жизни на современных ящериц. Настоящие диапсиды — **юнгинии** — напоминали маленьких крокодилчиков, но жили на суше. Мелкие панцирные парейазавры **антодоны** обитали на равнинах, вдали от водоёмов.

У воды и в водоёмах, как бегемоты, стадами жили **парейазавры**. На них охотились всё те же длинномордые **горгонопсы**. Парейазавры Карру стали крупными, с корову ростом. В воде жили крупные **ринезухи**, охотники за рыбой.



Крупный дицинодонт одонтоциклопс (со свинью ростом) в грязевой луже



Китчинганомодон — самый большой пермский дицинодонт с черепом до 80 см длиной





*Рубиджеиды обычно охотились на дицинодонтов в сумерках  
Клеландина охотилась днём*

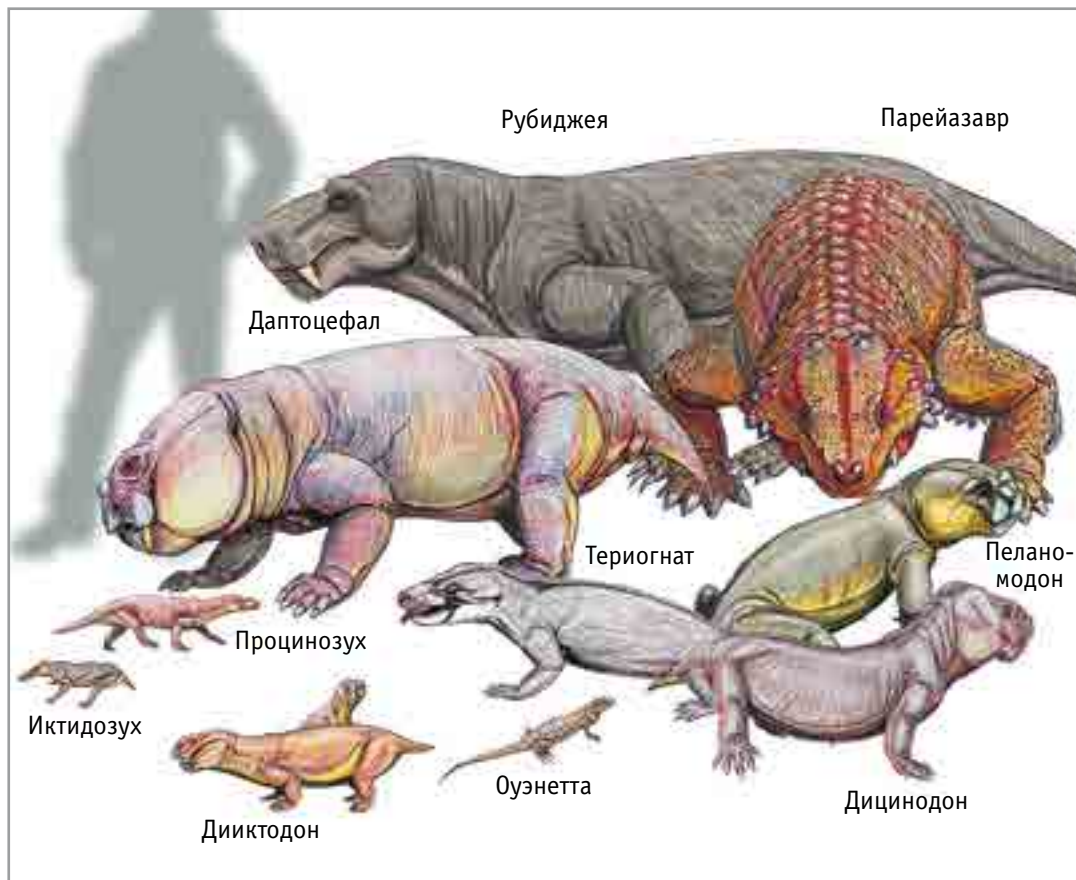


*Гигантский представитель рубиджеид диногоргон*

*Оуэнетта*



*Смилезавр из всех горгонопсов больше всего похож на саблезубого тигра*



Фауна зоны даптоцефала 255 млн лет назад, юг Гондваны  
(Карру, Южно-Африканская Республика)

255 миллионов лет назад речные равнины заняли все берега внутреннего моря-озера. К нему текли немногочисленные крупные реки. Иногда они разливались и губили животных, обитавших на их берегах. Климат становился всё жарче и суше. Стали высыхать леса глоссоптерисов, погибала низкая сплошная растительность. Мелкие растительноядные животные не перенесли этого и стали вымирать. Самыми главными растительноядными стали огромные дицинодонты. У **даптоцефала** череп был длиной полметра, у **динаномодона** — 60 см! Сам **дицинодон**, описанный ещё Оуэном, был помельче. У этих дицинодонтов морды узкие, клыки длинные. Такими клювами удобно выбирать самые вкусные листья или плоды или выкапывать корешки. Около 253 миллионов лет назад по-

Рубиджея



Динаномодон

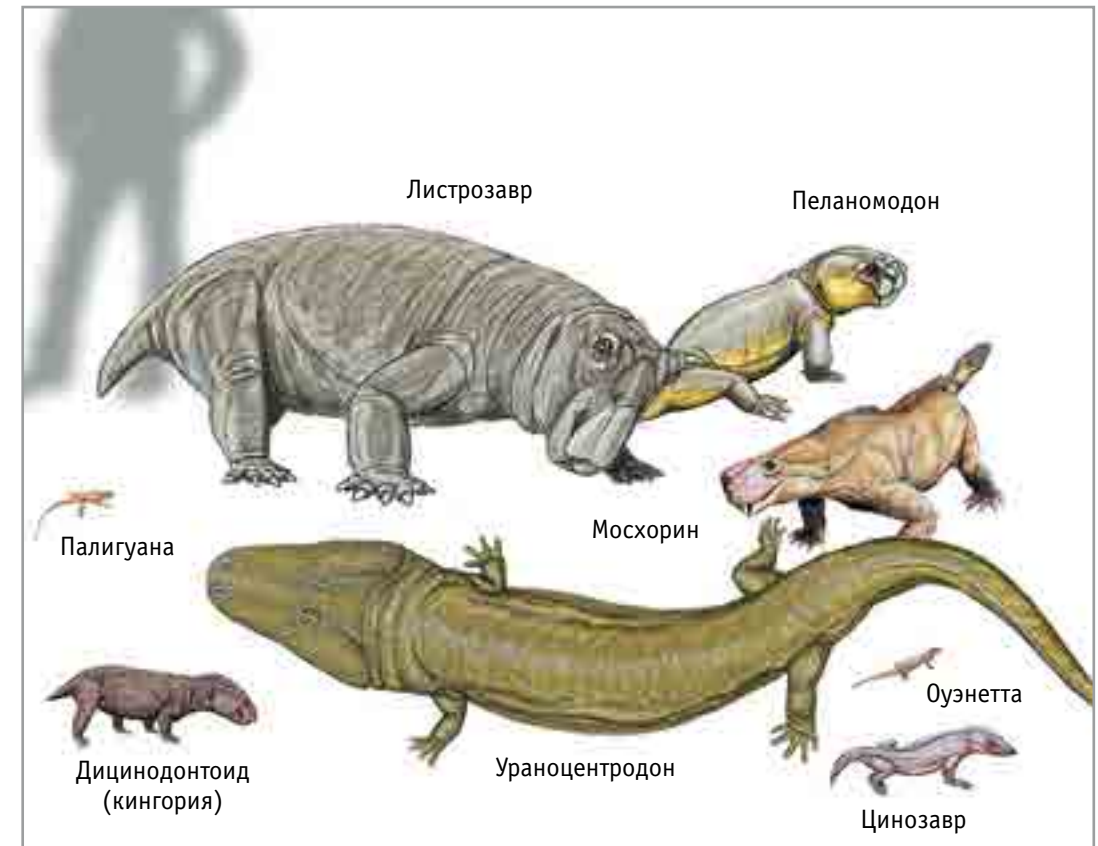
явился дицинодонт **листрозавр**. У первых листрозавров морды широкие, резко загнутые от глаз вниз. Размером они были почти с телёнка. В триасе листрозавр остался одним из немногих дицинодонтов. На дицинодонтов и парейазавров охотились гигантские горгонопсы **рубиджеи** и **диногоргоны**. С ними соревновались крупные короткомордые тероцефалы **мосхорины**. **Вайтсииды** охотились в норах на последних **дииктодонов**, **эмидопсов** и **пристеродонов**. Из цинодонтов появился **процинозух** — некрупный полуводный хищник. Скорее всего он питался рыбой. У воды жили последние **парейазавры**. Ринезухии и не думали вымирать. Они всё так же ловили рыбу. У нас примерно в это время жила фауна Сокольников с иностранцевиями и скутозаврами.





В Танзании в это же время также рубиджеи охотились на гигантских дицинодонтов рахиоцефалов

Похожий на иностранцевию (ещё не описанный) африканский горгонопс следит за листрозавром

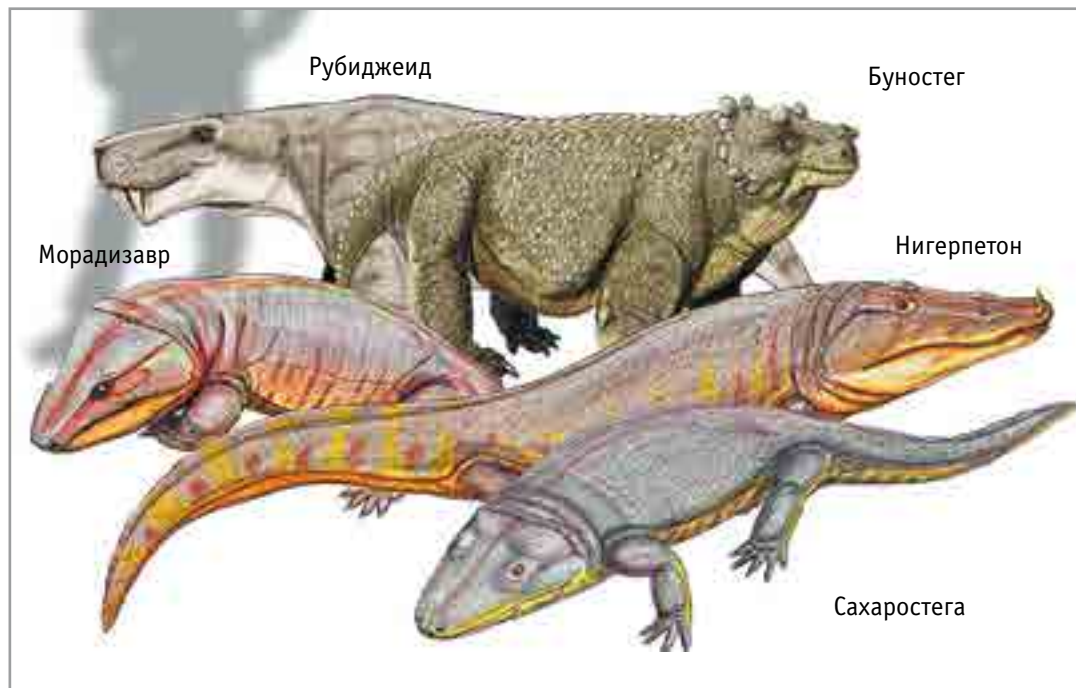


Фауна самого конца перми в Южной Африке, 253 млн лет назад, юг Гондваны (Карру, Южно-Африканская Республика)

Примерно 253 миллиона лет назад вымерли парейзавры, горгонопсы, мелкие тероцефалы. Тогда же исчезли многие дицинодонты. Вообще разнообразие животных сильно снизилось. В России в это время тоже полностью исчезли горгонопсы и парейзавры. Это фауна Вязников.

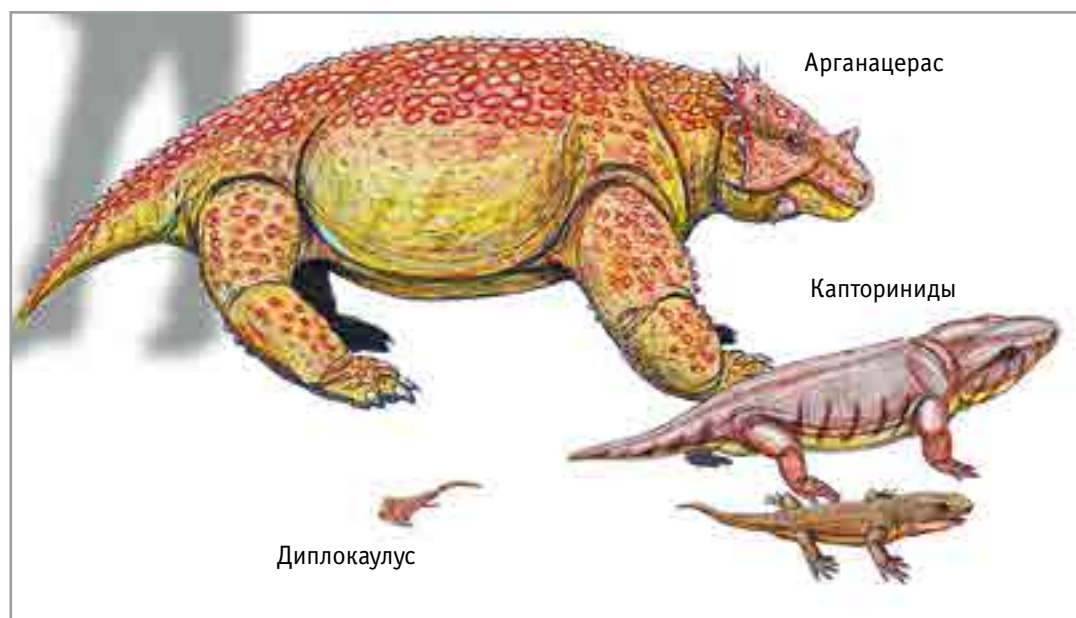
Среди дицинодонтов стали преобладать листрозавры. На них охотились мосхорины. В озёрах жили гигантские ринезухии — **ураноцентродоны**. Уцелели некоторые мелкие цинодонты, но процинозухи вымерли. Но это был ещё не конец эпохи. Это было только начало вымирания, которое завершилось 251 миллион лет назад.

В других областях Африки, кроме Карру и Танзании, долгое время не находили никаких пермских четвероногих. Но это скорее всего потому, что в тех диких местах вообще бывало мало европейцев. Ведь окамене-



Фауна Моради, 257 млн лет назад (долина Моради, Нигер)

Фауна Арганы, 260,5–255 млн лет назад, север Гондваны (Аргана, Марокко)



лости находят геологи, раскопки чаще организуют только там, куда можно добраться с техникой (хотя бы доехать на машине). В конце 1960-х годов французские геологи и палеонтологи начали исследования в Нигере, в долине Моради. В пермском периоде здесь была пустыня, где зимой выпадали сильные дожди, а летом всё высыхало. Реки и временные потоки текли с гор, которые были в ста километрах от оазиса. Сейчас примерно такой климат можно видеть в пустыне Мохава в Аризоне. В оазисах обитали крупные амфибии — **нигерпетоны** и **сахаростеги**, они населяли временные и постоянные водоёмы. Там же жили акулы и двоякодышащие рыбы. По берегам росли леса из хвойных и семенных папоротников. Растительность поедали гигантские капториниды **морадизавры**. По пустыне в поисках растительной пищи странствовали удивительные длинноногие парейзавры **буностеги**. На них охотились крупные горгонопсы **рубиджеиды**. От наземных животных нашли множество отпечатков следов. Во время дождей с холмов сходили селевые потоки и губили животных — так погибли больше 15 буностегов, захороненных все вместе. Моради находилась посередине между Гондваной и Лавразией, возле тогдашнего экватора. По времени она соответствует самому концу пермского периода — примерно эпохе кистецефала. Но в Моради выжили очень древние пермские животные (капториниды, древние земноводные), возможно, они там обитали в изоляции среди пустынь миллионы лет.

В Марокко, в Аргане, французские палеонтологи обнаружили ещё одно захоронение животных пермского периода. Там, вероятно, была такая же «влажная пустыня», как в Моради. Но здесь жили совершенно другие обитатели — мелкий **диплокаулус**, не очень крупные **капториниды** и парейзавр **арганацерас**. Арганацерас немного похож на **элгинию**, но гораздо крупнее. Элгинии появились в самом конце пермской эпохи. Диплокаулусы вымерли в конце ранней перми, но в Аргане они выжили до позднепермской эпохи. Похоже, как и в Моради, оазисы среди пустынь сохранили древнейших обитателей континента. А вот парейзавры пришли туда уже позже. Животные могли путешествовать через пустыни между Гондваной и Лавразией вдоль рек или по берегу моря.

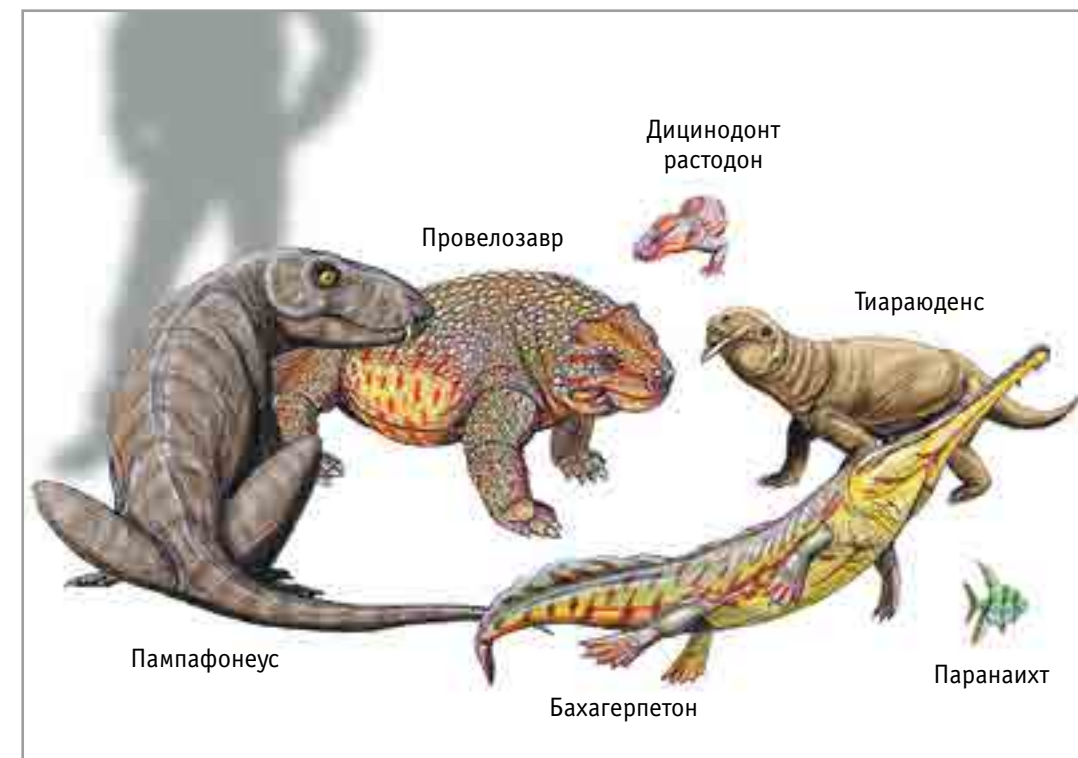


## ЮЖНАЯ АМЕРИКА

Уже давно, ещё с XX века, из ранней перми Южной Америки были известны остатки рыб и странных водных рептилий **мезозавров**. В 1920-х годах великий немецкий геолог Альфред Вегенер обратил внимание на то, что мезозавров находят и в Южной Африке, и в Южной Америке. Эти мелкие ящеры не могли переплывать океан — значит, Атлантики тогда ещё не было. Контуры Южной Америки и Африки удивительно подходят друг к другу — если их вырезать и соединить. Вегенер предположил, что континенты могут двигаться — сливаться и разделяться. И в пермском периоде Африка и Южная Америка были единым континентом. В Южной Америке раскопки пермских местонахождений проводили мало. Лишь в последние 30 лет там стали обнаруживать остатки пермских ящеров, очень похожих на тех, что жили в Карру.

В морских отложениях ранней перми в Боливии откопали зубные дуги гигантских **парагеликоприонов** и других эдестид. А ещё здесь нашли зубы огромных **петалодонтов**.

### Принозух



Фауна средней перми Бразилии, 263 млн лет назад, Рио-до-Расто, средняя пермь (штат Риу-Гранди-ду-Сул, Бразилия)

В 1947 году знаменитый американский палеонтолог Левеллин Прайс нашёл в Педро-дель-Фого, в Бразилии, куски черепа крупного длинно-мордого стегоцефала. Он назвал его **принозухом** («пилообразным крокодилом»). Первоначально найденные куски черепа принадлежали не крупным особям, но в 1970-х годах был обнаружен кусок морды принозуха длиной около 80 см, что предполагает длину черепа более 160 см. Общая длина животного могла достигать 6 м. Принозух — ближайший родич наших платиопозавров. Возраст формации Педро-дель-Фого непонятен — скорее всего, это начало средней перми, примерно 270 миллионов лет. Вместе с принозухом там нашли акул, рыб палеонисков, стволы и листья глоссоптерисов. Недавно там же выкопали остатки примитивных темноспондиллов двинозавров.

Самая известная пермская фауна Южной Америки происходит из области Рио-до-Расто в Бразилии. Здесь нашли хищного диноцефала **пам-**



Самки тиараюденса могли быть без клыков, но точно мы этого пока не знаем  
Пампафонеус очень похож на титанофонеусов и сиодонов



**пафонеуса**, похожего на наших сиодонов, странного примитивного аномодонта **тиараюденса** с длинными клыками, а также темноспондилов — платиопозавра **бахагерпетона**, мелозавра **конжуковию** и длинномордого ринезуха **австралерпетона**. Эта фауна — среднепермская, по возрасту примерно как наша фауна Очёра, 265–267 миллионов лет. Тогда вся суша была единым континентом — иначе непонятно, как наши конжуковии добрались до Южной Америки. Растительоядные диноцефалы в Бразилии тогда тоже жили, но их остатки — это обломки костей, поэтому пока им не дали названий. Другим растительоядным из средней перми Рио-до-Расто был странный мелкий и очень бронированный парейазавр — **провелозавр**. Найдены в Бразилии и кости пермских **дицинодонтов** — таких же, как и в Южной Африке. Они могли жить чуть позже, ближе к концу пермского периода.

## АВСТРАЛИЯ

В самом начале перми Австралия была почти вся покрыта льдом. К концу ранней перми климат потеплел и на участках, свободных от ледников, возникли болота, заросшие густой растительностью. Здесь отлагался каменный уголь. Растения были такие же, как в Африке и Индии — в основном глоссоптерисы. Австралийские глоссоптерисы росли на болотах, наполовину в воде. Ближе к концу перми, когда климат стал более сухим, леса глоссоптерисов сменились хвойными.

Мелкие моря несколько раз затапливали части материка (например, остров Тасмания и тогда мог побывать островом). В морях жили **геликоприоны**, их спирали нашли в пермских отложениях на западе континента.

В болотах обитали темноспондилы типа наших двинозавров, акулы ксенаканты, разные костные рыбы. Нашли следы плавников рыб на дне древних озёр. Из Австралии известны местонахождения ископаемых пермских насекомых, например Белмонт в Новом Южном Уэльсе. Здесь болота засыпало вулканическим пеплом, и погибшие насекомые очень хорошо сохранились. Недавно оттуда описали мелкого жука, который выглядит совсем как современные златки. А вот ящеров не нашли, хотя их окаменевшие следы и обнаружены в поздней перми Коалклиффа. Следы могли оставить дицинодонты.

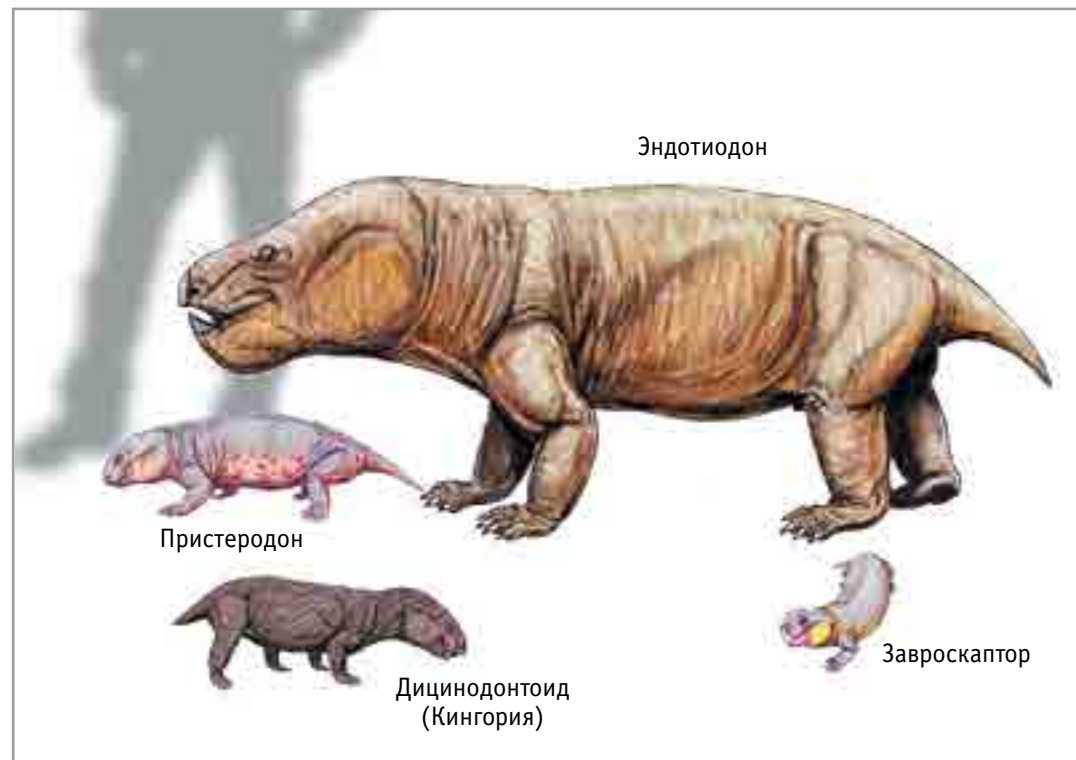


## ИНДИЯ

Сейчас Индия — часть Азии. Но в пермском периоде она прилежала к Южной Африке и Антарктиде. В начале перми там жили **темноспондилы** — такие же как в Европе. Например, в Индии нашли остатки **актинодонов** и **архегозавров**. В морях Индии плавали **геликоприоны**. Индию покрывали леса из **глоссоптерисов** — как и в Южной Африке.

В конце пермского периода в Индии обитали дицинодонты — зубатые **эндотиодоны** и настоящие мелкие роющие дицинодонты, например **завроскаптор** («ящерокрот»). Завроскаптор очень похож на южноафриканского роющего дицинодонта **кистецефала**. Ясно, что там, где есть растительноядные позвоночные, должны быть и хищники. Скорее всего, в Индии жили и горгонопсы, и тероцефалы, но их кости пока не нашли.

*Дицинодонты фауны Кундарам в Индии, 260–267 млн лет назад, поздняя пермь Гондваны, формация Кундарам (восточная часть Индии)*



## КОНЕЦ СВЕТА

В истории Земли было много вымираний. Самое знаменитое — то, когда вымерли динозавры, 65 миллионов лет назад. Но вымирания повторяются по меркам истории планеты очень часто — как предполагают, примерно раз в несколько миллионов лет, а то и чаще. Вот, например, сейчас идёт очередное вымирание — оно, похоже, связано с деятельностью человека, но не только. Причины вымираний не всегда понятны. Например, считается, что мамонты и их окружение в конце ледникового периода вымерли от того, что климат стал теплее и дождливее, а ещё и охотники их истребляли. Но это не до конца ясно — предполагают и падение астероида в Канаде, и другие причины. Вообще, объяснять великие вымирания падением астероида стало модным в последние 40 лет. Это связано с тем, что вымирание динозавров совпало с ударом огромного астероида по полуострову Юкатан в Мексике. Но на самом деле астероид просто «добил» динозавров и других ящеров мезозоя — их число и так снижалось. А настоящие причины были другие — например, эволюция цветковых растений и нарушение взаимодействий в природе из-за этого.

Самое грандиозное вымирание в истории — как раз в конце перми. На самом деле в течение пермского периода вымираний было три. Первое — это вымирание почти всех пеликозавров в конце ранней перми, второе — вымирание диноцефалов и третье — окончательное, когда 251–252 миллиона лет назад исчезли до 75–80% **всех** живых существ. Причём вымерли 80% морских животных и примерно 75% наземных. До этого такое случалось только в протерозойскую эру. Итоговое вымирание было в два этапа — сперва исчезли крупные звероящеры и парейзавры (примерно 252–253 миллиона лет назад), а 251 миллион лет назад всё рухнуло, вся природа изменилась.

В море вымерли древние кораллы (и коралловых рифов не было до середины мезозоя), древние брюхоногие и двустворчатые моллюски, многие древние головоногие, все трилобиты, почти все плеченогие, древние группы морских ежей и морских лилий, древние группы хрящевых рыб (симморииды, петалодонты и прочие родственники химер), почти все палеониски, почти все мшанки, почти все представители рако-винного планктона. Странно, но родичи геликоприона уцелели и встречались ещё в начале триаса. Вымирали в основном жители мелководий.

Морское вымирание началось ещё в середине перми и длилось почти 15 миллионов лет.

Из растений исчезли многие семенные папоротники, кордаиты, почти все древние родичи гинкго (в том числе глоссоптерисы и пурсонгии), гигантские хвощи каламиты, сфенофиллы, некоторые мелкие хвощи типа раниганий и филлотек и так далее. Зато невероятно размножились грибы — они жили на погибшей растительности и их споры переполняют слои на границе перми и триаса. Из примитивных растений неплохо пережили катастрофу гигантские плауны, родичи сигиллярий — в самом начале триаса заросли плаунов плевромей покрыли все континенты.

Из насекомых погибли почти все древние отряды — диктиоптеры, гигантские стрекозы, мисхоптеры и прочие. Вообще насекомые пострадали сильнее других животных, потому что теснее связаны с растениями.

Из четвероногих вымерли темноспондилы двинозавры, котласии, все парейзавры, включая мелких, капториниды, микрозавры, милеретты, все горгодонты (горгонопсы, бурнетии), все дицинодонты, кроме двух видов (листрозавра и миозавра), все тероцефалы, кроме мосхоринов и каких-то мелких видов скалопозавров (в триасе мелкие тероцефалы другие, чем в перми), все цинодонты, кроме какого-то мелкого вида, давшего начало триасовым цинодонтам. Выжили какие-то предки черепах, проколофоны, вся ветвь архозавров (и проторозавры, и потомки пермского архозавра — протерозухии). Как ни странно, уцелели хронизухии, в том числе и быстро-вианы. Ринезухии дали начало некоторым триасовым темноспондилам.

Причины этого обсуждают учёные-палеонтологи. В общем, они пришли к таким выводам. Воды океана стали слишком тёплыми — мелкие моря обмелели и стали больше прогреваться. Это случилось из-за того, что континенты слились в Пангею (а значит, мелких окраинных морей стало меньше), притом во многих местах стали подниматься Герцинские горы, следовательно, континент стал выше, и моря высохли. По-видимому, самым тёплым море было где-то в середине перми. Но вымирание в море шло медленно. Из-за потепления погибали микроскопические сине-зелёные водоросли, которые жили в тканях моллюсков и других беспозвоночных. Сейчас такие водоросли, например, живут в живых тканях гигантских моллюсков тридакн и в тканях кораллов. Они помогают им дышать, выделяя дополнительный кислород. Значит, пермские моллюски и кораллы стали задыхаться. А ведь уровень кислорода в воздухе и так стал снижаться к концу пермской эпохи.

А почему упал уровень кислорода? Во-первых, в Сибири, в конце пермской эпохи начались грандиозные вулканические извержения. Лава вырывалась из жерл многочисленных вулканов и заливала всю Сибирь — сейчас эти отложения простираются от Урала до Читы и Якутска, от самого берега Ледовитого океана до степей Хакасии. Лава подожгла угольные отложения, что добавило в атмосферу углекислого газа (который и так выбрасывали в воздух вулканы). Возможно, загорелись кордаитовые и хвойные леса, ещё наполняя атмосферу углекислотой. Из дымных облаков падали кислотные дожди, растворявшие раковины морских организмов. В океане из-за снижения количества кислорода размножились бактерии, сами вырабатывавшие серную кислоту. Лава сползала в окружающие моря. Сейчас на дне океанов лежат залежи так называемого гидратного метанового льда — это газ метан (тот самый газ, который горит в наших газовых плитах) в твёрдом виде. Так было всегда, так было и в перми. Моря обмелели, и метановый лёд начал таять, отравляя атмосферу. Когда лава коснулась метанового льда, он стал взрываться, выделяя всё новый и новый метан. Из-за снижения уровня кислорода размножились особые бактерии, которые могли обходиться без кислорода и при этом поедали мертвые организмы на дне океанов. Бактерии изменились и сами начали вырабатывать метан — такие бактерии, метаносарцины, живут и сейчас. Метан вызывает разогрев атмосферы, хотя вулканические выбросы затеняют солнце и могут дать похолодание.

Почему же начались эти страшные извержения? Их начало — это ещё 260 миллионов лет назад, причём не в Сибири, а в Северном Китае. А в Сибири они начались 251 миллион лет назад. Как думают учёные, из-за того что континенты собрались в один, ухудшилось отведение тепла от расплавленной мантии Земли, в мантии возник восходящий поток — плюм, который стал подниматься к поверхности. Он был огромен и нарушил магнитное поле планеты (есть данные, что магнитные полюса в то время, с середины перми, несколько раз менялись местами). От нарушений магнитного поля Земля стала уязвима для космических излучений, что тоже способствовало вымираниям. А ещё плюм разбудил вулканы, лежавшие ближе к поверхности. До поверхности он поднимался медленно, поэтому и извержения возникали неоднократно. Сейчас похожий плюм, только небольшой, есть под Йеллоустоунским супервулканом.

В итоге Пангея стала распадаться — но это случилось уже в мезозое.



Ну а как же астероиды? Куда же без них — подо льдами Антарктиды недавно нашли что-то вроде метеоритного кратера примерно 500 километров в диаметре. Некоторые учёные думают, что это след огромного астероида, который упал как раз в конце перми и спровоцировал извержения вулканов на противоположной стороне Земли. Но нет доказательств, что этот кратер (его называют кратер Земли Уилкса) по возрасту соответствует концу пермского периода. Кроме того, такой след мог оставить мантийный плюм, дошедший до поверхности.

## ЭПИЛОГ

Через тысячелетия, после того, как осели облака вулканического пепла и моря очистились от кислот, Пангею покрывали жаркие пустыни. В районе экватора жара была столь нестерпимой, что почти никто там выжить не мог. Кислорода в воздухе мало — дышать тяжело, но кое-кто в таких условиях не только выжил, но и процветал. По берегам озёр и лагун сплошной стеной на всех северных континентах встали плевромеи — плауны метра два в высоту, с метелкой мелких листьев и шишкой на вершине. На юге вместо

глоссоптерисовой тайги встали леса из семенного папоротника дикроидия. По всей Пангее бродили толстые, похожие на свиней создания с тупой мордой, одетой роговым клювом и торчащими в костных трубках глазами. Возможно, их покрывала шерсть, а жили они в норах. Копая норы, эти животные формировали ландшафт, пригодный для жизни. Это дицинодонты листрозавры. Их нашли в Южной Африке, Индии, Антарктиде, Китае, у нас в Поволжье. Листрозавр — единственное крупное растительноядное животное, пережившее катастрофу. На юге, в Гондване, выжило побольше разных животных — здесь нашли мелких цинодонтов тринаксодонов, разных амфибий, проколофонов, проторозавров и древних ящериц. На листрозавров охотился саблезубый тероцефал мосхорин. А вот на северных континентах, рядом с отравленной и сожжённой вулканами Сибирью, почти никого не было — только листрозавры, некрупные амфибии тупилякозавры с наружными жабрами (родичи двинозавра), мелкие проколофоны и протерозухиды да быстровианы.

Но жизнь берёт своё — и уже через миллион лет природа вполне восстановилась, с юга пришли новые обитатели, а кто-то наоборот проник на юг с севера — и всё пошло своим чередом.

*Мосхорин поедает некрупного листрозавра в Южной Африке в начале триаса*



## СПИСОК ОСНОВНОЙ ЛИТЕРАТУРЫ И ДРУГИХ ИСТОЧНИКОВ

Буланов В.В. Северодвинские сокровища палеонтологии. — Архангельск, 2007. — 56 с.

Голубев В.К., Горденко Н.В., Кандинов М.Н., Наугольных С.В., Новиков И.В., Павлова Л.А., Сенников А.Г., Сорока И.Л., Стародубцев И.А. Геологическая история Подмосковья в коллекциях естественнонаучных музеев Российской академии наук. — М.: Наука, 2008. — 229 с.

Еськов К.Ю. Удивительная палеонтология: история Земли и жизни на ней. — М.: ЭНАС-КНИГА, 2016. — 312 с.

Ефремов И.А. Тафономия и геологическая летопись. — М.: Изд-во АН СССР, 1950. — 177с. (Тр. Палеонтол. ин-та, Т. 24).

Ефремов И.А. Фауна наземных позвоночных в пермских медистых песчаниках Западного Приуралья. — М.: Изд-во АН СССР, 1954. — 416с. (Тр. Палеонтол. ин-та; Т. 54)

Ивахненко М.Ф. Тетраподы Восточно-Европейского плакката—позднепалеозойского территориально-природного комплекса. — Пермь, 2001. — 200 с.

Ивахненко М.Ф., Голубев В.К., Губин Ю.М., Каландадзе Н.Н., Новиков И.В., Сенников А.Г., Раутиан А.С. Пермские и триасовые тетраподы Восточной Европы. — М., ГЕОС, 1997. — 216 с. — (Тр. ПИН, Т. 268)

Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 1. — М., ГЕОС, 2008. — 348 с.

Наугольных С.В. Палеонтология. — М. АСТ, 2004. — 399 с. — (Я познаю мир)

Нелихов А.Е. Древние чудовища России. Палеонтологические истории для детей и взрослых. — М., 2017. — 144 с.

Нелихов А.Е. Ящеры Пинегги. — М., 2011. — 30 с.

Орлов Ю.А. В мире древних животных. Очерки по палеонтологии позвоночных. — М.: Наука, 1989. — 163 с.

Основы палеонтологии: справочник палеонтологов и геологов СССР (в 15 томах). — М.: Госгеолтехиздат, 1958–1964.

Сенников А.Г., Голубев В.К. Последовательность пермских фаун тетрапод Восточной Европы и пермо-триасовый экологический кризис//Палеонтологический журнал, 2017. — № 6. — С. 30–41.

Татаринов Л.П. Очерки по эволюции рептилий. — М.: ГЕОС, 2006. — 233 с. — (Тр. ПИН, Т. 290)

Татаринов Л.П. Очерки по эволюции рептилий. Архозавры и зверообразные — М., ГЕОС, 2009. — 377 с. — (Тр. ПИН, Т. 291)

Черепанов Г.О., Иванов А.О. Палеозоология позвоночных. — М.: Издательский Центр «Академия», 2007. — 352 с.

Benton Michael J. When Life Nearly Died: The Greatest Mass Extinction of All Time. — Thames & Hudson, 2015. — 336 p.

Carroll R. The Rise of Amphibians: 365 Million Years of Evolution. — Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2009. — 360 p.

Case E.C. The Permo-Carboniferous Red Beds of North America and Their Vertebrate Fauna. — Washington, D.C.: Carnegie Institution of Washington, 1915. — 176 p.

Forerunners of Mammals: Radiation. Histology // Biology. Ed. by Anusuya-Chinsamy-Turan.— Indiana University Press, 2012. — 352 pp.

Olson E.C. Late Permian Terrestrial Vertebrates, U.S.A. and U.S.S.R. // Transactions of the American Philosophical Society.— Vol. 52, No. 2. — 1962. — 1–224pp.

Romer, A.S., Price L.I. Review of the Pelycosauria / Geol. Soc. Amer. Spec. Papers 28. — 1940. — 1–538 pp.

Schoch R. Amphibian Evolution: The Life of Early Land Vertebrates. — Hoboken (New Jersey): Wiley Blackwell, 2014. — 264 pp.

The Nonmarine Permian / Bulletin 30, New Mexico Museum of Natural History & Science. Ed. By Spencer G. Lucas & Kate E. Zeigler. — Albuquerque, 2005. — 372 pp.

Сетевая библиотека «Флора и Фауна»: <http://ashipunov.info/shipunov/school/sch-ru.htm>

Интернет Архив (при поиске по ключевым словам можно найти и скачать большое количество старых книг, в том числе и по палеонтологии): <https://archive.org/>





## УКАЗАТЕЛЬ

**А**

Аверсор 74, 184  
 Авлацефалодон 126, 237, 251, 252  
 Австралерпетон 68, 69, 265  
 Австралобарбар 212, 213, 250  
 Австралосиодон 240, 241, 242  
 Адметофонеус 121, 209  
 Айболит медицинский 50, 51  
 Аистоподы 70, 175  
 Акантоды 48, 173  
 Акантостоматопс 174  
 Акролеп 45, 47, 173, 177, 82  
 Актинодон 266  
 Алегейнозавр 185  
 Алраузах 113, 190, 194, 195  
 Амблиптерина 45  
 Аммониты 36, 37  
 Анапсиды 82, 83, 84  
 Аннатерапсид 129, 138, 152, 222, 225, 232  
 Аномодонты 123  
 Аномоцефал 124, 245, 246  
 Аноплозух 195, 196  
 Антеозавр 115, 242, 244  
 Антеозавры 114, 115, 243  
 Антодон 94, 252  
 Антракозавры 55, 74, 235  
 Арганацерас 260, 261  
 Ареосцелис 98, 168  
 Ариеканерпетон 77  
 Аркотип 51, 52  
 Артроплевра 53, 180  
 Архегозавр 67, 175, 265  
 Археосиодон 113, 114, 150, 195, 197, 198  
 Архозавр 102, 135, 152, 229, 232  
 Архозавры 101, 232  
 Арчерия 74  
 Аспидозавр 61  
 Аспидопарейон 73  
 Ахелома 60, 61, 163, 166

**Б**

Барбклаборния 41, 42  
 Бармалей зубастый 51  
 Батрахозавры 77, 134

Батропетес 72, 73  
 Баурия 131  
 Бахагерпетон 69, 263, 265  
 Башкиролетер 90, 199  
 Белебей 88, 199, 235  
 Белемниты 37  
 Биармозух 112, 113, 150, 186, 191, 195, 198  
 Бисериденс 123, 234, 235  
 Блаттоидеалест 136, 246  
 Болозавры 88  
 Ботрихопсис 27  
 Брадизавр 92, 93, 242, 244  
 Бранхиозавры 62, 63, 64, 175  
 Брахидектес 73  
 Брахиоподы 37, 38  
 Буностег 93, 260, 261  
 Бурнетиаморфы 120  
 Быстровиана 76, 152, 229, 230, 235  
 Быстровианы 232

**В**

Вайтсииды 130, 252, 256  
 Вальхия 32  
 Варанодон 168  
 Варанопс 104, 158, 168  
 Варанопсеиды 104  
 Варанопсиды 175  
 Ватонгия 168, 169  
 Вейгельтизавр 98, 99, 178  
 Венюковия 123, 155  
 Виваксозавр 229  
 Виваксозавр Траутшольда 222, 225  
 Водника 40, 41, 177  
 Войновская 30, 32  
 Вяткогорн 136, 154, 212, 214, 215, 217  
 Вяткозух 127, 128, 152, 212, 216  
 Вячеславия воркутская 26

**Г**

Галеопиды 124, 245  
 Гейкия 178, 179  
 Гекатогомфий 85, 185, 189  
 Геликоприон 43, 182, 232, 265  
 Геробатрах 63, 65  
 Гиббертоптерус 38, 39

Гибодонты 41, 181, 182  
 Гигантоптерис 28, 29, 233  
 Гилоном 84  
 Гинго 28, 29  
 Гиперморфокринус 38, 39  
 Гланозух 128, 240  
 Глоссоптерис 29, 30, 244, 266  
 Гнаторизы 49  
 Гнетум 28, 29  
 Гониатит 36, 37  
 Горгодонты 112, 119  
 Горгонопс 247, 248, 249, 250  
 Горгонопсы 137, 120, 135, 229, 235, 249, 252  
 Гордония 178, 179

**Д**

Давлеткулия 89, 200  
 Дазилептис 50  
 Дазицепис 60  
 Даптоцефал 256  
 Двиния 131, 148, 155, 222, 227  
 Двинозавр 57, 151, 210, 211, 217, 222, 224, 229, 231, 233, 264, 265, 267, 270

Дейноцефалы см. Диноцефалы  
 Дейтерозавр 118, 202, 205, 206  
 Делектозавр 229  
 Дельтаватия 92, 212, 213, 214  
 Джонкерия 114, 242, 244  
 Джордженталия 62, 63, 176  
 Диадект 81, 137, 166, 176  
 Диадекты 80, 134, 175, 235  
 Диапсиды 83

Диафаноптеры 51  
 Диссорофиды 175  
 Дииктодон 242, 247, 248, 250, 252, 256  
 Диметродон 106, 107, 137, 141, 157, 159, 163, 164, 165, 166, 167, 168, 175, 176, 179

Динаномодон 256  
 Диногоргон 252, 255, 256  
 Динозавр Мурчисона 121, 199, 200, 205

Динозавры 101  
 Диноморфы 112  
 Диноцефалы 112, 134

Диплокаулус 71, 164, 168, 260, 261  
 Дискозавриск 151, 199  
 Дискозавриски 77, 78, 175, 182, 232  
 Дискордихты 45, 47  
 Диссорофа 61, 157  
 Диссорофиды 60, 61, 166, 188, 199, 235  
 Диссорофы 134  
 Дицинодон 155, 252, 256  
 Дицинодонт 137  
 Дицинодонт Амалицкого 222, 227  
 Дицинодонтоид 259  
 Дицинодонты 124, 125, 135, 178, 211, 227, 229, 244–245, 265  
 Долезерпетон 62, 63  
 Долиоизавр 116  
 Долиоизавриск 116  
 Доллоптер 177  
 Дориптер 47

**Е, З**

Евгениодонты 43  
 Заврихт 47, 230  
 Завроктон 154, 216, 219, 217, 251  
 Заврорикт 250  
 Завроскаптор 266  
 Затрахиды 59, 166  
 Затрахис 60  
 Зверозубые 127  
 Зигозавр 62, 199, 200  
 Зоферозух 196

**И**

Ивантозавр 113, 195  
 Иделезавр 217, 220  
 Иктидозавры 128  
 Иктидозухии 128, 256  
 Иктидозухия 247, 250, 252  
 Иктидозухоид 127  
 Иктидориниды 211  
 Иктиодозавр 242  
 Иктиодозухия 240  
 Иностранцевия 122, 123, 220, 222, 224, 225, 257  
 Интазух 65, 182, 184  
 Интерпрессозавр 229  
 Иратузавр 153, 199

**К**

Казеиды 105, 134, 153, 168, 176  
 Казея 105, 137, 158  
 Какопс 61, 158, 166, 167  
 Каламиты 24, 25  
 Каллиптерис 27  
 Камагоргон 121, 185, 187, 189  
 Камакопс 62, 150, 195, 198  
 Каннемейриды 126  
 Капторин 84, 166  
 Капториниды 84, 166, 180, 235, 260, 261  
 Каренит 155, 212, 216, 217  
 Карпинскиозавр 78, 217, 218, 222, 225, 229, 232  
 Катлерия 108, 160, 162  
 Кератоцефалы 243  
 Керпия 28, 29  
 Кингория 126, 266  
 Кистецефал 237, 252, 266  
 Кистецефалы 124  
 Китчинганомодон 253  
 Клавдиозавр 100  
 Кламорозавр 59, 182, 184  
 Клеландина 254  
 Коллидозух 68, 195, 198  
 Конжуковия 66, 195, 196, 198, 201, 203, 265  
 Конодонты 39  
 Кордаиты 30, 31  
 Котельцефалон 212, 216  
 Котилозавры 84  
 Котилоринхи 105, 168, 176  
 Котлассия 80, 151, 222, 225  
 Кохлеозавр 56, 171  
 Крокодилы 101  
 Ксенаканты 41, 171, 173  
 Ксеносинеход 40, 203, 230  
 Ктенаканты 39, 40, 41, 68, 182  
 Ктеноды 49  
 Ктеноспондил 106, 107  
 Кумпания 235  
 Купероцерас 37

**Л**

Лабидозавр 84, 167  
 Лабиринтодонты 55  
 Лантаниск 96, 190, 194

Лантанозух 95, 151, 201, 203, 204  
 Лантанолания 190, 194  
 Лантанолания 99  
 Латимерия 48  
 Лебакахант 172  
 Лемурозавр 135, 252  
 Лепидодендрон 26  
 Лепоспондилы 70  
 Лепторофа 185, 188, 218  
 Лизороф 73  
 Ликозух 246  
 Лимносцелис 81, 82, 158, 162  
 Листрозавр 126, 157, 256, 259, 269, 270  
 Лиценопс 250

**М**

Макролетер 90, 91, 152, 168, 169, 190, 194, 200  
 Малазавр 229, 232  
 Мегавайтсия 130, 131, 156, 229, 232  
 Мегактенопетал 44, 51  
 Мегасекоптеры 51  
 Мезенозавр 105, 190, 192, 194  
 Мезозавры 87, 88,  
 Мелозавр 66, 67, 185, 186  
 Менасп 44  
 Микрозавр 176, 229, 231  
 Микрозавры 72, 166, 169, 175  
 Микросиодон 185, 186  
 Микроуралия 118, 202, 208, 209  
 Микрофон 210, 211, 217, 218  
 Миллерета 85, 86, 252  
 Миллеретиды 86, 252  
 Миллерозавр 85, 86  
 Миноги 39  
 Мисхоптеры 51  
 Многоножки 53  
 Морадизавр 85, 86, 260, 261  
 Морганукодон 148  
 Мормозавр 117  
 Морские лилии 181  
 Мосховайтсия 154, 229, 231, 232  
 Мосхопс 116, 117  
 Мосхорин 130, 131, 256, 259

**Н**

Наниктидопиды 128  
 Наноцинодон 148, 227

Наутилусы 36  
 Нектридеи 71  
 Неокаламиды 225  
 Неоптеролак 74  
 Нигерпетон 57, 259, 260  
 Никказавр 120, 155, 193, 194  
 Никтеролетер 90, 188, 190, 191  
 Никтибоэт 77, 152, 184, 185  
 Никтиролетер 153  
 Никтифрурет 91, 96, 97, 153, 188, 190, 191  
 Новоцинодон 131, 147, 148, 155, 201, 209  
 Нотогомфодон 131  
 Нотосиодон 202  
 Ньюксения 220  
 Няфтазух 118, 190, 194

**О**

Обирковия 95, 228, 229  
 Одонтохелис 86, 87  
 Одонтоциклопс 253  
 Онхиодон 53, 59  
 Орбат 81, 175, 176  
 Ортакант 41, 42, 168  
 Оуэнетта 97, 252, 255, 256, 259  
 Офиакодон 104, 158, 161  
 Офиакодонты 104, 134, 160, 175  
 Офидерпетон 70  
 Очёрия 123, 150, 155, 195, 198

**П**

Палеоагама 101  
 Палеогаттерия 108, 171, 174  
 Палеодиктиоптера 51  
 Палеониски 45, 46, 173, 177, 203, 225  
 Палеутиграмма 50  
 Палигуана 101, 259  
 Пампафонеус 114, 263  
 Пантелолзавр 174  
 Пантилус 73, 166  
 Паппохелис 87  
 Парабрадизавр 185, 186  
 Парагеликоприон 43, 44, 182  
 Паразавр 177, 178  
 Паракаламидина 25  
 Паранаихт 45, 47, 263  
 Парарептилии 83, 134

Парасуминия 210  
 Парейазавр 237, 250, 252, 256, 257  
 Парейазавры 90, 92, 135, 211, 229, 249, 252

Пауки 52  
 Пёзия 194  
 Пеланомодон 256, 259  
 Пеликозавры 103, 104, 133, 160  
 Пелодозотис 72, 166  
 Пельтобатрах 69, 70, 251  
 Перамодон см. Дицинодонт Амалицкого  
 Пермонаутилус 36, 37, 201  
 Пермотритурус 209  
 Пермоцикада 50  
 Перплексизавр 212, 214, 216, 129  
 Петалодонты 44  
 Пигоптер 177  
 Пинегия 50  
 Платигистрикс 162  
 Платиопозавр 67, 68, 185, 186, 187, 195, 198, 199  
 Платисом 45, 177  
 Плевромейя 26  
 Плезиозавр 100  
 Полушник 26  
 Помулопарея 94  
 Поростеогнат 154, 201, 202, 208, 209  
 Православлеия 222, 225  
 Принозух 69, 263  
 Пристерогнат 127, 128, 247, 248  
 Пристеродон 247, 256, 266  
 Пробурнетия 120, 156, 217, 219, 220  
 Провелозавр 94, 263, 265  
 Проколофоны 96, 220, 232  
 Протерозухия 229  
 Проторозавр 101, 102, 177, 178  
 Проторотирикс 84  
 Процинозух 131, 132, 148, 155, 178, 222, 227, 252, 256, 256  
 Проэлгиния 94, 217, 219  
 Псарония 27  
 Псигмофиллы 28, 30  
 Птерозавры 101  
 Птицы 101  
 Пурловия 156, 229, 231, 232  
 Пурсонгия 28, 30, 222



**Р**

Ракоскорпионы 39  
 Ранигания 24  
 Рараним 111, 235  
 Растодон 263  
 Раутиания 99, 156, 228  
 Рахиацефал 125, 126, 251, 258  
 Рейция 190, 194  
 Ринезух 242, 245, 250, 252  
 Ринезухии 69, 244  
 Ринозавриск 79  
 Ринхонкос 72  
 Рипейазавр 90, 91, 153, 199  
 Рипидистии 48  
 Рипидопсис 29  
 Робертия 126, 242, 245  
 Рогозуб 49  
 Ропалодонт 120, 153, 199  
 Ропалодонты 209  
 Ротианиск 168, 169  
 Рубиджеи 251  
 Рубиджеиды 122, 254, 260, 261  
 Рубиджея 122, 237, 256, 258  
 Ручейники 52  
 Рябининус 184

**С**

Сагеноды 49  
 Саксонерпетон 72  
 Сахарастега 57, 259, 260  
 Сеймурии 218  
 Сеймурия 77, 78, 79, 163, 166, 175, 176  
 Секодонтозавр 164, 165, 166  
 Сенокосцы 52  
 Сетчатокрылые 52  
 Сигиллярия 26  
 Сикозавр 122  
 Сильвохимен 51  
 Симморииды 181  
 Синапсиды 83, 103  
 Синдиодозух 65, 182, 183  
 Сиофонеус 115, 116  
 Сиодон 113, 114, 152, 201, 203, 204, 210  
 Сифонофонеус 232, 234  
 Скалоподонт 155, 212, 216  
 Скалопозавры 128

Склероцефал 65, 175  
 Скорпионницы 52  
 Скорпионы 52  
 Скутозавр 92, 93, 152, 220, 222, 224, 225, 257  
 Слудика 148, 220  
 Смилезавр 251, 255  
 Стегоцефалы 55  
 Стереоспондилы 69  
 Стетакант 179  
 Стетаканты 42  
 Стефаноспондил 184  
 Струтиоцефал 117  
 Суминия 124, 125, 155, 156, 210, 212, 214, 215, 217, 220  
 Сухогоргон 152, 217, 218, 219  
 Сухоника 210, 211  
 Сухонозавр 222, 226, 227  
 Сфенакодонт 106, 107, 158  
 Сфенакодонты 106, 160, 161, 175  
 Сфенофиллы 25, 52  
 Сцилакозух 128, 129, 154, 217, 220

**Т**

Тамбакарнифекс 176  
 Тапиноканин 118, 240  
 Тапиноцефал 210  
 Тапиноцефалы 116, 242, 243  
 Тараканосверчки 50  
 Темноспондилы 54, 265, 266  
 Терапсиды 103  
 Терапсиды 108, 110  
 Териогнат 130, 256  
 Териодонты 127  
 Тeroцефалы 127, 229, 232, 246  
 Тетрацератопс 110  
 Тиараюдентс 123, 263, 265  
 Титанозух 114  
 Титанозухи 244  
 Титанофонеус 115, 151, 201, 205, 206, 210, 232  
 Тонкопозвонковые 70  
 Трематопид 176  
 Трематопс 60  
 Трематопсиды 175  
 Трилобиты 39  
 Тримерорахис 58, 59, 164  
 Тринаксодон 132, 149

Триод 173, 175  
 Тритилодонты 132  
 Трифозух 66, 201, 203  
 Тропидостома 249, 250  
 Трохозавр 246  
 Трохозух 242  
 Тюринготирис 84, 176

**У**

Уденодон 252  
 Улемика 123, 124, 155, 201, 202, 208, 209  
 Улемозавр 116, 154, 201, 202, 203, 210  
 Уралерпетон 229, 231  
 Уралоцинодон 148, 155, 222, 226, 227  
 Ураноцентродон 68, 69, 259  
 Устия 156, 210, 217, 220  
 Уховёртки 52

**Ф**

Файелла 62, 168, 169  
 Филлотека 24, 25, 32  
 Фортунодон см. Дицинодонт Амалицкого  
 Фтинозавр 199  
 Фтинозух 120  
 Фтинозухии 199

**Х**

Халькозавр 96, 202, 203, 204  
 Хаптодус 171  
 Хаптодусы 108, 175  
 Харассогнат 147, 250  
 Хелидерпетон 58, 59, 171  
 Хенопрозоп 56  
 Ховазавр 100  
 Хоплеакант 40, 41, 177  
 Хрониозавр 74, 151, 217, 218  
 Хрониозух 222  
 Хрониозухии 74, 76, 211, 218, 225, 232  
 Хтонозавр 152, 155, 222, 226, 227

**Ц**

Целакант 48, 177  
 Целурозаврав 98, 177, 228  
 Цикады 52

Цинодонты 127, 131, 137, 232, 235  
 Цинозавр 259

**Ч, Ш**

Черновия 25  
 Шизоневра 24, 25  
 Шинтефения 235

**Э**

Эвнотозавр 86, 87, 242, 245, 247  
 Эврифистома 246  
 Эвчамберсия 130, 131, 252  
 Эдафозавр 107, 108, 134, 157, 159, 160, 166, 167, 175  
 Эдопоиды 56  
 Эдопс 56, 160  
 Эктостеорах 48, 49  
 Элгиния 94, 153, 178, 179, 228, 229, 232, 261  
 Эллиотсмития 104, 105, 242, 245  
 Элурогнаты 251  
 Эльф 222, 226, 227  
 Эмбритозавр 247  
 Эмеролетер 90, 212, 214, 216  
 Эмидопс 250, 256  
 Эндотиодон 245, 249, 250, 266  
 Эннатозавр 105, 190, 191  
 Энозух 76, 77, 152, 188, 201, 202, 207  
 Эоарктопс 242, 246  
 Эодицинодон 240, 241  
 Эозухия 100  
 Эоразавр 101, 156, 217, 219  
 Эотерапсиды 111  
 Эотириды 106  
 Эотириис 105  
 Эотитанозух 113  
 Эрипоиды 59  
 Эриопс 58, 59, 157, 164, 165, 166  
 Эрициолацерт 131  
 Эстемменозух 119, 138, 154, 195, 196, 197  
 Эудибам 89, 176

**Ю, Я**

Юнгиния 100, 250, 252  
 Янасса 44  
 Ярилинус 222

Автор и издательство благодарны Екатерине Анатольевне Сенниковой за доброе отношение, помощь и фотографии, Андрею Герасимовичу Сенникову, взявшему на себя большой труд по научному редактированию книги и терпеливо отвечавшему на все вопросы редактора, Павлу Петровичу Скучасу за высокую оценку книги, Евгению Владимировичу Карасёву за правку палеоботанической части, Александру Олеговичу Иванову за исправления, касающиеся древних рыб, Антону Евгеньевичу Нелихову за ценные замечания по истории палеонтологии, Валерию Константиновичу Голубеву, Александру Александровичу Острошабову и многим другим людям, которые помогли книге появиться на свет.

Дмитрий Владимирович Богданов  
**ЗВЕРОЯЩЕРЫ И ДРУГИЕ ПЕРМСКИЕ МОНСТРЫ**

Рисунки автора

Авторы фотографий

Фотографии, предоставленные Палеонтологическим институтом им. А.А. Борисяка: с. 7, с. 38 гиперморфо-кринус, с. 40 ксеносинеход, с. 62 скелет камакопса, с. 80 скелет котлассии, с. 115 скелет титанофонеуса, с. 119 скелеты эстемменозухов, с. 129 скелет сцилакозуха, с. 138; фото автора: с. 122 череп иностранцевии, с. 42 шип стетаканта, с. 205 скелет титанофонеуса; Е. Целлариус: с. 24, с. 48 латимерия; с. 22 fritz16/Shutterstock.com; с. 28 слева Prakhob Khonchen/Shutterstock.com; с. 28 справа Rogatnykh/Shutterstock.com; с. 5 средняя Maul & Polyblank — copied from [http://en.wikipedia.org/wiki/Image:Roderick\\_Murchison.jpg](http://en.wikipedia.org/wiki/Image:Roderick_Murchison.jpg) Originally from <http://www.nceas.ucsb.edu/~alroy/lefa/Murchison.html>, общественное достояние, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=1041643>; с. 12 справа unknown — <http://www.paleontology.ru/geo.php>, общественное достояние, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=17607653>; с. 5 нижняя литография А. Минстера — [http://www.zoology.bio.spbu.ru/r\\_hist\\_zbp.html](http://www.zoology.bio.spbu.ru/r_hist_zbp.html), общественное достояние, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=26806855>; с. 12 слева автор неизвестен — <http://hbs.bishopmuseum.org/dipterists/images/eichwald.gif> via <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=70759931>; с. 12 в центре автор неизвестен — <http://www.nhm.ac.uk/natureplus/blogs/whatsnew/2011/07/19/happy-207th-birthday-sir-richard-owen-where-would-we-be-without-you>, общественное достояние, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=16526338>; с. 10 автор неизвестен, общественное достояние, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=1338601>; с. 5 верхняя Пьер Франсуа Эжен Жиро — <http://da2.uib.no/asp/voy2002/index.asp>, общественное достояние, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=100500>

Научный редактор **А.Г. Сенников**

Редактор **Е.Ю. Целлариус**

Дизайн, вёрстка и допечатная подготовка **Е.Б. Гвоздевой**

Дизайн обложки **М.Н. Синельниковой**

ООО «Фитон XXI», [www.phyton-knigi.ru](http://www.phyton-knigi.ru)

Отдел продаж

тел. 8 (499) 256-25-75, [sales-phyton-knigi@yandex.ru](mailto:sales-phyton-knigi@yandex.ru)

Мы в социальных сетях

[facebook.com/PhytonXXI](https://www.facebook.com/PhytonXXI), [vk.com/PhytonXXI](https://vk.com/PhytonXXI)

Налоговая льгота — общероссийский классификатор продукции ОК 005-93, том 2, 953000 — книги и брошюры

Формат 70×100/16

Гарнитура FreeSet. Усл. печ. л. 22,75

Тираж 1500 экз. Заказ №

Отпечатано в типографии ПИК «Идел-Пресс», филиал ОАО «ТАТМЕДИА»  
420066, г. Казань, ул. Декабристов, 2